

SOCIETAS  
PRO  
FAUNA ET FLORA FENNICA

SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

ACTA  
BOTANICA FENNICA

32

HELSINGFORSIAE 1942



ACTA BOTANICA FENNICA 32  
EDIDIT  
SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

DIE PFLANZENVERTEILUNG  
AUF DEN MEERESUFERN VON GOTLAND

VON  
BENGT ENGLUND

MIT 5 FIGUREN, 13 TABELLEN UND 165 KARTEN

HELSINGFORSIAE 1942

HELSINGFORS 1942  
DRUCK VON A.-G. F. TILGMANN

## Inhaltsverzeichnis

	Seite
Vorwort .....	4
I. Aufgabe und Methoden .....	6
II. Beschreibung des Untersuchungsgebietes .....	15
1. Lage, Grösse und Topographie .....	15
2. Felsgrund und Mineralböden .....	18
3. Triftablagerungen .....	28
4. Das Klima .....	32
5. Postglaziale Entwicklung und Siedlungsgeschichte .....	37
III. Grenzen und Zonen der Meeresufer .....	39
IV. Ufertypen .....	55
V. Die artenverteilenden Faktoren .....	72
VI. Die Verteilung der einzelnen Arten .....	80
1. Felsuferpflanzen .....	83
2. Kiesuferpflanzen .....	86
3. Sanduferpflanzen .....	93
4. Die Arten der Wiesenufer .....	102
A. Die Schilfpflanzen .....	102
B. Die <i>Scirpus uniglumis</i> -Gruppe .....	104
C. Die »Skona«-Gruppe .....	109
D. Die Arten des unteren Hygrolitorale .....	120
E. Die Arten des oberen Hygrolitorale .....	124
F. Die Moowiesengruppe .....	131
G. Die Staudengruppe .....	134
5. Die Süsswassergruppe .....	138
6. Die <i>Tussilago-Equisetum arvense</i> -Gruppe .....	141
7. Die Hemerophilen-Gruppe .....	143
8. Die Tangufergruppe .....	151
9. Die Anthropochoren-Gruppe .....	161
VII. Die Gesetzmässigkeit in der Verteilung der Meeresuferpflanzen .....	167
1. Der Anteil der Standortfaktoren an der Artenverteilung .....	167
2. Der Anteil der Ausbreitungsfaktoren an der Artenverteilung ..	175
3. Der Einfluss der Kultur auf die Artenverteilung .....	179
VIII. Zusammenfassung .....	183
Literatur .....	196
Verbreitungskarten .....	201

## Vorwort.

Die Feldarbeiten für die vorliegende Abhandlung wurden schon 1928 begonnen und schritten anfänglich rasch vorwärts. Im Herbst 1930 war die erste Inventierung vollendet und das eingesammelte Material wurde zu einer »pro gradu«-Abhandlung für das Examen eines Kandidaten der Philosophie zusammengestellt. Die Erfüllung meiner 15 Monate langen Militärdienstpflicht bedingte dann eine Pause, sodass die Feldarbeiten erst im Sommer 1933 wiederaufgenommen werden konnten. Sie wurden in der Fortsetzung äusserst intensiv betrieben; infolge von Erwerbsarbeit, die nur einen Monat Sommerferien gestattete, dauerte es aber bis zum Sommer 1936, bis die Materialeinsammlung im wesentlichen in einem solchen Umfang vollendet war, dass sie ein publizierbares Ganzes bildete. Die Bearbeitung des Materials, die Kartierung mit ihren über 30,000 Punkten und die Abfassung des Textes waren grösstenteils fertig, als ich anfangs Oktober 1939 zum Kriegsdienst einberufen wurde, der dann ununterbrochen bis Mitte Juni 1940 dauerte. Da die publizistische Tätigkeit der wissenschaftlichen Vereinigungen infolge der unsicheren wirtschaftlichen Verhältnisse äusserst eingeschränkt war, zog es sich bis zum Frühjahr 1941 hin, bis die Veröffentlichung in *ACTA BOTANICA FENNICA* entschieden wurde. Für die Aufnahme meiner Arbeit in ihrer weit verbreiteten Schriftenfolge trotz der schweren Zeiten bin ich dem Vorstande der *SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA* zu besonderem Dank verpflichtet. Nun kam aber wiederum der Krieg mit nochmaliger Einberufung in den Kriegsdienst, von dem ich vorläufig im Januar 1942 beurlaubt wurde. Unmittelbar hiernach begann die Drucklegung.

Da somit das Manuskript schon 1939 vollständig fertig vorlag und ich seither nicht in der Lage gewesen bin, eine Revision vorzunehmen, ist auch keine später erschienene Literatur berücksichtigt worden. Anstatt 1942 hätte die Abhandlung 1939 gedruckt werden sollen. Infolge der stossweisen Abfassung des Textes hat auch eine gewisse Unebenheit in der Darstellung nicht ganz vermieden werden können.

Wenn ich jetzt zurückblicke auf eine lange Zeit voller Besorgnis um das Schicksal der Abhandlung, erhellt sich das Bild bei dem Gedanken an alle,

die mir über die Schwierigkeiten hinweggeholfen haben. In erster Linie will ich danken meinem akademischen Lehrer Professor ALVAR PALMGREN, der das Thema der Abhandlung angeregt hat und mir stets bereitwilligst seine reiche Erfahrung zuteil werden liess. Professor K. LINKOLA hat durch seine Lehrtätigkeit mein Interesse für pflanzengeographische Probleme geweckt und selbst mit Interesse meine Bestrebungen verfolgt. Dr. HARALD LINDBERG hat in wohlwollender Weise kritische Gefässpflanzenproben geprüft und bestimmt und Dr. HANS BUCH verdanke ich die Bestimmung einiger Moosproben. Dr. MAX MEHEM hat die Übersetzung ins Deutsche besorgt und zeichnet auch für das sprachliche Gewand der Arbeit im übrigen. Schliesslich hat Professor ENZIO REUTER in einer an Prüfungen reichen Zeit die Redaktion des betreffenden Bandes der ACTA BOTANICA übernommen und dabei keine Mühe gescheut, um den Druck zu einem glücklichen Abschluss zu bringen. Alle obengenannten Personen versichere ich meines tiefgefühlten Dankes.

Meiner Grossmutter, HEDVIG GÖTHLIN, deren Gastfreundschaft ich während des Aufenthaltes auf Gotland genoss und all den ungenannten gotländischen Männern und Frauen, die mir kostenfrei Kost und Wohnung gewährten, mir bedenkenlos ihre Boote liehen oder in anderer Weise die Feldarbeiten erleichterten, sei gleichfalls mein Dank ausgesprochen.

Materielle Unterstützung wurde mir zuteil aus dem KISELEFFSchen Donationsfond der Studentenkorporation »Nylands Nation» und von seiten der GEOGRAPHISCHEN GESELLSCHAFT IN FINNLAND, welchen Gesellschaften ich in Dankbarkeit verbunden bleibe.

Hinsichtlich der Pflanzennomenklatur halte ich mich in dieser Arbeit in der Hauptsache an C. A. M. LINDMANS »Svensk fanerogamflora», zweite Auflage 1926. In einigen Punkten war ich immerhin gezwungen, den systematischen Einheiten einen anderen Umfang zu verleihen oder aber habe ich eine von LINDMAN abweichende Einstellung zur Systematik der Formen vertreten.

Helsingfors, Drumsö, den 28. März 1942.

*Bengt Englund.*

## I. Aufgabe und Methoden.

Die floristisch-pflanzengeographische Forschung der letzten Jahrzehnte im Norden hat die fundamentale Bedeutung einer bis ins einzelne gehenden Kenntnis der Vorkommensweise und Verteilung einer jeden Art für floristische Kausalitätsanalysen dargetan. Schon vor einem Vierteljahrhundert betont dies PALMGREN nachdrücklich als einen richtunggebenden Gesichtspunkt in seiner Arbeit »Studier öfver löfängsområdena på Åland» (Teil I, 1915, S. 40—41, Teil II, S. 173—175, Teil III, S. 479—483, 614—615 [= 1922, S. 3—7, 118]). Wiederholt ist in der Literatur hervorgehoben worden, dass auch sogenannte allgemeine Arten selten eine gleichmässige Frequenz innerhalb ihres Verbreitungsgebietes oder auch nur begrenzter Teile desselben aufweisen. Trotzdem hat wohl keine der bisherigen Untersuchungen ein Floraelement, eine Formation, ein grösseres Gebiet oder etwas entsprechendes derweise behandelt, dass sich ein gleichförmiges Bild der Verteilung sämtlicher sowohl seltenen wie allgemeinen Arten ergeben hätte. In ihrem Streben nach diesem Ziel haben die Forscher verschiedene Wege eingeschlagen, um die ungeheure Arbeit der Materialbeschaffung etwas zu begrenzen, ohne die Resultate allzuviel zu beeinträchtigen. Entweder haben sie ausgewählte typische Spezialgebiete innerhalb eines grösseren Ganzen besonders ausführlich inventiert, wie PALMGREN (1915—17)<sup>1</sup>, oder ist lediglich das Vorkommen der seltenen und der einseitig verbreiteten Arten innerhalb der respektiven Untersuchungsgebiete im einzelnen beschrieben und kartiert worden, während die wirklich allgemeinen Arten ziemlich summarisch behandelt wurden, beispielsweise bei HÅRD AV SEGERSTAD (1924), ALMQUIST (1929), EKLUND (1931). Am folgerichtigsten durchgeführt ist die Untersuchung ULVINENS (1937) über die Uferflora um die Mündung des Flusses Kymmene (Kymijoki). Die geringe Grösse seines Untersuchungsgebietes beschränkt jedoch die Allgemeingültigkeit der Resultate in Hinsicht auf die Einwirkung der artenverteilenden Faktoren.

Mit meiner floristischen Untersuchung der Meeresufer von Gotland verfolge ich in der Hauptsache denselben Zweck wie die obenerwähnten Arbeiten, nämlich den gegenseitigen Anteil der exogenen Verteilungsfaktoren an der Verbreitung einer Gruppe zusammengehöriger Arten innerhalb eines bestimm-

<sup>1</sup> Seit 1918 hat PALMGREN während der meisten Sommer seine eingehenden Untersuchungen der Laubwiesengebiete Ålands fortgesetzt, so dass jetzt eine sehr genaue Kartierung der einzelnen Arten in Manuskript vorliegt.

ten Gebietes zu erforschen und dadurch die Vitalität und Konkurrenzkraft der Arten unter verschiedenen äusseren Verhältnissen zu beleuchten. Durch geeignete Wahl von Untersuchungsobjekt und -Gebiet sowie der Arbeitsmethode habe ich indessen versucht, gewisse Einseitigkeiten, die den früheren Untersuchungen anhafteten, zu eliminieren, wobei folgende Gesichtspunkte teils grundsätzlicher, teils praktischer Natur für mich wegleitend waren:

1) Die Verbreitung sämtlicher Arten innerhalb des Untersuchungsgebietes ist exakt und mit gleichmässiger Genauigkeit festzustellen sowie objektiv wiederzugeben.

2) Man wähle möglichst normale Verhältnisse, sodass die Ergebnisse leicht auf anderen Gebieten und eventuell auch auf andere Artgruppen angewandt werden können.

3) Der Faktorenkomplex soll, wenn auch nicht einseitig und schematisch, doch so einfach sein, dass die grossen Züge im Ursachenzusammenhang deutlich hervortreten.

4) Untersuchungsobjekt und -Gebiet sollen so weitläufig sein, dass spezielle und lokale Züge in der Verteilung von allgemeingültigen Erscheinungen unterschieden werden können, jedoch nicht grösser, als dass eine einzelne Person mit angemessenem Arbeitsaufwand die Untersuchung durchführen kann.

Die leichte Lokalisierbarkeit der Meeresufer, ihre relativ gute Abgrenzung, geringe vertikale Ausdehnung und ihr mittelmässiger Artenreichtum, das alles hat zusammen eine konsequentere Inventierung und Kartierung des Artenbestandes ermöglicht, als dies vielleicht irgend eine andere Region oder Formation mit dem gleichen Mass von Arbeitsaufwand gestattet hätte. Damit ist wohl dem obigen Punkt 1) Genüge geleistet worden.

Der Salzfaktor nähert die Meeresufer den extremen Standorten, worunter ich solche Standorte verstehe, auf welchen der Grossteil der Flora nicht einmal ohne Konkurrenz zu wachsen vermag, doch erreicht in der Ostsee der Salzgehalt selten eine so hohe Konzentration, dass er durchschnittlich angepasste Arten direkt ausmerzen würde. Die Vegetation auf den Meeresufern unterscheidet sich in keiner Weise auffallend stark von anderen wiesen- oder heideartigen Pflanzengesellschaften.

Von besonderem Interesse ist die ungewöhnlich einförmige Artenzusammensetzung des Meeresufers. Hiervon zeugt u. a. die zirkumpolare Verbreitung unserer gewöhnlichsten Uferpflanzen. Beobachtungen, die innerhalb eines Gebietes gemacht worden sind, sollen daher ihre Gültigkeit auch in anderen gleichartigen Gebieten besitzen. Nach durchgeführter Kontrolle und allfälliger Korrektur können die Resultate von einem geringeren Gebiet alsdann ohne Schwierigkeit auf immer grössere geographische Einheiten angewandt werden. So eröffnen sich dem Forscher lockende Perspektiven.

PALMGREN (1925) hat die Vorteile hervorgehoben, die eine junge Schärenlandschaft wie Åland zur Beleuchtung verschiedener floristischer Probleme

bietet, wie etwa der Einwanderungsgeschichte und -Wege, des Zufalls als eines pflanzengeographischen Faktors u. dgl. m. Ebenso offenbar ist, dass die grössere Regelmässigkeit und Ausgeglichenheit, die a priori auf Gotland herrscht, die Erforschung der Ursachen der durchschnittlichen Artenverteilung erleichtern muss. Die Geschichte der Insel geht allerdings nur auf den Beginn der Postglazialzeit (etwa 12 000 Jahre) zurück und die Landhebung geht immer noch vor sich um rund 10 cm auf 100 Jahre (vgl. WITTING, 1918 und BERGSTEN, 1930), doch hat Gotland von Anfang an einen geschlossenen Landblock gebildet mit einer fortlaufenden Küstenlinie, sodass die bei der Regression des Meeres blossgelegten Gebiete ständig in fester Verbindung mit älterem Land gestanden haben und die Vegetation kontinuierlich der Verschiebung der Uferlinie hat folgen können. Die Wirkung der sekulären Landhebung auf die Vegetation besteht in erster Linie in einer langsamen Veränderung der Qualität des Standortes, die ihrerseits wiederum eine Verschiebung in der relativen Vitalität der Arten zugunsten der Pflanzen des nächst höher gelegenen Gürtels mit sich bringt. Eigentlich offene Standorte entstehen in der übrigen geschlossener Vegetation nicht, denn die Verdrängung der schwächeren Arten erfolgt nach und nach auf vegetativem Wege, so z. B. wenn *Scirpus uniglumis* durch *Juncus Gerardi* oder diese durch *Festuca rubra* ersetzt wird. Das Spiel der Zufälligkeiten wird weiterhin durch die Zugänglichkeit der Meeresufer für verschiedene Ausbreitungsgentien beschränkt.

Indem ich mich auf einen bestimmten, dem Platze nach fixierten Standorttyp wie das Meeresufer konzentrierte, habe ich eine genaue Untersuchung der Floraverteilung innerhalb eines so ausgedehnten Gebietes wie Gotland (3.160 km<sup>2</sup>) durchzuführen vermocht. Obwohl das Gesamtareal der Meeresufer nur einen kleinen Bruchteil dessen der ganzen Insel ausmacht, dürfte die Verteilung der Uferflora für jede Artengruppe und jedes Untersuchungsgebiet schlechthin repräsentativ sein. Die Eigenschaft des Untersuchungsgebietes als einer isolierten Insel im Zentrum eines Binnenmeeres macht die Untersuchung zu einem abgeschlossenen Ganzen, das die Kenntnis der Verhältnisse auf den umliegenden Ostseeküsten nicht notwendig erfordert, aber gleichzeitig zu Vergleichen einlädt.

Die vielen guten Seiten, die die Meeresufer auf Gotland für die vorliegende Untersuchung darbieten, werden keineswegs durch entsprechende Schattenseiten völlig aufgewogen. Höchstens könnte man einräumen, dass die Uferstandorte und die Uferflora kein homogenes Material ausmachen, doch gestaltet dies die Untersuchung nur vielseitiger und im übrigen ist ein stark zusammenhaltendes Band im Meer und dessen Salzgehalt vorhanden. Ein Weglassen einiger Uferzonen oder Ufertypen hätte die Arbeit nicht nennenswert vermindert und es ist daher so viel als möglich einbezogen worden. Ein komplizierender Umstand ist die verändernde Einwirkung der Kultur auf

den ursprünglichen Zustand der Vegetation und der Flora. Diese ist aber heutzutage so verbreitet, dass man mit ihr in allen pflanzengeographischen Untersuchungen als einem unumgänglichen Faktor rechnen muss. Glücklicherweise sind die Umwälzungen der Kultur auf dem Meeresufer wenig durchgreifend, geringer vielleicht als in irgend einer anderen Vegetation.

Zur Klarlegung des Mechanismus der Artenverteilung ist eine ins einzelne gehende Kenntnis einerseits der Verteilung der Arten, anderseits der Variationen der artenverteilenden Faktoren (äusseren) innerhalb des Untersuchungsgebietes erforderlich. Da die Meeresufer ein fortlaufendes Band bilden, habe ich die Inventur der Uferflora nach einer kombinierten Probeflächen- und Linientaxierungsmethode mit grossen, in der Richtung der Küstenlinie hintereinander gereihten Probeflächen durchgeführt. Im Unterschied zu den für gewöhnlich quadratischen Probeflächen der soziologischen Vegetationsanalysen von geringer Grösse sind meine Uferabschnitte sehr gross, bis zu  $1 \text{ km}^2$ , sowie der Form nach variierend etwa von einem ausgezogenen regelmässigen Rechteck zu einem Quadrat. Die Länge ist konstant gehalten worden, bei der letzten Inventur 1000 m, während die Breite durch die eigene Breite des Ufers reguliert wurde. Derweise sind die vertikale Ausdehnung der Abschnitte und damit auch die ganzen Abschnitte äquivalent geworden, d. h. sie umfassen gleich lange Stücke ökologisch gleichwertiger Serien von Uferzonen. Auf steilen Ufern sind die Zonen mehr zusammengedrängt als auf sanft geneigten Ufern, doch besteht zwischen ihnen kein grundsätzlicher Unterschied (ausführlicher hierüber bei der Behandlung der Zonierung des Ufers, S. 39). In seiner der meinen ähnelnden Untersuchung an der Mündung des Flusses Kymmene (Kymijoki) hat ULVINEN quadratische Probeflächen,  $20 \times 20 \text{ m}$ , mit 200—400 m Zwischenraum benutzt, wobei er nach eigener Aussage bemerkenswerte Vorkommen auch auf den Abschnitten zwischen den Probeflächen beachtet hat (l.c., S. 28). Meine Taxierungsmethode gleicht sich plastischer der Ausformung der Uferregion an und gibt ausserdem ein sowohl einheitlicheres wie vollständigeres Bild der Verteilung. Ich habe somit die Küste Gotlands in eine Anzahl gleich langer Teile eingeteilt, im folgenden Uferabschnitte genannt, und für jeden Abschnitt sämtliche beobachteten Gefässpflanzen in fertig gedruckten Artenlisten aufgezeichnet (vgl. PALMGREN 1915—17, S. 485—86). Moose, Flechten und Algen sind ausgeschlossen worden, teils weil sie von den Gefässpflanzen stark abweichende ökologische Typen darstellen, teils weil sie nicht immer durch okulare Betrachtung bestimmt werden können.

Bei der Durchführung der Einteilung hatte ich die Wahl, entweder von der eigentlichen Uferlinie auszugehen oder aber von der grobgezogenen Küstenlinie in den Fällen, da diese nicht zusammenfallen. Wenn die verschiedenen Uferabschnitte streng statistisch vergleichbar sein sollen, ist die erstere Ein-

teilungsgrundlage die richtigste. In der Praxis existiert indessen keine definitive Uferlinie, denn die Grenzen zwischen den Vegetationsgürteln laufen keineswegs immer parallel. Ich habe daher einen Mittelweg eingeschlagen und der Einteilung die Küstenlinie hauptsächlich dergestalt zugrunde gelegt, wie sie auf den geologischen Kartenblättern über Gotland in der Skala 1 : 50 000 aufgezogen ist, oder für die Gegenden, die noch nicht geologisch kartiert sind<sup>1</sup>, auf der topographischen Karte des Generalstabes in der Skala 1 : 100 000. An Stellen mit zahlreichen kleinen Landzungen und Einschnitten habe ich die Küstenlinie etwas verallgemeinert, damit die Dichte der Uferabschnitte gleichmässiger und die Verbreitungskarten deutlicher würden. Zur Vermeidung von Willkürlichkeiten ist die Einteilung mit dem Zirkel auf der Karte ausgeführt worden und sie nimmt somit keine Rücksicht auf Variationen im Ufertyp innerhalb der Abschnitte. Die Überführung der Einteilung von der Karte auf die Natur ist mit grosser Sorgfalt vorgenommen worden, was bei ergänzenden Besichtigungen von Gewicht war und in der Zukunft die Feststellung von später eingetroffenen Veränderungen in der Verteilung der Arten ermöglichen wird.

Die Inventierung der Uferflora ist in ihrer Gesamtheit zweimal durchgeführt worden mit Ausnahme einiger Inselchen, die bei der ersten Rekognoszierung übergangen worden waren. Diese umfasste 320 Abschnitte in der Länge von 2 000 m, die zweite Rekognoszierung arbeitete mit halb so langen Abschnitten. Diese waren somit 1 000 m lang und 640 an der Zahl. Jeder Fleck der Küste, jedes kleine Inselchen und jede noch so unbedeutende Landzunge sind untersucht und das Ufer ist zickzackförmig durchkreuzt worden. Die Klarlegung der Verteilung der einzelnen Arten stützt sich auf über 30 000 Lokalangaben. Für viele Arten, die so selten sind, dass die Literatur genaue Lokalangaben enthält, ist die Zahl der Fundorte durch meine Inventierungen vervielfacht worden. Auf Grund der Aufzeichnungen sind alle Arten, auch die gewöhnlichsten, jede gesondert, kartiert worden nach der Punktmethode in der Skala 1 : 400 000, die bei der Reproduktion auf 1 : 1 000 000 vermindert worden ist. Jedes festgestellte Vorkommen innerhalb eines Uferabschnittes ist auf der Karte mit einem kreisrunden Punkt mit dem gleichen Durchmesser wie die Länge des Uferabschnittes in der späteren und genaueren Inventierung (= 1 mm auf der Karte 1 : 1 000 000) und mit dem Mittelpunkt auf der Küstenlinie bezeichnet worden. Jeder Punkt gibt somit genau an, dass die betreffende Art auf dem durch den Punkt bedeckten Uferabschnitt wachsend beobachtet worden ist. Die Reichlichkeit kommt auf den Karten nicht zum Ausdruck, da ich exakte Kartierung nicht mit auf subjektiver Schätzung

<sup>1</sup> Die Kartenblätter Slite, Kappelshamn und Färö kamen zwischen der ersten und zweiten Inventierung heraus, das Blatt Visby fehlt immer noch.

beruhenden Abundanzangaben vermischen wollte. Mit Rücksicht auf die überwiegend rechteckige Form der Abschnitte wäre eine dicke Linie längs der Küste genauer gewesen als Reihen von Punkten. Regelmässig gerundete Punkte ziehen indessen das Auge stärker an und lassen die Verteilung der Fundstellen im Kartenbild besser hervortreten. Die Punkte kennzeichnen ausserdem die Grenzen der Inventierungseinheiten, was bei einer fortlaufenden Linie nicht der Fall wäre.

Über die Richtlinien, die bei der Begrenzung der vertikalen Ausdehnung des eigentlichen Untersuchungsgebietes und des Artenmaterials befolgt wurden, wird später berichtet. Alle auf den Meeresufern Gotlands wachsenden Arten (Gefässpflanzen) sind berücksichtigt worden und weiterhin einige Arten, die ohne besondere Mühe in die Inventierung einbezogen werden konnten und die dazu beitragen, die eigenen Variationen und die Wirkungsweise der artenverteilenden Faktoren zu charakterisieren.

Obwohl ich grosse Mühe darauf verlegte, bei der Inventierung der Meeresuferflora Vollständigkeit zu erzielen, wäre es eitel zu behaupten, dass das Material nicht auch Mängel aufwies. Es liegt nahe der Grenze des Unmöglichen, während einer notgedrungen ziemlich forcierten Inventierung von bisweilen fast kilometerbreiten Uferwiesen alle Vorkommen mitberücksichtigt zu erhalten. Zwei bei verschiedenen Gelegenheiten durchgeführte Untersuchungen ergeben alsdann schon bedeutend sicherere Resultate. Nach der ersten Rekognoszierung wurden vorläufige Karten über die Verteilung der Arten errichtet und verdächtige Lücken in der Verbreitung wurden bei der zweiten Inventierung im Auge behalten. Im Laufe der Arbeit schärfte sich der Blick immer mehr für das Aussehen der Arten und ihre Vorkommensweise unter verschiedenen Verhältnissen, was in einer durchgehenden merk-  
baren Frequenzzunahme bei der zweiten Inventierung resultierte. Eine Anzahl artenreicher und üppiger Uferabschnitte sind zu besonderen Gelegenheiten ein drittes und viertes Mal besucht worden. Eine gewisse Auffassung von der Vollständigkeit des eingesammelten Materials erhält man, wenn man die Zahl der Fundorte von der ersten Inventierung mit der halben Anzahl der zweiten vergleicht. Für die Arten der Sand- und Kiesufer, für grossgewachsene Arten und andere leicht zu findende Pflanzen ist das Verhältnis zwischen den Frequenzzahlen nahezu 1. Für die kleingewachsenen Arten der Wiesenufer, wie *Scirpus pauciflorus* und *Sc. parvulus*, *Sagina* spp., *Bupleurum tenuissimum*, *Centunculus minimus*, *Centaurium pulchellum* u. s. w., hat die Zahl der Fundstellen stark zugenommen infolge der effektiveren Arbeitsweise. Es ist wahrscheinlich, dass einige dieser kleingewachsenen Arten immer noch auf den Karten unzureichlich vertreten sind. Bei der Behandlung der Verteilung der einzelnen Arten werden meine diesbezüglichen Verdachte Erwähnung finden. Eine einzige Art, *Alopecurus ventricosus*, hat durch die zweite Inventierung

eine auffallende Verminderung ihrer relativen Frequenz erfahren. Hier kann es sich nicht um ein Übersehen handeln, denn die Art gehört zu denen, die schlechthin am leichtesten zu finden sind, sondern es beruht dies darauf, dass *A. ventricosus* gleichmässig der Küste entlang in ganz kleinen Beständen vorkommt. Eine Aufteilung der Uferabschnitte in kleinere Teile bringt in solchem Falle nicht eine entsprechende Erhöhung der Frequenzzahl mit sich.

Hinsichtlich mehrerer Arten hat es sich gezeigt, dass sich die Fundorte von den beiden Inventierungen in grossem Ausmass nicht decken, ohne dass die Frequenz aus diesem Grunde eine merkbare Veränderung in der einen oder anderen Richtung erfahren hat. Die Erscheinung, die geeigneterweise *Sporadizität* genannt wird, hat nichts mit Übersehen zu tun, sondern sie ist ein Ausdruck für tatsächliche Umstellungen der Pflanzenvorkommnisse und hängt damit zusammen, dass das Meer neue Standorte schafft, sie nach einiger Zeit wiederum zerstört und deren Vegetation wegspült. Hierher gehören spontane Triftpflanzen wie *Polygonum lapathifolium* und *P. persicaria*, *Atriplex* spp., *Salsola kali*, *Cakile maritima*, *Matricaria* \* *maritima* sowie natürlich sekundäre Triftpflanzen und andere reine Anthropochoren. Da die Fundorte beider Inventierungen in die Karten aufgenommen worden sind, weisen diese für die sporadischen Arten eine höhere Frequenz aus, als sie tatsächlich in einem bestimmten Zeitpunkt haben.

Frequenzerhöhung bei der späteren Inventierung kann in Ausnahmefällen auf im Gange befindlicher Ausbreitung beruhen, beispielsweise *Lathyrus maritimus*, *Angelica litoralis*, *Convolvulus sepium*, *Stachys palustris*.

Da meine für Feldarbeiten verfügbare Arbeitszeit während der letzten Jahre auf einen knappen Monat beschränkt blieb, habe ich sie der Einheitlichkeit wegen so weit möglich in den Hochsommer verlegt, ungefähr die Zeit zwischen Johannis und Mitte August, wodurch einige sehr frühe Arten, die im Frühjahr und zu Beginn des Vorsommers blühen und kurz nach der Blüte verwelken, gänzlich ausserhalb der Untersuchung fielen. *Stellaria* \* *apetala* habe ich bloss 4 mal beobachtet und ausschliesslich an anthropochoren Standorten oberhalb des Ufers, *Cerastium subtetrandrum* habe ich gar nicht gesehen und *Holosteum umbellatum* habe ich nur zweimal während der Inventierungen gefunden, aber ausserdem früher in der Umgebung des Ortes, wo ich dem Sommer zuzubringen pflegte und zwar immer an Kultureinflüssen unterworfenen Standorten gleich *Stellaria* \* *apetala*. Unwesentlich untervertreten infolge ihrer späten Entwicklung und Blüte ist vielleicht die einjährige *Gentiana uliginosa* und möglicherweise auch *Bupleurum tenuissimum*.

Nach kritischer Überprüfung meiner Verbreitungskarten bin ich in der Überzeugung bestärkt worden, dass sie trotz einiger unumgänglicher Unvollständigkeiten durchwegs für die Verteilung der Arten an den Küsten Gotlands völlig repräsentativ sind und ausserdem charakteristisch für die Konstitution

der Arten und die Wirkungsweise der Verteilungsfaktoren. Mag auch gelegentlich eine Art übersehen worden sein in einem Uferabschnitt, so bedeutet das wenig für das Ganze, denn das Fehlen eines Punktes verrückt die Hauptzüge in der Verteilung nicht und mit der grössten Wahrscheinlichkeit ist die betreffende Art für den nächst vorangegangenen oder den darauffolgenden Abschnitt aufgezeichnet worden.

In einer fortlaufenden Florainventierung wie dieser, in der sich Probeentnahmen von gewöhnlichen kritischen Formen zwecks späterer Bestimmung oder Verifizierung durch Spezialisten praktisch nicht durchführen lässt und oft der Mühe nicht lohnt, mussten einige Arten kollektiv gefasst werden. In anderen Fällen gibt es unbestimmbare Zwischenformen zwischen im übrigen deutlich getrennten Arten oder auch ist die Bestimmung unmöglich mangels eines geeigneten Entwicklungsstadiums. Meistens handelt es sich um zwei nahe verwandte Arten, sog. Artenpaare, und in ein paar Fällen ist das Artrecht der ausgeschiedenen Formen umstritten.

Die Hauptform von *Carex Oederi* und die Form *pulchella* habe ich nicht konsequent auseinanderzuhalten vermocht und es daher für gut befunden, sie zusammenzuschlagen. An Bächen und in Sumpftümpeln oberhalb des Ufers wächst typische *C. Oederi*, aber die Formen auf der Uferwiese sind viel zu fließend, als dass sie zwei verschiedenen Arten zugezählt werden könnten.

An den Meeresufern gibt es oft eine Form der *Juncus bufonius*, die deutlich von den Formen der reinen Anthropochorenstandorte durch ihren niedrigen und zweigigen Wuchs abweicht (vgl. *Juncus bufonius* b) *fasciculatus* KOCH bei JOHANSSON, 1897, S. 236) und nach der Aussage von HARALD LINDBERG verblüffend *J. ranarius* gleicht. Er war jedoch der Meinung, dass die wichtigsten Artkennzeichen, die Form der Kelchblätter und der Frucht, nicht der Originalbeschreibung entsprachen und er wagte nicht, irgend eine meiner vielen Proben als sichere *Juncus ranarius* gutzuheissen. Meine *Juncus bufonius* ist folglich kollektiv gefasst.

Die vielen *Atriplex*-Arten des Meeresufers haben einen je nach dem Standort recht stark variierenden Habitus und können daher, bis etwa auf *A. litorale*, ausser im Fruchtstadium nicht sicher bestimmt werden. *A. glabriusculum* hat lediglich einige zerstreute Lokale in weit getrennten Gegenden und ist wahrscheinlich untervertreten. Auf Grund ihrer frühen Fruchtung und ihrer charakteristischen Wuchsweise ist *A. \*praecox* in der Regel mit Leichtigkeit unterschieden worden. Auf mächtigen Tangwällen erhält sie bisweilen ein an *A. patulum* erinnerndes Aussehen. Diese Art kommt indessen nur auf Ruderatstandorten oder in nächster Berührung mit solchen vor. Nachdem die kleinblättrige *A. prostratum* abgesondert worden war, sind alle übrigen Formen unter dem Kollektivnamen *A. latifolium* zusammengeführt worden. Auf exponierten Kies- oder Sandufern erinnert die Art oft an *A. triangulare*.

Von den *Euphrasia*-Arten wachsen auf den Meeresufern *E. brevipila* und subsp. *tenuis* sowie *E. stricta* und *E. curta*, sämtliche sowohl mit kahlen wie haarigen Formen. Da ich mehrmals hinsichtlich der Bestimmung im Zweifel war, habe ich davon abgesehen, die Verbreitungskarten dieser Arten zu veröffentlichen; ich begnüge mich vielmehr damit, ihre Verteilung anzudeuten.

*Taraxacum* spp. sind mehr oder weniger stets vorhanden in offener oder halboffener Vegetation, somit auf Kies- oder Sandufern, auf Anthropochorenstandorten u. dgl. Mit Ausnahme von *T. balticum* und *T. palustre*, die auf Wiesenufern wachsen, bilden sie ein wenig wesentliches Element der Vegetation und können nur während der kurzen Blütezeit im Frühjahr und Vorsommer bestimmt werden. Zur Zeit meiner Exkursionen waren sie durchwegs verblüht und ausschliesslich in der Form von Blattrosetten zu finden gewesen. Nach LANGES (1911) Darstellung der *Taraxaca* Gotlands kommen mehrere Arten auch auf den Meeresufern vor. Ihre Verbreitung bietet sicherlich Verschiedenes von Interesse, doch müssen sie, wie gesagt, vorläufig unberücksichtigt bleiben.

Gleichzeitig mit der floristischen Inventur wurde die allgemeine Beschaffenheit des Ufers aufgezeichnet, Neigungsverhältnisse, Bodenarten, Triftablagerungen, Exposition gegenüber dem Wellenschlag, Süßwasserzufuhr vom Lande her, Charakter der Vegetation, Vorkommensweise der Arten und deren Reichlichkeit, Kultureinwirkung u. a. auf die Verbreitung einwirkende äussere Umstände, wobei ich danach strebte, den Anteil der wichtigsten Faktoren im Vorkommen einer jeden Art zu taxieren mit einer Kausalitätssynthese als Ziel. In Hinsicht auf den Kultureinfluss hielt ich mich an das Vorbild LINKOLAS (1916) so weit, als es die Verhältnisse auf den Ufern Gotlands zuliessen. Überdies habe ich Vegetationsanalysen auf Wiesenufern in verschiedenen Gegenden durchgeführt, mit Präzisionsabwägungsinstrumenten das gürtelweise Vorkommen der Arten bestimmt und Uferprofile gemessen, ferner Erdproben gesammelt und deren pH-Wert bestimmt, Tümpel auf dem Ufer Wasserproben zwecks Bestimmung des Salzgehaltes entnommen u. s. w.

In dieser ersten Arbeit werden die Artenverteilung und deren wahrscheinliche Ursachen so weit als möglich mit den Verhältnissen auf Gotland als einzigem Hintergrund behandelt, obwohl Erfahrungen aus anderen Gegenden und Eindrücke aus der botanischen Literatur selbstverständlich bis zu einem gewissen Grade unabsichtlich die Schlussfolgerungen beeinflussten. In einer späteren Abhandlung möchte ich meine Ergebnisse im Lichte der Untersuchungen anderer Forscher in umliegenden Gegenden überprüfen und umgekehrt versuchen, meine Erfahrungen auf diese anzuwenden. So wird der Weg bereitet für eine Synthese der Vorkommensweise und Verteilung der betreffenden Meeresuferpflanzen im allgemeinen.

## II. Beschreibung des Untersuchungsgebietes.

### 1. Lage, Grösse und Topographie.

Die Insel Gotland ist nahezu in der Achse des Ostsee-Mittelbeckens gelegen, ungefähr in einem Gradfelde, das durch die Parallelkreise 57° und 58° nördlicher Breite und die Meridiane 18° und 19° östlicher Länge v. Gr. begrenzt wird. In der Geraden südwärts liegt die Stadt Danzig, während sich im Norden der Schärenhof von Stockholm ausbreitet. Öland im Südwesten reicht fast bis zur Mitte Gotlands, dessen Nordspitze auf Fårö ihrerseits wiederum über die Südspitze Ösels hinausragt. Auf dem gleichen Unterwassersockel vier Meilen nordwärts ist Gotska Sandön belegen, die zu Gotland gezählt zu werden pflegt, jedoch ausserhalb des Rahmens meiner Untersuchung fällt, da ich nicht in der Lage war, mich dorthin zu begeben. Sandön ist überwiegend von Sandufeln mit mächtigen Dünen umrahmt und schliesst sich hierin dem zunächst gelegenen Teil von Fårö (Avanäset) an. Die kürzesten Distanzen von Gotland zu den umliegenden Küsten sind:

Deutsch-polnische Küste .....	rund 230 km
Ölands Norra Udde .....	» 60 »
Schwedens Festland .....	» 90 »
Schärenhof von Stockholm .....	» 100 »
Fasta Åland .....	» 230 »
Ösel (Halbinsel Svorbe) .....	» 160 »
Kurland .....	» 150 »

Das nächstgelegene Land ist somit Öland, gefolgt von einer längeren Strecke des schwedischen Festlandes nebst Schärenhöfen. Bis zum Ostbaltikum ist die Distanz bereits um ein Drittel länger. In der Längsrichtung der Ostsee schliesslich sind die Distanzen zu Land am längsten, zu Åland und zum südwestlichen Schärenhof Finnlands im Norden sowie zur norddeutschen Küste im Süden.

Gotlands gesamter Flächenraum beträgt 3 160 km<sup>2</sup>, die grösste Länge Luftlinie von Hoburgen bis Holmudden 137 km und die grösste Breite von Tofta bis Östergarn 53 km. Gemäss meiner Einteilung in Uferabschnitte dürfte die Küstenlänge in groben Zügen rund 650 km messen. Die genaue Uferlinie ist bedeutend länger, schätzungsweise um ein Drittel, oder etwa 1 000 km lang. Im Vergleich zu den Schärenhöfen muss das Verhältnis zwischen Küstenlänge und Flächenraum auf Gotland als recht klein angesehen werden, was bedeutet, dass die Küstenlänge zusammenhängend und geradlinig ist. Inseln und Schären sind wenig zahlreich und weit zerstreut, bis auf die Gegend von Slite, wo andeutungsweise eine Schärenhofbildung zu sehen ist. Unter den Inseln verdienen der Erwähnung die beiden Karlsö und Väster-

garns Utholme auf der Westseite, Heliholm, Grötlingboholmen oder Innerholmen, Ytterholmen, Sigdesholmen, Lau-holmar, Östergarnsholm, Asunden u. a. Inseln ausserhalb Slite, Furillen und Skenholmen auf der Ostseite. Die Inseln bestehen meistens aus Kalkklippen, die in Uferwälle aus Kies eingebettet sind. Einen nennenswerten Schutz für die Küste bieten sie selten dar. In völliger Übereinstimmung mit dem Fehlen von Schärenhöfen steht der Mangel an Buchten. Insbesondere gilt dies für die Nordwestküste von Nyrevsudde bis Hallshuk, die über einer Strecke von gut 60 km nicht mehr als die beiden flachen Buchten Lickershamn und Irevik aufweist. Etwas stärker gewellt ist schon die Südwestküste mit Burgsviken als der ausgeprägtesten Einbuchtung. Alle übrigen grossen und seichten Buchten und die meisten kleinen Buchten sind auf der Ostseite zu finden. Dort liegen Gansviken, Bandlundviken, Lauviken, Skarnviken, Vägumviken, Valleviken u. a. m. Im Norden ragt die tiefe Bucht Kappelshamnsviken weit ins Land hinein. Die meisten dieser Meereseinschnitte haben das Aussehen von offenen Buchten. Schmale und gewundene Buchten sucht man vergeblich auf Gotland. Langhamarsviken auf Fårö, Bogviken, Botvaldviken in Gothem, Tuviken in Fide, Inre Stockviken in Öja-Hamra und Kronviken in Västkinde stehen im Begriff sich abzuschnüren und werden mit der Zeit zu Süsswasserseen. Die Abgrenzung vom Meer besteht oft aus einem von den Wellen aufgeworfenen Kieswall. In anderen Fällen sind die Ausschwemmung von fluvialen Sedimenten und die Landhebung die einzigen Ursachen der Abschnürung. Die Einwirkung des abnehmenden Salzgehaltes auf die Ufervegetation kann an den genannten Buchten studiert werden. Der Salzgehalt des Wassers variiert in ihnen sicher ziemlich stark während des Jahres je nach Wasserstand, Süsswasserzufluss, Verdunstung u. s. w. Dasselbe gilt für die kleinen gelegentlich mit Wasser gefüllten Tümpel, die da und dort auf den Meeresufern zu finden sind. In Tabelle I habe ich die Salzgehalt- und pH-Bestimmungen für einige eingesammelte Wasserproben zusammengestellt.<sup>1</sup>

*Tabelle I. Salzgehalt und pH-Wert einiger Wasserproben.*

	Totaler Salzgehalt in ‰	pH-Wert
1. Meerwasser. Öja bei Sjöboudd. 16. VIII. 34 .....	7.18	7.60
2. Inneres der Bucht Bogvik bei Aner. 11. VII. 33 .....	5.73	—
3. Bogvik innerhalb des Ausflusses »Sju strömmar». 11. VII. 33	6.09	—
4. Im Meer ausserhalb des Ausflusses des Bogvik. 11. VII. 33 ...	6.62	—

<sup>1</sup> Die Salzgehaltbestimmungen sind im Institut für Meeresforschung in Helsingfors ausgeführt worden, die pH-Bestimmungen von mir selbst auf elektrometrischem Wege mit kolorimetrischen Bestimmungen als Kontrolle.

	Totaler Salzgehalt	
	in ‰	pH-Wert
5. Kläppvik in Gothem im innersten Teil. 19. VII. 34 .....	0.08	7.38
6. Kläppvik, mittlerer Teil. 19. VII. 34 .....	4.22	7.66
7. Kläppvik am Ausfluss. 19. VII. 34 .....	6.78	6.92
8. Botvaldvik in Gothem im innersten Teil. 22. VII. 34 .....	0.43	7.46
9. Botvaldvik am Ausfluss, Auswärtsstrom. 22. VII. 34 .....	0.59	7.80
10. Inre Stockviken, innerster Teil, kein Zufluss, niedriger Wasserstand. 16. VIII. 34 .....	8.48	7.20
11. Inre Stockviken am Ausfluss. 16. VIII. 34 .....	8.01	7.46
12. Tümpel innerhalb des Uferwalles aus Kies. Botvaldvik in Gothem. 22. VII. 34 .....	2.27	7.07
13. Tümpel südlich von Vaktudden in Hablingbo. Bei niedrigem Wasserstand und Trockenheit. 9. VIII. 34 .....	9.70	7.38
14. Skontümpel bei Holmudden in Hablingbo. 9. VIII. 34 .....	18.46	7.43
15. Stora Dippen, dauernd grössere Wasseransammlung in der Nähe des Meeres in Näs. 8. VIII. 34 .....	0.54	7.08
16. Wassertümpel auf der Landenge zwischen zwei kleinen Buchten. Bandlundvik in Burs. 16. VII. 34 .....	0.79	7.88
17. Eingeschnürte kleine Bucht zwischen Hammarudden und Garnudden in Kräklingbo. Vegetation von <i>Scirpus maritimus</i> . 14. VII. 34 .....	1.44	7.25
18. Tümpel weit oben auf dem Ufer bei Österviken in När. 19. VII. 33 .....	1.50	—
19. Tümpel 5 m von der Wasserlinie bei Österviken in När, nach Regen. 19. VII. 33 .....	0.08	—
20. Felstümpel 20—30 cm über der Meeresfläche auf Sysneudd in Östergarn. 21. VII. 33 .....	0.07	—
21. Ufertümpel bei Pilgårdsviken in När. 24. VII. 33 .....	4.85	—
22. Sumpftümpel auf dem Ufer N von dem Fischerlager Herta in Burs. 24. VII. 33 .....	0.08	—
23. Trichterförmige Mündungsbucht bei mittelgrossem Bach Fitå bei Lauviken. 23. VII. 33 .....	0.63	—
24. Ausserhalb einer Bachmündung bei starkem Strom. Skarnviken in Anga. 14. VII. 34 .....	0.07	7.86

Sie beleuchten mehrere Züge von grossem Gewicht für die Beurteilung der Ufervegetation. Der Salzgehalt des Meerwassers bei Gotland ist etwa 7 ‰ mit einer Steigerung von etwa 0.5 ‰ von Norden nach Süden. In den Proben Nr. 2—4 von Bogviken steigt der Salzgehalt von innen nach aussen etwas, steht aber sogar im Innersten dem des Meerwassers nahe. Bei der Probenentnahme herrschte schwacher Auswärtsstrom und ziemlich niedriger Wasserstand im Meer. Später im Sommer habe ich starken Einwärtsstrom beobachtet. In der Bucht Kläppviken (Nr. 5—7) ist die Abnahme des Salzgehaltes nach innen beträchtlich stärker, sodass das Wasser im Innersten der Bucht beinahe süss, während es an der Mündung gewöhnliches Meerwasser

ist. In der Bucht Inre Stockviken (Nr. 10—11) musste eine Salzanreicherung stattgefunden haben, obwohl dort ein Bach ausmündet, wahrscheinlich infolge von starker Verdunstung während der herrschenden trockenen und warmen Witterung. Noch stärker ist die Anreicherung gewesen in den Proben 13 und 14, von denen die letztere den grössten gemessenen Salzgehalt mit 18.5 ‰ aufweist. In den zufälligen kleinen Wasseransammlungen auf den Ufern trifft man stark schwankenden Salzgehalt an von süssem Wasser bis zu solchem, das bedeutend salziger ist als das der Ostsee. Die beständigeren Tümpel haben gewöhnlich einen schwächeren aber deutlichen Salzgehalt. Die Proben 18 und 19 zeigen, dass der Abstand von der Wasserlinie an und für sich für den Salzgehalt keine entscheidende Rolle spielt. Die Felstümpel dürften meist süssem Wasser enthalten, d. h. Regenwasser, und nur bei Landwärtssturm für eine kurze Zeit mit Salzwasser gefüllt oder wenigstens bespritzt werden.

Zahlreiche kleine Bäche mit klarem Wasser münden an den Meeresufern Gotlands aus, dagegen fehlen grosse Wasserzüge gänzlich. Nicht einmal die grössten Flösschen, Gothemså und Nårså, vermögen das Wasser um ihre Mündungen merkbar auszusüssen. Bei den felsigen Küsten ist aus dem Fels heraussickerndes Quellwasser eine gewöhnliche Erscheinung. Auch auf vielen anders gearteten Ufern dürfte der Grundwasserstrom stark sein und er wirkt dem Einfluss des Meerwassers auf die Zusammensetzung der Vegetation entgegen oder hebt sie sogar auf. Auf Grund des grossen Kalkreichtums überall auf der Insel weist das Süswasser wohl so hohe pH-Werte auf wie das Meerwasser, weshalb der Unterschied zwischen den Salzwasser- und Süswasserstandorten in der berührten Hinsicht auf Gotland geringer ist als in den meisten anderen Gegenden. Eine Korrelation zwischen Salzgehalt und pH kann der Tabelle I oben nicht entnommen werden; unabhängig vom Salzgehalt liegen alle pH-Werte um den Neutralpunkt oder meistens ein gutes Stück weiter auf der alkalischen Seite. Man kann somit erwarten, dass sämtliche Wasser- und teilweise Sumpfpflanzen des Meeresufers neutrophil bzw. schwach basiphil sind oder auch, dass ihnen eine weite Amplitude bezüglich des Säuregrades eigen ist.

## 2. Felsgrund und Mineralböden.

Der Felsgrund auf Gotland gehört durchgehend zum Silursystem und baut sich aus Kalksteinen, mergligen Gesteinsarten und Sandstein auf. Sämtliche Gesteinsarten sind durch ihren sedimentären Ursprung gekennzeichnet<sup>1</sup>, durch ihren grossen Kalkgehalt und ihre geringe Widerstandsfähigkeit gegen abbrechende Agentien. Am härtesten sind die reineren Kalksteine mit einem

<sup>1</sup> Ausnahme der Riffkalk, der von Korallenriffen her stammt.

Kalziumkarbonatgehalt von bis zu 99 %. Mit abnehmendem Kalkgehalt und damit umgekehrt proportionaler Zunahme des anderen Hauptbestandteiles, des Tonschlammes, vermindert sich die Härte sukzessive bis herab zu der losen Bodenart. In den mergeligen Gesteinsarten (Ca CO<sub>3</sub>-Gehalt 80—10 %) sind gewöhnlich zwischen den loseren tonigen Schichten Bänder oder Linsen von kristallinischem Kalkstein enthalten. Die Sandsteine schliesslich bestehen aus feinem Quarzsand, gemischt mit Tonschlamm u. a. m. und das ganze ist durch Kalkspat zusammengekittet. Der gewöhnliche Burgsvik-Sandstein enthält nur 5—10 % Kalziumkarbonat, jedoch sind sehr kalkreiche Übergangsformen zu den Kalksteinen zu finden.

Die Schichten des sedimentären Felsgrundes fallen schwach gegen Südosten ab, sodass sich verschiedene Schichtserien in der gleichen Richtung ablösen. Hiermit hängen einige regionale Hauptzüge in der Verteilung der Gesteinsarten zusammen. Man kann drei Kalksteinzüge unterscheiden, den nordgotländischen, den mittelgotländischen und den südgotländischen (siehe Karte Nr. 12, auf der die ungefähren Grenzen eingezeichnet sind) mit überwiegendem Kalkstein zu oberst. Zwischen ihnen liegen zwei flache Täler auf Gesteinsgrund aus dominierenden Mergelgesteinsarten. Sie haben der Abnutzung durch das Landeis schlechter widerstanden und sind stärker herabdenudiert worden als die Kalksteinfelsen. Mergeligen Gesteinsarten begegnet man ausserdem in den unteren Teilen des nordwestlichen Küstenkliffes; sie vermindern einigermassen die Sterilität dieser Küsten. Die Kalksteine bewirken nämlich bei der Verwitterung das Entstehen von grobem Kies, der in Ermangelung von Feinerde zwischen den Kiespartikeln eine geschlossene Vegetation nicht zu ernähren vermag, während die Mergelgesteinsarten direkt zu einer tonähnlichen Bodenart verwittern, die ein gutes Substrat für eine höhere Vegetation ergibt, wenn bloss die Entwässerung ausreichend ist. Auf flachen Böden und in schalenförmigen Vertiefungen stagniert das Wasser leicht auf der undurchdringlichen Gesteinsart und bewirkt eine Art Versumpfung mit besonderer Vegetation, sog. Vätar<sup>1</sup>. Auf der Grenze zwischen dem südlichen Mergelsteinzug und dem südgotländischen Kalksteinzug treten Sandsteine in einem schmalen Gürtel zutage.

Während in den Schärengenden der Urgesteinsgebiete blossgelegte Felsen einen hervortretenden Zug in der Topographie der Meeresufer bilden, selbst in vor Wellen geschützter Lage, sind sie auf den Ufern Gotlands spärlich vertreten und auf exponierte Stellen lokalisiert. Teilweise beruht dies auf der flachen Lagerung, die den Felsgrund an der Ostküste langsam unter die Meeresfläche abfallen lässt, teils auf der geringen Widerstandsfähigkeit der

---

<sup>1</sup> Statt schwed. »Vät«, plur. »Vätar« wird bisweilen die Bezeichnung »Alvar«-Moore verwendet.

Gesteinsarten gegen Verwitterung und Abrasion, die den Felsgrund bald mit einer Schicht von Verwitterungs- bzw. Uferkies überdecken. Nach den geologischen Kartenblättern tritt der Felsgrund an einigen Stellen des südlichen Mergelsteingebietes auf den Meeresufern zutage, sodass sie auf langen Strecken einzig aus Felsböden bestehen sollten. Der Felsgrund ist aber oft so lose, dass man ein Messer in ihn hineinstecken kann und ausserdem verwittert, weshalb er auf die Vegetation ehestens wie eine lose Bodenart einwirkt. Schöne Beispiele für solche metamorphosierte »Felsufer« bieten die Ufer südlich Klintehamn, Långstitestrand in Eksta, Petesviken u. a. Stellen in Hablingbo, das Westufer von Näs, das Ufer südlich Ronehamn, teilweise Bandlundviken in Burs und Lauviken. Sie sind alle sehr niedrig und flach und manchmal von einer dünnen Bodenschicht überdeckt, die durch Vermoderung von an Land geschwemmtem Tang entstanden ist. Das gleiche gilt meist auch für die niedrigen Kalkfelsen, die da und dort innerhalb der Kalksteinzüge oder als Linsen in den Mergelgesteinsarten zu finden sind und gelegentlich in der Form von entblössten Kalkhügelchen in der Uferwiese sichtbar werden. Die Voraussetzungen für das Vorkommen von eigentlichen Felsufern auf Gotland sind somit, teils dass die Abbruchprodukte immerfort wegtransportiert werden, teils dass stationäre Triftablagerungen sich nicht ansammeln können. Beide Bedingungen werden nur auf offenen Ufern mit so starker Grundneigung erfüllt, dass die Meereswellen ungebrochen das Ufer erreichen. Sie sind nach meiner Terminologie *exponiert*.<sup>1</sup> Eine dritte Bedingung ist selbstverständlich das Vorkommen von einigermaßen widerstandsfähigen Gesteinsarten, die nicht gleich zerstört und wegtransportiert werden. Als besonders beständig hat sich der Riffkalk erwiesen, was damit zusammenhängt, dass er im Gegensatz zu den übrigen Kalksteinen nicht sedimentär aufgebaut ist. Die Grenzen zwischen den Schichten gewähren nämlich gute Angriffspunkte für die Wellen. Wenn aus irgend einem Grunde die Schichtungsrichtung einen deutlichen Winkel mit der Anlaufrichtung der Wellen bildet, der Horizontalebene, widersteht der Felsgrund viel besser der Abrasion, besonders wenn das Abbremsen der Wellen langsam erfolgt wie auf gleichmässig geneigten Flächen. Die Felsvorsprünge aus geschichtetem Kalkstein sind gewöhnlich von diesem Typ oder dann sind sie klippenartig mit einem Uferplateau (Shelf) oder abgerutschten Riesenblöcken als Schutz am Fusse. Ganz anders beschaffen sind die Riffkalkvorsprünge. Im Laufe der Landhebung hat das Meer, indem es die weicheren Teile des Felsgrundes weggenagt und die härtesten Partien übrig gelassen hat, aus dem Fels bizarre Säulen, Pforten u. a. derartige Formationen, auf Gotland »Raukar« genannt,

<sup>1</sup> Wenn im folgenden von Exposition gesprochen wird, wird darunter nur Exposition gegenüber Wellenschlag verstanden. Betreffe anderer Arten von Exposition siehe z.B. BRAUN-BLANQUET, S. 225—232.

herausgemeisselt. Gotlands vornehmste Raukpartien sind Heliholm, Holmhällar, und Hammarshaghällar auf Storsudret (so benennt die Bevölkerung die grossen Halbinsel südlich der Landenge von Fide), Fågelhammar in Ardre, Asunden ausserhalb Slite sowie Lauturhorn und Langhamars auf Fårö. Die Rauken sind besonders charakteristisch für die Silurgebiete und am schönsten ausgebildet gerade auf Gotland. So paradoxal es auch lauten mag, sind die Felsufer tatsächlich gewöhnlicher an der seichteren Ostküste als an der Westküste mit deren berühmten Küstenkliffen (vgl. z. B. die Verbreitungskarte für *Cochlearia danica* (Nr. 1). Diese sind indessen nicht mehr vollständige Felsufer, sondern grösstenteils Kiesufer. Das Entstehen der Kliffe findet man in allen geomorphologischen Handbüchern beschrieben; hier sei bloss so viel erwähnt, als zum Verständnis des Verhältnisses der Küstenformationen zur Zusammensetzung des Gesteinsgrundes und zur Exposition notwendig ist. Die Kliffe sind tektonischen Ursprungs und sind in fertiger Form der allerkräftigsten Exposition ausgesetzt gewesen. Die Abrasion, verstärkt durch Verwitterung und Rutschung, hat aus dem Kliff eine Kerbe herausgeschnitten, sodass eine senkrechte Felswand entstanden ist und vor dieser ein wagrechtes Uferplateau oder eine Uferterrasse, deren äussere Kante jäh in eine grössere Meerestiefe abfällt. Ein Teil des Materials, das vom Kliff losgelöst wurde, ist an dessen Fuss abgelagert worden. Aus dem Kalkstein, der gewöhnlich die oberen Teile des Kliffs einnimmt, ist Uferkies entstanden, während die Mergelgesteinsarten im unteren Teil des Kliffs zu einer tonartigen Erdart zerrieben und teilweise von den Wellen fortgespült worden sind. An vereinzelt Stellen geht der Felsabsturz direkt ins Meer, z. B. auf den Karlsö-Inseln, zwischen Visby und Högklint, nördlich von Nyhamn in Lummelunda u. s. w. Das Uferplateau ist in diesen Fällen unter der Wasserfläche gelegen, jedoch unter allen Umständen vorhanden.

Alle Mineralböden Gotlands mit Ausnahme der Verwitterungsböden und der Bergmilch (schwed. »Bleke») schöpfen ihr Material aus der Grundmoräne des Landeises. Da sich die Insel erst nach dem Abschmelzen des Landeises aus dem Meere gehoben und später weiterhin mehrere positive und negative Verschiebungen der Uferlinie durchgemacht hat, ist die Moräne in vielerlei Weise von den Wellen bearbeitet und umgelagert und nach und nach mit Material ergänzt worden, das aus dem Felsgrund losgebrochen worden war. In der Ostsee und an deren damaligen Ufern abgesetzten Bodenarten begegnet man auf den höchsten Punkten der Insel, doch dominieren sie quantitativ auf dem Küstenland unterhalb der Ancyclus- und Litorinagrenze, die von den letzten und umfangreichsten Transgressionen berührt worden sind.

Die ursprüngliche Grundmoräne der Eiszeit trägt auf Gotland den Charakter von Moränemergel, worunter ein stark kalkhaltiger Moräneton zu verstehen ist. Der Kalziumkarbonatgehalt der Feinerde ( $< 0.7$  mm), berechnet

aus dem Kohlendioxydgehalt, ist im Durchschnitt von 157 Analysen aus Proben von verschiedenen Teilen der Insel etwa 33 % (Maximum 89.2 %, Minimum 1.3 %).<sup>1</sup> Hohe Werte deuten darauf hin, dass das Material direkt vom Felsgrund in der Nähe stammt. Einen niedrigen Kalkgehalt gibt es in stark verwittertem und ausgespültem Moränemergel. Dieser setzt sich zusammen aus regellos gemischtem Material von Blöcken und Kies bis zu Sand und Tonschlamm. Die feineren Partikel herrschen vor, indem der Gehalt an Feinerde (< 0.7 mm) im Durchschnitt 82 % ausmacht (Maximum 99 %, Minimum 38 %), nachdem grössere Steine entfernt worden sind. Der Moränemergel ist in trockenem Zustand hart und springt leicht polygonförmig an vegetationslosen Stellen; wenn feucht, ist er fest und zähe. Der Gehalt an Blöcken von Kalkstein und Urgesteinsarten ist bisweilen beträchtlich. Der Moränemergel ruht fast ausnahmslos direkt auf dem Felsgrund und bildet ebene oder schwach gewellte Flächen. Die Mächtigkeit ist oft gering. Das Vorkommen von Moränemergel in der Bodenoberfläche beweist, dass die Stelle seit der Eiszeit nicht starkem Wellenschlag ausgesetzt gewesen ist. Die jetzigen Moränemergelufer sind somit immer geschützt. Auf exponierten Ufern ist der Moränemergel entweder gänzlich weggespült oder aber beibehalten und dafür von den sekundären Bodenarten Sand und Kies überlagert worden. Falls die Sand- bzw. Kiesschicht dünn ist, kann der Moränemergel auf die Vegetation Einfluss ausüben, wenn auch die Bodenart nicht sichtbar ist und infolgedessen auf den geologischen Karten auch nicht in Erscheinung tritt. Die Verteilung des Moränemergels längs den Küsten ist sehr ungleichmässig, bald ist er die vorherrschende Bodenart, bald fehlt er auf langen Strecken vollständig. Auf den Ufern der Insel Färö zum Beispiel findet er sich nur beim Färösund. Die vornehmlichsten Moränemergelvorkommen liegen auf der langseichten Ostküste: von Bungenäs bis Valleviken einschliesslich der Inseln Skenholmen, Furillen und Klasen, am inneren und östlichen Ufer der Bucht Vägumviken, in Boge, von Gothem bis Gammelgarn und schliesslich weiter südwärts von der Ronehamngegend mit kleinen Unterbrüchen zur Grenze gegen Öja. Auf der Westseite gibt es ausgedehnte Moränemergelufer nur bei Burgsviken und von dort südwärts bis Sundre sowie auf einer kurzen Strecke nach beiden Seiten von Klintehamn. Hier ist zu betonen, dass das Fehlen von Moränemergel auf der Südwestküste in grossem Ausmasse durch den ihm nahezu äquivalenten verwitterten Mergelsteinfelsgrund aufgewogen wird. Beide Bodenarten sind gekennzeichnet durch starken Kalkgehalt, ein hohes Prozent an feinem Tonschlamm und die mit diesem zusammenhängende Härte und Schwerdurchdringlichkeit für

---

<sup>1</sup> Der Durchschnitt basiert auf Bodenanalysen, die in den Beschreibungen zu den geologischen Kartenblättern über Gotland sowie bei MUNTHE (1913) enthalten sind.

Wasser, ferner durch ebene Lagerung, Vorkommen auf geschützten Ufern u. dgl.

Nahe verwandt mit dem Moränemergel ist der Tonmergel, der im Baltischen Eismeer abgesetzt wurde. Er weicht in erster Linie durch seine regelmässiger Feinkörnigkeit ab. Am Meeresufer begegnet man Tonmergel bloss an einer Stelle geringen Umfanges am Vägumviken. Anderer eigentlicher Ton kommt auf den Meeresufern Gotlands nicht vor, weil die Tonpartikel bei der Ausspülung so weit ins Meer hinaus getragen worden sind, dass die geringe Landhebung die Ablagerungen noch nicht erreicht hat, und weil tonabsetzende Wasserzüge fehlen.

Durch die ausscheidende Tätigkeit der Wellen sind aus dem Moränemergel umgelagerte Erdarten entstanden. Da dieser Prozess aufs engste mit der Exposition zusammenhängt, muss ich etwas näher auf dessen Bedingungen und Wirkungsweise in bezug auf den geologischen Grund eingehen. Die Grundvoraussetzungen für das Entstehen von Wellenschlag an einem Ufer sind, abgesehen vom Winde natürlich, der wohl nirgends fehlt, eine genügend ausgedehnte offene Wasserfläche, die der Wind in Bewegung versetzen kann, und eine Grundneigung, die gerade so stark ist, dass die Wellen mit beibehaltener Kraft das Ufer erreichen. An einer schärenfreien Küste wie der von Gotland steht die erstere immer zur Verfügung, die Neigung des Meeresgrundes dagegen schwankt beträchtlich in den verschiedenen Gegenden. An einer offenen Küste ist somit die Grundneigung der Ufergewässer der primäre Faktor, die Exposition gegenüber dem Wellenschlag der sekundäre und, wie wir gleich feststellen werden, der geologische Grund (die Bodenarten) im allgemeinen der tertiäre Faktor. Das Ausgangsmaterial, der Moränemergel, enthält Partikel aller Korngrössen. Bei starker Exposition scheiden die Wellen die Moräne in einer regelmässigen Serie aus, vom feinsten Ton zu Sand, Kies, Steinen und Blöcken, soweit solche vorhanden sind. Als die leichtesten werden die Tonpartikel weite Strecken hinaus geschwemmt und setzen sich erst in tiefem Wasser ab, wo die Wellenbewegungen des Wassers nicht mehr hinreichen, der gröbere Sand lagert sich gleich ausserhalb des Ufers in seichtes Wasser, der Kies und die Steine schliesslich sind so schwer, dass sie nur stärkste Sturmwoogen zu verrücken vermögen; sie verbleiben an der Stelle und das Kies wird in einen längs der Wasserlinie laufenden Uferwall aufgeworfen, dessen Neigung gegen das Meer hin gewöhnlich bedeutend steiler ist als der Meeresgrund ausserhalb desselben. Ein steiles exponiertes Kiesufer ist gebildet worden. Die exponierten Kiesufer können indessen direkt aus dem Felsgrund entstanden sein und es ist dies auf Gotland mit seinen weichen und losen Gesteinsarten, Kalkstein, Mergelstein und Sandstein, vornehmlich auch der Fall. Bei steil abfallenden Felsufern abradieren die Wellen die Felsen und, wo das Wasser nicht hinreicht, bröckelt die Verwitterung

den Uferfels aus. Die Steine lagern sich alsdann entweder unterhalb oder, wie bei vorspringenden Zungen, seitlich der Felsen an. Das feinere Material wird entweder vom Meere weggespült oder unter dem Kies abgelagert. Mit der Zeit werden derweise die Felsufer in Kiesufer umgewandelt. Auf welche Weise das Kiesufer entstanden ist, aus festem Felsgrund oder aus Moräne, kann aus der Lage des Kieses im Verhältnis zu den Felsen und aus dessen Zusammensetzung abgeleitet werden. Stammt er von der Moräne her, so enthält er immer ziemlich reichlich fremde Gesteinsarten, sonst besteht er nur aus Kalkstein, bezw. Sandstein. Die Bildungsweise der Kiesufer zeigt bereits, dass sie an stark exponierten Stellen gelegen sein müssen, und auf der Grundlage der quartären Entwicklung der Insel kann man behaupten, dass sie relativ junge Bildungen sind. Die beiden Eigenschaften kiesig und geschützt sind auf Gotland miteinander unvereinbar, weshalb eigentlicher Uferkies auf rezenten geschützten Uferpartien vergeblich gesucht würde. Schwach ausgespülte, steinreiche Moräne, die recht stark an Kies erinnert, kommt dagegen an schwach exponierten Stellen vor.

Aus der Entstehungsweise des Kieses folgt, dass es auf den Ufern nach der Größe gut ausgeschieden ist. Die vielleicht gewöhnlichste Größe bei den Steinen ist die der Faust. Typisch ist die abgeplattet-gerundete Form der Steine (schwed. »Klappersten«), die durch langandauernde Abnutzung in der Brandungszone entstanden ist. Wenn die Sturmwogen auf exponierten Kiesufern aussaugen, rollen die Steine durcheinander mit einem ohrenbetäubenden Getöse, das an das Gerassel von Ankerketten erinnert. Die folgende Woge schleudert dann die Steine wieder auf. Durch jeden Sturm wird ein neuer Uferwall aufgeworfen, doch haben nur die allerhöchsten Aussicht, bestehen zu bleiben und von der Landhebung auf das trockene Land hinauf versetzt zu werden. Innerhalb der Reichweite der Wellen hat der Kalkkies eine blendend weisse Farbe, die weiter oben auf dem Ufer mit recht scharfer Grenze in den grauen Farbenton des verwitterten Kieses übergeht. Da Verwitterung und Farbenänderung langsam vor sich gehen, kann schon durch die Farbe der direkte Wirkungskreis der äussersten Sturmwogen bestimmt werden. Die Salzgischt reicht aber noch weiter. Wenn der Uferkies verwittert, zerfallen die Steine in kleinere Teile, die Partikel werden aufs neue scharfkantig und die Lagerung wird dichter. Auf den grossen Uferkiesfeldern liegt der Kies in regelmässigen Uferwällen (gotl. »Aurburgar«) hintereinander.

Alle bedeutenden Kiesablagerungen liegen in nächster Nähe des Gesteingrundes, der die Hauptmasse der Bodenart geliefert hat. Da die Mergelfelsarten in sehr geringem Masse oder gar nicht bei ihrem Zerbröckeln in Kies übergehen, folgen die Kiesufer in ihrer ausgeprägtesten Gestaltung den Kalksteinzügen, nehmen dort die stark exponierten Stellen nächst den Felsufern ein und haben in der Hauptsache die gleiche Verteilung. So weit wie die

Entwicklung schon fortgeschritten ist, liegen die Felsen grossenteils in Kies eingebettet und für diejenige Vegetation und die Uferzonen, die meine Untersuchung berührt, ist mehrenteils nur der Kies von Bedeutung. Oberhalb des Ufers und besonders auf dem Grunde ausserhalb des Kiesufers tritt dagegen die Kalkfelsenplatte oft zutage. Der nordgotländische Kalksteinzug ist vorzugsweise von einförmigen weissen Kiesufern begleitet, die sich gleich wahren Steinwüsten Kilometer über Kilometer ohne Unterbruch erstrecken. Auf der langseichten östlichen Seite sind die Kiesufer weniger zusammenhängend und in erster Linie auf grössere vorspringende Landzungen und Inseln verlegt. Die kleinen Inseln ausserhalb Slite erinnern ungesucht an Koralleninseln und sie sind ja auch mehrenteils aus Korallenkalk, dem Riffkalk, aufgebaut; allerdings ist es der Kies, der ihnen ihre blendendweisse Farbe verleiht, denn ihre felsigen Partien sind von schwarzen, grauen und gelben Flechtenkolonien verschleiert. Auf der Südwestseite mit ihrem dominierenden Mergelsteinfelsgrund sind die Kiesufer spärlich und haben einen etwas abweichenden Charakter. Der Kies ist schwächer ausgeschieden und enthält reichlicher fremde Gesteine und feine Partikel. Er deckt nur einen schmalen Streifen des eigentlichen Ufers, während die sterilen Kiesfelder oberhalb des Ufers fehlen. Seine Herkunft aus Moränemergel und mergeligen Kalksteinen scheint klar zu sein. Auf der Westseite der Gegend Storsudret gibt es bedeutende Partien von reinem Sandsteinkies. Dieser ist gewöhnlich noch viel gröber als der Kalkkies und von der Stelle seines Entstehens gar nicht entfernt.

Der Sand ist ein leichter bewegliches Material als der Kies und hat sich in seichtem Wasser ausserhalb des damaligen Ufers abgesetzt. Beispiele für solche Sandablagerungen findet man unterhalb des Litorinawalles, wo die Meeresfläche eine längere Zeit stille stand, bevor die Transgression in Regression überging. Der Litorinawall selbst besteht meistens aus Kies und sandgemischtem Kies. Der Sand der jetzigen Küste stammt teilweise von älteren Sandablagerungen her, teils geht wohl eine fortgesetzte Sandbildung vor sich durch Ausspülung von Moränemergel, wobei ausser dem Meer die Bäche während Hochwasserperioden sichtlich mit Material beitragen. Vom Boot aus habe ich feststellen können, dass sich der Sand nicht weit ins Meer hinaus erstreckt. In dem Masse, als die Landhebung fortgeschritten ist, ist der Sand nach und nach zu einer ungefähr konstanten Tiefe hinausgeschwemmt worden, die mit der Feinheit des Sandes und der Exposition zusammenhängt. Während eines Zeitraumes von rund zwanzig Jahren war ich in der Lage, die Veränderungen des Sandufers um Ljugarn zu verfolgen. Der Sandgrund erstreckt sich dort einige hundert Meter an langseichten Stellen ins Meer hinaus und einige Dutzend Meter auf stärker abfallendem Grund. Hierauf folgt Steingrund (= an der Oberfläche ausgespülter Moränemergel), der auf

der Landseite von Sand überlagert ist. Ich habe beobachtet, wie mit der Zeit der äussere Rand der Sandborte hinausrückte und grössere Blöcke in Sand begraben hat. Bei starkem Sturm pflegt das Wasser nahe dem Ufer von aufgewirbelten Sandpartikeln völlig getrübt zu sein. Ein Teil davon setzt sich auf dem Grunde ab, ein anderer Teil wird temporär an Land geworfen.

Das Aussehen und die Verteilung der Sandufer auf Gotland lässt unvermittelt den entscheidenden Einfluss der Grundneigung und der Exposition auf deren Entstehung ahnen. Um einen ziffermässigen Ausdruck für diesen Zusammenhang zu finden, habe ich auf zwei verschiedenen Wegen die Grundneigung ausserhalb der Sandufer zu berechnen versucht. Exakteste Ergebnisse würden durch Profilmessungen und Loten erzielt werden, ich besitze aber leider nur zwei vollständige Profile von Sandufern (Fig. 3a und b, S. 59) und auch diese erstrecken sich zu wenig weit ins Meer hinaus, um einen richtigen Wert für die Neigung innerhalb des Gebietes zu ergeben, wo der Grund auf die Wellen abbremsend wirkt. Nach ihnen ist die Grundneigung auf einem recht stark exponierten Sandufer ungefähr 6.5 m auf 100 m<sup>1</sup> (rund 3° 45') und auf einem etwas schwächer exponierten Sandufer ungefähr 3 m/100 m (etwa 1° 45'). Wenn wiederum die Grundneigung ausserhalb der Sandufer mit Hilfe der Tiefenziffern der geologischen und topographischen Karten bestimmt wird, erhält man Werte die zwischen 1 und 2 m auf 100 m schwanken oder nur ein Drittel der aus den Profilen erhaltenen Werte ausmachen. Meine Erfahrung bezüglich der Tiefenverhältnisse sagt mir, dass die Tiefenziffern viel zu niedrige Werte ergeben, während die oben verwendeten Profile dem richtigen Sachverhalt ziemlich nahe kommen oder möglicherweise etwas zu hoch sind.

Was bedeuten nun diese Ziffern? Wenn die Neigung 6 auf 100 merkbar übersteigt, ist das Sandufer in unveränderter Form nicht mehr beständig, sondern die Sturmwogen spülen Sand vom Strande fort und befördern ihn weiter ins Meer hinaus, bis die Neigung sich vermindert hat und das Gleichgewicht wieder hergestellt ist. So ist der mit grossen Kosten aufgeführte Sand am Badestrand »Snäckgärdet« nördlich Visby nach dem Hörensagen nach und nach von den Wellen weggetragen worden; schwere Herbststürme haben an dem Badeplatz wahre Katastrophen hervorgerufen. Ein anderes

<sup>1</sup> Für Dünen und Uferwälle pflegt man die Neigung gewöhnlich in Graden anzugeben, da sie aber sogar auf stark exponierten Ufern selten 5—10° übersteigt und auf langseichten Ufern gewöhnlich den Bruchteil eines Grades ausmacht, werden die Differenzen besser abgestuft und anschaulicher durch die Tangente des Neigungswinkels oder das Verhältnis zwischen dem Niveaunterschied und dem wagrechten Abstand ausgedrückt. Als Einheit habe ich 100 m wagrechte Strecke gewählt, weil der entsprechende Höhenunterschied dann innerhalb geeigneter Grenzen variiert.

Beispiel dafür, wie das Meer auf künstliche Veränderungen des Strandes antwortet, bietet der Fischerhafen in der Bucht Vändburgviken im Kirchspiel Hamra. Zum Schutze des Hafens wurden zwei Wellenbrecher ausgebaut und der Sandgrund innerhalb derselben wurde ausgebaggert. Während der Herbststürme füllte das Meer nicht nur das Ausgebaggerte wieder auf, sondern lagerte überdies so viel Sand zwischen den Molen an, dass der Hafen unbenutzbar wurde und die Wellenbrecher wieder abgetragen werden mussten. Vermindert sich wiederum die Grundneigung unter 3 auf 100, so ist die Exposition so schwach, dass die Wellen die Sandkörner nicht mehr zu verrücken vermögen. Die Bodendart hört auf beweglich zu sein, was seinerseits wiederum allerlei Veränderungen in der Bodenbildung und im Vegetationstypus mit sich bringt. Wo Sand auf langseichten Ufern vorhanden ist, nähert er sich an Feinkörnigkeit dem Ton und ist offenbar während früheren postglazialen Zeitabschnitten abgelagert und durch die Landhebung auf seine gegenwärtige Lage am Ufer gelangt. Auf Gotland ist so feiner Sand an den Meeresufern selten und gröberen Sand gibt es überhaupt nur auf ziemlich exponierten und steilen Ufern. Je stärker die Exposition ist, desto gröber wird auch das Material. Nach den Tiefenziffern der Karten ist die Mindestneigung der Kiesufer ungefähr gleich der maximalen Neigung der Sandufer, was deutlich zeigt, dass diese Uferarten der gleichen Kategorie angehören und dass die Abgrenzung allein auf Grund der Größe des Materials ziemlich konventionell ist. Wie wir später sehen werden, lassen deutliche Verschiedenheiten in der Flora eine Aufteilung vollauf berechtigt erscheinen. Desweiteren könnte hervorgehoben werden, dass der Sand sein Material aus dem Moränemergel erhält, während die Kieskörner an den jetzigen Ufern überwiegend rezenten Ursprungs sind. Da für die Entstehung des Uferkieses eine gewisse Exposition absolut notwendig ist, versteht man ohne weiteres, dass er auf geschützten Ufern nicht vorkommen kann. Für die Maximalneigung des Kiesufers stehen mir keine sicheren Werte zur Verfügung; so viel nur ist sicher, dass der Rutschwinkel auf einem dem Wellenschlag ausgesetzten Ufer viel geringer ist als auf dem trockenen Lande und dass der Neigungswinkel auf dem über dem Wasser gelegenen Teil des Ufers grösser ist als unter dem Wasser (vgl. Fig. 3c, S. 59).

Einen vom gewöhnlichen Sandufer etwas abweichenden Typ stellt das Flugsandufer dar. Bis zu einem gewissen Grade tendieren wohl alle exponierten Sandufer zum Sandflug. Die Voraussetzung hierfür ist das Vorkommen eines genügend feinkörnigen, trockenen, vegetationsfreien Sandes, was in den oberen Teilen des Wirkungskreises der Wellen auf den Sandufern gewöhnlich auch der Fall ist. Von dort befördern die Meereswinde den Sand landeinwärts, wodurch lokal ein Defizit an Sand entsteht; die Wellen werfen neuen Sand auf, um die Lücke auszufüllen; sobald der Sand trocken geworden

ist, führt ihn der Wind wieder fort und so geht der Transport vom Meer landeinwärts in einem fort weiter. Ein dauerhaftes Gleichgewicht kann nicht eintreten, so lange nicht der Sand durch die Vegetation gebunden wird oder die Sandreserve des Meeres erschöpft ist. Das Profil des Flugsandufers unterscheidet sich von dem des stabilen Sandufers dadurch, dass der wellenüberspülte Teil flacher ist und dass ihm eine dem Ufer entlang laufende, steil ansteigende Randdüne folgt. Ausserhalb der Randdüne finden sich während sturmfreien Zeitabschnitten ephemere embryonale Dünen. Die Grundneigung ist im übrigen die gleiche wie bei dünenfreien Ufern. Schön ausgebildete Dünenufer gibt es nur innerhalb des Flugsandgebietes auf Fårö (Avanäset). Altem, teilweise offenem Flugsand, jedoch ohne grössere Dünen, begegnet man an der Bucht Irevik, südlich Gnisvärd, im östlichen Teil des Kirchspieles Vamlingbo und zwischen Ardre und Östergarn an verschiedenen Stellen. Ein schwacher Sandflug geht sonst auf allen einigermaßen gut entwickelten Sandufern unterhalb der geschlossenen Vegetation vor sich, er wird jedoch von dieser mit Erfolg in Schranken gehalten.

Im Ufersand bildet der Quarz die Hauptmasse mit einer mehr oder weniger kräftigen Beimischung von Feldspat und etwas Glimmer. Der Kalkgehalt ist ursprünglich ansehnlich gewesen, bis zu mehreren Zehn Prozent. Mit der Zeit ist der Kalk in der Oberflächenschicht ausgewässert und tiefer unten angereichert worden. Nach vorliegenden Analysen ist der niedrigste Kalkgehalt, 0.57 ‰, im Flugsand auf Fårö nachgewiesen worden (Beschr. zum geologischen Kartenblatt Fårö, MUNTZE usw. 1936, S. 52). Im allgemeinen dürfte er immer noch recht hoch auch an der Oberfläche sein, denn einige Stichproben mit Salzsäure haben durchwegs heftiges Aufbrausen von Kohlensäure hervorgerufen.

Die geologischen Kartenblätter unterscheiden eine Bodenart, die kiesgemischter Sand oder Kiessand genannt wird. Hinter diesem Namen verbirgt sich eine Reihe von Übergangsformen zwischen Kies und Sand, in der die Ausscheidung nach der Korngrösse nicht vollständig gewesen ist. In einer Grundmasse von Sand liegt eine mehr oder weniger reichhaltige Sammlung von Steinchen eingestreut. Als Standort nähert sich der Kiessand entschieden dem Sand, wenn auch der Kies bisweilen an der Oberfläche vorherrscht. Kiesgemischtem Sand begegnet man da und dort auf der Grenze zwischen Sand- und Kiesufern.

### 3. Triftablagerungen.

Die gewöhnlichen organogenen Bodenarten spielen eine untergeordnete Rolle auf den Meeresufern, besonders in deren unteren Teilen. Die Humusbildung ist gering und Torf kommt überhaupt kaum vor, obwohl torfbildende Pflanzen wie etwa *Carex Goodenowii* keineswegs fehlen. Dafür nimmt aber

eine für die Meeresufer spezifische organogene Bodenart oder eher eine Reihe von Bodenarten einen hervorragenden Rang bei der Bildung von Erdreich ein. Ich verstehe hierunter Triftablagerungen von Meeresalgen. Trift kommt allerdings auch bei Binnenseen und schwach salzigen Meeren vor, aber ihre Einwirkung auf die Ufervegetation ist gering oder überwiegend negativ, insofern nämlich, als die Trift die Pflanzen unter sich erstickt, ohne dem Boden neue Nahrung zuzuführen. Die Meerestrift dagegen mit ihrem grossen Reichtum an Braunalgen, an der Ostsee vor allem Blasentang (*Fucus vesiculosus*), übt einen so vielseitigen und tiefen Einfluss auf die Uferbildung und die Pflanzenwelt des Ufers aus, dass sie als ein ebenbürtiger Faktor mit den vornehmlichsten Bodenarten und sogar den Ufertypen auf ein und dieselbe Rangstufe zu erheben ist (vgl. S. 67).

Der Blasentang<sup>1</sup>, *Fucus vesiculosus*, ist in so hohem Masse Hauptbestandteil in der Trift auf Gotland, dass man in der Regel ohne Bedenken die Benennungen Tangbetten und Tangpflanzen an Stelle der betreffenden Zusammensetzungen mit Trift verwenden kann. Sie kommt nach SVEDELIUS (1901) allenthalben im Meer ausserhalb Gotlands Küsten vor, einen schönen Gürtel bildend, der sich nach DU RIETZ' (1932) Untersuchungen auf der Insel Jungfrun in Kalmarsund ungefähr vom Tiefwasserniveau bis auf eine Tiefe von etwa 7 Meter erstreckt (l.c., S. 67—70). An der langseichten Ost- und Südwestküste dürfte somit die Breite des Gürtels beträchtlich grösser sein als auf der jähtiefen nordwestlichen Seite, was vielleicht einigermassen in der variierenden Mächtigkeit der Ablagerungen in Erscheinung tritt. Der Tang schwimmt gut auf seinen Blasen, jedoch ist eine recht starke Wellenbewegung oder Strömung erforderlich, um die losgerissenen Tangmassen an das Ufer heran zu befördern. Wenn die Windrichtung nach dem Sturm während einer längeren Zeit fortgesetzt vom Meer her ist, kann der Tang sogar auf ziemlich seichten geschützten Ufern an Land treiben. Noch während des fortdauernden Sturmes pflegen die exponierten Ufer von Tang überhäuft zu werden, der wechselweise aufgeworfen und wieder zurückgesaugt wird, denn das steile Ufer vermag selten grössere Mengen von Trift festzuhalten. Der Überschuss wandert in Zickzackbewegungen dem Ufer entlang, bis ihm eine hinausragende Landspitze oder ein seichteres Ufer begegnet und den Weg für eine weitere Fortbewegung versperrt. Es ist daher nicht erstaunlich, dass einige Uferstellen ständig Tang ansammeln, während andere nur wenig davon erhalten. Auf der Grenze zwischen geschützten und exponierten Ufern, auf mittelmässig exponierten Ufern, in ruhigen Buchten, landseits von Riffen, luvwärts von kleinen Landspitzen, in Senkungen zwi-

<sup>1</sup> Auf Gotland »Hauter«, von der schwedischsprechenden Landbevölkerung in Nyland »Höter« und von der finnischsprechenden Bevölkerung im Schärenhof von Kotka (nach ULVINEN, 1937 S. 23) »Hatru« benannt,

schen Uferwällen, zwischen Blöcken und dgl. begegnet man den grössten Tangbetten, die manchmal riesenhafte Proportionen annehmen. Da auf Stürme gewöhnlich Hochwasser folgt, wird sich die Trift auf dem vom Hochwasser überschwemmten Teil des Ufers ablagern, am reichlichsten weiter unten, in einem gewissen Masse aber auch weit oben an der Grenze der Reichweite des Meerwassers. Auf den exponierten Ufern hinterlässt jeder Sturm und jedes Hochwasser einen schwachen Tangrand zuoberst und solche Tanglinien gibt es oft mehrere hintereinander. Sie zeigen das Vorkommen von Trift im Uferwasser, dauerhafte Winde und ausgeglichenen Wasserstand an. Dieser Tang, der an der Oberfläche liegen bleibt, trocknet, so dass er nicht verfault und wirkt daher wenig düngend. Ein Teil des Tangs wird ausserdem in den Mineralboden des exponierten Ufers hinein vermischt, mehr im Sande als im Kies, und wird wenigstens zeitweilig gebunden. Früher oder später fegt der Sturm die Oberschicht des Ufers weg, vorher aber kann der Tang, geschützt vor Luftzutritt durch den Sand, vermodern und dem Boden wichtige Nahrungsstoffe wie Kalium und Stickstoff zuführen, die insbesondere in Sand und Kies minimal vorhanden sind. Der Tangschlick ist ein ausgesprochen nitrifizierender, eutropher Standort (vgl. HESSELMANN, 1916—17 und HOLMGREN, 1924). Seine Reaktion dürfte saurer sein als die der Uferstandorte im allgemeinen (vgl. HOLMGREN, S. 68—69). Von den verschiedenen Arten von Tangsubstraten wird später auf S. 67—70 die Rede sein.

Wenige Ufer auf Gotland sind von Tangtrift gänzlich unberührt. Sogar im Innern des Fårösund, stellenweise im Innern der Buchten Vägumviken und Valleviken u. a. ziemlich geschützten Stellen findet man noch ein bisschen Tangtrift. Die wirksamsten Hindernisse für das Entstehen von Tangablagerungen bilden Riffe und kleine Inseln, sehr langseichte Ufergewässer sowie ein jäher Umschwung der Expositionsrichtung in grösseren Buchten. Als praktisch genommen tangtriftfrei können die auf Seite 16 erwähnten abgeschürften Buchten angesehen werden, ferner Petesviken, Nisseviken, Gansviken (vornehmlich das Westufer), Bandlundviken (das Innere), Skarnviken (innerster Teil), Vägumviken (mit Ausnahme zweier schmaler Landzungen im Innern), Valleviken, Partien des Fårösund und mehrere kleine Uferabschnitte da und dort rings um die Insel herum. Spärlich ist die Tangtrift manchenorts.

Neben dem Tang sind in der Trift mehr oder weniger regelmässig zum Teil auch Fadenalgen (auf Gotland »Ylle« genannt) enthalten, Triebe und Blätter von *Zostera marina*, *Potamogeton pectinatus* und *P. filiformis*, *Myriophyllum spicatum*, *Zannichellia* spp., *Ruppia* spp., Schalen von Muscheln und Schnecken, dürre Stengel der Schilfgewächse des Meeres (reines Ergänzungsmaterial, das in der Hauptsache der Binnenseetrift entspricht), ferner im Herbst allerlei Diasporen der Arten des Ufers und des Inlandes.

Nach der Darstellung von WARMING (1906, S. 100) ist *Zostera* der vorherrschende Bestandteil an den Küsten Dänemarks; auf Gotland macht sie meistens ein untergeordnetes Element aus, das oft völlig fehlt. Die Ursache liegt sicher in der ungleichen Frequenz der *Fucus*-Arten und des Bandtangs im Meer infolge der Beschaffenheit des Grundes. Während der Blasentang felsigen und steinigen Grund fordert und somit reichlichst ausserhalb exponierter Ufer auftritt, zieht *Zostera* losen Grund vor (vgl. WARMING, 1906, S. 191—92 nebst dort zitierten Autoren, ferner SWEDELIUS, 1901, S. 10—11). Reichlichere *Zostera* in der Trift habe ich für die Buchten Burgsviken, Stockviken, Gansviken (in ihrer Gesamtheit) und von dort nordwärts vorbei an Ronehamn, Österviken in När, Lauviken, Vägumviken, Valleviken, für die Küste innerhalb Furillen und Skenholmen sowie beim Färösund verzeichnet. Es dürfte kein Zufall sein, dass der Tang gerade an diesen recht gut geschützten Stellen spärlich ist oder fehlt, denn teils ist der Grund dort überwiegend von loser Beschaffenheit, teils würde der Tang nicht losgerissen und an Land getrieben mangels stärkeren Wellenschlages, dies zum Unterschied von *Zostera*, die nach OSTENFELD (1906, S. 124) und WARMING (1906, S. 184) während der Monate August-September viel Blätter abwirft. In mehreren der aufgezählten seichten Buchten kommen in der Trift zusammen mit *Zostera* oder manchmal auch allein Triebe von Charazeen vor. Die gewöhnlichste Art scheint *Chara aspera* zu sein. Die Charazeen wachsen jedenfalls unmittelbar ausserhalb der Ufer, wo sie an Land treiben, und in ganz seichtem Wasser auf losem, schlammigem Grund. Sie umrahmen auch die Ufer in den abgeschnürten Buchten, wie beispielsweise Bogviken, Tuviken, Kronviken, mit ihren weissen Triftbändern. Die reine *Zostera*-Trift ist gewöhnlich spärlich, sodass sie leicht trocknet und sie scheint, nach der Vegetation zu urteilen, für diese ziemlich bedeutungslos zu sein oder eher nachteilig zu wirken, indem sie die Vegetation zudeckt. Mit den Tangmassen vermischt dagegen, verfault sie rasch und kommt, wie anzunehmen ist, besser dem Boden und den Pflanzen zugute. Die *Chara*-Trift spielt kaum eine andere Rolle, als dass sie dem Boden Kalk zuführt, was auf dem kalkreichen Boden Gotlands ohne Bedeutung für die Vegetation sein dürfte.

Eine deutliche Differenz in der Verteilung und Einwirkung auf die Vegetation ist somit zwischen der Tangtrift einerseits und der *Zostera*-*Chara*-Trift (wie auch der Binnenseetrift) andererseits festzustellen. Reichlicher Tangtrift entspricht spärliche *Zostera*-Trift und umgekehrt. Auf Gotland herrscht der Tang vor, in anderen Gegenden, beispielsweise in Dänemark, die *Zostera*. Unabhängig von der Reichlichkeit muss der Tangtrift eine grössere Bedeutung beigemessen werden durch deren grösseres Vermögen Wasser zurückzuhalten, ihr rascheres Verfaulen und vielleicht auch ihren höheren und spezifischeren Nährwert.

#### 4. Das Klima.

Die allgemeinen Klimaverhältnisse auf Gotland sind für diese Untersuchung nur sofern von Interesse, als sie innerhalb des Untersuchungsgebietes schwanken oder fühlbar von denen der umliegenden Ostseeküsten abweichen und dadurch das Vorkommen der Arten und deren Verteilung entscheidend beeinflussen können. Da der Zusammenhang zwischen bestimmten Klimafaktoren und Pflanzengrenzen nur in geringem Masse geklärt ist und für pflanzengeographische Zwecke geeignetes Material nicht zur Verfügung steht, beschränkt sich meine Darstellung auf einige Tabellen über den Jahresablauf der beiden wichtigsten Klimafaktoren, der Lufttemperatur und des Niederschlages, nach Monatsmitteln, nebst allgemein gehaltene Kommentare zur Beschaffenheit des Klimas. Dieses erhält auf Gotland durch zwei entgegengesetzte Tendenzen sein Gepräge, einerseits die vom Atlantischen Ozean nach Osten zunehmende Kontinentalität, andererseits den durch die meerumspülte Lage bedingten maritimen Einschlag. Die Resultante ergibt ein sog. lokalmaritimes Klima (vgl. ÅNGSTRÖM, 1938, S. 20). Schematisch gesehen, sind die Temperaturverhältnisse maritim, der Niederschlag wiederum ist kontinental betont. Um in einfachster Weise die Veränderungen in west-östlicher und nord-südlicher Richtung zu veranschaulichen, habe ich in den Tabellen II und III Daten von drei Küstenstationen auf ungefähr demselben Breitengrad zusammengestellt, nämlich Västervik auf dem Festland Schwedens, Visby an der Westküste Gotlands und Ventspils (Windau) auf der ostbaltischen Seite sowie von Mariehamn in fast gerader Richtung im Norden.<sup>1</sup>

Tab. II zeigt, dass die Temperaturschwankungen während des Jahres in Visby beträchtlich ausgeglichen sind im Vergleich mit den anderen Stationen. Der Winter ist äusserst kurz und mild. Schon im März steigt die Temperaturkurve über 0° (die Vegetationsperiode beginnt), erhebt sich langsam zum Maximum im Juli und August und fällt dann desgleichen sehr langsam, um erst im Januar unter den Nullstrich zu sinken (siehe Fig. 1). Diese Ausgleichung der Temperatur und Vorverschiebung der Extreme kennzeichnen den maritimen Klimatypus. Aber auch die jährliche Mitteltemperatur ist auf Gotland höher als in den umliegenden Gegenden, was bewirkt, dass die Jahresisothermen um die Insel nordwärts sich kräftig ausbuchten. In Übereinstimmung mit dem milden Klima ist die Zahl der Frosttage sowohl für das ganze Jahr wie während der Vegetationsperiode klein; die relativen und absoluten Minima sind hoch.

Ein Ausschlag von Kontinentalität ist der relativ geringe Niederschlag auf Gotland, der während der Monate April-Juni und teilweise Juli geringer

<sup>1</sup> Für Vergleiche verwendbare Werte von einer norddeutschen Station habe ich leider nicht gefunden und es nicht der Mühe wert gehalten, solche auszurechnen.

ist als an irgend einer anderen Stelle Süd-Schwedens oder des Ostbaltikums (siehe Tab. III). Die Vorsommertrockenheit, der niedriger Wasserstand im Meer folgt (siehe Fig. 1), ist nicht ohne Bedeutung für die halophile Vegetation (Näheres hierüber auf S. 110).

Der geringe Niederschlag wird bis zu einem gewissen Grade durch hohe Luftfeuchtigkeit und starke Taubildung aufgewogen. In keiner anderen der von mir besuchten Küstengegenden der Ostsee bin ich einer so regelmässigen und intensiven Taubildung an den Abenden begegnet wie auf Gotland, was von gleichzeitig hoher Luftfeuchtigkeit und starken Temperaturschwankungen

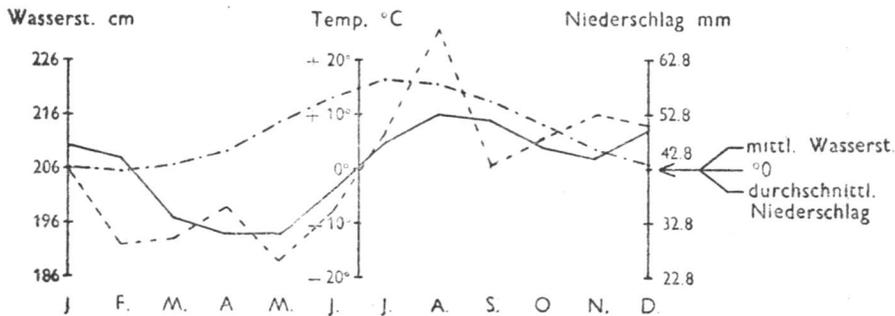


Fig. 1. Jahreskurven der Temperatur ..... und des Niederschlags ----- bei Visby sowie des Wasserstandes ————— bei Landsort.

zwischen Tag und Nacht, wenigstens während des Sommers, zeugt. Durch die Taubildung wird die absolute Feuchtigkeit der Luft vermindert, sodass ein bedeutendes Sättigungsdefizit bei der Erwärmung am darauffolgenden Tage eintritt, das aus den unerschöpflichen Wasserreserven des Meeres ausgefüllt wird. Es dürfte sich um eine ansehnliche Menge Wasser handeln, die auf diesem Wege den Pflanzen zugeführt wird und das Vermögen der gotländischen Vegetation, eine langandauernde Trockenheit auszuhalten, dürfte hierin eine plausible Erklärung finden.

Ein noch kontinentalerer Zug als die Knappheit des Niederschlages und keineswegs immer proportional zu diesem ist die Sonnenscheinsumme. Nach HAMBERG (1909, pl. XIV) vermehrt sich die Zahl der Sonnenscheinstunden in der Zeit April-September auf dem Wege von der Ostküste Schwedens zur Westküste Gotlands von ungefähr 1350 auf 1600 und nimmt weiterhin zu nach der Ostküste der Insel. Mildes insulares Klima und hohe Sonnenscheinsumme während der Vegetationsperiode ist eine ebenso seltene wie günstige Kombination für die Pflanzenwelt. Der milde Winter ermöglicht das Vorkommen von frostempfindlichen Arten und die lange, sonnige Vegetationsperiode gestattet es südlichen Arten, ihre Samen auszureifen und somit ihren Fortbestand zu sichern.

Tabelle II. Mittelwerte der Temperatur an einigen Orten an der Ostsee.

Station	Höhe ü.M.	Mittlere Temperatur °C												
		Jan.	Febr.	März	Apr.	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahr
Västervik (1859—1925) <sup>1</sup> .....	11.9	-1.6	-1.6	-0.1	+4.0	+9.2	+14.2	+16.7	+15.6	+12.0	+7.1	+2.7	-0.5	+6.5
Visby (1859—1925) <sup>1</sup> .....	10.9	-0.3	-0.9	+0.1	+3.7	+8.2	+13.1	+16.1	+15.6	+12.4	+7.8	+3.2	+0.8	+6.7
Ventspils (1886—1910) <sup>2</sup> .....	4	-2.8	-3.2	-1.1	+3.7	+8.8	+12.9	+15.7	+15.4	+12.2	+7.6	+2.9	-1.2	+5.9
Mariehamn (1891—1920) <sup>3</sup> .....	10	-2.9	-3.5	-2.2	+2.2	+7.0	+12.0	+15.5	+14.3	+10.4	+6.2	+2.1	-1.1	+5.0

Tabelle III. Mittelwerte des Niederschlages an einigen Orten an der Ostsee.

Station	Höhe ü.M.	Mittlerer Niederschlag in mm												
		Jan.	Febr.	März	Apr.	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahr
Västervik (1881—1920) <sup>1</sup> .....	11.9	30.3	26.5	34.6	36.8	36.8	47.1	68.8	68.2	46.6	49.3	49.8	46.6	542
Visby (1881—1920) <sup>1</sup> .....	10.9	40.5	33.8	34.8	30.6	27.0	33.8	50.9	65.5	43.1	56.1	51.4	52.0	520
Ventspils (1886—1910) <sup>4</sup> .....	4	41.6	39.1	31.1	34.7	41.3	43.6	56.3	69.9	63.3	61.6	52.8	53.5	589
Mariehamn (1886—1915) <sup>5</sup> .....	10	33	31	33	29	37	35	58	74	51	60	56	49	545

<sup>1</sup> Nach »Statens Meteorologisk-Hydrografiska Anstalts Årsbok».<sup>2</sup> Nach MEYER & BAUMAN (1927).<sup>3</sup> Nach KERÄNEN (1925).<sup>4</sup> Nach SRESNEVSKY (1913).<sup>5</sup> Nach KORHONEN (1925).

Tabelle IV. Mittelwerte der Temperatur an einigen Stellen auf Gotland.<sup>1</sup>

Station	Höhe ü.M.	Mittlere Temperatur in °C, auf Meeresniveau reduziert (ausser für Buttle) 1901—1930												
		Jan.	Febr.	März	Apr.	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahr
Hoburgen .....	39	+0.10	—0.56	+0.71	+3.72	+8.03	+12.40	+16.16	+15.98	+12.84	+8.42	+4.12	+1.37	+6.9
Visby .....	10.9	+0.01	—0.63	+0.73	+4.01	+8.72	+13.07	+16.12	+15.70	+12.32	+8.04	+4.00	+1.22	+6.9
Gotska Sandön .....	12	—0.07	—0.82	+0.53	+3.70	+7.80	+12.40	+16.39	+16.16	+12.55	+8.17	+3.96	+1.29	+6.8
Buttle .....	48	—1.55	—1.82	+0.12	+3.87	+8.81	+13.00	+16.26	+14.82	+11.29	+6.69	+2.45	—0.34	+6.1

Tabelle V. Mittelwerte des Niederschlages an einigen Stellen auf Gotland.

Station	Höhe ü.M.	Mittlerer Niederschlag in mm, 1901—1930												
		Jan.	Febr.	März	Apr.	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahr
Östergarn <sup>2</sup> .....	15	27.1	19.0	20.8	30.5	27.9	33.9	42.9	55.8	39.3	41.6	41.5	32.6	413
Hoburgen <sup>2</sup> .....	39	34.0	23.1	24.7	28.5	23.5	29.6	34.9	53.1	46.1	41.7	45.4	37.6	422
Stora Karlsö <sup>2</sup> .....	15	20.9	14.0	15.8	24.7	23.6	30.3	42.1	44.8	34.4	39.4	32.6	27.0	350
Visby <sup>3</sup> .....	10.9	43.1	28.8	29.8	36.0	27.0	35.0	50.0	68.8	43.2	48.6	52.6	50.3	513
Fårö fyr <sup>2</sup> .....	10	26.3	19.3	20.2	29.5	27.3	32.9	48.0	68.9	44.1	45.5	48.6	35.5	446
Gotska Sandön <sup>2</sup> .....	12	41.3	32.2	28.8	34.0	27.9	33.8	41.6	62.0	43.8	57.2	54.1	53.9	511
Buttle <sup>2</sup> .....	48	46.9	32.0	33.6	38.9	31.7	40.3	58.3	70.6	55.2	58.1	66.7	58.7	591

<sup>1</sup> Nach ÅNGSTRÖM (1938).

<sup>2</sup> Die Mittelwerte ausgerechnet nach Angaben in »Månadsöversikt av väderleken i Sverige» 1909—1918 und »Statens Meteorologisk-Hydrografiska Anstalts Årsbok» 1919—1930.

<sup>3</sup> Nach »Statens Meteorologisk-Hydrografiska Anstalts Årsbok».

Da Gotland eine recht grosse Ausdehnung aufweist, besonders in nord-südlicher Richtung, und eine bedeutende Landmasse bildet, kann es angebracht sein, die Klimadifferenzen in verschiedenen Teilen der Insel näher zu prüfen. Ich habe daher einige in grösstmöglicher Entfernung von einander gelegene meteorologische Stationen an der Küste und eine solche mitten im Lande ausgewählt und für sie ähnliche Tabellen (IV und V) wie oben Tab. II und III zusammengestellt. Ein Vergleich des jährlichen Temperaturablaufes auf der Gotska Sandö und der etwa 170 km weiter südlich gelegenen Südspitze Gotlands, Hoburgen, zeigt, dass sich die Differenzen per Monat auf höchstens  $3/10^\circ$  belaufen, während sich der Unterschied für das ganze Jahr auf ebenso viele Hundertstel ausgleicht. So kleine Variationen sind bei verbreitungsgeographischen Studien nicht der Beachtung wert. Ein überraschend grosser Gegensatz herrscht dagegen zwischen der Küste, vertreten durch Visby, und dem Inland bei Buttle, obwohl der lineare Abstand zwischen den beiden Punkten nur 30 Kilometer beträgt und von Buttle zur nächstgelegenen Küste 13 Kilometer. Innerhalb eines schmalen maritim beeinflussten Küstenstreifens herrscht sozusagen ein lokalkontinentales Klima. Der Unterschied tritt schon deutlich in Tabelle IV hervor, dürfte aber betreffend der Extreme, besonders der Minima, weit grösser sein.

Der Niederschlag auf Gotland nimmt von Süden nach Norden, von Osten nach Westen und von der Küste landeinwärts zu (Karten bei WALLÉN, 1924). Während die äussersten Aussenposten im Süden, Westen und Osten von der 400 mm-Kurve berührt werden, hat Buttle mitten im Inlande 591 mm im Jahre. Die Differenz zwischen zwei Küstenstationen, Hoburgen auf der Südspitze und Holmudden äusserst im Norden, beläuft sich dagegen nur auf 24 mm, was für sich allein kaum genügen dürfte, um der Verbreitung der Arten eine Grenze zu setzen oder in höherem Masse die Zusammensetzung der Vegetation zu beeinflussen.

Für die Artenverteilung im Einzelnen können auch die mikroklimatischen Faktoren von einer gewissen Bedeutung sein. Mir will doch scheinen, dass man in einer Untersuchung gleich der vorliegenden mit dem Mikroklima nicht zu rechnen braucht, teils weil dessen Faktoren einen beträchtlich engeren Wirkungskreis haben als meine Spezialgebiete, teils weil die Differenzen ganz gering sein müssen. An den schärenfreien und geradlinigen Küsten Gotlands haben die Meereswinde meistens freien Spielraum und die Nähe zum Meer wirkt weiterhin ausgleichend auf die Temperatur, die Luftfeuchtigkeit, die Verdunstung u. a. m.

### 5. Postglaziale Entwicklung und Siedlungsgeschichte.

Die Geschichte Gotlands von der Zeit an, da die Insel nach dem Abschmelzen des Landeises vor mehr als 11 000 Jahren sich aus dem Baltischen Eissees hob, ist gut erforscht und die gegenwärtige Auffassung in dieser Hinsicht gründet sich auf klare geologische Beweise oder zum mindesten auf gute Wahrscheinlichkeitsschlüsse. Durch die plötzliche Abzäpfung des Baltischen Eissees und dessen Übergang ins Yoldiameer wurden die Ufer von Gotland erstmals von salzigem Wasser bespült. Einige Umstände deuten darauf hin, dass die jetzige Insel damals eine Halbinsel war, die in fester Landverbindung mit Süd-Öland und Süd-Schweden stand und vielleicht auch mit Nord-Deutschland. Bindende Beweise hierfür fehlen noch. Das Klima und die rasch einwandernde Flora trugen arktisches Gepräge. Mit der Transgression des süßen Ancylussees wurden endgültig alle Verbindungen mit dem Festland abgebrochen und der Umfang der Insel verminderte sich auf das durch den Ancylus-Grenzwall angezeigte Gebiet. Das Klima war temperiert. Nach und nach sank die Wasserfläche wieder, sodass Gotland ungefähr gleich wie in unseren Tagen zu liegen kam, ja, der Südteil der Insel sogar noch höher. Aufs neue wurde ein Teil des Landes unter Wasser gesenkt und ein neuer Grenzwall wurde weiter unten als der Ancyluswall aufgeworfen. Das Litorinameer war nahezu um das Doppelte salziger als die jetzige Ostsee. Vom Maximum der Litorinatransgression bis zur Gegenwart hat eine sekuläre Landhebung mit abnehmender Intensität stattgefunden und geht nach den letzten Berechnungen von BERGSTEN (1930, Karte auf S. 46) immer noch mit ungefähr 10 cm pro Jahrhundert vor sich. Gleichzeitig hat sich die Salzigkeit des Meerwassers vermindert bis auf den jetzigen Wert von 7 ‰. Die blockförmige Kontur der Insel hat sich in allen Zeitabschnitten beibehalten, sodass auftauchendes Land ständig in fester Verbindung mit älterem Land gestanden oder auf jeden Fall in der Nähe von solchem gelegen hat, wodurch der Ufervegetation ermöglicht wurde, den Verschiebungen der Uferlinie in geschlossener Front zu folgen.

Die ersten Spuren des Menschen auf Gotland stammen vom Beginn der Litorinazeit her. Die Siedlung beschränkte sich auf die damaligen Küsten. Gegen das Ende der Steinzeit und Litorinazeit fand eine andere, möglicherweise ackerbauende Kultur Eingang mit einem Zentrum in Klintehamn—Sanda—Eskelhem und einem anderen in Grötlingbo—Havdhem. Schliesslich bekam auch das Innere der Insel eine sesshafte Bevölkerung. Während der folgenden Zeitabschnitte geschah nichts von Interesse für hierhergehörige Fragen. Der Ackerbau war ausserordentlich schlecht entwickelt und die Bevölkerung lebte grossenteils von anderen Erwerbszweigen. Erst gegen Ende des 18. Jahrhunderts beginnt ein Aufrücken der künftigen Haupt-

erwerbsquelle, es werden besähte Futterwiesen mit Klee und Timothygras angelegt, Entwässerung und Düngung werden gewöhnlich, die Gartenpflege gewinnt an Boden und die grosse Dränierung der Moorböden beginnt. Immer noch wird jedoch der Ackerbau wenig intensiv betrieben und die Siedlungsdichte ist verhältnismässig gering.

Die Viehzucht hat alte Ahnen auf Gotland, aber auch sie arbeitet überwiegend nach Kleinbauernmethoden. Natur- und Halbkulturwiesen bilden vorzugsweise das Weideland und die berühmten Gotland-Schafe bewegen sich mehrenorts immerfort draussen im Freien das Jahr hindurch auf Felsböden und »Alvar« (siehe Fussnote S. 19), in mageren Föhrenwäldern, auf kleinen Inseln, wie Lilla Karlsö u. s. w. Da die Meeresuferwiesen ohne menschliches Zutun gute Weide darbieten, sind sie sicherlich seit alters her abgeweidet worden. Nur einige der üppigsten und ausgedehntesten Uferwiesen sind zur Mahd vorbehalten. Die Heuernte erfolgt erst Ende Juli, somit sehr viel später als auf den Kulturwiesen. Nach der Mahd wird gewöhnlich das Vieh zum Weiden auf die Wiesen gelassen. Auf den grösseren Inseln mit geeignetem Weideland, wie Skenholmen, Lau-holmar, Grötlingboholmen, Ytterholmen, Karlsö, Västergarns Utholme u. a. m. weidet Vieh während des Sommers, andere wieder werden gemäht, z. B. Sildungen und Kyrkbinggrundet. Während strengen Wintern führen die Bauern zu den Schafen auf Lilla Karlsö Heu hinaus.

Mit Ausnahme einiger Landhäfen, die regelmässig von einem Touren-dampfer, im Sommer einmal wöchentlich, besucht werden, ferner der Hafentplätze für einige industrielle Anlagen fehlen dichtbebaute Siedlungen an der Küste. Die eigentliche landwirtschaftliche Siedlung ist dünn und weiter vom Ufer entfernt gelegen. Früher einmal blühte die Fischerei für den Hausbedarf allgemein um die ganze Insel herum und führte zur Anlage von grösseren Fischerdörfern an Stellen mit geeigneten Fahrwassern. Kleine Fischerlager mit einer bis einigen wenigen Fischerhütten und reine Bootplätze gab es erst neulich noch in grosser Zahl, oft weit entfernt vom nächsten Hof. MUNTHER (1913, S. 64) gibt die Zahl der 1869 in Brauch gewesenen Fischerlager mit 107 an, was ein Lager auf jeden sechsten Uferabschnitt ausmacht. Bezieht man alle kleinen Fischerlager und ständigen Bootplätze mit deutlicher Veränderung des ursprünglichen Ufers durch Hütten, Steinstege und Bootrinnen (gotl. »Länning«), Pfade, Wege u. dgl. mit ein, so ergibt sich mindestens die doppelte Anzahl oder eine solche Stelle auf jeden dritten Uferkilometer, was ziemlich viel ist. Während der allerletzten Jahre hat mit dem Aufblühen des Kraftwagenverkehrs und der sich hieraus ergebenden grösseren Leichtigkeit, den Fang der Nacht nach allen Teilen des Landes zu verteilen, eine Umlegung der Fischerei stattgefunden. Heute wird die Fischerei vorzugsweise von Berufsfischern betrieben, die in Fischersiedlungen mit guten natürlichen oder

eigens gebauten Fischerhäfen ansässig sind. Infolgedessen ist die Fischerei für den Hausbedarf zurückgegangen, die alten Fischerlager mit ihren meist erbärmlichen Einfahrten werden nicht mehr benutzt und die Anlagen hat man verfallen lassen. Die Kultureinwirkung an den Meeresufern geht somit zurück.

### III. Die Grenzen und Zonen des Meeresufers.

Überall, wo ein für die Vegetation ausschlaggebender Faktor einer kontinuierlichen Veränderung unterworfen ist, ordnen sich die Pflanzen im Raume gürtelweise an. Infolge des Einflusses der Arten aufeinander löst die allmählich geschehende Veränderung der Faktoren gewöhnlich sprungweise Veränderungen bei der Vegetation aus (Assoziations-, Formations-, Regionenbildung u. dgl. m.). So verhält es sich auch mit dem Meeresufer. Dort wird auf einem schmalen Übergangsgebiet die submerse Algenvegetation in eine stark abweichende Inlandvegetation umgewandelt, eine Veränderung, die a priori zur Entstehung einer ausgeprägten Zonierung führen muss.

Durch direkte Beobachtung oder sicherer durch soziologische Vegetationsanalyse kann man die Vegetationsgürtel auf einem beliebigen Uferabschnitt bestimmen. Damit aber die Zoneneinteilung generelle Bedeutung erlangen soll, müssen wir indessen ein allen Ufern gemeinsames Moment herausfinden, und dass ein solches tatsächlich vorhanden sein dürfte, geht aus der Gestaltung der Vegetation auf den Ufern innerhalb Gebieten mit gleichem Florabestand hervor. Da die Flora in verschiedenen Teilen der Erde variiert, können nur der allgemeine Charakter der Vegetation und gemeinsame Standortfaktoren einer wirklich allgemeingültigen Zoneneinteilung zugrunde gelegt werden. Unsere erste Aufgabe ist somit, die Standortfaktoren darzulegen, welche die Zonierung bedingen, und zu untersuchen, in welcher Weise den Veränderungen der erwähnten Standortfaktoren in vertikaler Richtung die Vegetationsgürtel entsprechen.

Es herrscht kein Zweifel darüber, dass die Zonierung der Meeresufervegetation ganz und gar edaphisch bedingt ist und durch zwei miteinander verflochtene und trotzdem unabhängige Variable ausgelöst wird, den Wasserfaktor und den Salzfaktor. Das Salz kann nur in Wasserlösung auf die Pflanzen einwirken und das Wasser ist meistens salzhaltig auf den Meeresufern, im übrigen aber variiert die Intensität der Faktoren jede für sich, ein Umstand, der bewirkt, dass auch die Verhältnisse bei Süßwasser beachtet werden müssen.

In den Weltmeeren ist der Salzgehalt etwa 35 ‰ und vermindert sich von dort nach und nach Ostsee-einwärts. Bei Gotland ist er etwa 7 ‰.

in den innersten Buchten der Ostsee nähert er sich dem Werte Null. Noch rascheres Fallen der Konzentration findet man wiederum um die Mündung eines jeden Wasserlaufes. Landeinwärts nimmt gewöhnlich der Salzgehalt schnell und gleichmässig ab, lokal kann jedoch eine Anreicherung weit über den eigenen Salzgehalt des Meerwassers stattfinden (siehe S. 18 und Tab. I).

Wäre die Wasserfläche des Meeres und der Binnenseen bei einem konstanten Niveau fixiert, so wäre die Grenze zwischen Land und Wasser, bezw. Landvegetation und Wasservegetation, linienscharf und durch die Wasserlinie markiert. Unterhalb derselben würden typische Wasserpflanzen wie Algen, submerse und helophytische Gefässpflanzen wachsen, oberhalb der Wasserlinie dagegen sich eine reine Landvegetation ausbreiten. Irgend ein Übergangsgebiet wäre nicht vorhanden, wenn nicht das landeinwärts rasch sinkende Niveau des Grundwassers möglicherweise einen barschichtfreien Streifen auf niedrigen Ufern entstehen liesse, entsprechend der später näher definierten supralitoral Zone. In Wirklichkeit aber wird die Wasserlinie meistens in mancher Weise auf- und abwärts verschoben, wodurch eine amphibische Zone entsteht, die einen sowohl vom Wasser wie vom Inland abweichenden Pflanzenwuchs trägt. Die auf die Gürtelung der Ufervegetation einwirkenden Wasserbewegungen sind dreierlei Art:

- 1) Schwankungen des Wasserstandes,
- 2) Gezeitenwechsel,
- 3) Wellenschlag.

Die erste Art kommt bei allen Meeresküsten und vielen Binnenseen vor. Im Meere werden die Schwankungen durch einseitigen Winddruck auf der Meeresfläche über grossen Gebieten der Erde hervorgerufen und nur wenig durch die lokalen Windverhältnisse beeinflusst, woraus sich erklärt, dass sie in Hinsicht auf ihren absoluten Betrag und in ihrem jährlichen Ablauf grosse Übereinstimmung in weit entfernten Gebieten aufweisen (siehe z. B. die Wasserstandskurven bei BERGSTEN, 1931), jedoch so, dass die Zeitpunkte für Maximum und Minimum in verschiedene Teile des Jahres verschoben sein können. In Fig. 2 habe ich Kurven für den jährlichen Ablauf des Wasserstandes gezogen von den Mareographischen Stationen Draghällan an der Bottensee, Landsort in der Nähe von Gotland, Ystad in der südlichen Ostsee und Smögen am Skagerack. Die Kurve für Smögen basiert auf einer viel kürzeren Periode als die anderen und ist nicht direkt vergleichbar mit diesen. Dessenungeachtet zeigt sie den gleichen allgemeinen Verlauf wie die übrigen, die unter einander praktisch genommen parallel verlaufen. In Richtung nach dem Innern der Ostseebuchten nimmt die Amplitude zwischen dem höchsten und dem niedrigsten Wasserstand zu. Der allgemeine Ablauf der Wasserstandsschwankungen mit niedrigem Wasserstand im Frühjahr und Vorsommer sowie Hochwasser im Spätsommer und Herbst ist somit ein genereller Zug nicht

allein für die Ostsee, sondern auch für die nahegelegenen Gezeitenküsten am Atlantischen Ozean. Weiter westwärts verschiebt sich der Hochwasserstand gegen den Herbst hin. Bisher hat es sich nur um monatliche Mittelwerte gehandelt. Die absoluten Wasserstandsschwankungen sind natürlich bedeutend grösser, ungefähr anderthalb Meter jährlich bei Gotland und gegen das Doppelte im Innern des Bottenwiek und des Finnischen Meerbusens (Atlas of Finland, 1925, Karte 11:9).

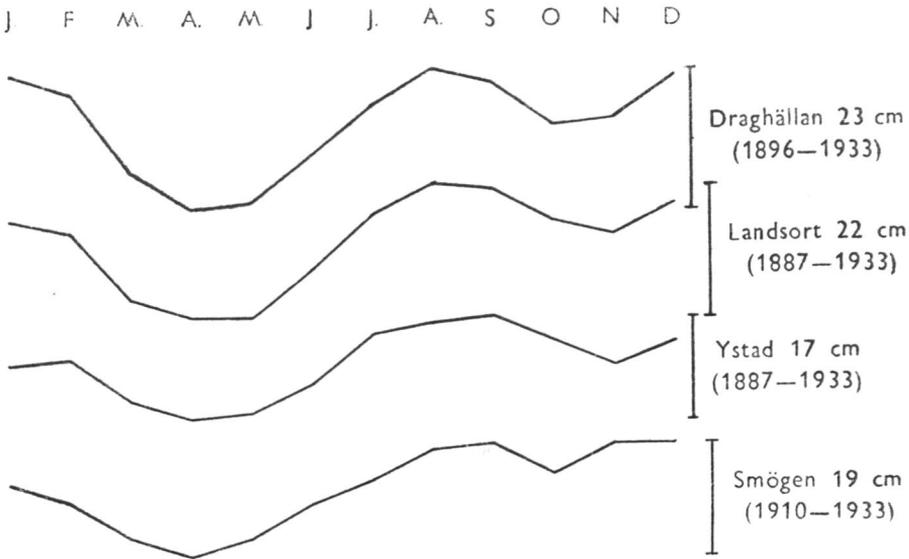


Fig. 2. Die Jahreskurven des Wasserstandes bei 4 Mareographstationen nach Monatsmitteln für lange Perioden, zusammengestellt nach Angaben in »Statens Meteorologisk-Hydrografiska Anstalts Årsbok».

Die Gezeiten sind durch ihre Halbtagsperiode und ihre Regelmässigkeit gekennzeichnet. Ungefähr jede sechste Stunde steigt das Wasser zu einer gewissen Höhe, um alsdann während einer gleich langen Zeit zum Ausgangsniveau zurückzusinken. Bei Neu- und Vollmond sind Ebbe und Flut besonders stark, mitten zwischen diesen Zeitpunkten besonders schwach. Es kommt mir jedoch so vor, als hätten die Algologen die Konstanz der Ebbe- und Flutgrenzen überschätzt. Oben wurde erwähnt, dass der jährliche Ablauf des Wasserstandes bei Smögen am Skagerack mit dem in der Ostsee übereinstimme. Um einen jeden Punkt der Kurve (Fig. 2) führen alsdann die Gezeiten ihre Bewegungen aus, weshalb sich das normale Ebbe- bzw. Flutzeichen nach einer im Vorsommer steigenden und im Herbst fallenden Kurve fortbewegt. Auf diesen Umstand komme ich bald zurück. Bei Gotland erreicht die Wirkung der Gezeiten nicht 1 cm und kann daher völlig unbeachtet bleiben.

Im Innersten der Ostseebuchten beläuft sie sich auf gegen 20 cm (Atlas of Finland, 1925, Text, S. 70). An der Küste der Ozeane wechselt die Gezeitenhöhe stark in verschiedenen Gegenden, indem sie ihre Maximalwerte in trichterförmigen Buchten erreicht.

Die Wellenbewegung in Meer und Seen ist allzu bekannt, als dass sie einer Beschreibung bedürfte. Sie bringt die Wasserlinie zum schnellen Hin- und Herbendeln um ihre Ruhelage. Die Periode ist von der Grössenordnung der Sekunde oder höchstens der Minute. Die Ausdehnung der Bewegungen nach Seite und Höhe schwankt zwischen Null und mehreren Metern. Die Wassergischt reicht auf steilen Ufern weiter als die zusammenhängende Fläche des Wellenkammes. Im Innern von Schärenhöfen, in seichten Buchten, in kleinen Binnenseen fehlt der Wellenschlag. Von da bis zu den dem offenen Meer ausgesetzten Ufern der äussersten Schären gibt es alle Zwischenformen. Gotland fehlt fast vollständig ein schützender Schärenhof, doch bietet die Topographie der Küstengewässer an einigen Stellen Schutz gegen Sturmwellen. Schwaches Wellenspiel kommt mehr oder weniger überall vor. Auf Grund der zusammenhängenden und geradlinigen Landkontur verursacht nur etwa die Hälfte aller Winde, nämlich die Meerwinde, Wellenschlag, der Rest kräuselt nur die Wasserfläche.

Die verschiedenen Arten von Niveauverschiebungen können in allerlei Kombinationen auftreten. In etlichen Binnenseen ist das Wasserniveau fast konstant, in anderen findet man markante Wasserstandschwankungen vor mit jährlicher Periode und bisweilen ausserdem längeren und weniger regelmässigen Perioden. In allen grösseren Seen kommt schliesslich beträchtlicher Wellenschlag vor. An geschützten Stellen des zentralen Ostseebeckens gibt es nur gewöhnliche Schwankungen des Wasserstandes mit ziemlich regelmässigen jährlichen Perioden; auf exponierten Ufern kommt Wellenschlag von wechselnder Stärke hinzu. An den Gezeitenküsten ist die Ebbe- und Fluterscheinung stets mit Wasserstandschwankungen gepaart und oft überdies mit Wellenschlag. Im letzterwähnten Fall sind die Niveaubewegungen der Wasserfläche in höchstmöglichem Masse zusammengesetzt und die Einwirkung eines jeden einzelnen von ihnen auf das Ufer lässt sich schwer feststellen.

Obwohl die Zonierung des Meeresufers von mehreren Forschern behandelt worden ist und die aufgestellten Systeme allgemein angewandt werden zur Charakterisierung der Uferstandorte, ist kein ernsthafter Versuch zur Klarlegung des Zusammenhanges zwischen Vegetationsgürtel und zonierendem Faktor unternommen worden. Viele Umstände deuten darauf hin, dass die Wasserstandschwankungen wenigstens bei der Ostsee eine entscheidende Rolle für das Entstehen einer Gürtelung der Vegetation auf dem Meeresufer spielen, weshalb es merkwürdig erscheint, dass das treffliche und mathema-

tisch genaue Material über den Ablauf und die absolute Höhe der Wasserstandschwankungen, das wir in den Kurven der zahlreichen selbstregistrierenden Mareographen besitzen, bisher nicht ausgenutzt worden ist zur Feststellung der Grenzen der Vegetationsgürtel im Verhältnis zu den Wasserstandschwankungen. Die Mareographen sind noch obendrein in das gleiche System einnivelliert, sodass man die Wasserstandschwankungen und damit auch die Lage der Gürtelgrenzen in verschiedenen Gegenden miteinander vergleichen kann. Indem man Linietaxierungen senkrecht zur Wasserlinie in geschützter Lage, wo ein Wellenschlag fehlt, ausführt und mit einem Nivellierinstrument die Grenzen der Gürtel im Verhältnis zum aktuellen Wasserstand abwägt, kann man mit recht grosser Genauigkeit die Grenzen absolut bestimmt und vergleichbar erhalten. Man braucht lediglich die erzielten Werte in Beziehung zum gleichzeitig registrierten Pegelwert zu setzen. Bestimmt man derweise die Niveaus für gleichgeartete geschützte Ufer in verschiedenen Gegenden, z. B. bei der Ostsee und an einer Gezeitenküste, so findet man den Zusammenhang zwischen Gürtelgrenzen und Bewegungen der Wasserlinie. Gleichermassen können die Vegetationsgürtel auf verschiedengearteten geschützten Ufern, wie beispielsweise Fels- und Wiesenufern, miteinander verglichen werden. Ich habe während eines Sommers vorbereitende Messungen auf Gotland durchgeführt, um die Methode zu erproben, und stellte dabei mangels eines selbstregistrierenden Mareographen auf Gotland einen eigenen Wasserstandmesser im Fischerhafen von Ljugarn auf, der einmal täglich während der Arbeitsperiode abgelesen wurde. Es zeigte sich indessen, dass der Wasserstand sich damals (im August) zu rasch veränderte, um mit diesem Instrument gute Werte zu erhalten, und dass meine Wasserstandskurve mit der des nächstgelegenen selbstregistrierenden Mareographen (Landsort) nicht vergleichbar war. Nachdem an derselben Stelle, wo mein einfacher Wasserstandmesser stand, ein Mareograph aufgestellt worden ist, werde ich baldmöglichst die Niveaubestimmungen für die Grenzen der Vegetationsgürtel wiederaufnehmen und sie auf ganz andere Gegenden als Gotland ausdehnen. Vorläufig fehlt mir somit ausreichendes Material, um die Frage der Bedingungen für die Zonierung der Ufervegetation endgültig zu beantworten, doch möchte ich gleichwohl in vorbereitender Form meine Gesichtspunkte in dieser Frage zum Ausdruck bringen.

Unter Meeresufer im botanischen Sinne verstehe ich grundsätzlich das Übergangsgebiet, dessen Vegetation soziologisch sowohl von der des Meeres als auch des Inlandes abweicht. Ersetzt man die Benennung Meer mit See, so gilt die gleiche Definition für die Seeufer. Zunächst handelt es sich darum, eine natürliche Abgrenzung der Uferregion zu finden.

Als die Algologen im 19. Jahrhundert ihre Regioneneinteilung für das Meer entwickelten, dehnten sie diese auf Teile des Ufers aus, weil dieses teil-

weise eine Algenvegetation hegt. Da sie einseitig auf die Algenvegetation Rücksicht nahmen, ist erklärlich, dass die Einteilung nicht natürlich für diejenigen Zonen wurde, in denen Elemente anderer ökologischer Beschaffenheit in grösserer Ausmass enthalten waren. Gleichzeitig legten sie ihrer Terminologie für die Regionen des Meeres auf dem Ufer »litus« zugrunde, einen Begriff, der ebenso viel zum Land wie zum Meere gehört. Um zu einem natürlichen System für die Einteilung der Uferregion in Zonen zu gelangen, kann man somit auf die traditionelle Anwendung der Fachwörter nicht Rücksicht nehmen.

Normgebend für die Abgrenzung des Ufers nach unten kann kein anderer Umstand sein als der, dass die zeitweilige Blosslegung infolge der Bewegungen der Wasserfläche in der Zusammensetzung der Vegetation zum Ausdruck gelangt. Die Blosslegung als solche, ein rein physikalisches Phänomen, darf aber nicht ohne weiteres für die Grenzziehung bestimmend gemacht werden, wie es KJELLMAN (1877) tat in seiner bekannten Definition der Litoralregion (l.c., S. 57), denn die Dauerhaftigkeit der Blosslegung spielt ökologisch eine entscheidende Rolle. Die Blosslegung durch Wellensaugung von etwa sekundenlanger Dauer, die hinunter nach der Ebbegrenze sich der Dauerhaftigkeit 0 nähernde Blosslegung an den Gezeitenküsten, kann vernünftigerweise die Existenz der obligaten Wasserpflanzen nicht gefährden, ebenso wenig wie ein hüpfender Fisch vom Aufenthalt in der Luft Schaden nehmen könnte. Sicherlich muss die Blosslegung einen gewissen, für verschiedene Arten und Individuen variierenden Schwellenwert überschreiten, bevor die Vegetationsverteilung dadurch beeinflusst wird. Unter den oben (S. 40—42) beschriebenen Bewegungen der Wasserfläche muss den Wasserstandschwankungen als den dauerhaftesten, bis hinunter zur Grenze der Blosslegung, überhaupt die grösste Bedeutung beigemessen werden, hernach den Gezeiten und zuletzt der Wellensaugung. Besonders bemerkenswert ist, dass die untere Grenze des Ufers vollständig durch die Blosslegung bedingt wird, unabhängig davon, ob das Wasser salzig, brackisch oder süss ist, weil der Salzgehalt nächst der Grenze keinen Veränderungen unterworfen ist und infolgedessen auch keine Zonierung hervorrufen kann. Die unteren Grenzen der Ufer bei Meeren und Binnenseen entsprechen somit einander und sind dort zu ziehen, wo die Gesellschaften von mehrjährigen submersen Wasserpflanzen, die keine langandauernde Blosslegung ertragen, aufhören und durch sommerannuelle Algen und Helophyten ersetzt werden. Derweise definiert, dürfte die untere Grenze des Ufers allorts bestimmt werden können und auch gleichwertig sein. Auf Gotland und wahrscheinlich auch an allen anderen gezeitenfreien Ostseeküsten hört das Ufer damit auf, dass die Algengesellschaften mit *Fucus vesiculosus* auftreten. Ich lasse somit die untere Ufergrenze verlaufen zwischen DU RIERZ' »*Fucus-Pylaiella*-Stufe« und der »Stufe der sommerannualen Faden-

algen» (1932, S. 68—71). Ebenso wie die Wasserstandschwankungen sowohl absolut wie relativ von Jahr zu Jahr variieren, fluktuiert auch die untere Ufergrenze etwas wenigens. Ein fixiertes bathymetrisches Niveau nimmt sie natürlich nicht ein. An der Ostsee herrscht in den Monaten April-Mai maximales Niederwasser, sodass *Fucus vesiculosus* an günstigen Wuchsplätzen gänzlich an die Wasserlinie heran zu liegen kommt. Dies zu beobachten, hatte ich auf Gotland, auf Åland und in der Gegend von Helsingfors Gelegenheit. Auf blankpolierten exponierten Felsplatten reicht *Fucus vesiculosus* im allgemeinen nicht zur Grenzlinie hinauf ausser in Spalten und Vertiefungen (vgl. DU RIETZ, 1932, S. 69). Diese Erscheinung ist von SERNANDER (1917, S. 109—110) derweise gedeutet worden, dass die obere Grenze für *Fucus vesiculosus* mit abnehmendem Salzgehalt Ostsee-einwärts in immer tiefere Lagen versetzt wird und er führt einige Beobachtungen anderer Forscher an. Da diese sich aber nicht auf exakte Messungen des Wasserstandes stützen, der übrigens variabel ist und nur durch mathematische Abstraktionen vergleichbar gemacht werden kann, ist ihnen kein Gewicht beizulegen, umso weniger, als ich verschiedentlich an der Ostsee die Art bis hinauf zur Niederwasserlinie reichen sah. DU RIETZ (l.c.) betont, dass *Fucus vesiculosus* und damit assoziierte Algenarten langandauernde Blosslegung nicht ertragen, und er führt Beispiele dafür an, dass extreme Niederwasser die erwähnten Gesellschaften vernichtet hätten (vgl. l.c., S. 70). Es erscheint daher zunächst recht eigentümlich, dass der Blasentang an den Gezeitenküsten so hoch oben wachsen soll, dass er regelmässig bei jeder Ebbe blossgelegt wird und dasselbe gilt in noch höherem Masse für einige weiter unten wachsende Braunalgen. Es ist jedoch zu bedenken, dass die Blosslegung durch den Gezeitenwechsel stets von kurzer Dauer ist und dass ihr Erholungsperioden folgen. So wächst der Blasentang an exponierten Stellen an der Ostsee auf Grund des ausgleichenden Einflusses der Brandung meist noch ein Stück oberhalb der absoluten Niederwasserlinie (DU RIETZ, 1932, S. 70). Ich stelle mir vor, dass die oberen Grenzen für die *Fucus-vesiculosus*-Gesellschaft bei der Ostsee, dem Atlantischen Ozean u. s. w. ökologisch gleichwertig sind und dass die normale Ebbe und Flut in ihrer ökologischen Wirkung sich nicht merkbar von dauerhafter Wassertränkung unterscheiden. Die Verschiebungen der Gezeitengrenzen, welche die Wasserstandschwankungen verursachen (siehe S. 41), wirken dagegen entscheidend auf die Assoziationsgrenzen sowohl bei der Ostsee wie den Weltmeeren ein. Durch Beachtung der Verhältnisse bei Seen, Binnenmeeren und Ozeanen bin ich somit zur Feststellung gelangt, dass die untere Grenze des Ufers längs der ökologischen Niederwasserlinie zu ziehen ist, die bei der Ostsee in geschützter Lage praktisch genommen mit der absoluten Niederwasserlinie zusammenfällt, in exponierter Lage etwas aufwärts verschoben ist und bei den Weltmeeren ungefähr der Niederwasserflut-

grenze folgt. Unter dieser Grenze gibt es stabile Unterwasserassoziationen, oberhalb derselben durch variable Blosslegung gekennzeichnete zufällige Algengesellschaften, die sich während der Hochwasserperioden entwickeln, jedoch bei niedrigem Wasserstand verschwinden. Daneben kommen dort Schilfe von Helophytencharakter vor, auch diese zeitweiliger Trockenlegung oder nur seichtem Wasser angepasst.

Ich wende mich jetzt der oberen Grenze des Ufers zu. In Übereinstimmung mit meiner Auffassung vom Ufer als einem Übergangsbereich zwischen der Vegetation des Meeres (bzw. der Seen) und der Vegetation des Inlandes ist die Grenze zu ziehen, wo die direkte Einwirkung des Meer- (bzw. See-) wassers auf die Vegetation aufhört. In Analogie mit der unteren Grenze des Ufers sollte, theoretisch gesehen, die obere mit der ökologischen Hochwasserlinie zusammenfallen. Eine derartige Definition ist indessen von geringem Wert, wenn nicht die Einwirkung des Hochwassers auf die Vegetation in verschiedenen Fällen bestimmt wird.

Das Vermögen, die Wassertränkung zu ertragen, schwankt für verschiedene Pflanzenarten und -Gesellschaften. Von der Niederwassergrenze aufwärts vermindert sich die Dauerhaftigkeit der Wassertränkung und daher ordnet sich die Vegetation in eine Anzahl zur Neigungslinie senkrechte Gürtel. Der Einfluss des Wasserstandes hört gleichwohl nicht mit der Wasserlinie auf, sondern beeinflusst das Grundwasserniveau im Boden und durch dessen Vermittlung auch die Vegetation ein Stück weit oberhalb der Wasserlinie. An exponierten Stellen am Meer reicht die Salzwassergischt weiter als die Meereswellen. Aus diesem Grunde ist es nicht möglich, eine absolute obere Grenze für die Einwirkung der Wasserbewegungen und für das Ufer zu ziehen. Sie muss ein bisschen konventionell werden. Dessenungeachtet können die Gürtel deutlich genug sein, es fragt sich nur, was zum Ufer zu zählen ist und was nicht. Charakteristisch für alle Ufer bei süßem sowohl wie salzigem Wasser ist das Vorkommen eines busch- und baumlosen Landstreifens, oberhalb dessen im ursprünglichen Zustand stets Buschwerk und Wald folgen, falls es nur das Klima gestattet. Man wäre aus diesem Grunde geneigt, die obere Grenze des Ufers mit der des waldfreien Gebietes zusammenfallen zu lassen und den Mangel einer Busch- und Baumschicht unter unberührten Naturverhältnissen als physiognomischen Indikator für das Ufer zu verwenden. Ein Vergleich niedriger Ufer auf Åland mit *Hippophaës rhamnoides*, in den Schärenhöfen von Nyland und Stockholm mit *Alnus glutinosa* und auf Gotland mit der Kiefer als der nächsten Busch- oder Baumpflanze am Ufer zeigt sogleich, dass die durch die erwähnten Holzpflanzen dargestellten Grenzen verschiedenwertig sind. Auf dem relativ niedrigsten Niveau wächst *Hippophaës*. Nach PALMGRENS (1912) Beschreibungen und eigenen Beobachtungen auf Åland ist jede Vegetation unterhalb des *Hippophaës*-Saumes halophil betont und

dem Ufer zuzurechnen. Inwiefern die *Hippophaës*-Gebüschselbst dem Ufer zuzuzählen wären, kann ich mit dem verfügbaren Material nicht sicher entscheiden. Es scheint doch so, alsob wenigstens die äussersten Setzlinge zur direkt von Salzwasser beeinflussten Vegetation gehören würden, während die obersten wegsterbenden Teile des Gebüsches ausserhalb der Reichweite des Meerwassers liegen. So ist PALMGREN (1912), der der Art ein eingehendes Studium gewidmet hat, zur Auffassung gelangt, dass *Hippophaës* auf Åland im allgemeinen sich in Konkurrenz mit anderen Holzpflanzen nicht zu behaupten vermag, jedoch auf den Meeresufer auf einem schmalen Streifen eine Freistatt gefunden hat und zwar dank ihrer etwas grösseren Resistenz dem Salzwasser und vielleicht auch hohem Grundwasserniveau gegenüber als beispielsweise *Alnus glutinosa*. Weiter landeinwärts nimmt jedoch die letzterwähnte Art überhand und in den Gegenden, in denen *Hippophaës* fehlt, bildet oft die Schwarzerle die Waldgrenze gegen das Meer. Gleicherweise ist *Alnus glutinosa* bei Binnenseen gewöhnlich die erste Baumart oberhalb des Uferstreifens. Es deutet dies darauf hin, dass es die Sumpfigkeit des Bodens ist, die dem weiteren Vordringen der Erle auf dem Ufer auch beim Meere Einhalt gebietet. Innerhalb der Erlenborte folgt schliesslich eigentlicher Wald. Auf Gotland grenzt der Föhrenwald direkt an den waldfreien Uferstreifen. Auch was die Kiefer anbelangt, dürfte es meistens das Grundwasserniveau im Boden sein, das die Grenze gegen das Ufer bestimmt. Die Konkurrenz mit der Schwarzerle hält vielleicht den Nadelwald etwas zurück, sodass er in erlenfreien Gegenden teilweise den Platz des Erlengebüsches einnimmt, ohne aber deswegen ebenso weit gegen das Wasser hinter zu gehen.

Der Nadelwald kann keinesfalls zum Ufer gezählt werden. Der Erlenwald, bzw. das Erlengebüsch, ist in der Regel typisch ufergebunden und folgt diesem als ein schmaler Streifen, aber die Untervegetation ist auch beim Meer so frei von halophilem Einschlag, dass er nicht gut dem Ufer zugerechnet werden kann. Das gleiche gilt für die älteren Partien des *Hippophaës*-Gebüsches. Die jüngsten niedriggewachsenen Wurzeltriebe von *Hippophaës* dringen in das von Salzwasser direkt überspülte Gebiet vor, doch kann man, ohne einen grösseren Fehler zu begehen, den Sachverhalt so verallgemeinern, dass das Ufer einer Holz- oder Gebüschschicht ermangelt und aus einer wiesen- oder heideartigen Vegetation besteht. Auf trockenem Uferboden mit relativ starker Neigung erstreckt sich der Erlenwald fast bis zur Hochwasserlinie, auf niedrigeren und sumpfigeren Ufern macht er infolge höheren Grundwasserstandes früher halt und er lässt nun einen Wiesenstreifen zwischen sich und dem eigentlichen Ufer. Die Abgrenzung desselben nach oben muss somit auf der Grundlage der Feld- und Bodenschicht vorgenommen werden, obwohl das Auftreten der Gebüsch- und Holzschicht in der Praxis ein ungefähres

Abgrenzen des Ufers erleichtert. Ich definiere somit die obere Grenze des Ufers derweise, dass sie die obere Grenze für diejenigen Assoziationen ist, deren Vorkommen durch zeitweilige Überschwemmung durch Hochwasser, Gezeiten oder Wellenschlag (einschliesslich Wellengischt) bedingt ist. Auf losen Bodenarten wird die Grenze gewöhnlich durch Gefässpflanzengesellschaften gebildet, auf Felsen wiederum herrschen Flechtenassoziationen vor. Eine gebührende Klarlegung des Verhältnisses zwischen Überschwemmung und Vegetation ist noch nicht geleistet worden, weshalb meiner Definition der oberen Grenze des Ufers überwiegend grundsätzliche Bedeutung zukommt. In den Triftwällen hat man einen sicheren Beweis dafür, dass das Gebiet unterhalb gelegentlich überschwemmt worden ist, es ist aber nicht ebenso sicher, dass diese Überschwemmung die Assoziationsverteilung entscheidend beeinflusst hat.

Aus obiger Darlegung ist hervorgegangen, dass es oberhalb der von mir für den Begriff Ufer fixierten Grenze allerlei Vegetation gibt, die in einer deutlichen Beziehung zur Nähe des Meeres, bzw. der Seen, steht, beispielsweise *Hippophaës*- und Erlengebüsch, Wiesengürtel, Flechtengürtel u. s. w. Die meisten Forscher haben aus ihr eine besondere Zone gebildet, z. B. BRENNERS »Supralitoral«, SERNANDERS »Epilitoral«, DU RIETZ' »Aerohalin«. Es ist aber nicht richtig, diese Vegetation zu einer Zone zusammenzuführen, denn eine solche verlangt fortlaufende und wenigstens parallelisierbare Grenzen, was es aber in diesem Falle nur für die untere Grenze gibt, kaum aber für die obere. Die letztgenannte ist nämlich durch ganz verschiedenwertige Faktoren bedingt, wie klimatische (Wind und Luftfeuchtigkeit), edaphische (Bodenbeschaffenheit, Grundwasserverhältnisse, Topographie etc.), Verbreitungsfaktoren (Vorkommen der Pflanzenarten) u. a. m. Eine gleichartige schwache Uferabhängigkeit muss der zeitweilig blossgelegten Vegetation auf dem obersten von den Gezeiten noch berührten Teil des Meeresgrundes zugeschrieben werden mit deren Braunalgenassoziationen und submersen Gefässpflanzen, die zur Blüte die Wasseroberfläche erreichen müssen.

Da das Ufer ein Übergangsgebiet zwischen zwei ökologisch stark abweichenden Vegetationstypen ausmacht, dem des Landes und dem des Meeres (bzw. der Seen), ist a priori annehmbar, ja fast selbstverständlich, dass die Wasserpflanzen im unteren Teil vorherrschen, während die Landpflanzen im oberen dominieren, und dass eine Aufteilung in einen marinen Teil und einen terrestrischen Teil der tatsächlichen Anordnung der Vegetation entsprechen würde. Man braucht bloss die erste beste Beschreibung der Vegetation der Meeresufer zu studieren, um die Richtigkeit der Annahme bekräftigt zu erhalten.

HÄYRÉN (1914) unterscheidet in Tvärminne einen *Cladophora*-Gürtel mit nur Algen, wie *Cladophora*-Formen, *Pylaiella littoralis*, *Gobia baltica*, *Eudesme*

*virescens*, *Chorda filum*, *Ceramium*- und *Enteromorpha*-Formen u. s. w., oberhalb desselben einen *Calothrix*-Gürtel mit blaugrünen Algen, worauf der »Wellengürtel« mit dominierenden *Verrucaria maura* auf den Urgesteinfelsen folgt. Es ist offenbar, dass der *Cladophora*-Gürtel mit seinen reinen Unterwasserpflanzen, Algen, der marinen Vegetation zuzuzählen ist, während der *Verrucaria maura*-Gürtel, der aus Landpflanzen, Flechten, konstituiert wird, der terrestrischen Vegetation zugeteilt werden muss. Der *Calothrix*-Gürtel nimmt eine Zwischenstellung ein und ist übrigens unbedeutend. Indessen dürften HÄYRÉNS Angaben bezüglich der Ausdehnung der Gürtel im Verhältnis zum Niederwasserniveau auf falscher Schätzung beruhen, was vielleicht davon herrührt, dass er sein Untersuchungsgebiet nur während des Hochsommers besucht hat. Der *Cladophora*-Gürtel wird nämlich sicher beim maximalen Niederwasser des Frühjahrs (die Algen zu diesem Zeitpunkt noch nicht entwickelt) blossgelegt und der *Calothrix*-Gürtel pflegt sogar während der relativen Niederwasser des Sommers entblösst zu werden. Von den Gefässpflanzen zählt HÄYRÉN *Festuca distans* (= *Puccinellia retroflexa* Holmb.), *Agrostis alba* (= *A. stolonifera* L.) und *Juncus Gerardi* zum Niveau des *Verrucaria maura*-Gürtels (l.c., S. 64).

DU RIETZ (1925 c und d) führt für die Insel Jungfrun in Kalmarsund und für den Schärenhof von Stockholm u. a. folgende Vegetationsgürtel an: 1) den Gürtel der sommerannuellen Fadenalgen, der offenbar HÄYRÉNS (l.c.) *Cladophora*-Gürtel entspricht, 2) den *Zyanophyzeen*-Gürtel<sup>1</sup>, dem *Calothrix*-Gürtel HÄYRÉNS entsprechend, und 3) den *Maura*-Gürtel als Gegenstück des *Verrucaria maura*-Gürtels bei HÄYRÉN.

Die Untersuchungen HÄYRÉNS und DU RIETZ' hatten in erster Linie Felsenküsten mit Algen- und Flechtenvegetation zum Gegenstand. Für die niedrigen Ufer der Ostsee unterscheidet BRENNER (1916) eine subsaline Zone — ihre Charakterpflanzen sind die Helophyten *Arundo Phragmites* (= *Phragmites communis* Trin.), *Scirpus lacustris* und *Sc. Tabernaemontani* sowie *Sc. parvulus* — oberhalb der subsalinen eine saline Zone mit *Scirpus uniglumis*, *Triglochin maritima*, *Glaux maritima*, *Juncus Gerardi*, *Verrucaria maura*, also typischen Landpflanzen bis auf *Sc. uniglumis*, die eine Zwischenstellung einnimmt gleich dem *Calothrix*-Gürtel bei HÄYRÉN und dem *Zyanophyzeen*-Gürtel bei DU RIETZ.

Die angeführten Gürtelteilungen zeigen deutlich, dass auf dem Ufer eine wichtige Grenzlinie existiert, die eine untere Zone mit dominierenden Wasserpflanzen, wie Algen und Schilfpflanzen, und eine obere Zone mit Landvegetation von Flechten und Gefässpflanzengesellschaften von terrestrischem Typ von einander trennt. Auf der Grenze zwischen diesen beiden Zonen

<sup>1</sup> Später hat DU RIETZ (1932, S. 71) den *Zyanophyzeen*-Gürtel zu einem *Zyanophyzeen*-Horizont degradiert.

liegt gewöhnlich ein schmaler Gürtel von intermediärer Beschaffenheit. Wenn eine Grenze gezogen werden soll zwischen dem Marine und Supramarine, bezw. Lacustrine und Supralacustrine, soll diese natürlich zwischen Gesellschaften von aquatischem und terrestrischem Typ verlaufen, welche Ansicht auch DU RIETZ (1925 c und d) vertritt. Wenn BRENNER (1916) und SERNANDER (1917) die marine Zone sich so weit erstrecken lassen, als das Meerwasser in der Form einer zusammenhängenden Fläche oder der Sturmigicht reicht, haben sie alles auf den Wirkungskreis eines einzigen physikalischen Faktors gesetzt und vielleicht auch dessen Einfluss auf die floristische Zusammensetzung beachtet, jedoch den in diesem Zusammenhang bedeutungsvolleren Vegetationscharakter vernachlässigt. BRENNERS Einteilung lässt auch die wichtige marine Grenze nicht zu ihrem Recht gelangen, wenn er das Ufer, das Litorale, direkt in drei gleichgestellte Zonen einteilt. Gleicherweise unterscheidet DU RIETZ nicht eine eigentliche Uferregion, sondern lässt die untere Hälfte des Ufers eine Unterabteilung der »Hydrohalophyten-Stufe« (1932, S. 68—71) ausmachen, während er demgegenüber die Grenze zwischen dem Ufer und dem Inland zum Ausdruck bringt, indem er oberhalb der »Hydrohalophyten-Stufe« von der »euterrestrischen Stufe« (l.c., S. 85) spricht.

Der aquatische Teil des Ufers trägt eine sehr einförmige und inhomogene Vegetation, weshalb sich eine weitere Aufteilung im allgemeinen erübrigen dürfte. Das terrestrische Ufer dagegen hat durchgehend zum mindesten zwei deutliche Vegetationsgürtel, z. B. auf den Kalkfelsen Gotlands einen *Verrucaria*-Gürtel und einen oberen *Xanthoria parietina*-Gürtel, auf niedrigen Wiesenufern einen unteren *Juncus Gerardi-Agrostis stolonifera*-Gürtel und einen oberen *Festuca rubra*-Gürtel. Für die Urgesteinfelsen an der Ostküste Schwedens unterscheidet DU RIETZ (1932) drei Unterzonen, die teilweise weiter aufgeteilt werden. Die Vorteile einer Dreiteilung an Stelle einer Zweiteilung des terrestrischen Ufers treten meiner Ansicht nach durch DU RIETZ' Darstellung der Flechten-Gürtel nicht überzeugend hervor. In Anlehnung an den genannten Forscher glaubt STERNER (1933) für Rechnung der niedrigen Wiesenufer möglicherweise eine Aufteilung des *Festuca rubra*-Gürtels in zwei durchführen zu können, die er 1) die *Festuca rubra*-Wiese und 2) die krautreiche *Festuca rubra*-Wiese nennt. Trotz zahlreicher Linientaxierungen scheint STERNER selbst über die Berechtigung der Aufteilung im Zweifel zu sein und ich glaube, dass eine solche generell nicht der tatsächlichen Gruppierung der Vegetation entspricht.

Eine heikle Frage ist nun die Parallelisierbarkeit der Gefäßpflanzen- und der Flechtengürtel. Das Verhältnis der Flechten zum Substrat und zur Salzwasserimprägnierung ist viel direkter als das der Gefäßpflanzengesellschaften, weshalb eine Parallelisierung nicht ohne gründliche Untersuchung gutgeheissen werden kann. Die Frage ist keineswegs leicht zu entscheiden und

Versuche in dieser Richtung gibt es praktisch genommen keine. Die Gürtelgrenzen auf der Basis der Wiesenfragmente der Felsen zu vergleichen, ist ziemlich nutzlos, weil die Gefässpflanzenassoziationen grosse Flächen erfordern, wenn die Grenzen zwischen ihnen durch statistische Analyse festgestellt werden sollen. Grössere Aussichten auf Erfolg bietet schon das Studium der Flechtenassoziationen auf in etlichen Uferwiesen vorkommenden Blöcken und Felsfragmenten, gerade auf Grund der empfindlicheren Reaktion der Flechten auf Veränderungen in den Standortfaktoren. Der zweckmässigste Ausweg zur Lösung der Frage ist meine auf S. 42—43 vorläufig beschriebene Nivellierungsmethode. Durch wiederholte Messungen der Höhe der Gürtelgrenzen über einem mathematisch fixierten Niveau, vorerst in geschützter Lage an gezeitenfreien Küsten, dann bei verschiedenen Graden der Exposition und Gezeitenbewegungen, kann ein statistisch einwandfreies Material über die Gürtelbildung gewonnen werden.

Die Vegetationsgürtel des Meeresufers sind in einer bestimmten Folge senkrecht zur stärksten Neigung angeordnet. Diese Gürtelbildung nenne ich eine solche erster Ordnung. Unter gleichen Verhältnissen liegen alle Punkte einer Gürtelgrenze auf dem gleichen Niveau. Nun gibt es indessen oft Vertiefungen im Ufer auf undurchdringlichem oder schwerdurchdringlichem Grund wie beispielsweise auf festem Felsgrund, Ton, Moränemergel, Feinsandboden und dgl., in denen bei sinkendem Wasserstand oder nach Regen Wasser stagniert, sodass der Wasserspiegel in ihnen ein höheres Niveau einnimmt als das Meer, bzw. der See, im gleichen Zeitpunkt. Die im Verhältnis zur Umgebung dauerhaftere Wassertränkung wirkt in diesem Falle auf die Vegetation ein, sodass in der Vertiefung ein eigenes System von Gürteln entsteht. Die Gürtel selbst sind die gleichen wie auf dem Ufer im ganzen genommen, sie liegen aber auf einem höheren Niveau und haben eine andere vertikale Ausdehnung. Ich nenne dieses Phänomen Gürtelbildung zweiter Ordnung. In den später behandelten Salzstellen, den »Skonor«, haben wir einen besonders interessanten Fall einer Gürtelbildung zweiter Ordnung. Es versteht sich von selbst, dass diese sekundären Gürtel den entsprechenden Vegetationsgürteln erster Ordnung gleichzustellen und nicht schematisch der Zone zuzuzählen sind, in deren Niveau sie liegen. Wenn DU RIETZ (1932, S. 73) bezüglich des unteren Hygrohalins schreibt: »Felsstümpel mit brackischem Wasser sind in dieser Stufe sehr häufig. Ihre Vegetation wird meistens von der *Enteromorpha intestinalis*-Konsoziation beherrscht; nur im untersten Teil der Stufe kann bei besserem Wasserumsatz diese Konsoziation von der *Cladophora crystallina*-Konsoziation ersetzt sein«, lässt er das Niveau und nicht die Vegetation für die Zonengrenzen entscheidend sein. Die erwähnten Algenassoziationen müssen natürlich, unabhängig von der Höhe über dem Meer, zu DU RIETZ' tiefer gelegenen »Zone der annualen Fadenalgen« gezählt werden.

Nach meiner Darstellung der Zonierung der Ufer sind die Wasserstandsschwankungen der tonangebende Faktor und infolgedessen ist dieselbe Zoneneinteilung anwendbar für sowohl See- wie Meeresufer. Es erscheint vielleicht merkwürdig, dass dem Salzgehalt des Meerwassers nicht eine Einwirkung auf die Zoneneinteilung zugeschrieben wird, tatsächlich ist er aber von untergeordneter Bedeutung, wenigstens für die Hauptabteilungen des Systems, und ich halte diesen Umstand für das stärkste Kriterium dafür, dass meine Einteilung generell berechtigt ist. Grundsätzlich sind der Wasserfaktor und der Salzfaktor unabhängig voneinander auf den Meeresufern, in der Praxis aber ist der letztere an den ersteren gekoppelt. Der Salzvorrat muss ständig vom Meerwasser erneuert werden, ansonst der Salzfaktor in kurzem auf Null reduziert wird. Damit will ich aber nicht gesagt haben, dass nicht die Salzigkeit im Meerwasser die Zusammensetzung der Vegetation beeinflussen würde. Im Gegenteil ist der Einfluss gross. Die Algenassoziationen auf dem aquatischen Teil des Ufers sind verschieden bei salzigem und süssem Wasser; auf dem terrestrischen Teil der Meeresufer finden wir halophile Arten und Halophilengesellschaften, die auf den Seeufern fehlen. Die Vegetationsgürtel sind nicht die gleichen, aber die gleiche Zoneneinteilung gilt für alle Arten von Ufern. Inwiefern eine allgemeingültige weitere Aufteilung der aquatischen und terrestrischen Teile des Ufers durchführbar ist, kann dagegen in Frage gestellt werden und macht exakte Linientaxierungen und Niveaumessungen unter verschiedenen Verhältnissen erforderlich. Denken wir uns den Salzfaktor vom Wasserfaktor isoliert, so ist die Salzwirkung am grössten an der Grenze zwischen dem aquatischen und dem terrestrischen Teil des Ufers und nimmt von dort normal landeinwärts ab, bis sie aufhört. Bei salzigeren Meeren ist der Salzfaktor, absolut genommen, grösser im Wasser und kann dann auch zur Ursache einer abweichenden Vegetation werden. Etwas weiter oben auf dem terrestrischen Uferanteil hat der Salzfaktor dieselbe Intensität wie bei einem schwächer salzigen Meer und an der Grenze seines Wirkungsbereiches dieselbe Intensität wie bei Süsswasser. Wäre nur der Salzfaktor vorhanden, so würde bei Süsswasser überhaupt kein Ufer im Sinne eines botanischen Übergangsbereiches existieren und mit zunehmendem Salzgehalt würden die Breite und Zahl der Vegetationsgürtel auf dem Ufer zunehmen. Trotz der dominierenden Einwirkung des Wasserfaktors und dessen Verkoppelung mit dem Salzfaktor ist es möglich, dass die Zahl der unterscheidbaren Gürtel auf dem terrestrischen Teil des Ufers grösser ist bei stark salzigen Meeren als beispielsweise bei der Ostsee. Ich denke hier in erster Linie an den *Puccinellia maritima*-Gürtel auf den Marschländern des Atlantischen Ozeans. Bei der Ostsee findet sich der gleiche Gürtel nur um Stellen mit Salzanreicherung. Allenfalls vertritt der erwähnte Gürtel auf salzigeren Standorten den *Scirpus uniglumis*-Gürtel des brackischen Wassers. Übrigens

ist auffallend, wie schwach der erforderliche Salzgehalt im Meerwasser sein kann, damit eine typisch halophile Ufervegetation entstehen soll.

Durch Wasserverdunstung und Adsorption kann eine Anreicherung der Salze vor sich gehen auf Ufern von schwach salzigen Meeren. Noch im Innern der Bottenwiek in Lohtaja (LEIVISKÄ, 1908, Fig. 4) ist man sog. Salzausbühlungen mit einer auskristallisierten Salzkruste auf dem Boden begegnet.

Schliesslich sei noch in aller Kürze die Terminologie der Zoneneinteilung berührt. Von einem jeden Ausdruck kann verlangt werden, dass der ihm zugeteilte begriffliche Inhalt mit dem allgemeinen Sprachgebrauch übereinstimme. Falls ein Fachausdruck durch irrtümliche Auffassung eine vom allgemeinen Sprachgebrauch abweichende Bedeutung erhalten hat, ist der Fehler zu korrigieren. Dies ist mit den alten pflanzengeographischen Fachausdrücken »litoral« und »marin« der Fall, die erstmals von LINNÉ eingeführt wurden. Seine ursprüngliche Definition für das Litorale (lat. litus = Ufer, ehestens am Meer) in der Philosophia Botanica, S. 265: »Littora maris Arena, sive Sabulo, sale impraegnato, maris fluctibus ventisque exposita« kann, ökologisch verwendet, für mein Meeresufer noch gelten. In Übereinstimmung mit der Definition verwandten die Pflanzensystematiker die Artnamen *litoralis* und das von LINNÉ synonym gefasste *maritimus* als Bezeichnung für eigentliche Meeresuferpflanzen, sogar mit dem Schwerpunkt auf dem terrestrischen Teil des Ufers, z. B. *Mentha litoralis*, *Angelica litoralis*, *Glaux maritima*, *Cakile maritima*, oder bei Vorkommen auch auf dem aquatischen Teil des Ufers, z. B. *Triglochin maritima*, oder vorzugsweise dort, z. B. *Suaeda maritima*, *Scirpus maritimus*, *Ruppia maritima*. Es ist daher, wie SERNANDER (1917, S. 124) betont, höchst bedauerlich, dass das Litorale auf Grund der einseitigen Einstellung der Algologen und deren fehlerhafter ökologischer Beurteilung eines physikalischen Phänomens, der Gezeiten, in der Regionenfolge herabgesetzt worden ist. Im Gegensatz zu SERNANDER bin ich aber doch der Meinung, dass eine Änderung der Terminologie vorgenommen werden soll, damit allgemeiner Sprachgebrauch und Begriffsinhalt sich decken. Den Ausdruck Litorale fasse ich somit als Synonym zu Meeresufer im eigentlichen Sinne auf. Im gleichen Sinne verwendete BRENNER (1916) den Ausdruck Litorale. Unter Supralitorale verstehe ich das oberhalb des eigentlichen Ufers gelegene Gebiet, dessen Vegetation noch in der einen oder anderen Weise vom Meerwasser berührt wird, ob dies nun durch Vermittlung des Grundwasserniveaus erfolgt, durch vom Wind herangetragene Salzwasserpartikel oder durch Trift und dgl.. DU RIETZ' (1925 a, S. 53; b, S. 53; c, S. 334 u. d, S. 363, sowie 1932, S. 85) »Aerohalin« entspricht meinem Supralitorale, der Name erfasst aber nur eine Form der maritimen Einwirkung und ist daher irreführend. Im Unterschied zum Litorale ist das Supralitorale keine eigentliche Zone, weil ihm eine einheitliche, definierbare obere Grenze

fehlt. In gleicher Weise kann man von einem Sublitorale sprechen, worin die von der Ebbe entblösten Teile des Meeresgrundes enthalten wären, die auf der Grundlage des Vegetationscharakters nicht zum Ufer gezählt werden können, deren Vegetation und Flora aber doch einigermaßen durch die Blosslegung modifiziert werden. Hierher könnte man auch die submersen Wasserpflanzen zählen, die zur Blüte die Wasserfläche erreichen müssen (vgl. BRENNER, 1916, S. 174). Das Sublitorale ist am besten entwickelt bei extremen Gezeitenküsten. Sublitorale, Litorale und Supralitorale bilden zusammen das Meeresufer im weiten Sinne. Für keine anderen Zonen sollten Zusammensetzungen mit »litoral« Verwendung finden dürfen, sofern man nicht etwa die ganze Regioneneinteilung von der Tiefe des Meeres bis hinauf zu den Spitzen der Berge auf die Uferregion gründet.

Für die beiden Unterabteilungen des Litorale, das aquatische und das terrestrische Ufer, habe ich keine besseren Benennungen gefunden als Wasserufer oder Hydrolitorale und Landufer oder Hygrolitorale<sup>1</sup>. Das Glied »litoral« gibt ohne weiteres an, dass es sich um ein Übergangsgebiet zwischen Land und Meer handelt mit Wasserbewegungen als Begleiterscheinung, das Zusammensetzungsglied »hydro«, bzw. »hygro«, zeigt an, dass das Hydrolitorale hauptsächlich von Hydrophyten bevölkert und wassergetränkt ist, während das Hygrolitorale eine mehr oder weniger hygrophile Vegetation birgt und feuchtigkeitsbetont ist. Die Ausdrücke Wasserufer und Landufer wiederum sagen aus, dass es sich um einen Teil des Ufers handelt, der zum Wasser, bzw. Land, gehört. Soll eine marine Grenzlinie gezogen werden, so hat sie natürlich zwischen dem Wasserufer und dem Landufer zu verlaufen, indem sie das Ufer gleichmässig zwischen Meer und Land teilt. So hat früher DU RIETZ (l.c.) die Sachlage aufgefasst. Gibt man, wie dies BRENNER (1916, S. 182) und SERNANDER (1917, S. 91) taten, dem Marine eine so grosse Ausdehnung, dass es auch das Litorale umfasst, so heisst das auf die Ursache und nicht auf die Wirkung abstellen. Schon LINNÉ (*Stationes plantarum*, S. 74) verlegte die marine Grenze an die richtige Stelle.

Was die weitere Aufteilung des Land- und Wasserufers anbelangt, schliesse ich mich SERNANDERS (1917) Ansicht an, wonach es »wenigstens bis auf weiteres am geeignetsten sein dürfte, die rein topographischen Bezeichnungen oberes und unteres (bzw. mittleres) zu gebrauchen an Stelle von solchen Ausdrücken wie 'Wellengürtel', 'saline Stufe' u. s. w., durch die eine gewisse ökologische Eigenschaft hervorgehoben wird, deren Anwendbarkeit auf einen jeden edaphischen Fall diskutabel sein kann« (Orig. Schwedisch, l.c., S. 89). Ich möchte hinzufügen, dass immer noch unbewiesen ist, dass die Vegetations-

<sup>1</sup> DU RIETZ' Benennung »Hygrohalin« charakterisiert gut das Landufer, die entsprechende Benennung für das Wasserufer »Hydrohalin« unterscheidet dieses nicht von den Zonen des Meeres.

gürtel des Landufers auf verschiedenen Standorten und in verschiedenen Gegenden parallelisiert werden können und folglich eine generelle Weiteraufteilung durchgeführt werden kann.

Auch für die Seeufer eignen sich die Benennungen Wasserufer und Landufer, zwischen denen die lakustrine Grenzlinie verläuft. Als Gegenstück zum Supralitorale gibt es meistens nur einen grundwasserbedingten Schwarzergürtel oberhalb des eigentlichen Ufers. Einen völlig geeigneten Ausdruck für diesen habe ich noch nicht gefunden.

Tabelle VI. Übersicht über die Zoneneinteilung des Meeresufers.

Meeresufer im weiten Sinne	terrestrisch od. supra- marin	euterrest- risch	Inland	<i>Grenze für die Einwirkung des Meerwassers</i>	
			Litorale	Ufer im eigentlichen Sinne	Supralitorale { oberster Trittwall ökologische Hochwasserlinie
	Hygrolitorale od. Landufer ökologische Normal- wasserlinie				oberes unteres
	marin oder subterrest- risch	eumarin	Hydrolitorale oder Wasserufer ökologische Niederwasserlinie		
Sublitorale { <i>Grenze für Blosslegung</i>					

#### IV. Ufertypen.

Unter Ufertypen verstehe ich die Abstraktion solcher Meeresufer, deren Flora unter Berücksichtigung sämtlicher Uferzonen eine einheitliche und charakteristische Zusammensetzung aufweist, die sie deutlich von anderen Ufern unterscheidet. Im Unterschied zu den Uferzonen sind die Ufertypen ein Ausdruck für die Verteilung der Arten und Pflanzengesellschaften in horizontaler Richtung. Ihre hauptsächliche Aufgabe ist, die Charakteristik eines beliebigen Ufers zu erleichtern, ohne dass man soziologische Analysen durch alle Zonen vorzunehmen oder lange Verzeichnisse über den Artenbestand aufzustellen braucht.

Überprüft man die Typeneinteilungen, an die man sich bei der Beschreibung der Meeresufervegetation oder der Behandlung der Uferpflanzenverteilung gehalten hat, merkt man gleich, dass der botanische Begriff des Ufertyps allgemein mit dem geologischen Ufertyp vermischt worden ist, der

nur auf die Topographie, den geologischen Grund und die Bildungsweise Rücksicht nimmt, die Vegetation aber unbeachtet lässt. Der Grund ist sicher in der recht grossen Übereinstimmung zu suchen, die die beiden Typen aus natürlichen Gründen aufweisen. Einige Beispiele aus der Literatur über die nordeuropäischen Meeresufer mögen die Wichtigkeit einer Abgrenzung der Typen nach rein botanischen Gesichtspunkten dartun.

BRENNER (1916) wählt den geologischen Grund am Ufer zur Haupteinteilungsgrundlage und gelangt derweise zu folgenden Typen: I. Felsufer, II. Stein- und Kiesufer, III. Sandufer, IV. Tonufer und V. Schlamm- und Humusufer. Bei der Beschreibung des Artenbestandes teilt er sie weiter ein nach der Lage zum Meer, im äusseren oder inneren Schärenhof. Zu welcher paradoxalen Konsequenzen seine Einteilung führt, geht aus einigen Zitaten hervor. Über den geologischen Grund schreibt er (l.c., S. 179): »Dessen Einfluss hört indessen zum grossen Teil auf, sich geltend zu machen, sobald das Ufer eine geschützte Lage und schwache Neigung hat« (Orig. schwedisch). An einer anderen Stelle (l.c., S. 186—187) sagt er: »Je schwächer geneigt das Steinufer ist, desto grösser sind die Teile, die vom Supralitorale ausgehend, mit Humus und einer zusammenhängenden Pflanzendecke bekleidet sind. Wo diese bis zur salinen Zone gelangt ist, ist das Ufer ehestens der Kategorie der Humusufer zuzuzählen« (Orig. schwedisch). Dieser wichtige Gesichtspunkt kommt zum mindesten nicht zum Ausdruck in seiner Einteilung, die u. a. einen Typ, Tonufer, enthält, der auf folgende merkwürdige Weise charakterisiert wird: »IV. Tonufer sind stets langseicht und gut geschützt und gehören zur nächsten Gruppe«.

EKLUND (1924) unterscheidet zwischen 1) Felsufern, 2) Steinufern, 3) Kies- und Sandufern sowie 4) »grasigen Ufern«. Aus der Benennung für die letzte Gruppe erhält man leicht die Vorstellung, dass man es hier tatsächlich mit botanischen Ufertypen zu tun hat, wird aber durch folgende Aussage aus diesem Irrtum gerissen (l.c., S. 172): »Ganz natürlich ist, dass die soeben in Kürze erwähnten Ufertypen rein morphologisch nach Beschaffenheit oder Aussehen nahezu gleich sein werden, ob man ihnen im äusseren oder inneren Schärenhof begegnet, ob sie eine exponierte Lage einnehmen oder nicht u. s. w. Diese Faktoren drücken dagegen der Vegetation ein mächtiges Gepräge auf und diese ihrerseits dem Ufer selber . . .« (Orig. schwedisch).

EKLUNDS weitere Aufteilung der Felsufer (l.c., S. 169) in a) die steilen mit einer Neigung von rund  $45^\circ$  oder  $> 45^\circ$  und b) die  $\pm$  flachen mit einer Neigung von  $< 45^\circ$ , ist aus der Luft gegriffen und findet kein Gegenstück in der Vegetation. Aus den Illustrationen geht hervor, dass seine Steinufer oft aus beweglichem Material aufgebaut sind, d. h. solchem, das von den Wellen verrückt wird, weshalb es, unabhängig von der Gruppierung der Bodenlehre nach der Korngrösse, eher nach Massgabe der Bildungsweise

Uferkies genannt werden sollte. Sein Kies wiederum ist wahrscheinlich sehr fein und nähert sich dem Sande.

Wenn ULVINEN (1937, S. 20) schreibt: »Selbst habe ich mich aus praktischen Gründen mit einer Einteilung begnügt, die sich mehr auf allgemein habituelle Merkmale des Ufers gründet als auf eine genaue Unterscheidung der Bodenarten«, zeigt dies immer noch die Dominanz der traditionellen geologischen Gesichtspunkte über die rein botanischen<sup>1</sup>. Da die Vegetation in recht hohem Masse den Habitus des Ufers beeinflusst, ist ULVINEN ungewollt dem richtigen Einteilungsgrundsatz näher gekommen als die oben zitierten Autoren.

Es ist merkwürdig, dass später so viele misslungene Einteilungen der Ufertypen aufgetreten sind, obwohl WARMING schon 1906 mit sicherem Blick für das Wesentliche Dänemarks Ufer in drei botanische Haupttypen (l.c., S. 4—5) aufteilte: 1) Felsenufer mit zwei Modifikationen: der Urgesteinsarten und der Kreidefelsarten, 2) das Sandufer mit mehreren Varietäten, je nachdem es mehr oder weniger mit Steinen aufgefüllt ist, 3) das Tonufer, mit »Syltenge« und Strandsümpfe, wozu er als eine eigene »Modifikation« fügt 4) das Tangufer. Dass WARMINGS Benennungen der morphologischen Topographie entlehnt sind, ist auf den Mangel an geeigneten botanischen Fachausdrücken zurückzuführen, ändert aber nichts daran, dass die Typen botanisch sind. Hierzu kommt, dass eine besonders grosse Übereinstimmung zwischen geologischem Ufertyp, Topographie und botanischem Ufertyp an offenen Küsten wie der dänischen und auch der von Gotland herrscht. Im Kapitel über Gesteinsgrund und Bodenarten habe ich auf den nahen Zusammenhang zwischen Neigung des Ufers, Exposition und geologischem Grund hingewiesen und wenn jetzt weiter hinzugefügt wird, dass diese Momente auch die Eigenart der Vegetation bestimmen, so ist das Verhältnis zwischen geologischem und botanischem Ufertyp klar, sofern es sich um eine offene Küstenstrecke handelt. In den Schärengegenden der Urgesteingebiete, deren Ufer nicht in so hohem Masse das Gepräge des Meeres tragen, gehen die Typen dagegen ziemlich stark auseinander und wenn man auch da fortgesetzt an der geologischen Grundlage festhält, so werden die botanischen Typen künstlich-schematisch wie beispielsweise bei BRENNER (vgl. oben, S. 56).

Mit einigen Änderungen an den Benennungen übernehme ich somit WARMINGS Typeneinteilung als voll verwendbar für die gotländischen Verhältnisse. Unten wird eine allgemeine Charakteristik der Haupttypen gegeben.

Die Felsufer beginnen gewöhnlich an der oberen Grenze für *Fucus vesiculosus*. Das Wasserufer trägt sommerannuelle Fadenalgen. Auf der Grenze

<sup>1</sup> ULVINEN benutzt als Vorbild die Einteilung LEIVISKÄS (1908, S. 3), die indessen ursprünglich rein geographischen Zwecken diente, und die oben berührte Einteilung von EKLUND.

gegen das Hygrolitorale findet sich meistens ein Gürtel von blaugrünen Algen, auf Kalksteinfelsen infolge der Weichheit der Gesteinsart und deren stärkerer Verwitterung schwächer ausgebildet als auf Urgestein (DU RIETZ, 1932, S. 78). Das Landufer trägt Flechtenvegetation, schön in Gürteln geordnet. In der unteren hygrolitoralischen Zone sind sie gleich auf allen Gesteinsarten, weil das Wasser der vorherrschende Standortfaktor ist und vereinheitlichend wirkt. Weiter oben beginnen indessen die abweichenden chemischen und physikalischen Eigenschaften des Gesteinsgrundes sich immer mehr geltend zu machen. Der untere, schwarze *Verrucaria maura*-Gürtel kontrastiert im Landschaftsbild schön gegen den darüber liegenden gelben *Xanthoria parietina*-Gürtel. Die Flechten dominieren fortgesetzt im Supralitorale, doch gewinnen die Moose an Boden.

Die Gefässpflanzengesellschaften auf den Felsufern bilden eigentlich keinen integrierenden Teil derselben, sondern sind Fragmente anderer Uferotypen. WARMING nennt sie auch »sideordnete Formationen« [nebeneordnete Formationen] (1906, S. 18), hauptsächlich von Uferwiese. Wie wir später sehen werden, gibt es kaum irgend eine Gefässpflanze, die als spezifisch für die Felsufer angesehen werden könnte.

Entscheidend für die Vegetation der Felsufer ist die Härte des Substrates und der Mangel an assimilierbarer Nahrung. Anspruchsvolle Arten können ihre Lebensbedürfnisse nicht befriedigen. Aus Ursachen, die auf den Seiten 19—21 näher geschildert wurden, sind die Felsufer auf Gotland vorzugsweise auf exponierte und steile Küsten lokalisiert, doch haben diese Eigenschaften keinen tiefgehenden Einfluss auf die Entwicklung der Vegetation.

Unter seiner Benennung Sandufer versteht WARMING ausser den eigentlichen Sandufern offenbar auch die Kiesufer. Der wichtigste Umstand ist nämlich die Beweglichkeit des Materials, was die meisten Autoren übersehen haben. Als einen eigenen Uferotyp stelle ich somit »Ufer aus beweglichem Material« auf. Die Beweglichkeit setzt stets einen gewissen Grad von Exposition voraus und dieser wiederum ist eine Funktion des Neigungswinkels (siehe S. 23). Hierhergehörige Ufer sind daher steil und exponiert. Je nach der Exposition vermögen die Sturmwellen grössere oder kleinere Partikel zu bewegen. Die obere Grenze wird durch die Stärke der Wellen bestimmt und da die Neigung auf Ufern von beweglichem Material durch den Rutschwinkel begrenzt wird und dieser seinerseits eine Rückwirkung auf die Exposition ausübt, ist es klar, dass die Meereswellen nicht Blöcke von beliebiger Grösse zu verrücken vermögen. Steine von 10—20 cm Länge und Breite und einer Dicke von bis zu 10 cm werden immerhin noch von den Wellen gekugelt. Die untere Grenze für das bewegliche Material fällt ungefähr mit dem Flugsand zusammen.

Das Ufer aus beweglichem Material wird nach der Grösse des Materials geeigneterweise in zwei Untertypen aufgeteilt, das Kiesufer und das Sandufer.

Damit die gebräulichen Ausdrücke Kiesufer und Sandufer als Bezeichnung für entsprechende botanische Ufertypen verwandt werden können, müssen sie von den fixierten Korngrössengrenzen und Begriffen der Bodenlehre freigemacht und plastischer gestaltet werden. Unter Kies verstehe ich im folgenden eine Bodenart, deren Partikel nicht grösser sind, als dass sie die Meereswellen von der Stelle zu bewegen vermögen, aber doch so schwer, dass die Wellen die Körner nicht in der Schwebelage halten können. Die Kiespartikel rollen meistens auf dem Boden, bezw. Grund. Ein Ufer, das zur Hauptsache aus solchem Kies aufgebaut ist, nenne ich Kiesufer.

Die Vegetation des Kiesufers ist infolge der Reibung der Kiespartikel aneinander und der geringen Wasserkapazität des Bodens besonders dünn, in extremen Fällen überhaupt nicht vorhanden (Fig. 3c). Erst sublitoral beginnt die Algenvegetation aufzutreten und auf dem oberen Landufer wachsen gewöhnlich zerstreute Pflanzenindividuen. Während lang andauernden Ruhigwasserperioden entwickelt sich eine ephemere Vegetation von Algen weiter unten und von Triftpflanzen weiter oben. Das Supralitorale ist durchwegs gut ausgebildet und trägt heide- bis wüstenartige Vegetation. Mehrere ihrer Arten sind recht spezifisch für den Standort. Die Grenze zwischen Litorale und Supralitorale wird durch den Farbenwechsel des Kieses von Weiss in Grau angezeigt. Gleichzeitig beginnen Steinflechten aufzutreten. Die maritime Waldgrenze wird trotz der Trockenheit des Bodens gewöhnlich durch die Fichte gebildet. Die unteren Zweige des Baumes liegen teppichförmig dem Boden entlang, die übrigen sind landeinwärts gerichtet. Im Schutze

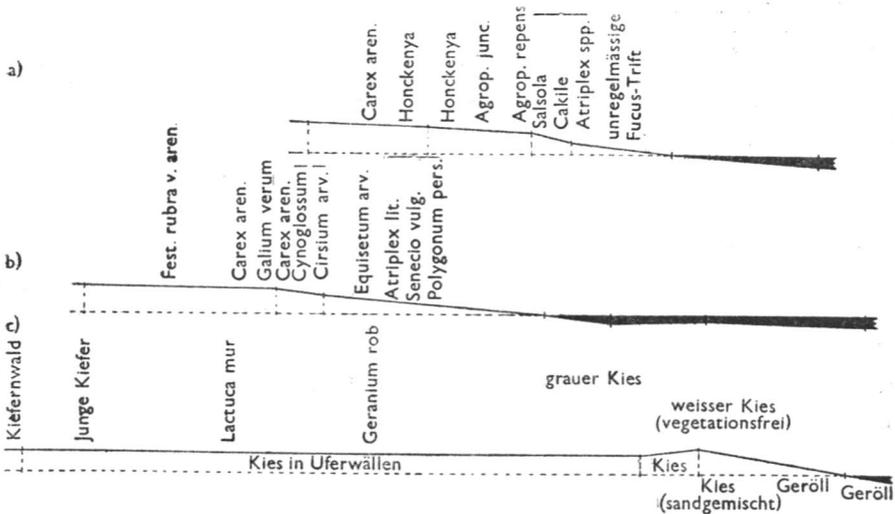


Fig. 3. Nivellierte Uferprofile. Höhenskala = Längenskala. a) Sandufer bei Ljugarn 21. VIII. 36. b) Sandufer südlich vom Fischerplatz Vitvär in Ardre 21. VIII. 36. c) Kiesufer nördlich Vitvär in Ardre.

der Fichten folgt dann Kiefernwald. Wir finden hier dieselben Verhältnisse vor, wie sie KIHLMAN (1890) für die alpine Waldgrenze der Halbinsel Kola erwähnt, und die Ursache dürfte sein, dass die Fichte die austrocknenden, salzgesättigten Meerwinde besser erträgt als die Kiefer. Die Waldgrenze ist auf den Kiesufern wahrscheinlich klimabedingt.

Die Bodenbeschaffenheit des Sandufers unterscheidet sich von der des Kiesufers nur durch die Feinheit des Materials und die daraus folgende grössere Wasserkapazität. Die Wirkung dieser Eigenschaften auf die Vegetation und auch die Flora ist augenfällig (Fig. 3 a und b). Das Wasserufer und in grossem Ausmass auch naheliegende Teile des Meeresgrundes sind so gut wie vegetationsfrei. Das untere Hygrolitorale weist vereinzelte, öfters in Reihen parallel mit der Wasserlinie geordnete Triftpflanzen auf. Auch auf dem oberen Landufer herrschen zufällige Pflanzen vor. Nach der Grenze gegen das Supralitorale erhält die Vegetation ein konstanteres Gepräge. Das Supralitorale ist meistens kräftig hervortretend und trägt heideartige Vegetation, Gras-, Kraut- oder Flechtenheide. Alle Übergangsformen zwischen gebundenem Sand und Flugsand mit Dünen sind vorhanden. Die Waldgrenze meerwärts wird überall durch die Kiefer gebildet. Da und dort auf den Sandfeldern unterhalb des zusammenhängenden Waldes sieht man manchmal vereinzelte, alte, knorrige Kiefer oder kleine Kiefernwäldchen. Da also Bäume im Supralitorale wachsen können, fragt man sich, warum dieses nicht in seiner Gesamtheit oder wenigstens zum grössten Teil Wald trägt. Der Grund ist in den Verjüngerungsschwierigkeiten zu suchen. Ein erwachsener Baum reicht mit seinen Wurzeln von der völlig trockenen Oberfläche zum ziemlich tief liegenden Grundwasser hinab, was mit einer jungen Pflanze nicht der Fall sein kann. Mag der Same während einer Regenperiode auch gekeimt haben, so stirbt er während der Frühjahr- und Vorsommertrockenheit ab. Mehrere Beobachtungen stützen meine Annahme. In den feuchten Vertiefungen zwischen den Dünen des Flugsandgebietes von Fårö spriessen Kieferpflanzen hervor und ertragen, wenn sie eine gewisse Grösse erreicht haben, bedeutende Sandanhäufungen, ohne zugrunde zu gehen. Wo die grosse Wanderdüne Ullahau vorgeschritten ist, wächst der Kiefernwald wieder auf, weil der trockene Sand in seiner Gesamtheit weggeweht worden ist. Die vereinzelt Bäume auf ehemaligen Flugsandfeldern sind wahrscheinlich in solchen Vertiefungen aufgewachsen, die später vom Sand ausgeglichen worden sind. Ihr Vorkommen ist m. a. W. historisch bedingt.

Dass Kieferpflanzen sofort auf Sandfeldern hervorspriessen, sobald die trockene Aussenschicht entfernt worden ist, sieht man in Sandgruben auf den supralitoralischen Sandheiden. Nach einiger Zeit ertragen sie dann auch, dass die Vertiefungen ausgefüllt werden. Wo auf den Sandufern Bäche ausmünden, streckt der Kiefernwald einen Ausläufer, eine Art Galleriewald, aus

fast bis zum eigentlichen Ufer hinab. Dieser ist äusserst schmal und besteht oft aus einer einzigen Baumreihe auf beiden Böschungen des Baches. Durch Aufgraben und Offenhalten von Vertiefungen könnten sicherlich die Sandfelder des Supralitorale in gedeihlichen Kiefernwald, vor allem vom *Cladina*-Typus, stellenweise vom *Calluna*- und *Vaccinium*-Typus, übergeführt werden. Auf den schwächer exponierten niedrigeren Sandufern reicht der Kiefernwald gewöhnlich weit gegen das Ufer hinab. Die offenen Sandheiden zwischen dem Sandufer und dem Föhrenwald sind somit recht ungleichwertig in verschiedenen Fällen. Eine andere Grenze für das Supralitorale als der Wald kann jedoch nicht unterschieden werden.

Alle langseichten oder in anderer Weise geschützten Ufer auf Gotland, unabhängig von der Beschaffenheit des geologischen Grundes, gehören zum dritten Ufertyp, dem niedrigen, der im Anschluss an den meso-hygrophilen Charakter der Vegetation zusammenfassend Wiesenufer genannt werden könnte (Fig. 4). Es gibt zahlreiche Übergangsformen zu den steilen und exponierten Ufern und diese können bisweilen eine recht bedeutende Ausdehnung haben, schwanken aber allzu sehr in verschiedenen Zonen, um generell als Ufertyp klassifiziert werden zu können. WARMING (1906) erfasst, nach allem zu urteilen, mit seinem »Tonufer« sämtliche niedrigen Ufer, doch ist seine Benennung irreführend. An den Küsten Dänemarks besteht das Material der niedrigen Ufer überwiegend aus Tonschlamm, hernach aus feinem Sand. Auf Gotland wird der Ton durch den anders entstandenen Moränemergel ersetzt, der viel mit dem Ton gemein hat, aber von stärker variierender Beschaffenheit ist. Eigentlich niedrige Ufer auf Kies und grobem Sand gibt es nicht auf Gotland, in mittelmässig exponierter Lage kann immerhin eine gewisse Ausspülung des Moränemergels stattgefunden haben, sodass eine an Kies oder Sand erinnernde Bodenart ganz an der Wasserlinie entstanden ist.

Das Wasserrufer der niedrigen Ufer hat ursprünglich festen Grund. An ruhigen Stellen im Innern von Buchten, zwischen Bänken und Land u. a. Stellen, setzt sich Schlamm ab und wenn organisches Material u. a. das gleiche, das die Triftwälle des Landufers bildet, unter Wasser verfault, tritt »Dy«-Bildung ein. Schlamm und Schlick finden sich jedoch meist ausserhalb des Ufers auf Grund, der nie blossgelegt wird, und *Potamogeton*-Gesellschaften mit *Potamogeton pectinatus* und *P. filiformis*, *Zannichellia major* und *Ruppia spiralis* hegt. *Zannichellia palustris* var. *pedicellata* und *Ruppia maritima* var. *brevirostris* und *rostrata* wachsen noch oben auf dem Wasserrufer zwischen grünen und blaugrünen Algen. Im übrigen ist dieses der Hauptaufenthalt der Schilfe. Auf Gotland habe ich nicht Schilfe ausserhalb des Wasserrufers beobachtet.

Der Übergang zum Landufer wird durch eine rasch sich verdichtende Wiesenvegetation angezeigt. In der Bodenschicht fehlen anfänglich Moose

und Flechten, während Algen vorkommen. Ein eigener *Scirpus uniglumis*-Gürtel ist manchmal ausgebildet und er dürfte das gleiche Niveau einnehmen wie der Zyanophyzeen-Gürtel auf den Felsen. Der untere Teil des Landufers erhält sonst durchwegs sein Gepräge durch den *Juncus Gerardi-Agrostis stolonifera*-Gürtel. Je weiter hinauf im Gürtel man kommt, desto dichter wird der Wurzelteppich von *Juncus Gerardi*. Das obere Landufer identifiziere ich in der Praxis mit dem *Festuca rubra*-Gürtel. STERNER (1933) versucht diesen Gürtel in zwei aufzuteilen, eine *Festuca rubra*-Wiese und eine kräuterreiche *Festuca rubra*-Wiese, um Parallelen zu DU RIETZ' »Mittelhygrohalin« und »Oberhygrohalin« zu erhalten. Es ist allerdings wahr, dass der Arten-

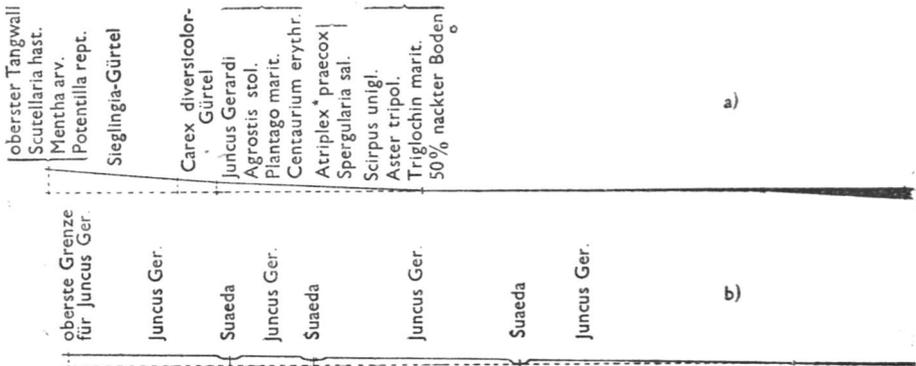


Fig. 4. Nivellierte Uferprofile. Höhenskala 100 × Längenskala. a) Wiesenufer S. Ljugarn 23. VIII. 36. b) Wiesenufer am Österviken in När 4. VIII. 36.

reichtum hier, ebenso wie auf dem Wiesenufer, im allgemeinen landwärts zunimmt, es will mir aber scheinen, als ob die Vermehrung nicht die Hauptkonstituenten der Wiese, sondern vornehmlich akzessorische Arten berührt und auf direkter Salzeinwirkung beruhen würde, ferner als ob die unteren Grenzen der verschiedenen Arten auf dem Ufer nicht zusammenfallen und zur Ausscheidung eines eigenen Gürtels berechtigen würden.

Mangels sowohl *Hippophaës rhamnoides*- als *Alnus glutinosa*-Gebüschchen auf den Meeresufern Gotlands wird das Supralitorale von einem gebüschfreien Wiesenstreifen eingenommen, der ohne hervortretende Grenze den *Festuca rubra*-Gürtel landeinwärts ablöst. Typisch und allgemein sind *Sesleria*-Wiesen auf während des Frühjahrs durchnässten, jedoch später im Sommer trockenen Stellen sowie *Sieglingia*-Wiesen auf konstant ziemlich trockenen Plätzen. In verschiedenen Gegenden gibt es kräuterreiche Mahdwiesen im Supralitorale und weiter landeinwärts. Diese haben früher unter natürlicheren Verhältnissen vielleicht direkt an Laubwald gegrenzt, doch ist dieser jetzt in Laubwiesen, Wiese und Acker verwandelt, weshalb schwer zu ent-

scheiden ist, welche Baumart die äusserste Waldgrenze nach dem Meere hin gebildet hat. In grosser Ausdehnung macht allerdings Kiefernwald den natürlichen Abschluss des waldfreien Uferstreifens aus. Auf geweideten Stellen hat der Kiefernwald oft eine Gebüschschicht von *Juniperus* und auf den »Alvar«-Gebieten Süd-Gotlands, wo die Schafe weiden, gibt es Wachholderböden ohne Wald. Wahrscheinlich ist, dass das »Alvar« trotz allem in Kiefernwald überginge, wenn man es nicht als Weide benutzen würde.

Die oben angedeutete gürtelweise Anordnung der Vegetation der niederen Ufer wiederholt sich in der Hauptsache auf Böden jeglicher Art. Immerhin kommen zahlreiche Variationen vor, die die im ganzen ziemlich einförmige Vegetation im einzelnen ausserordentlich vielförmig und schwer zu systematisieren machen. Wie wir aus der geographischen Verteilung der Arten später sehen werden, dürften wenigstens ein paar lokale Untertypen unterschieden werden können. In Ermangelung eines genügenden statistischen Materials an in Richtung der Neigung angeordneten Vegetationsanalysen von verschiedenen niedrigen Ufern, begnüge ich mich vorläufig mit einer groben Einteilung. Mit einigen Vegetationsanalysen will ich immerhin die Zusammensetzung der Vegetation im Hygrolitorale des niedrigen Ufers beleuchten.

Sämtliche Analysen sind mittels quadratischen Probestflächen von der Grösse eines Quadratmeters ausgeführt. Der Deckungsgrad ist in Prozent geschätzt worden und wird in den Tabellen mit folgender 5-gradiger Skala angegeben: 1 = < 4 %, 2 = 4—16 %, 3 = 16—36 %, 4 = 36—64 %, 5 = > 64 % (vgl. S. 64).

Aus Tab. VII geht hervor, dass *Juncus Gerardi* die reichlichste Art des unteren Landufers ist, regelmässig begleitet von *Agrostis stolonifera* und *Glaux maritima*. Von diesen Arten behauptet sich *Juncus Gerardi* hartnäckig in den unteren Teilen des *Festuca rubra*-Gürtels, wenn auch mit vermindertem Deckungsgrad, die beiden anderen verschwinden vorher. Die Analysen 3—4 sind *Plantago maritima*-reiche Varianten und 1 ist ein *Carex extensa*-reicher Variant der *Juncus Gerardi*- *Agrostis stolonifera*-Assoziation. *Triglochin maritima* kommt spärlich über dem ganzen Landufer vor, hat jedoch ihren Schwerpunkt im Hydrolitorale. Das obere Landufer wird durch *Festuca rubra* dominiert. In Tabelle VII vertreten die Analysen 6—9 *Carex diversicolor*-reiche Varianten der *Festuca rubra*-Assoziation, *Plantago maritima* wächst reichlich auch in diesem Gürtel. Man sieht, dass sich die Artenzahl landeinwärts erhöht. Auffallend gross ist sie in 9, das an der Grenze zum Supralitorale liegt. In dieser Probestfläche gibt es schon Keimpflanzen und vereinzelte Exemplare von für das Litorale fremden Arten, die nicht dauerhaft Fuss gefasst haben. Zum mindesten die Keimpflanzen von Wachholder und Kiefer haben geringe Aussicht, an der Stelle alt zu werden. Die Arten des Supralitorale und des Inlandes drängen sich an das Ufer heran und werden bloss

Tabelle VII. Vegetationsanalysen an einigen hygrolitoralen Probeflächen.

Probefläche = 1 m <sup>2</sup>	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Bäume und Gebüsche:</i>									
Juniperus communis [Keimpfl.] .....	—	—	—	—	—	+	—	—	+
Pinus silvestris » .....	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Kräuter:</i>									
Angelica silvestris [Keimpfl.] .....	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Centaurium erythraea .....	1	+	1	1+	1	1	1	1	—
Gentiana uliginosa .....	—	1	1	—	—	—	—	—	—
Glaux maritima .....	1	1	1	1	1	—	—	—	—
Leontodon autumnalis .....	—	—	—	1	—	1	—	—	—
Linum catharticum .....	—	—	—	—	1	—	1	1	1+
Odontites rubra .....	1	1	1	2	2	1	1	1	+
Ophioglossum vulgatum .....	—	—	—	—	—	—	1	1	—
Plantago maritima .....	2—	2+	3	3	2+	2	2+	2+	2+
Polygala amarellum [steril] .....	—	—	—	—	—	—	—	+	1
Potentilla anserina .....	—	—	—	—	—	—	1	—	—
» erecta .....	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Prunella vulgaris .....	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Rhinanthus major .....	—	—	—	—	—	—	1	2	2+
Sagina procumbens .....	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Taraxacum balticum .....	—	—	—	—	—	1	1	1	1
Tetragonolobus siliquosus .....	—	—	—	—	—	—	2—	3	3
Triglochin maritima .....	1	1	1	1	1	1	1	1	+
Vicia cracca .....	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>Gräser:</i>									
Agrostis stolonifera .....	2	3	3	2—	—	—	—	—	—
Briza media .....	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Carex distans .....	—	—	—	—	1	—	—	—	—
» diversicolor .....	—	—	—	—	—	4	3	3	3
» extensa .....	3	2—	1	1	—	—	—	—	—
» Goodenowii .....	—	—	—	—	—	—	1	—	—
» Oederi coll. ....	—	—	—	—	—	—	1	—	—
» panicea .....	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Festuca rubra .....	—	—	—	—	4+	3	3	3	2
Juncus Gerardi .....	3	4	4	4	2	2	2	2	2—
» lampocarpus .....	—	—	—	—	—	—	1	1	—
Molinia coerulea .....	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Sieglingia decumbens .....	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Moose:</i>									
Bryum Marratii <sup>1</sup> .....	2—	2—	4	2—	—	—	—	—	—
» ventricosum <sup>1</sup> .....	—	—	—	—	—	2—	—	—	—
Campyllum stellatum .....	—	1	—	3	3	1	5	5	3
Anzahl Arten	8	9	9	9	9	11	16	14	21
pH-Wert in der Wurzelschicht	7.3	7.1	7.0	6.9	6.8	7.0	7.1	6.9	7.0

<sup>1</sup> Det. H. Buch.

durch zeitweilige Hochwasser und allenfalls eine gewisse Salzigkeit im Boden zurückgehalten. In allen Probeflächen ist die Vegetation mit einer mehr oder weniger gut ausgebildeten Moosschicht versehen und völlig geschlossen bis auf 1 und 2, in denen der bloße Boden den Deckungsgrad 3 bzw. 2— hat.

Tabelle VIII veranschaulicht die Veränderungen der Vegetation von der ökologischen Normalwasserlinie bis in den *Festuca rubra*-Gürtel hinein. Der Deckungsgrad wird durch verschieden dicke Linien angegeben. Die gleichen Arten wie in Tabelle VII sind hier wiederzufinden. Neu und von besonderem Interesse sind *Puccinellia maritima*, *Artemisia maritima* und *Armeria vulgaris*. Die Probeflächen 5—7 liegen in einer kleinen Senkung der Uferwiese. Deren Boden hegt vor allem *Puccinellia maritima* mit Beimischung von *Artemisia*

Tabelle VIII. Bandprofil durch das untere Landufer. Probeflächen quadratisch mit 1 m Seitenlänge. Unterlage: steinreicher Moränemergel. In der Tabelle gibt die Breite des Bandes (1—5 mm) den Deckungsgrad 1—5 an. Südlich Ronehamn 31. VII. 1931.

Probefläche = 1 m <sup>2</sup>	1	2	3	4	5	6	7	8
Triglochin maritima ...								
Atriplex *praecox .....								
Plantago maritima.....								
Carex extensa .....								
Glaux maritima .....								
Agrostis stolonifera ...								
Juncus Gerardi .....								
Centaurium erythraea. .								
Taraxacum balticum...								
Armeria vulgaris .....								
Artemisia maritima ...								
Puccinellia maritima ...								
Festuca rubra .....								
Moose, überwiegend Bryum spp.....								
Anzahl Arten	8	8	9	7	8	7	7	8

*maritima* und *Armeria*. Aufwärts gegen die Ränder nehmen *Armeria* und *Artemisia* an Dichte zu und gehen schliesslich abwärts in die *Juncus Gerardi*-Assoziation über und aufwärts in die *Festuca rubra*-Assoziation. Wir haben hier ein Beispiel der Gürtelbildung zweiter Ordnung, die in erster Linie durch Salzanreicherung infolge der Schalenform des Bodens und der Undurchdringlichkeit der Unterlage bedingt ist.

Im Unterschied zu anderer frischer Wiesenvegetation ist die Humifizierung auf der Uferwiese sehr schwach. Trotzdem entsteht kaum Rohhumus, denn eines von dessen vornehmlichsten Kennzeichen, saure Bodenreaktion, sucht man auf dem Ufer vergeblich. Der pH-Wert des Meerwassers ist bei Gotland rund 7.6 (siehe Tab. I : 1, S. 16), also deutlich alkalisch. Auf dem ganzen vom Meerwasser zeitweise überschwemmten oder bespritzten Gebiet, dem Landufer, kann man eine Einwirkung der Bodenreaktion in Richtung der alkalischen Seite erwarten. Am grössten sollte sie nächst der marinen Grenze sein und von dort sich nach oben gegen das Supralitorale vermindern. Eine solche Tendenz ist bei den pH-Bestimmungen, die ich in Erdproben von Gotland ausführte, nicht zu vermerken. Zu unterst in Tab. VII finden sich die pH-Werte für die Probeflächen. Sie sind ausserordentlich ausgeglichen über dem ganzen Landufer, was darauf hindeutet, dass ein anderer Faktor als das Meerwasser in höherem Masse auf pH einwirkt. Da alle diese Bestimmungen vom gleichen begrenzten Gebiet herkommen, liegt die Annahme nahe, dass pH auf dem Ufer, unabhängig von periodenweiser Salzwassertränkung, den eigenen Säuregrad der Bodenart darstellt. Die Unterlage aus stark kalkhaltigem Moränemergel hat unzweifelhaft entscheidend den pH der Wurzelschicht beeinflusst. Tabelle IX beleuchtet dasselbe mit einem weitläufigeren Material. Nimmt man das Mittel der Proben vom unteren Landufer unter Auslassung der extremen Werte für die Proben 20 und 21 sowie für das obere Landufer unter Auslassung der gleichfalls extremen Kalkkiesprobe 48, so erhält man für das untere Landufer den Mittelwert 6.81 und für das obere 6.88. Auf den Uferwiesen Gotlands scheint somit der Säuregrad des Bodens innerhalb des Landufers ziemlich gleichartig und ehestens neutral zu sein. Für die Vegetationsgürtel ist somit die Wasserstoffionenkonzentration ohne selektive Bedeutung. An der Grenze zum Wasserufer geschieht doch eine rasche Vermehrung zum gleichen pH wie im Meerwasser (siehe Tab. IX : 1—4).

In den sekundär zonierten »Skonor« herrscht ungefähr dasselbe Verhältnis wie auf dem Landufer im übrigen, ausser dass dort speziell hohe pH-Werte gemessen worden sind, maximal 8.4. Ausserdem ist in einem Falle eine kräftige Steigerung der Wasserstoffionenkonzentration von der Oberfläche nach unten im Boden festgestellt worden (Tab. IX : 8—9). In den *Juncus Gerardi*- und *Festuca rubra*-Gürteln ist der pH-Wert in 5—10 cm

Tiefe unter der Bodenoberfläche als ungefähr der gleiche befunden worden wie in der Wurzelschicht (Tab. IX: 24—25, 27—28, 37—38). Auch die Schwankungen innerhalb der Probeflächen sind so gering, dass es sich nur um Hundertstel des pH-Exponenten handelt.

Das einfache System von Ufertypen wird durch die Triftablagerungen beträchtlich kompliziert. Sie kommen in irgend einer Form auf Ufern aller Typen vor, überdecken die ursprüngliche Vegetation und eine spezifische Tangvegetation spriesst auf den Triftwällen hervor. Wo Triftbänder spärlich aber konstant auftreten, wie auf den Kies- und Sandufern, und die Wirkung der übrigen edaphischen Faktoren nicht ganz unterdrücken, kann die Trift noch als Charakteristikum für den Ufertyp dienen. Mehrenorts weisen indessen die Tangablagerungen eine solche Mächtigkeit und Konstanz und deren Vegetation eine von der des darunter liegenden Bodens dermassen abweichende Eigenart auf, dass die Erhebung der Triftvegetation zu einem besonderen Ufertyp ernsthaft erwogen werden muss. Dazu kommt, dass die Tangvegetation ihre üppigste Entwicklung auf mässig exponierten Ufern erreicht und so zur Verhinderung der Entstehung von Übergangsformen zwischen den anderen Ufertypen beiträgt. Die in meiner Definition des Ufertyps (S. 55) aufgestellte Forderung einer spezifischen Vegetation wird vom Tangufer jedenfalls erfüllt, sogar in so hohem Masse, dass man in verschiedenen Uferzonen deutliche Abstufungen unterscheidet. Gegen das Triftufer als Typ betrachtet könnte man einzig einwenden, dass es relativ selten voll ausgebildet durch alle Zonen anzutreffen ist. An den offenen Küsten Gotlands sind vollständige Tangufer keineswegs selten, doch im Inneren der Schärenhöfe sucht man sie, wie Tangtrift überhaupt, vergeblich, was erklärt, warum der Typ in den oben zitierten Einteilungen mit Ausnahme derjenigen WARMINGS, die für die gleichfalls offenen Küsten Dänemarks aufgestellt worden ist, übersehen wurde. Als Fragment in anderen Ufertypen ist das Tangufer geradezu gewöhnlich auf Gotland; ein oder ein paar Tangbänder sind fast immer auf den Ufern vorhanden. In Übereinstimmung mit WARMING (1906, S. 5) fasse ich auf diesen Grundlagen die Triftvegetation zu einem eigenen Ufertyp zusammen. In der Praxis kann zwischen Trift- und Tangvegetation das Gleichheitszeichen gesetzt werden, denn so dominierend ist die Einwirkung des Tangs.

Das Hydrolitorale des Triftufers wird durch unter Wasser liegende Tangmassen aufgefüllt, deren Algensubstanz von zahlreichen Bakterienarten schrittweise in einfachere Bestandteile aufgespalten wird (siehe WARMINGS zusammenfassende Darstellung 1906, S. 247—251). Am stärksten treten die Purpurschwefelbakterien hervor. Sie verursachen eine Rotfärbung des Wassers und oxydieren Schwefelwasserstoff zu Schwefel und weiter zu Schwefeldioxyd. Der erforderliche Schwefelwasserstoff wird durch die Fäulnis-

Tabelle IX. *pH-Werte einiger Erdproben vom Meeresufer.*

Probeentnahmestellen		pH-Wert <sup>1</sup>
Übergangszone	1. <i>Scirpus uniglumis</i> -Rhizosphäre. Othem am Vägumviken. 8. VII. 1933	7.6
	2. Reine <i>Scirpus pauciflorus</i> -Ass. auf feinem Sand. Österviken in När. 19. VII. 1933 .....	7.5
	3. <i>Scirpus paucifl.</i> -Ass. auf feuchtem Sandmergel. Bogviken. 10. VII. 1933	7.2
	4. <i>Puccinellia retroflexa</i> -Standort. Bogviken N-Ufer. 10. VII. 1933 .....	7.5
Zonierung zweiter Ordnung	5. <i>Salicornia</i> -Standort. S. Ronehamn. 31. VII. 1931 .....	6.7
	6. <i>Salicornia-Puccinellia marit.</i> -Standort. S. Ronehamn. 31. VII. 1931	6.8
	7. <i>Salicornia-Spergularia marginata</i> -Standort auf Moränemergel. Bogviken N-Ufer. 10. VII. 1933 .....	7.6
	8. Unter <i>Suaeda</i> -Pflanzen, Oberflächenschicht. S. Ronehamn. 27. VII. 1931	7.4
	9. Dieselbe Stelle, jedoch auf 5 cm Tiefe .....	6.2
	10. <i>Spergularia-marginata</i> -Standort. S. Ronehamn. 31. VII. 1931 .....	6.7
	11. Gemischte »Skona«-Vegetation auf Moränemergel. S. Ronehamn. 31. VII. 1931 .....	7.1
	12. <i>Puccinellia maritima</i> -Ass. S. Ronehamn. 31. VII. 1931 .....	6.1
	13. Desgl. auf Sandmergel. Bogviken N-Ufer. 10. VII. 1933 .....	7.3
	14. Desgl. ....	7.3
	15. Desgl. 13. VII. 1933 .....	7.8
	16. <i>Artemisia maritima</i> -Rhizosphäre. S. Ronehamn. 31. VII. 1931 .....	8.1
	17. Offener <i>Artemisia maritima</i> -Standort auf Tonmergel. Lärbro am Vägumviken. 8. VII. 1933 .....	8.4
	18. <i>Armeria vulgaris</i> -Rhizosphäre. S. Ronehamn. 30. VII. 1931 .....	6.2
	19. Desgl. ....	6.6
Unteres Landufer	20. <i>Juncus Gerardi</i> -Rhizosphäre. S. Ronehamn. 27. VII. 1931 .....	5.5
	21. Desgl. ....	5.5
	22. Desgl. 31. VII. 1931 .....	6.7
	23. <i>Juncus Gerardi</i> -Ass. 10 cm tief. Lauviken. 6. VII. 1931 .....	6.5
	24. Desgl. Wurzelfilzschicht. Bogviken N-Ufer. 10. VII. 1933 .....	6.95
	25. Dieselbe Stelle, jedoch auf 5 cm Tiefe. Moränemergel. Vereinzelte Wurzeln .....	6.93
	26. Dieselbe Probefläche. 2—3 cm Wurzelfilz-Humusschicht .....	6.92
	27. <i>Juncus Gerardi</i> -Ass. Oberflächenschicht. Bogviken N-Ufer. 10. VII. 1933 .....	6.85
	28. Dieselbe Stelle, jedoch auf 5 cm Tiefe. Moränemergel .....	6.84
	29. Dieselbe Probefläche. Deutliche Humusschicht .....	6.89
	30. <i>Juncus Gerardi</i> -Ass. Sehr dünne Humusschicht. Bogviken. 10. VII. 1933	7.1
	31. <i>Carex extensa</i> -Rhizosphäre. Sandmergel. Bogviken N-Ufer. 10. VII. 1933	7.3
	32. <i>Agrostis stolonifera</i> -Rhizosphäre. S. Ronehamn. 27. VII. 1931 .....	6.1

<sup>1</sup> Sämtliche pH-Bestimmungen sind folgenderweise ausgeführt worden: Die frischen Proben wurden luftgetrocknet und in Tüten aus ungeleimtem Papier aufbewahrt. Im darauffolgenden Herbst wurde den Proben destilliertes Wasser zugesetzt im Verhältnis 2,5:1, worauf man sie 24 Stunden stehen liess. Die eigentliche pH-

Probeentnahmestellen		pH-Wert	
Oberes Landufer	33. <i>Festuca rubra</i> -Ass. Bogviken N-Ufer. 12. VII. 1933 .....	6.8	
	34. Dieselbe Probefläche .....	6.9	
	35. <i>Festuca rubra</i> -Ass. Bogviken N-Ufer. 10. VII. 1933 .....	7.1	
	36. Desgl. 12. VII. 1933 .....	7.0	
	37. <i>Festuca rubra</i> - <i>Carex diversicolor</i> -Ass. Oberflächenschicht. Bogviken. 11. VII. 1933 .....	6.93	
	38. Dieselbe Stelle, auf etwa 10 cm Tiefe. Sandmergel .....	6.81	
	39. <i>Festuca rubra</i> - <i>Carex divers.</i> -Ass. Unterer Teil der Probefläche. ... Bogviken N-Ufer. 10. VII. 1933 .....	7.01	
	40. Dieselbe Probefläche, jedoch oberer Teil auf der Grenze zum Supralitorale .....	7.05	
	41. <i>Carex divers.</i> -Ass. Bogviken N-Ufer. 10. VII. 1933 .....	7.1	
	42. Desgl. 12. VII. 1933 .....	7.0	
	43. Desgl. S. Ronehamn. 27. VII. 1931 .....	6.3	
	44. Desgl. ....	6.7	
	45. Desgl. Othem am Vägumviken. 8. VII. 1933 .....	7.5	
	46. <i>Carex panicea</i> -Ass. Feiner Sand. Österviken in När. 19. VII. 1933 ...	7.5	
	47. <i>Carex distans</i> -Rhizosphäre. S. Ronehamn. 31. VII. 1931 .....	6.3	
	48. <i>Tetragonolobus</i> -Rhizosphäre. Feiner Kies. Othem am Vägumviken. 8. VII. 1933 .....	7.7	
	49. <i>Trifolium fragiferum</i> -Rhizosphäre. Feiner Sand. Österviken in När. 19. VII. 1933 .....	6.0	
	Trift	50. 10—20 cm dickes Lager von vermoderter sandgemischter <i>Fucus-Zostera</i> -»Ävja«, ruhend auf Mergelschiefer und bewachsen mit <i>Agrostis stolonifera</i> und <i>Alopecurus ventricosus</i> . Lauviken. 30. VII. 1933 .....	7.5

bakterien produziert und steigt in Blasen auf, wenn man auf die Masse tritt. Ständig kommen auch farblosse Schwefelbakterien wie *Beggiatoa*-Arten vor.

Auf der Grenze zum Landufer beginnt schon die Gefässpflanzenvegetation mit *Chenopodiaceen* als dem vornehmsten Element. Für die Tangvegetation des Landufers spielt das Alter der Tangsubstanz eine wichtige Rolle. Wir haben:

1) Frischen Tang, an Land getrieben während der laufenden Vegetationsperiode, daher am gewöhnlichsten im unteren Hygrolitorale der exponierten Ufer. Hegt in erster Linie einjährige frühjahrkeimende Arten, weil die Trift von den Herbststürmen wieder weggefegt wird. Auf der Bodenoberfläche liegender durrer Tang übt keinen merkbaren Einfluss auf die Vegetation aus.

Bestimmung wurde auf elektrometrischem Wege nach der Kinhydromethode durchgeführt. Zwecks Kontrolle wurde daneben eine kolorimetrische Bestimmung vorgenommen. Die elektrometrischen Werte erhielt man auf drei Dezimalen genau, doch sind sie in der Tabelle auf 0,1 Genauigkeit abgerundet, ausser in denjenigen Fällen, wo die Variationen in Proben von derselben Stelle besonders betont werden sollen.

2) Einjährigen Tang. Bildet gewöhnlich dicke, zähe und nasse Massen, in denen der Fuss beim Betreten einsinkt und leicht stecken bleibt. Die einzelnen Tangindividuen noch deutlich zu unterscheiden. Ausser einjährigen, meist herbstkeimenden Arten haben zwei- und mehrjährige spezifische Tangpflanzen Eingang gefunden. Eventuell darunter liegende Vegetation beginnt unter der Trift zu ersticken. Der einjährige Tang kommt schon auf geschützteren Ufern vor, auf steileren Ufern ist er in den obersten Tangbändern enthalten.

3) Mehrjährige Tangbetten, zu einer so gut wie einheitlichen Erdart, der Tangerde, vermodert, die wahrscheinlich für immer der zerstörenden Einwirkung des Meeres entzogen ist. Trägt eine perennierende Vegetation, die sich noch lange von der gewöhnlichen Uferwiesenvegetation unterscheidet. Hierher gehören oft die von extremen Hochwassern abgesetzten obersten Triftbänder der niedrigen Ufer, die manchmal oben im Supralitorale liegen, aber trotzdem dem eigentlichen Ufer zuzuzählen sind. Entblösster Felsboden am Meer wird durch Bildung von permanenter Tangerde allmählich in eine Art Wiesenufer übergeführt. Probe 50 in Tabelle IX stammt von einer derartigen Stelle und weist einen bemerkenswert hohen pH-Wert auf.

Eine gewisse Zonierung ist somit in der Verteilung der Trift auf dem Ufer und durch diese in der Gestaltung der Vegetation zu vermerken. Ausserdem ist die Tangtrift den gleichen zonierenden Faktoren unterworfen wie das Ufer in seiner Gesamtheit, dem Wasserfaktor und dem Salzfaktor. Die Tangwälle saugen stark Wasser auf und halten es zurück; sie sind durchwegs nasser als der Boden an derselben Stelle. Durch Verdunsten von der Oberfläche aus vermindert sich jedoch der Wassergehalt und Tangbetten, die nicht in naher Verbindung mit dem Meerwasser stehen und ihren Wasservorrat nicht erneuern können, trocknen allmählich aus. Je weiter oben auf dem Ufer eine Tangablagerung liegt, desto leichter läuft sie Gefahr zu vertrocknen. In der gleichen Richtung vermindert sich der Salzgehalt des Tangs (vgl. HOLMGREN, 1921, S. 64—66). Auf bewässerten Böschungen entzieht das von der Landseite herabfliessende Süsswasser dem Tang Nahrung aller Art und düngt damit das unterhalb gelegene Ufer. Der Nitratfaktor ist in diesem Falle nicht mit Salzgehalt kombiniert. Für den Säuregrad der Trift verfüge ich über nur einen gemessenen Wert (Tab. IX : 50) und zwar 7.5. So hoch dürfte pH normal in jungen Tangbetten nicht sein, sondern nach HOLMGREN (l.c., S. 69) ein gutes Stück auf der sauern Seite liegen (5—6.5). Die Tangvegetation auf dem Landufer zeigt grosse Übereinstimmung mit der Vegetation auf einigen Kulturstandorten u. a. darin, dass sie selten geschlossen ist.

Die oben skizzierten Ufertypen können selbstverständlich in verschiedener Weise kombiniert vorkommen, gewöhnlich so, dass sich Fragmente eines Typs in einen anderen eingesprengt vorfinden, nur in Ausnahmefällen sind

sie ebenbürtig vertreten. Auf den Felsufern begegnet man in Spalten und Vertiefungen kleinen Wiesenfragmenten. Zwischen den »Raukar« sammelt sich Kies an u. s. w. Die Kombination Felsufer und Tang ist dagegen ungewöhnlich, ebenso Felsufer und Sandufer. Zwischen Kies- und Sandufer, die beide dem gleichen Ufer-Typ, nämlich dem des beweglichen Materials, zugezählt werden, gibt es zahlreiche Übergänge. Tangvegetation begegnet man auch, obwohl spärlich, aber Wiesenfragmenten fast nie. Die Wiesen- und Tangufer begleiten sich oft. Wie wir sehen, sind gewisse Kombinationen gewöhnlich, andere kommen selten vor und wirken naturwidrig. In den Schärengebieten sind die Ufertypen mehr mosaikartig verwebt und die Unterscheidung ist mangels grosser Züge in der Praxis schwieriger. Gestützt auf die Kenntnis der Verhältnisse an offenen Küsten und unter Ausnützung der Eigenart der Vegetation als dem einzigen ausschlaggebenden Faktor, können auch dort verschiedene Vegetationstypen unterschieden werden. Die gleiche praktische Bedeutung für die Vegetationsbeschreibung wie an offenen Küsten haben sie gleichwohl nicht.

Da die Forscher mehrheitlich für die Urgesteinschären einen Ufertyp, genannt »Steinufer« (BRENNER, 1916, S. 184; EKLUND, 1924, S. 169) oder »Geröllufer« (LEIVISKÄ, 1908, S. 3; ULVINEN, 1937, S. 20) gebraucht haben, will ich diese Ufer etwas näher einer Betrachtung unterziehen. LEIVISKÄ, BRENNER und ULVINEN halten die Geröll- und Kiesufer nicht auseinander und haben dabei übersehen, dass die Blöcke des Gerölls stationär oder höchstens bisweilen vom Eise verschoben sind, während der Kies in dem Sinne, den ich diesem Begriff zugrunde legte, eine bewegliche Erdart ist. Die Geröllufer hegen somit Blasentang im Sublitorale, annuelle Fadenalgen auf dem Wasserrufer, Flechtengürtel auf dem Landufer und haben ein durch die Trockenheit des Substrates im Verein mit salzgesättigten Winden bedingtes waldfreies Supralitorale, das alles genau wie auf den Felsufern,<sup>1</sup> während die Kiesufer infolge der Friktion der Partikel aneinander überhaupt kaum eine Algen- oder Flechtenvegetation haben. Wenn die Blöcke des Gerölls dicht und in mehreren Lagern übereinander liegen, gibt es dort keine andere Vegetation als die oben angedeutete. Oft liegt indessen die Geröllschicht über anderem feinerem Material oder auch hat sich Kies, Sand, Tonschlamm, Tonerde, Humus u. s. w. in den Zwischenräumen angesammelt, sodass eine phanerogame Vegetation hervorspriessen konnte. Diese ist bloss Fragment anderer Ufertypen, vorzugsweise des Wiesenufers, weil die Blöcke vor Wellenschlag schützen. Wir haben somit ein Felsufer mit Wiesenfragmenten vor uns. Einzig deswegen, dass die Felsenoberflächen nicht zusammengewachsen

<sup>1</sup> Vgl. beispielsweise EKLUND (1924, S. 174): »Die grobsteinigen Ufer (namentlich die Akkumulationsbildungen) bieten der Vegetation nahezu die gleichen Existenzbedingungen dar wie der eigentliche Felsgrund.« (Orig. schwedisch).

sind, sondern sich nur berühren, wäre für eine Erhebung des Blockufers zu einem eigenen botanischen Ufertyp kaum Fug vorhanden. Es tritt dies noch deutlicher hervor, wenn wir die zerstreuten erraticen Blöcke der Wiesenufer betrachten. Sie sind typische Felsfragmente und werden Felsblöcke oder nur Blöcke genannt. Die Bezeichnung Geröllufer muss somit ausschliesslich im topographischen oder geologischen Sinne angewandt werden und das Geröllufer darf unter keinen Umständen zum Rang eines botanischen Ufertyps erhoben werden.

Tab. X gibt schematisch den Vegetationscharakter in den verschiedenen Zonen der Ufertypen wieder.

## V. Die artenverteilenden Faktoren.

Bei der Gruppierung der artenverteilenden Faktoren kann man zwei diametral entgegengesetzte Methoden wählen. Die eine geht von den jetzt herrschenden Verhältnissen aus und legt das Hauptgewicht auf die fortwährend wirksamen Standortfaktoren<sup>1</sup> und die gleichfalls aktuellen Konstitutionsfaktoren, während das Entstehen der Flora und Vegetation und deren Entwicklung etwas in den Schatten gestellt wird. Diese Einteilung verwendet u. a. BRAUN-BLANQUET (1928, S. 72—73):

- I. Historische Faktoren.
- II. Konkurrenzfaktoren.
- III. Die jetzt wirksamen und messbaren Standortfaktoren.
  1. klimatische Faktoren.
  2. edaphische Faktoren.
  3. orographische Faktoren.
  4. biotische Faktoren.

Für ökologische Arbeitsaufgaben ist diese Einteilung in der Regel die vorteilhafteste, weil sie, wie in der Formulierung BRAUN-BLANQUETS auch betont wird, die direkt messbaren Standortfaktoren von den Konkurrenzfaktoren unterscheidet, deren Intensität bloss abgeleitet werden kann, und von den historischen Faktoren, deren Wirkung nicht mehr exakt bestimmt werden kann.

Zu einer grundsätzlich befriedigenderen und auf die Dauer vielleicht fruchtbareren Einteilung gelangt man, wenn man den tatsächlichen Entwicklungsverlauf rekonstruiert und die Faktoren in der Weise gruppiert, in

---

<sup>1</sup> Der Begriff Standort in Übereinstimmung mit der Definition gefasst, die der 3. Botanikerkongress in Brüssel 1910 annahm, mit einer kleinen Präzisierung von BRENNER (1927, S. 153).

Tabelle X. Schema der Vegetation der verschiedenen Ufertypen.

Uferzone	Felsufer	Ufer aus beweglichem Material		Wiesenufer		Tangufer
		Kiesufer	Sandufer	auf Gotland	auf Åland u. a. St.	
Inland	Kiefernwald	Kiefernwald Fichtenwald	Kiefernwald	Nadelwald od. Laubwiese		
Supralitorale	Krustenflechten- Gesellschaften	Heide- und Wüstenvegetation	Heidevegetation	Sesleria-Ass. od. Sieglingia-Ass.	Alnus glutinosa Hippophaës- Dickicht	Oberster Triftwall
Oberes Hygrolitorale	Xanthoria parietina-Gürtel	ephemere Phanerogamen- vegetation	beginnende Heidevegetation (halophil)	Festuca rubra-Gürtel		permanente und zufällige Tang- pflanzen
Unteres Hygrolitorale	Veruccaria maura-Gürtel	zufällige Tangpflanzen	ephemere Phanerogamen- vegetation	Juncus Gerardi- Agrostis stolonifera-Gürtel Scirpus uniglumis-Gürtel		zufällige Tangpflanzen
Hydrolitorale	Zyanophyzeen annuelle Fadenalgen	—	zufällige Algen	Schilfe und annuelle Fadenalgen		Purpurbakterien u. s. w.
(Sublitorale)	Fucus vesic.-Ass.	kein Fucus	kein Fucus	Zostera		

der sie genetisch ineinander eingegriffen und zu der jetzt herrschenden Verteilung geführt haben. Eine solche Einteilung hat DU RIETZ (1928, S. 11—12) aufgestellt:

I. Die Beschaffenheit des Standortes beim Anfang der betreffenden Zeitperiode.

II. Die Verteilung der Arten auf dem betreffenden Fleck sowie in seiner Umgebung beim Anfang der betreffenden Zeitperiode (Verbreitungsfaktoren. Sie sind ein Produkt der Geschichte sämtlicher Faktoren).

III. Die Zufuhr von Diasporen (Ausbreitungseinheiten) der verschiedenen Arten während der betreffenden Zeitperiode. (Ausbreitungsfaktoren).

Diese Zufuhr wird von dem folgenden Faktorenkomplex geregelt:

1. Die unter II erwähnten Verbreitungsfaktoren.
2. Die Ausbreitungsorganisation der verschiedenen Arten.
3. Die zur Verfügung stehenden Ausbreitungsagentien.
4. Der Zufall.

IV. Die relative Konkurrenzfähigkeit der am Kampfe teilnehmenden Arten auf dem betreffenden Fleck (Konkurrenzfaktoren).

Die Konkurrenzfaktoren sind ein Produkt der folgenden Faktorenkomplexe:

1. Die absolute Standortsamplitude der verschiedenen Arten.
2. Die relative Vitalität der verschiedenen Arten in den verschiedenen Teilen ihrer Standortsamplitude.
3. Die Physiognomie und Wuchsweise der verschiedenen Arten.

Diese Faktorenkomplexe sind ihrerseits zum grossen Teil ein Produkt der Geschichte der betreffenden Arten (und Pflanzengesellschaften).

V. In die Konkurrenz direkt eingreifende Tiere, Menschen und Pflanzenparasiten.

VI. Die Länge der Zeit seit dem Anfang der betreffenden Zeitperiode.

Nach dieser Einteilung sind die Faktoren mit historischer Bedeutung auf drei verschiedene Hauptgruppen verteilt (II, III und IV) und doch ist ein so wichtiger Komplex wie die Geschichte der Standortfaktoren übergangen worden. Diese hätte entweder der Gruppe I angeschlossen oder als eigene Abteilung aufgenommen werden sollen. Die Veränderungen des Standortes während der fraglichen Periode werden ausgelöst 1) durch klimatische Ursachen, 2) durch edaphische Ursachen, 3) durch die Vegetation selber und 4) durch Eingriffe von seiten des Tieres oder des Menschen. Alle diese Ursachen bewirken mehr oder weniger irreversible Veränderungen, die in Betracht gezogen werden sollen. Es ist letzten Endes der Standort von heute, der bestimmt, ob eine Art fortgesetzt an einer gegebenen Stelle existieren kann, und nicht deren Qualität vor vielleicht zehntausend Jahren.

Die biotischen Faktoren sind im System DU RIETZ' teilhaftig an mindestens vier Hauptgruppen: Standortveränderungen, III: 3 und 4, IV und V. Durch die Kultur wird der ursprüngliche Standort verändert, werden Diasporen von neuen Arten eingeführt, die von Anfang an nicht dabei waren in der Konkurrenz um den Raum, und werden die ursprünglichen und natür-

fichen Konkurrenzmöglichkeiten der Arten verrückt. In vielen Fällen trägt die Kultur dazu bei, die Wirkung der Ausbreitungs- und Verbreitungsfaktoren, besonders des sog. Zufalls, zu neutralisieren.

Versucht man auf der Basis der Einteilung DU RIETZ' den Anteil der verschiedenen Faktoren an der Verteilung der Meeresuferpflanzen auf Gotland zu schätzen, stösst man sogleich auf die Schwierigkeit der Wahl einer natürlichen Entwicklungsperiode. Grundsätzlich braucht man nur auf den Zeitpunkt zurückzugreifen, da die in Frage stehende Stelle der Kolonisation ausgesetzt wurde, in der Praxis aber ist der Sachverhalt nicht so einfach. Auf Grund der fortdauernden Landhebung (siehe S. 37) ist das jetzige Meeresufer ganz jungen Datums, denn es findet dort eine langsame aber kontinuierliche Verschiebung vom Meeresstadium in das Landstadium statt. Überall auf dem Ufer sterben die Arten in den oberen Teilen der tieferen Zonen ab oder sie werden vielmehr durch andere verdrängt. Am intensivsten geht die Erneuerung an den Gürtelgrenzen vor sich. Das Meeresufer ist, mit anderen Worten ausgedrückt, potentiell offen für Neubewachsung, weshalb wir in Hinsicht auf die Standortsfaktoren überhaupt nicht zurückzugehen brauchen. Die Wirkungen der Ausbreitungs- und Verbreitungsfaktoren dagegen erstrecken sich bis auf die Zeit zurück, da Gotland aus dem Meere stieg, denn das erste, was entstand, war ein Ufer und auf Grund der Konfiguration und Topographie der Insel hat das ursprüngliche Ufer mehrteils in direkter Verbindung mit dem neuen Ufer gestanden, nach und nach bis in unsere Tage, unabhängig von allen Regressionen und Transgressionen, woraus folgt, dass die ersten Uferpflanzen, die Süswasserpflanzen und fakultative Halophyten waren, stets eine begünstigte Stellung eingenommen haben, umso mehr als der Abstand von anderem Land gross gewesen ist. Man bedenke, dass die tonangebenden Arten des Wiesenufers, *Juncus Gerardi*, *Agrostis stolonifera*, *Festuca rubra* u. a. m., sich effektiv auf vegetativem Wege ausbreiten und den sekundären Verschiebungen der Uferlinie folgen. In Wirklichkeit ist das Ufer niemals offen trotz der Landhebung und das jetzige Ufer ist in manchen Fällen ebenso wenig der Kolonisation zugänglich wie irgendwelche stabile Vegetation. Nahe dem Ufer wachsende Arten mit grosser Ausbreitungskapazität haben allerdings grössere Möglichkeiten, auf dem Ufer Fuss zu fassen, als entfernte Arten. Einige fakultative Halophyten haben wahrscheinlich zuerst im Innern des Landes Eingang gefunden und von dort sind sie an das Ufer hinab gewandert. Für die kleinen Inseln ist der Übergang in Land entscheidend gewesen und für die obligaten Halophyten schlechthin die letzte Veränderung des Wassers der Ostsee von süss zu salzig (= Beginn der Litorinazeit).

Ebenso muss die Zeit, die der Meeresufervegetation zur Verfügung stand, um sich in gewissen Hinsichten zu stabilisieren, von der Entstehung des Landes berechnet werden.

Durch obige Überlegung bin ich zu dem Ergebnis gelangt, dass die in Frage stehende Zeit bei der Beurteilung der Ursachen der Artenverteilung auf den Meeresufern Gotlands eine Ausdehnung erhalten muss, die für die verschiedenen Arten zwischen 0 und etwa 11 000 Jahren schwankt, d. h. zwischen dem gegenwärtigen Augenblick und dem Auftauchen der Insel aus der Ostsee.

Ich werde jetzt Punkt für Punkt die Bedeutung der verschiedenen Faktorenkomplexe für die Verteilung der Meeresuferflora auf Gotland einer Prüfung unterziehen. Die römischen Ziffern entsprechen den Hauptgruppen der Einteilung DU RIETZ'.

I. Nach der Schilderung des Klimas auf Gotland (siehe S. 32—36) können die abiotischen atmosphärischen Faktoren das Vorkommen der Arten auf den Ufern beeinflussen, kaum aber deren dortige Verteilung. In der Eigenschaft halophiler Heide- und Wiesenvegetation hat wahrscheinlich auch die Vegetation keine nennenswerte Rückwirkung auf die Klimafaktoren. Es bleiben nur die edaphischen Faktoren übrig, denen eine bedeutende Rolle für die Artenverteilung beigemessen werden muss. Ausnahmen bilden u. a. die biotischen Bodenfaktoren (Erd- und Humusbildung schwach, Torfbildung kommt nicht vor) und zum grossen Teil der Säuregrad. Bei der Inventierung und Materialbearbeitung ist vorzugsweise direkt feststellbaren edaphischen Faktoren, wie der Bodenbeschaffenheit im allgemeinen, dem Wasserhaushalt, der Exposition gegenüber Wellenschlag, den Triftablagerungen u. s. w., Aufmerksamkeit zuteil geworden.

II. Als sich Gotland nach der Eiszeit aus der Ostsee hob, fehlte der Insel natürlich jede Vegetation. Die Zufuhr von Diasporen musste von aussen geschehen und zwar von den umliegenden Küsten. Die damalige Flora auf diesen bestimmte die Arten, die bei der Kolonisation des neuen Landes in Frage kommen konnten. Da das Wasser der Ostsee süss war, gab es dort nur reine Süsswasserpflanzen und fakultative Halophyten. Frühestens in der Litorinazeit begannen die obligaten Halophyten aufzutreten. Seither hat sich die jetzige Meeresufervegetation stabilisieren können und da die Landhebung gleichmässig fortgeschritten ist und im Charakter des Ufers keine grösseren Veränderungen verursacht hat, hat die Vegetation ohne Schwierigkeit der Landhebung folgen können. Es ist daher wenig wahrscheinlich, dass die frühere Verbreitung der Arten in umliegenden Küstengegenden sich in der Verteilung auf Gotland noch geltend macht. Ausnahmen bilden seltene und spät eingewanderte Arten.

Bei der Bewachung der oft neugeschaffenen Tangstandorte übt die Flora der engeren Umgebung einen starken Einfluss auf die Zusammensetzung der Vegetation aus.

III. Die grossen Abstände von Gotland zum nächstgelegenen Land haben für Arten mit schwachem Ausbreitungsvermögen und mit Diasporen, die

Salzwasser nicht ertragen, ein schweres Hindernis gebildet. Man kann daher einige negative Züge in der Flora erwarten. Die Meeresuferpflanzen, die einmal herein gekommen sind, haben dagegen gute Möglichkeiten gehabt, der kontinuierlichen Küstenlinie entlang zu wandern und sich weiter auszubreiten. Die Meeresufer sind offen für Ausbreitungsagentien aller Art. Die Winde haben freies Spiel, die Meereswellen werfen früher oder später alle herumschwimmenden Pflanzenteile auf, die Bäche führen die Diasporen des Inlandes an das Ufer herab, das Seevogelleben ist reich und die Zugvögelscharen nehmen im Frühjahr und Herbst massenweise auf den Ufern der Insel Zwischenlandungen vor; schliesslich stehen die Ufer durch zahlreiche Fischerlager und Bootstellen in dichter Verbindung mit dem Inland, während die Hafentplätze Einwanderungspforten für die Pflanzen entlegenerer Gegenden bilden. Zwischen Gotland und dem Festland von Schweden herrscht die südwärts gehende baltische Auswärtsströmung vor, während an der entgegengesetzten Küste die Strömung nach Norden sich bewegt. Die weither kommende Diasporenzufuhr mit dem Meere dürfte auf der Westseite von Norden her am stärksten sein und an der Ostküste von Süden her.

Die Arten der exponierten Ufer und der Trift sind stärker von der Diasporenausbreitung abhängig als die Wiesenpflanzen der geschützten Ufer, ein- und zweijährige Pflanzen stärker als mehrjährige. Bei starken Stürmen werden die exponierten Ufer von Trift und Vegetation reingefegt und müssen neubesät werden. Auf etwas geschützteren Ufern schafft die Trift offene Standorte von etwas grösserer Dauerhaftigkeit und dadurch Kolonisationsmöglichkeiten für neue Arten. Je grösser die Ausbreitungskapazität einer Art und je grösser die Zahl der Diasporen ist, die über das Ufer gestreut werden, desto grösser sind die Aussichten, dass sie wenigstens vorläufig festen Fuss fassen kann.

Der Zufall wird oft als Abladeplatz für zahlreiche Einwanderungs- und Ausbreitungserscheinungen verwendet, die der Forscher nicht zu klären vermag und die scheinbar dem Ursachenzusammenhang widersprechen. Tatsächlich sind sie das Ergebnis kausaler Gesetzmässigkeit, eines günstigen Zusammentreffens in Raum und Zeit, dessen Spiel zu rekonstruieren es zu spät ist. Dass eine Art von einem Platz Besitz ergriffen hat anstatt einer anderen Art mit anscheinend besseren Voraussetzungen, zeigt nur, dass die erstere unter den vorliegenden Umständen günstiger gelegen haben muss. Es gibt so manches in der Artenverteilung, das wir nicht klarzulegen vermögen und daher im täglichen Gespräch dem Zufall zuschreiben. Diesen zu einem Faktor zu erheben und allen anderen gleichzustellen, ist jedoch gefährlich und als Arbeitshypothese für Kausalitätsanalysen darf er jedenfalls nicht in Frage kommen. Bei der Behandlung eines jeden anderen Faktors strebt man danach, endgültige Kausalität zum Ausdruck zu bringen, dem Zufall als pflan-

zengeographischem Faktor dagegen ist etwas Unabgeschlossenes und doch Abgefertigtes eigen. In den Fällen, wo ich auf unerklärliche Unregelmässigkeiten in der Verteilung der Uferpflanzen stosse, lasse ich die Frage lieber offen als beim Zufall Zuflucht zu suchen und wenn ich den Ausdruck »zufällig« gebrauche, meine ich damit nicht einen präzisierten pflanzengeographischen Faktor, sondern ein zeitlich begrenztes Vorkommen. Übrigens spielt der sog. Zufall als Faktor sicher eine ziemlich geringe Rolle auf den Meeresufern Gotlands (vgl. S. 8).

IV. Die Konkurrenzfähigkeit der Pflanzen wurzelt in deren Konstitution. Zwischen Standortfaktoren einerseits und Konkurrenzfaktoren andererseits herrscht ein enger Zusammenhang. Während jene direkt bestimmt werden können, können diese nur aus der Reaktion der betreffenden Art auf Veränderungen bei den Standortfaktoren abgeleitet werden.

Die absolute Standortsamplitude der Arten kann experimentell durch Kultivierungsversuche bestimmt werden. In der Natur kann man damit rechnen, dass sie an Standorten mit offener Vegetation für alle Arten, die dort nicht vorkommen, überschritten ist. Diese Regel gilt jedoch nicht uneingeschränkt für die exponierten Ufer, wo die Wellen oft direkt Pflanzen und Substrate wegspülen. Für mehrere Arten der Flora ist die absolute Amplitude in Hinsicht auf den Salzfaktor auf den Meeresufern überschritten, sodass sie von der Konkurrenz abgekuppelt sind. Für andere sind gewisse Zonen des Ufers allzu extrem. Vom Hydrolitorale, das gewöhnlich unter Wasser steht, schliesst der Wasserfaktor im Verein mit dem Salzfaktor alle Landpflanzen aus, der Salzfaktor allein alle Süsswasserpflanzen. Auf den sog. »Skonor« überschreitet der Salzgehalt die absolute Amplitude der allermeisten Pflanzen, was sich auch in deren offenen Pflanzendecke offenbart. Auf den supralitoralischen Kiesufern ist wiederum die Trockenheit ein ausmusternder Faktor. Für manche Pflanzen sind die Tangwälle allzu extrem (Nitrophilie, pH u. a. m.). Schwerer ohne Kultivierungsversuche zu beweisen ist die Rolle der absoluten Standortsamplitude in geschlossener Vegetation. An der Ostsee sind wohl die Verhältnisse in der geschlossenen Pflanzendecke des Meeresufers selten so extrem, dass sie nicht die meisten Landpflanzen, von der Konkurrenz befreit, ertragen würden. Im unteren Teil des Ufers sind langwierige Salzwassertränkung und der Salzgehalt des Bodens extreme Faktoren, in den oberen Vegetationsgürteln des Ufers ist die Konkurrenz bereits zum ausschlaggebend regulierenden Faktor vorgerückt. Dessenungeachtet ist die Anzahl der Arten in diesen bedeutend grösser.

Wichtiger und noch schwerer zu bestimmen als die absolute Standortsamplitude ist die relative Vitalität der Arten in verschiedenen Teilen ihrer Standortsamplitude. Spezifisch für die Pflanzen des Meeresufers ist deren grosse Vitalität in Gegenwart von Salz im Wasser oder der Bodenflüssigkeit.

Wo die konstante Konkurrenz, beispielsweise durch Überlagerung mit Trift oder durch Kultureingriffe, gestört wird, vermögen vorübergehend auf dem Ufer für diese fremde Arten einzudringen, weshalb eine jede auf dem Meeresufer gefundene Art nicht kritiklos als eigentliche Meeresuferpflanze betrachtet werden darf.

Wichtige Faktoren bei Neubewachsung sind die Entwicklungsgeschwindigkeit und eventuelle Ausbreitung auf vegetativem Wege vermittels Ausläufern. Die letztgenannte Eigenschaft gehört jedoch eher zur Gruppe III: 2 (Ausbreitungsorganisation der Arten). Diese Charaktere ihrerseits sind Konkurrenzfaktoren in ebenso hohem Masse wie Physiognomie und Wuchsweise. Ein Spezialfall von vegetativer Ausbreitung mit Ausläufern ist die Bütenbildung. Diese ist ein grosser Vorteil in der Konkurrenz auf den durch die Landhebung sekundär veränderlichen Meeresuferstandorten.

V. Unter diesen direkt biotischen Faktoren sind die Eingriffe des Menschen und seiner Haustiere so überwältigend im Vergleich zu denen der wilden Tiere und Pflanzenparasiten, dass man diese übergehen kann, ohne sich einer nennenswerten Versäumnis schuldig zu machen. Auf einigen Inselchen und Landzungen haben sich verwilderte Kaninchen festgesetzt, sich stark vermehrt und sie schädigen die Vegetation ärger als sogar die Schafe.

VI. Dieser Faktor nimmt keine selbständige Stellung ein, sondern wirkt mittelbar durch die anderen, besonders durch II, III und V.

Obige Prüfung hat ergeben, dass mehrere Faktorenkomplexe einen geringen Einfluss auf die jetzige Verteilung der Meeresuferpflanzen auf Gotland ausüben. Lässt man diese aus, so erhält man folgende vereinfachte Einteilung:

- I. Gegenwärtige edaphische Beschaffenheit der Standorte.
- II. Gegenwärtige Verteilung der Arten in der Umgebung (betrifft nur die Tangufer und bis zu einem gewissen Grade die Kies- und Sandufer).
- III: 2 Die Ausbreitungsorganisation der verschiedenen Arten.
- IV. Die relative Konkurrenzkraft der Arten.
  1. Die absolute Standortsamplitude der verschiedenen Arten.
  2. Die relative Vitalität der verschiedenen Arten in verschiedenen Teilen ihrer Standortsamplitude.
  3. Die Entwicklungsgeschwindigkeit der verschiedenen Arten.
- V. Die direkten Eingriffe der Kultur in die Konkurrenz.

Wir sehen somit, dass sämtliche Hauptgruppen DU RIETZ', mit Ausnahme der praktisch bedeutungslosen VI, im Faktorenkomplex vertreten sind, trotzdem mehrere Faktoren ausgemustert worden sind. Der auf Seite 7 ausgesprochene Wunsch bezüglich dieser Untersuchung, dass nämlich der Faktorenkomplex einfach und doch nicht einseitig sein müsse, kann somit als erfüllt betrachtet werden.

In den Faktorenkomplex ist kein rein historischer Faktor aufgenommen worden, teils weil ich den historischen Faktoren grösseren Einfluss auf die

rezente Artenverteilung aberkenne (vgl. oben, S. 74), teils weil der eventuell vorhandene Einfluss nicht sicher bewiesen oder erklärt werden kann. Nur in denjenigen Fällen, wo eine konstatierte Frequenzzunahme für in Gang befindliche Ausbreitung spricht oder diese, nach der Verteilung zu urteilen, offenbar unvollendet ist, greife ich zu einwanderungsgeschichtlichen Auslegungen.

Vergleicht man die auf der Grundlage der DU RIETZschen Einteilung hinsichtlich der gotländischen Meeresuferpflanzen aufgestellte Faktorengruppierung mit der, zu der man viel einfacher aus BRAUN-BLANQUETS mehr traditionell betonten und schematischen Einteilung gelangt wäre, findet man, dass das Ergebnis fast das gleiche ist. Der Unterschied besteht nur darin, dass nach DU RIETZ die Ausbreitungsorganisation aus den Konkurrenzfaktoren und die direkten biotischen Faktoren (Kulturfaktoren) aus den Standortfaktoren ausgeklammert worden sind. Jedenfalls gewährt DU RIETZ' Einteilung einen lebendigeren Einblick in das Zusammenspiel der verschiedenen Faktorenkomplexe und deren Abhängigkeit voneinander.

## VI. Die Verteilung der einzelnen Arten.

Um die tatsächliche Verteilung der einzelnen Arten und deren Ursachen übersichtlich behandeln zu können, müssen die Arten in natürlichen Gruppen zusammengeführt werden. In floristischen Untersuchungen in grosser Skala hat man sich an verschiedene Einteilungsgrundlagen gehalten. STERNER (1922) gruppiert sein kontinentales Element nach der allgemeinen Verbreitung der Arten und basiert seine Schilderung von deren Vorkommen in Skandinavien auf die Vegetationstypen, in denen sie im Zentrum ihres Verbreitungsareals hauptsächlich vorkommen. In naher Anlehnung an HÅRD AV SEGERSTAD (1924) ordnet ALMQUIST (1929) die Arten zunächst nach klimatischen Gesichtspunkten in südschwedische, südsandinavische, östliche, westliche u. dgl. und alsdann nach trophischen Gesichtspunkten in Meeresuferpflanzen, Küstenpflanzen, Kalkpflanzen, Eutrophen, Mesotrophen, Oligotrophen u. s. w. Unter Meeresuferpflanzen versteht ALMQUIST solche Arten, die überwiegend auf den Meeresufern vorkommen und lediglich relikte oder antropochore Streulokale im Inneren des Landes haben. In dieser Untersuchung fasse ich die Meeresuferpflanzen in einem anderen Sinne auf, als Pflanzen nämlich, die regelmässig und dauernd auf dem Meeresufer vorkommen, abgesehen von ihrer übrigen Verbreitung. Meine Meeresuferpflanzen werden somit Vertreter fast aller klimatischen und trophischen Gruppen von HÅRD AV SEGERSTAD und ALMQUIST umfassen, ohne dass dies in der Verteilung auf Gotland merkbar in Erscheinung tritt.

Gemäss der Anlage meiner Untersuchung muss das Artenmaterial in Anlehnung an die Vegetation gruppiert werden, die ihrerseits ein Ausdruck für die herrschenden ökologischen Verhältnisse ist. Ich strebe danach, die Verbreitung der Arten zur Verteilung der Pflanzengesellschaften in Beziehung zu bringen, synchorologische und damit auch synökologische Gesichtspunkte auf floristische Probleme anzuwenden. Leider ist die soziologische Grundlage noch mangelhaft, was die Analyse der Artenverteilung erschwert und bewirkt, dass die Einzelheiten in grossem Ausmasse vorläufig ungeklärt verbleiben müssen. Mit Hilfe der objektiven Verbreitungskarten kann die jetzt geleistete Klarlegung, die in mehreren Hinsichten preliminärer Natur ist, mit der Zeit ergänzt und vertieft werden.

Im Prinzip ist meine Einteilung der Meeresuferpflanzen ökologisch-soziologisch. Bei der praktischen Durchführung der Einteilung bediene ich mich zweier einander ergänzender Systeme, eines horizontalen, der Ufertypen (S. Tab. X, S. 73), und eines vertikalen, der Vegetationszonen (S. Tab. VI, S. 55), wodurch das Vorkommen der Arten eine recht genaue Präzisierung erfährt, während gleichzeitig die Vorkommensweise allgemein charakterisiert wird.

Für die Charakteristik des Vorkommens einer Art innerhalb eines Gebietes ist die Frequenz, ausgedrückt in Zifferwerten, ein wichtiges Hilfsmittel. Durch meine Inventierung der Uferflora auf Gotland ist die Frequenz exakt und gleichförmig für sämtliche Arten festgestellt worden und in der Zahl der Uferabschnitte, innerhalb deren die Art vorkommt, haben wir den genauesten Ausdruck für die Frequenz. Um die Frequenz in verschiedenen Gegenden exakt und bequem vergleichen zu können, ist es jedoch notwendig, eine ein für allemal festgestellte mathematische Skala zu verwenden und nicht, wie bisher, eine neue Frequenzskala für jede neue floristische Untersuchung zu konstruieren. Betreffs früher im Norden verwendeter Frequenzskalen verweise ich auf ULVINENS (1937, S. 37—39) Darstellung. Grundsätzlich schliesse ich mich auch seinem Vorschlag zu einer neuen allgemeingültigen Frequenzskala an. Die in einer solchen enthaltenen Klassen müssen natürlich aufwärts an Umfang wachsen und der Gedanke, dies in geometrischer Progression nach der Funktion  $y = x^2$  geschehen zu lassen, erscheint theoretisch einwandfrei und praktisch geeignet. In einem Punkte möchte ich immerhin eine Änderung in praktischer Richtung vorschlagen, nämlich hinsichtlich der Zahl der Frequenzklassen. Die von NORRLIN (1871) eingeführte Anzahl 7 ist durch ihre Unteilbarkeit mathematisch unvorteilhaft und wirkt willkürlich. Sie hat auch ausserhalb der Grenzen Finnlands keinen Anklang gefunden. Sehr genaue Untersuchungen gestatten eine grössere Anzahl Klassen als 7 und sie gewinnen dadurch nur, während Untersuchungen von kleinen Gebieten oder mit geringerer Genauigkeit mit ganz wenig Klassen arbeiten müssen. Lässt man die Zahl 7 fallen und erhöht die Zahl der

Klassen auf 10, so erhält man selbst für ins einzelne gehende Untersuchungen eine ausreichend abgestufte Skala. Grösser darf sie kaum sein, wenn sie nicht ihre Übersichtlichkeit verlieren soll. Die 10-gradige Skala ist gleichzeitig Prozentskala, was weiterhin ihre Dienlichkeit erhöht. Ferner kann sie mit Leichtigkeit in eine 5-gradige Skala verwandelt werden durch Zusammenschlagen von je zwei Frequenzklassen, ohne dass sich die mathematische Relation zwischen den Klassen verändert. Die Werte der doppelten Skala können so ohne Umrechnung mit denen der einfachen Skala verglichen werden. Besonders die 5-Zahl ist in Mitteleuropa mit Vorliebe für Skalen verschiedener Art verwendet worden (vgl. BRAUN-BLANQUET, 1928, S. 24—46) und HULT-SERNANDERS Deckungsgradskala ist gleichfalls 5-zahlig. Selber habe ich in den Tabellen VII und VIII eine Deckungsgradskala verwendet, die auf der gleichen mathematischen Relation basiert wie die 5-gradige Frequenzskala. Die Bestimmungen auf dem Felde waren in Prozenten dargestellt.

In Tabelle XI sind die Frequenzklassen sowohl für die einfache wie auch die doppelte Skala angegeben, teils in Prozent, teils nach der Zahl der Uferabschnitte. Für Vergleiche unter den Uferpflanzen habe ich die reicher abgestufte doppelte Skala verwendet. Die Vergleiche mit den Frequenzen im Inlande müssen dagegen auf Grund der gröberen 5-gradigen Skala erfolgen, weil meine Kenntnis der Frequenz im Inneren der Insel eine genauere Schätzung nicht erlaubt und ältere Frequenzangaben (JOHANSSON, 1897), denen als Einheiten die Kirchspiele zugrunde liegen, allzu diffus sind, besonders für die wichtigsten oberen Frequenzklassen. Die wörtlichen Bezeichnungen habe

Tabelle XI. Frequenzskalen.

a) Die Klassengrenzen der 5-gradigen Skala; b) 5-gradige Skala ausgedrückt in %; c) 5-gradige Skala für die Meeresufer Gotlands; e) Die Klassengrenzen der 10-gradigen Skala; f) 10-gradige Prozentskala; g) 10-gradige Skala für die Meeresufer Gotlands.

a) 0 <sup>2</sup>	1 <sup>2</sup>		2 <sup>2</sup>		3 <sup>2</sup>		4 <sup>2</sup>		5 <sup>2</sup>	
b)	0—4 %	4—16 %		16—36 %		36—64 %		64—100 %		
c)	1—26	27—102		103—230		231—410		411—640		
d)	selten	vereinzelt		mittelfrequentig		verbreitet		gewöhnlich		
e) 0 <sup>2</sup>	1 <sup>2</sup>	2 <sup>2</sup>	3 <sup>2</sup>	4 <sup>2</sup>	5 <sup>2</sup>	6 <sup>2</sup>	7 <sup>2</sup>	8 <sup>2</sup>	9 <sup>2</sup>	10 <sup>2</sup>
f)	< 1 %	1—4 %	4—9 %	9—16 %	16—25 %	25—36 %	36—49 %	49—64 %	64—81 %	81—100 %
g)	1—6	7—26	27—58	59—102	103—160	161—230	231—314	315—410	411—518	519—640
h)	sehr selt.	zieml. selt.	stark v.einz.	zieml. v.einz.	schwach m.frequ.	stark m.frequ.	zieml. verbr.	sehr verbr.	zieml. gew.	sehr gew.

ich so gewählt, dass die Klassen der einfachen Skala vermittlems einfacher Adjektive ausgedrückt werden. Die Klassen der doppelten Skala, die paarweise den einfachen entsprechen, werden alsdann unter Hinzusetzung eines verstärkenden, bez. abschwächenden Adjektivs angegeben.

In Hinsicht auf das Verhältnis der Arten zur Kultur folge ich in der Hauptsache LINKOLAS (1916, S. 238—239) Terminologie. Unter zufälligen Arten verstehe ich Anthropochoren, die wahrscheinlich wieder verschwinden würden, falls der Kultureinfluss aufhören würde. Naturalisiert nenne ich wiederum Arten, die sich auf eigene Faust ausgebreitet haben und sich wahrscheinlich ohne weitere Hilfe seitens der Kultur zu behaupten vermögen. Die Apophyten suche ich, so weit möglich, auf drei verschiedene Grade von Hemerophilie zu verteilen. Die Ausdrücke Anthropochore, Apophyte u. s. w. verwende ich gesondert für das Meeresufer und das Inland sowie für die Insel in ihrer Gesamtheit. Eine Art kann anthropochor sein auf dem Meeresufer, jedoch apophytisch im Inneren des Landes und umgekehrt. Arten, die Anthropochoren auf Gotland sind, sind selbstverständlich Anthropochoren sowohl im Innern der Insel als auch auf dem Meeresufer.

Da manch eine Art ganz zufällig auf dem Meeresufer vorkommt, während einige supralitorale Arten nach Vorkommensweise und Verteilung besonders charakteristisch sind, ist es unvorteilhaft, den Artenbestand schematisch nach dem Vorkommen auf dem eigentlichen Ufer zu begrenzen. Ich habe versucht, alle für die Ufervegetation wesentlichen Gefässpflanzen mitzuerfassen, darüber hinaus operiere ich aber auch mit einigen rein supralitoralen Arten, die ohne besondere Mühe bei der Inventierung mitfolgten und die die Beschaffenheit und Verteilung der Ufertypen beleuchten oder in anderer Weise von verteilungsgeographischem Interesse sind. Die Untersuchung berührt somit sämtliche Schilfpflanzen, alle regelmässig wiederkehrenden Arten des Landufers sowie eine nicht geringe Anzahl überwiegend supralitoralcr Arten, die sich topographisch eng dem Ufer anschliessen. Zu den letzteren gehören Kies- und Sandpflanzen, Bach- und Sumpfwiesenpflanzen, Anthropochoren u. s. w. Ein Verzeichnis über das behandelte Artenmaterial findet sich unten, S. 188.

### 1. Felsuferpflanzen.

Nach meiner Darstellung auf S. 58 sind die Gefässpflanzengesellschaften der Uferfelsen ehestens als Fragmente der Vegetation der wiesenartigen Ufer aufzufassen. Es gibt immerhin eine Art, die für die Felsufer typisch ist und auch nur dort vorkommt. Es ist dies die Chasmophyte *Cochlearia danica* (Karte 1). Sie kann kaum als assoziationsbildend bezeichnet werden, sondern wächst spärlich in Felsenrissen und Verwitterungsspalten,

beginnend vom oberen Landufer und aufwärts mit dem Schwerpunkt auf der Grenze zum Supralitorale oder höher. Öfters findet man die Art weit oben im Supralitorale auf der Grenze zwischen blossgelegtem Fels und dichter werdender Heidevegetation besonders um »Raukar« herum unter *Sedum acre*. Wir haben hier dasselbe Phänomen, wie es EKLUND (1931, S. 45—46) für das Schärenmeer hervorgehoben hat, nur mit dem Unterschied, dass auf Gotland Litoralstandorte und Kalkfelsen zusammenfallen, was bewirkt, dass die verschiedenen Vorkommensweisen nicht so deutlich hervortreten. Die supralitoralen Standorte für *Cochlearia danica* sind auf Gotland meistens aerohalin ausgesetzt. ALMQUIST (1929, S. 398) versieht die Ornithokoprophilie der Art mit einem Fragezeichen. Dass *Cochlearia* durch Düngung mittels Vogelexkrementen gefördert wird, tritt deutlich in Erscheinung in ihrem üppigen und reichlichen Auftreten auf den guanobefeuchteten Felswänden der Karlsö-Inseln. An anderen Stellen ist die ornithokoprophile Abhängigkeit weniger auffallend, doch deutet dort das spärliche und oft launisch schütterere Vorkommen und die Vorliebe für die oberen Teile der »Raukar« und die Umgebung von herausragenden Felsen auf die Existenz eines lokalisierten Faktors wie der Vogeldüngung hin. Der vornehmlichste Aufenthalt der Seevögel sind gerade die felsigen Landspitzen und Inselchen. In die gleiche Richtung weist das Verhältnis zu anderen stickstoffreichen Standorten. *Cochlearia* wächst nämlich an verschiedenen Stellen reichlich auf barer, stark vermoderter Tagerde, dagegen nicht auf frischen Tangwällen. Eigentümlicherweise habe ich stets direkt unter dem Tang glatte Felsplatten gefunden oder auch wuchs die Art auf tanggemästetem Boden um schwach kuppelförmige Kalkfelsplatten herum in der Uferwiese. Aus der Vorkommensweise können folgende Schlussfolgerungen gezogen werden: *Cochlearia danica* ist 1) abhängig von litoralen Felsen, bezw. supralitoralen Kalkfelsen, 2) ornithokoprophil und tanggefördert (nitrophil), jedoch nicht gebunden an ein derartiges Substrat, 3) konkurrenzschwach, erträgt jedoch gut Salzgehalt und hohen Stickstoffgehalt im Substrat, 4) wahrscheinlich basineutrophil.

Die Verteilung auf Gotland steht in voller Übereinstimmung mit dem Gesagten. Aus dem Kartenbild geht hervor, dass *Cochlearia danica* regelmässig den Küsten entlang vorkommt, wenn auch bei niedriger Frequenz (71/640). Die Lokale beziehen sich auf zwei verschiedene Arten von Ufern. Mehrheitlich sind es grössere exponierte felsige Landspitzen und Inselchen vom steilen Typus, wie sie dort vorkommen, wo die Kalksteingebiete bis zur Küste reichen. Die zwischen ihnen liegenden Lücken werden durch Vorkommen auf vereinzelt niedrigen Kalkfelsplatten mit alten Tangablagerungen ausgefüllt, z. B. auf Näsudden, südlich Ronehamn, bei Skarnviken in Anga u. s. w. Gleicher Art dürften die nicht verifizierten Literaturangaben sein. Es ist natürlich, dass die Abundanz auf diesen isolierten, kleinen Kalkfels-

platten verhältnismässig niedrig sein wird und das Vorkommen mehr zufällig als auf exponierten Uferfelsen. Die Ausbreitung der Art erfolgt durch die Samen, auf Tangerde bleibt sie jedoch meistens steril. Bei einem ersten Blick auf die Karte konstatiert man verwundert das gänzliche Fehlen der Art auf der nordwestlichen Kliffküste, bedenkt man aber, dass der Fuss des Kliffs meistens von Kies bedeckt ist und der Felsgrund in den unteren Teilen des Kliffs in erster Linie aus mergeligen Gesteinsarten ohne dauerhafte Risse besteht, so wird klar, dass geeignete Standorte tatsächlich fehlen. Hemeradiaphor. Nicht gefunden im Innern des Landes.

Ausser *Cochlearia danica* sollten *Sedum telephium* und *Allium schoenoprasum* zu der Felsufergruppe gezählt werden, wenn sie überhaupt zu den Meeresuferpflanzen gerechnet werden. In anderen Gegenden wachsen sie mit Vorliebe in den maritimen Kräuterhängen der Küstenfelsen, auf Gotland aber haben sie ihre hauptsächliche Verbreitung im Innern des Landes auf Felsböden und gehen nur ausnahmsweise ins Supralitorale hinab, wo die Felsböden ans Meeresufer stossen.

*Sedum telephium* (Karte 2) ist merkwürdig selten auf Gotland und vor allem auf den Meeresufern. Im Landesinnern sieht man sie überwiegend auf kulturbeflussten Standorten wie Steinhaufen, Wegrändern, Äckern u. dgl., gerne auf Sandboden (kalkarmen Stellen?), sie wächst aber auch auf unberührten Kalkfelsen und Felsböden. An der Ursprünglichkeit ist kaum zu zweifeln, da sämtliche Lokale, auch die anthropochoren, sich deutlich auf die Kalksteinzüge konzentrieren. Am Meer kommt sie supralitoral auf Felsen und Kalkkies innerhalb zweier begrenzter Gebiete vor, auf den Karlsö-Inseln und im Schärenhof von Slite, also nur auf kleinen Inseln. In denselben Gegenden weist *Cochlearia danica* hohe Frequenz auf. *Sedum telephium* ermangelt offenbar günstiger Existenzbedingungen auf Gotland und damit hängt auch die merkwürdige Verteilung der Vorkommen am Meere zusammen. Unter solchen ungünstigen Verhältnissen arbeiten die Ausbreitungsfaktoren gewöhnlich ungleichmässig. Die Vorliebe für Inseln beruht vielleicht auf Hemerophobie gegenüber Weiden, besonders von Schafen. In diesem Falle ist die Art gleichzeitig hemerophil und hemerophob. Auf den Karlsö-Inseln, wo geweidet wird, findet sie Schutz in den Kliffabhängen auf der Meerseite.

*Allium schoenoprasum* (Karte 3) ist gewöhnlich innerhalb der Kalksteinzüge auf Felsböden, in der Regel an schlechter dränierten Stellen als die vorhergehende Art. Am Meer wächst sie stets in gleicher Weise wie im Landesinnern und geht nicht an das eigentliche Ufer hinab. Die meisten Vorkommen liegen auf der nordöstlichen Seite, wo auch *Sedum telephium* vorkommt, was indirekt von standortbedingter Verteilung zeugt. Hemeradiaphor, selten kultiviert und nicht als verwildert gesehen.

Einen gewissen Zug nach den Felsufern zeigt ferner *Silene maritima* v. *petraea*. Sie gehört gleichwohl eher zur Gruppe der Kiesuferpflanzen (siehe S. 91).

Die Felsuferpflanzen sind somit äusserst wenig an der Zahl und  $\pm$  selten. Im Verhältnis zur Kultur sind sie, zum mindesten am Meere, indifferent.

## 2. Kiesuferpflanzen.

Die Verteilung mehrerer Uferpflanzen stimmt mit der der Kiesufer überein und motiviert deren Unterscheidung als guten Untertyp der Ufer mit beweglichem Material. Das Spezifische für das Kiesufer ist die geringe Wasserkapazität des Bodens und die hieraus folgende Trockenheit. Die Feinerde auf dem Landufer stammt vorwiegend von der Tangtrift her, im Supralitorale von windtransportiertem Staub und verwittertem Kies. Die spezifischen Kiesuferpflanzen gehören ausschliesslich dem oberen Landufer und dem Supralitorale an und bilden zwei von einander recht stark abweichende Verteilungsgruppen, die Kiespflanzen des oberen Landufers und des Supralitorale. Dass sie sich nicht vollständig decken, beruht darauf, dass die letzteren mehrerorts auf so exponierten Ufern wachsen, dass dem Landufer jegliche Vegetation fehlt mit Ausnahme ephemerer Tangwallarten, während die ersteren wiederum manchmal auf solchen Kiesufern vorkommen, wo supralitorale Felder nicht vorhanden sind. Im übrigen haben sie natürlich einen gemeinsamen Kern. Zur Kultur verhalten sich die Kiesuferpflanzen sehr ungleich. Der direkte Kultureingriff ist unbedeutend, weshalb die Verteilung der ursprünglichen Kiesuferpflanzen wenig beeinflusst worden ist. Gleichzeitig aber bieten die Kiesufer offene Standorte anspruchslosen, konkurrenzschwachen Anthropochoren und Apophyten, die sich auf eigene Faust oder mit Hilfe der Kultur auf den Ufern weiter ausgebreitet haben.

*Isatis tinctoria* (Karte 4) ist das Musterbeispiel einer hygro-litoralischen Kiesuferpflanze. Sie kommt auf fast allen nicht allzu sehr exponierten Kiesufern vor mit einem Material, das von grobem Sand bis zu richtigen Klappersteinen schwankt. Die Karte zeigt deutlich, dass die Art die geschützten Ufer meidet, z. B. bei Lauviken, Bandlundviken, Gansviken, Burgsviken u. a. m. und ebenso die am stärksten exponierten Kiesufer auf der Nordwestseite. Infolge Ausbreitung mit dem Meerwasser und weil die Samen von den Sturmwellen im Spätsommer und Herbst aufgeworfen werden, stehen die Pflanzen oft in geraden Reihen längs der Uferlinie. Da die Art zweijährig ist, gelangt sie nur an der Grenze zum Supralitorale zur Blüte, wodurch die blühenden Exemplare die oberste Hochwasserlinie der letzten zwei Jahre schön hervorheben. Weit hinauf ins Supralitorale geht *Isatis* nicht, was darauf hindeutet, dass sie von Trifteenmischung in das Kiessubstrat abhängig ist. Wie die meisten

Pflanzen auf beweglichem Ufermaterial ist die Art etwas sporadisch in ihrem Auftreten. Besonders gilt dies für fragmentarisch entwickelte Kiesufer und natürlich für die unteren Partien des Ufers, wo bloss sterile Rosetten entstehen können, bevor sie weggespült werden. *Isatis* findet man auch spärlich und vorzugsweise steril auf Sandufeln. Die Ausbreitung arbeitet somit effektiv und versieht auch weniger vorteilhafte Ufertypen mit Diasporen. Obwohl man von *Isatis tinctoria* annimmt, dass sie ursprünglich ins Ostseegebiet eingeführt worden ist und noch zur Zeit der gotländischen Reise LINNÉ'S (1744) als Farbpflanze auf der Insel verwendet wurde, dürfte die jetzige Verteilung der Art kaum mehr Spuren von Kultureinwirkung aufweisen, sondern sie hat sich gestaltet, alsob die Art ein alter Mitbürger in der Flora wäre. Jetzt muss sie als ehestens hemeradiaphor oder schwach apophytisch, bei Häfen und Fischerlagern, angesehen werden. Bei der Zementfabrik von Valleviken beispielsweise wächst sie auf ausgefülltem Boden am Hafen. JOHANSSONS (1897, S. 178) drei Inlandlokale dürften auf unfreiwillige Ausbreitung bei der Kiesung der Landstrassen mit Uferkies zurückzuführen sein. So habe ich sie gesehen auf Burgen in När in einem gelagerten Kieshaufen.

*Angelica litoralis*, *Crambe maritima* und *Lathyrus maritimus* treten in derselben Weise auf wie *Isatis* gerade auf der Grenze zwischen dem weissen und dem grauen Kies, wohin die äussersten Sturmwellen noch reichen. Es liegt jedoch etwas zufälliges und unvollendetes in der Verbreitung der genannten Arten. Die Ausbreitung der Diasporen erfolgt wahrscheinlich mit den Meereswellen.

*Angelica litoralis* (Karte 5) war früher von ganz wenigen Stellen bekannt, sämtliche an der Westküste. Meine konsequente Inventierung hat die Frequenz auf 36 Fundorte erhöht und die Verbreitung der Art sowohl nach Nordosten als auch nach Süden erweitert. Auf ungefähr der Hälfte der Lokale wachsen ein oder höchstens zwei Individuen, in ein paar Fällen bloss Keimpflanzen. Es hat den Anschein, alsob die Art in Ausbreitung begriffen wäre und die Ufer über weite Strecken mit Diasporen versähe (man beachte, wie schütter die Punkte auf der Karte liegen). Gleichzeitig scheint es, alsob es ihr schwer fiele auf den exponierten Ufern Fuss zu fassen und dort zu verbleiben, denn selten hat sie sich reichlich in der gleichen Gegend vermehrt. Die Einwanderung ist sicher aus dem Westen erfolgt, wo die Art in den Urgesteinschären gewöhnlich ist, jedoch mehr im Schutze von Felsen und Blöcken als auf dem beweglichen Kies. Vielleicht sind einige gotländische Exemplare aus Diasporen fremden Ursprungs hervorgegangen. Erst neulich dürfte die Art die Ostseite von Fårö hinunter gewandert sein und mit der Zeit können neue Lokale erwartet werden auf den geeigneten Ufern in der Gegend von Slite und weiter in dieser Richtung. Ihres herben Geruches und Geschmackes wegen wird *Angelica litoralis* vom Vieh in Frieden gelassen und ist hemeradiaphor.

*Crambe maritima* (Karte 6) wurde erst 1852 auf Gotland entdeckt und verschwand wiederum von dem Platze (vgl. JOHANSSON, 1897, S. 177). Später taucht sie auf der Ostseite auf. Sie ist wahrscheinlich ein ziemlich später Einwanderer, denn sonst wäre, so sehr diese Art in die Augen fällt, früher über sie berichtet worden. Mit der Zeit sind mehrere Fundorte hinzugekommen, doch ist die Art inzwischen von allen älteren Lokalen verschwunden, sodass sie jetzt nur in einer Handvoll Exemplaren, auf vier rezente Fundstellen verteilt, zwei auf der West- und zwei auf der Ostseite, wächst. Alle ehemaligen und jetzigen Lokale liegen recht gut gesammelt in zwei Gruppen, weshalb nicht völlig undenkbar ist, dass die Art unter Vertauschung des Wuchsortes von Anfang an da geblieben ist.<sup>1</sup> Eine andere Möglichkeit ist, dass Neuausbreitung vom Baltikum (ehestens südlichen Lettland) nach der Ostseite und von Uppland oder geradezu vom Schärenhof Südwestfinlands nach der Westküste stattgefunden und die für den Empfang meist offenen Partien der Küste getroffen hat. Die nächste Ursache der Seltenheit und des sporadischen Auftretens von *Crambe maritima* ist wahrscheinlich, dass sie von weidendem Vieh begierig gefressen wird und diesem Eingriff unterliegt (vgl. PALMGREN, 1927, S. 83 und STERNER, 1938, S. 106). Die Art ist ausgeprägt hemerophob. Obwohl die Kiesufer keine nennenswerte Weide darbieten, sind sie gewöhnlich mit dem oberhalb gelegenen Weideland oder den Wäldern verbunden, wo Schafe und anderes Vieh während des Sommers weidet. In Schärenhöfen hat die Art grössere Aussichten sich auszubreiten, vor allem auf unbewohnten kleinen Inseln, wo nicht geweidet wird. Auf Sildungen hat *Crambe* sich seit 1918 (FRIES, 1920) behaupten können dank der Tatsache, dass die Insel nicht als Weide dient und die Exemplare von den Bauern bei der Mahd geschont wurden. Dort ist sie ausserdem von den Sturmwellen geschützt, die sonst von Zeit zu Zeit auf dem Landufer der exponierten Ufer jegliche Vegetation vernichten. Die Art ist tangbegünstigt.

*Lathyrus maritimus* (Karte 7) ist nachweisbar in moderner Zeit hereingekommen. Sie wurde erstmals beim neuerbauten Hafensteg am Fischerlager Gnisvärd 1906 entdeckt (FRIES, 1914, S. 265), 1917 meldet sie FRIES für den Hafenplatz von Storugns und in den Jahren 1933—36 habe ich sie an mehreren Stellen, sicherlich ganz frisch hereingekommen, vorgefunden, denn sie hatte noch nicht Zeit gehabt, sich an den Stellen nennenswert auszubreiten; es gab vielmehr nur eine einzige Matte, die von ein und der-

<sup>1</sup> Auf Sildungen erstmals beobachtet 1918, reichlich fruktifizierend (FRIES, 1920), 1935 in sechs fruktifizierenden Exemplaren. In Östergarn sicher hereingekommen nach 1933, ein grosses blühendes Exemplar. In Västkinde mehrere grosse Individuen, sicher jüngerer als 1934. Nahe Klintehamn ein steriles Exemplar mehrere Jahre. Auf keinem der alten Fundorte fand sich die Art bei der ersten Inventierung. Auf Ljugarn nur 1930 (FRÖMAN 1930).

selben Diaspore herstammte. In Östergarn hatte sie sich von einem Sommer auf den folgenden ein Stück weit dem Ufer entlang ausgebreitet und mehrere neue Bestände gebildet. Da die beiden ältesten Fundorte und mehrere der späteren in der Nähe von Hafensplätzen, besonders bei Kalkbrüchen (Storugns, Bungenäs, St Olovsholm und Slite) oder bei Fischerlagern (Gnismvård, Kapelludden) liegen, erscheint wahrscheinlich, dass die Art mit der Seefahrt (Ballast oder dgl.) eingeführt worden ist, vielleicht direkt von aussen nach mehreren Stellen auf Gotland. In ein paar Fällen hat sie sich dann spontan weiter ausgebreitet und man kann jetzt schon voraussagen, dass sie sich mit der Zeit den Rang einer ortseigenen Pflanze in der Meeresuferflora auf Gotland erwerben wird. *Lathyrus maritimus* könnte mit ebenso grosser Berechtigung den Sanduferpflanzen zugezählt werden, denn sie wächst gewöhnlich auf sandgemischtem Kies. Die Art scheint von Tangdüngung unabhängig zu sein. Der Wuchsplatz auf der Grenze zum Supralitorale hängt mit dem Aufwerfen von Diasporen zusammen. Trotzdem die Art eingeführt ist, kann sie nicht als hemerophil im eigentlichen Sinne angesehen werden.

Hier sollte wahrscheinlich *Silene viscosa* eingeordnet werden. Sie wurde 1892 auf der Insel Stora Karlsö entdeckt und war damals offenbar neulich dorthingelangt (vgl. JOHANSSON, 1897, S. 189). Sie verschwand bald wieder, denn, so weit mir bekannt ist, fehlen weitere Angaben über ein dortiges Vorkommen und selber habe ich sie nicht gesehen. Den Wuchsplatz bildeten kahle Klapperwälle bei Norderhamn. STERNER (1922, S. 325) denkt sich die Möglichkeit einer Ausbreitung durch Zugvögel.

*Arrhenatherum elatius* leitet eine Reihe von Kiesuferpflanzen ein, die in der Hauptsache die gleiche Vorkommensweise haben wie *Isatis*, jedoch stark hemerophil sind, wenn nicht anthropochor, und eher auf der oberen Seite der Grenze zum Supralitorale wachsen als unterhalb derselben. Sie vermitteln hierin den Übergang zu den rein supralitoralischen Kiespflanzen, was indessen in der Verteilung, die ehestens *Isatis*' gleicht, nicht in Erscheinung tritt. Es sind xerophil angepasste Arten mit grossem Ausbreitungsvermögen, die in geschlossener Vegetation sich nicht gut behaupten und in den sterilen supralitoralischen Kiesufern einen Standort gefunden haben, der für sie völlig natürlich erscheint, wo sie aber kaum ursprünglich zu Hause sind. Sie haben auf den Kiesufern eine ziemlich ausgedehnte und typische Verteilung erworben. Bezeichnend für die Reihe ist die ausbreitungsbiologische Ausrüstung der Arten für Diasporentransport mit Menschen und Tieren, *Arrhenatherum* mit krummer Borste auf der äusseren Deckspelze, *Galium aparine* und *Cynoglossum* mit Haken auf der Frucht, *Rubus caesius* mit dornigen Ranken und Schösslingen sowie Beerenfrucht.

*Arrhenatherum elatius* (Karte 8) kommt auf mässig bis stark exponierten vegetationsarmen Kiesufern vor. Sie wächst so auffällig oft um Fischerlager

und Bootstellen herum, unterhalb Wohnhäusern nahe dem Ufer, auf der Trift von allerlei Gerümpel in der Nähe von Hafentplätzen, dass ihre anthropochore Abstammung kaum fraglich erscheint. Sie hat sich allerdings ziemlich stark auch nach entlegeneren Uferabschnitten ausgebreitet, ohne aber deswegen irgendwie überzeugend als ursprüngliche Uferpflanze zu wirken. Entsprechendes dürfte übrigens für das Auftreten der Art im Landesinnern gelten. Nirgends habe ich sie assoziationsbildend auf supralitoralem Wiesenboden gefunden, wie STERNER im Schärenhof von Kalmarsund (1933) und auf der Westseite Ölands (1938, S. 65). Auf Tangerde findet man bisweilen *Arrhenatherum* besonders üppig und reichlich. Eine Tangpflanze ist sie jedoch nicht. Die Ausbreitung erfolgt indessen oft durch die Trift.

Die Karte für *Galium aparine* (Karte 9) bezieht eventuell auch Vorkommen von *Vaillantii* mit ein, denn sie haben mangels Blüten und Früchten nicht immer unterschieden werden können. Die Hauptart scheint die gewöhnliche Form zu sein, sichere *Vaillantii* habe ich nur ein einziges Mal beobachtet, auf Närsholm, im Supralitorale wachsend. *Galium aparine* ist charakteristisch für exponierte Klapperufer, wo sie im untersten Teil des Supralitorale wächst. Der Standort stimmt stark überein mit dem Rutschboden unterhalb der Kliffe. Die Art findet sich oft auf kleinen Inseln, die regelmässig von Fischern oder Heuern besucht werden. Stellenweise wirkt sie hochgradig ursprünglich, muss aber zweifelsohne als anthropochor auf den Ufern angesehen werden. Einigermassen hat sie sich vielleicht ohne Vermittlung der Kultur weiter ausgebreitet.

*Cynoglossum officinale* (Karte 10) ist ohne Zweifel anthropochor auf dem Meeresufer sowohl wie im Landesinnern. Sie hat sich indessen einen Platz in der Flora als Neophyt erworben und dürfte nunmehr nicht ganz für ihren Fortbestand von der Kultur abhängig sein. Die ursprünglichen Ausbreitungs-herde, öfters Hafentplätze, sind noch recht deutlich in der Verteilung wahrnehmbar. Durch Menschen und weidendes Vieh ist die Art weiter auf offene supralitorale Standorte, auch Sand, ausgebreitet worden.

*Rubus caesius* (Karte 11) zieht bereits die etwas geschützteren Übergangstypen zu gewissen Sandufern und Wiesenufern vor, besonders blockreichen, und ist wohl dort teilweise ursprünglich. Das Verteilungsbild hebt nicht besonders stark die typischen Kiesufer hervor. Sie ist stark hemerophil und wächst gerne längs künstlichen Abflussgräben und Kanälen, bei Wänden von Fischerhütten und bei Landungsstegen (beachte beispielsweise die Punkte bei Burgsviken, wo der Eisenbahndamm dem Ufer folgt). Mit ihren Ranken kriecht die Art auf das Ufer hinab, wird aber von den Salzwassertränkungen zurückgehalten.

In diesem Zusammenhang könnte weiterhin *Erysimum hieracifolium* miteinbezogen werden, die am Meer auf Kies vorkommt, da sie aber anthro-

pochor ist ohne spontane Weiterverbreitung, wird sie in die Anthropochorengruppe aufgenommen (S. 167).

Einen scharf ausgeemisselten und einheitlichen Verteilungstyp vertreten die Arten der supralitoralischen Kiesheiden. Weiter oben wurde hervorgehoben, dass diese Kiesheiden oder eher Kieswüsten bei den Kalksteinzügen gelegen sind, die das Material zum Uferkies geliefert haben, und dass sie primär waldfrei sind. Ferner sind sie durchgängig von der Kultur unberührt, höchstens weiden halbwilde Schafe auf den Waldböden oberhalb derselben. Sämtliche Arten dieser Untergruppe kommen auch im Landesinnern auf ähnlichen Stellen vor, aber aus topographischen Gründen liegt der Schwerpunkt bei den gegenwärtigen Küsten.

*Silene maritima* v. *petraea* ist der ausgeprägteste Vertreter der Untergruppe. Die systematische Stellung der Form, ihre Zusammengehörigkeit mit *S. maritima* oder *inflata* und ihr systematischer Wert sind ungeklärt und ich habe keine Veranlassung auf verschiedene Auffassungen in dieser Hinsicht einzutreten. So viel dürfte auf jeden Fall sicher sein, dass sie eine sowohl von der anthropochoren *Silene inflata* als auch der echten *S. maritima* abweichende ursprüngliche Form ist, die dem Verwitterungskies der Kalkgebirge eigen ist. Sie ist nicht voll identisch mit der unter dem Namen *S. inflata* v. *litoralis* bekannten Form auf den Urgesteinsufeln der Ostsee. Auf der Verbreitungskarte (Nr. 12) habe ich nach der Gesteinsgrundkarte von HEDE bei MUNTHE u. a. (1925, Tafel 4) die Grenzen für die oben (Seite 19) erwähnten Kalksteinzüge, d. h. Gebiete mit überwiegenden Kalksteinen, gezogen und es zeigt sich nun, dass sämtliche Fundorte innerhalb der Kalksteinzüge fallen. Das bedeutet nicht, dass *Silene maritima* v. *petraea* auf Kalksteinfelsen vorkommen würde, im Gegenteil erinnere ich mich nicht, sie irgendwo auf unverwitterten oder nur rissigen Felsplatten gesehen zu haben, sondern dass sie auf supralitoralischen Kiesheiden wächst und diese ihrerseits in der Nähe des Mutterfelsens lokalisiert sind. Das Substrat ist stets stark verwitterter, ziemlich feinkörniger und hart gepackter Kies, der in deutlichen hinter einander gelegenen Uferwällen gelagert ist. Gewöhnlich findet man *S. maritima* v. *petraea* oben auf den Wallkappen, während andere Vegetation am liebsten die Vertiefungen zwischen den Wällen aufsucht. Die Form *petraea* ist unabhängig von Salzwirkung und geht nie auf den vom Meerwasser überspülten weissen Kies hinab, vorzugsweise hält sie sich im oberen Teil des Supralitorale in der Nähe des Waldrandes auf. Hemeradiaphor.

Die Verteilung von *Lactuca muralis* (Karte 13) den Ufern entlang fällt hochgradig mit der der vorhergehenden Art zusammen und die Vorkommensweise ist ebenfalls gleichartig. *Lactuca* wächst gerne am Waldrand, geht aber merkwürdigerweise oft auch weit auf die sonnverbrannten Kiesheiden hinaus und ist dann meist anthozyanfarbt. Über die allgemeine Verbrei-

tung der Art auf Gotland sagt JOHANSSON (1897, S. 122): »Meist auf Nordgotland auf Felsen und steinigem Boden« (Orig. schwed.). Schwach apophytisch am Meere sowohl wie im Landesinnern.

*Draba incana* (Karte 14) wächst auf xerophilen Grasfleckchen zwischen den Uferwällen. Die Art ist wahrscheinlich auf der Karte stark untervertreten, da ich mir nicht immer die Mühe nahm, die weitläufigen Uferwälle (»Aurburgar«) durchzusehen. Besonders im Nordwesten dürfte sie an mehreren Orten zu finden sein. Nach JOHANSSON (1897, S. 180): »da und dort, am meisten in den nördlichen Felsbodengebieten« (Orig. schwed.). An den Ufern und auf den Felsböden hemeradiaphor, ausserdem apophytisch auf trockenen Weideböden und dgl.

*Geranium robertianum* (Karte 15) wächst regelmässig zusammen mit *Lactuca muralis*, aber ausserdem auf allerlei kleinen supralitoralischen Kiesflecken. Die Art ist ein vortrefflicher Indikator für das Vorkommen von supralitoralem Kies. Sie verträgt mit Leichtigkeit sonnenoffene Standorte, ist deutlich hemerophil auch auf den Ufern (Fischerlager, Kiesgruben u. s. w.) wiewohl dies die allgemeinen Züge des Kartenbildes wenig beeinflusst. Man beobachtet jedoch Punkte in Gegenden ohne eigentliche Kiesfelder, wie in Eskelhem-Västergarn, bei Broa auf Färö, in Rute-Hellvi und an anderen Stellen. Ohne Mithilfe der Kultur hätte die Art wahrscheinlich nicht viel höhere Frequenz als *Silene maritima* v. *petraea*.

Zu den supralitoralischen Kiespflanzen ist noch *Helleborine atropurpurea* (Karte 16) zu zählen. Sie wächst allerdings schon im Inneren des Waldrandes und reicht selten auf das sonnenoffene Feld hinaus, wird jedoch ziemlich regelmässig auf den Kiesfeldern Nordgotlands zusammen mit den oben genannten Kiespflanzen gefunden. Im Landesinnern kommt sie bisweilen auf sandigem Boden vor. Hemeradiaphor.

*Solanum dulcamara*'s Verteilung (Karte 17) zeigt eine erstaunliche Übereinstimmung mit den supralitoralischen Kiespflanzen, ohne dass diese deswegen in der gleichen Weise vorkommen. Eher leistet sie *Isatis* Gesellschaft, ist tangbegünstigt und geht oft weit auf das Landufer hinab. Dank ihres stattlichen Wuchses und ihrer farbenreichen Blüten und Früchten verleiht sie stark ihr Gepräge den sonst ziemlich sterilen Kiesufnern in den Gegenden, wo sie vorkommt. Sie tritt oft reichlich auf. Über die allgemeine Verbreitung der Art auf Gotland drückt sich JOHANSSON (1897, S. 151) folgenderweise aus: »Mehrenorts auf dem nördlichen und mittleren Gotland« und »mehrenorts an der Ostküste hinunter nach Ardre sowie an der Westseite von Veskinde nach Fröjel!« (Orig. schwed.). Inland- und Meeresuferverbreitung verlaufen somit parallel. Da die Art im Landesinnern an Bächen wächst, ist es wahrscheinlich, dass sie sich von den Bachmündungen auf das Ufer in der Nähe ausgebreitet hat. Einzig Kiesufer und bis zu einem gewissen Grade

Tangufer scheinen sie zu befriedigen. Die Ausbreitung längs den Ufern und auf die Inseln hinaus ist von den Vögeln besorgt worden. Die meisten Lokale finden sich in seevogelreichen Gegenden. Der den Sturmwellen ausgesetzte Wuchsplatz hindert die Art ansässig zu werden und macht sie von ständiger Neuausbreitung von permanenten Lokalen aus abhängig. Mehrere der Punkte sind auf Kulturausbreitung zurückzuführen, beispielsweise in Tofta um Abflussgräben, in Ardre auf Tangentnahmestellen, an der Bucht Bogviken in Steinhaufen und bei einem Feldzaun sowie in der Nähe der Hafенplätze der Kalksteinbrüche. Die Art ist somit stark hemerophil.

In Hinsicht auf die natürliche Verbreitung Kiesuferpflanzen sind u. a. *Cirsium lanceolatum* und *C. arvense*, da aber die Kultur ihre Verteilung bis zur Unkenntlichkeit umgestaltet hat, werden sie im Zusammenhang mit der Hemerophilengruppe behandelt.

### 3. Sanduferpflanzen.

Mit dem Kies hat der Sand viele gemeinsame Eigenschaften. Beide sind relativ grobkörnig mit daraus folgender geringer Wasserkapazität und bieten den Pflanzen xerophile Standorte. Beide sind nahrungsarm und auf Gotland kalkhaltig, weshalb auf ihnen nur anspruchslose Arten zurechtkommen können und Extrazufuhr an Nahrung in Form von Trift, Windstaub u. s. w. eine grosse Einwirkung ausübt. Beide sind schliesslich sonnenoffene und vor allem warme Standorte. Trotz den gleichartigen Standortverhältnissen haben das Kiesufer und das Sandufer jedes für sich seine Gruppe charakteristischer Arten, aber kaum irgendwelche direkt gemeinsame Pflanzen. Nur auf Übergangstypen mit gemischtem Kies und Sand trifft man sie. Die Sandpflanzen sind weniger extrem hinsichtlich des Wasserhaushaltes und teilweise auch der Nahrungsaufnahme angepasst. Sie haben demgegenüber öfters gegen den Sandflug zu kämpfen. Das Vermögen, den Sandflug auszuhalten und zu kompensieren, ist sichtlich ein wichtiger Zug, der einen Teil der Sandpflanzen und sämtliche Kiespflanzen scharf voneinander unterscheidet. Damit hängt der grössere Anteil der Graspflanzen an der Sanduferflora zusammen. Ferner hält das Sandufer die Tangtrift besser zurück als das Kiesufer und bringt durch Einbetten in den Sand diese schneller zum Vermodern, was zur Folge hat, dass die Kräuter des Hygrolitorale auf dem Sandufer, beispielsweise *Cakile*, *Salsola*, *Polygonum oxyspermum*, stärker tangbetont sind als die entsprechenden Arten auf dem Kiesufer wie etwa *Isatis*, *Angelica litoralis*, *Crambe*, *Lathyrus maritimus*. Die ersteren sind annuell, während die letzteren zwei- und mehrjährig sind. Die zuletzt aufgezählten Arten würden sicher auf Sand wachsen können, in den Zonen aber, in denen sie vor den Sturmwellen geschützt sind, kommen sie gegen die Kon-

kurrenz der Graspflanzen und im Kampf gegen den Sandflug gewöhnlich nicht auf.

Die Sandufergruppe ist sehr einheitlich und da die Sandufer einige wenige, gut voneinander getrennte Reihen in verschiedenen Teilen der Küste bilden, ist die Verteilung der Arten auch besonders anschaulich auf der Karte.

*Honckenia peploides* (Karte 18) ist die gewöhnlichste Sanduferpflanze und gleichzeitig der beste Indikator für den Ufertyp. Sie kommt nämlich auf sowohl unbeweglichem Sand wie Flugsand vor, bildet aber auf der letztgenannten Art von Ufern nicht so grosse und schöne Teppiche wie auf stationärem Sand, wo ihr im oberen Hygrolitorale ernsthafte Konkurrenz fehlt und wo sie gewöhnlich in einem deutlich hervortretenden zusammenhängenden Gürtel wächst. Die Gürtelbildung führt WARMING (1906, S. 74 u. 98) darauf zurück, dass die Samen der Art bei Hochwasser in grosser Menge an Land geschwemmt werden. Dieser Umstand kann kaum von entscheidender Bedeutung sein, denn in ihrer Eigenschaft als mehrjährige Art mit vegetativem Zuwachs und Teppichbildung passt sich *Honckenia* unzweifelhaft mehr Standort und Konkurrenz an als dass sie von der Samenausbreitung abhinge. Mit ihren langen Wurzelstöcken holt sie Feuchtigkeit vom Grundwasser herauf (in einem Versuch mit Silbernitrat deutlich salzig) sogar aus einer Tiefe von fast einem Meter. Nach schweren Stürmen liegen bisweilen die Wurzelstöcke freigespült auf einem Erosionsabhang, ohne dass die Pflanze deswegen leidend zu werden scheint. Im Verhältnis zu Tangdüngung ist die Art indifferent, wenn auch einigermaßen vegetativ stimuliert. Auf Tangwällen wächst sie nicht. Dagegen gibt es auf den Sandufern, auf den supralitoralischen Sandfeldern und wo sich der Sand weiter ins Land hinein fortsetzt in grossem Abstand von der Küste »fossile« Tangschichten im Boden, die Arten mit tiefgehenden unterirdischen Teilen zugute kommen. Stellenweise behauptet sich *Honckenia* bis weit hinauf ins Supralitorale. Nach LEMBERG (1933, S. 38—40 u. 67—68) und anderen Flugsandforschern (Literatur bei LEMBERG) nimmt sie am Aufbau von embryonalen Dünen teil und wandert oft in ältere Bildungen hinein dank ihrem Vermögen beim Einsanden mitzufolgen. Das Vorkommen von an der Oberfläche trockenem Sand, er mag übrigens mehr oder weniger grob oder auch fein wie Flugsand sein, sowie tiefer liegendes schwach salziges Grundwasser bestimmen die vertikale Verteilung der Art und durch diese auch die horizontale Verbreitung auf Gotland. Die Verbreitungskarte für *Honckenia* gibt nahezu vollständig das Vorkommen von Sandufern, bzw. Fragmenten von solchen im oberen Hygrolitorale an. Ein Beweis für grosse Ausbreitungskapazität ist, dass sie den Weg zu ganz unbedeutenden Sandflecken in Entfernung von mehr als einer Meile von nächstgelegenen reichlichen Vorkommen gefunden hat, beispielsweise auf Grötlingboholmen und Ytterholmen. Hemeradiaphor.

*Cakile maritima* (Karte 19) erreicht ihre üppigste Entwicklung auf dem unteren Teil des oberen Landufers unterhalb *Honckenya* und bildet Exemplare von bis zu einem Meter Durchmesser. Die Art ist praktisch genommen tanggebunden und könnte ebenso gut der Tangufergruppe zugeführt werden, wenn sie nicht so grosse Übereinstimmung mit den Arten der Sandufergruppe gezeigt hätte. Vereinzelte Individuen trifft man auf den Tangbändern der Kiesufer und auf den Tangwällen der niedrigeren Ufer an, was Detaildifferenzen in der Verteilung im Verhältnis zur *Honckenya* bedingt, die niedrige Ufer und meistens Kiesufer meidet. Ausserdem ist *Cakile* etwas hemerophil und kommt bei Häfen und Fischerlagern vor, wo sie sonst nicht zu finden wäre, beispielsweise bei Nyhamn, Arhamn, Fårösund (nach EISEN und STUXBERG, von mir nicht gesehen), Ronehamn, Norrkvie, Tubode, Klintehamn u. s. w. Als einjährige Tangpflanze ist die Art ziemlich sporadisch. Der adäquateste Ausdruck für Sporadizität ist die Anzahl Fundstellen von der ersten Inventierung, auf denen die Art bei der späteren Inventierung nicht angetroffen wurde. Für *Cakile* beträgt sie 24. Ausserdem fehlte sie an 6 der in den spärlichen präzisierten Literaturangaben vermerkten Stellen. Nach den Verbreitungskarten, die alle Plätze berücksichtigen, wo die Art überhaupt beobachtet worden ist, ist die Frequenz *Cakile*'s scheinbar höher als die von *Honckenya* (186 gegenüber 180/640). In Wirklichkeit muss die aktuelle Frequenz von *Cakile* auf Grund der Sporadizität auf höchst 160/640 (186—24—6) geschätzt werden. Nach JOHANSSON (1910, S. 230) beobachtet im Innern der Insel in Sanda bei Sandegårda.

*Salsola kali* (Karte 20) ist gleich *Cakile* tanggebunden und wächst auf barem tanggedüngtem Sand auf variierenden Niveaus, meist jedoch im unteren Teil des oberen Hygrolitorale. Sie kommt nirgends auf Kies vor, sogar kaum auf Sandkies und nicht auf reinem Tang, sondern nur auf Kombinationen Sand und Tang. Sie ist also etwas heikler in bezug auf das Substrat, was sich gleich in niedrigerer Frequenz (117/640) und Gebundenheit an die wohlentwickelten und ausgedehnten Sandufer der eigentlichen Sandgebiete zeigt. Weniger sporadisch als *Cakile*. Hemeradiaphor.

*Polygonum oxyspermum* (Karte 21) ist die dritte tanggebundene Art. Sie kommt in vier Gegenden mit reichlichen Sandufern vor, fehlt aber gänzlich auf Storsudret. Die Streulokale sind auch auffallend seltener als bei den vorhergehenden Arten. Man muss hier unvollendete Ausbreitung und späte Einwanderung vermuten. Ausserdem ist *Polygonum oxyspermum* in manchen Fällen wahrscheinlich von den Botanikern übersehen worden, denn sie zieht in keiner Weise die Aufmerksamkeit auf sich und ist für ein ungeübtes Auge auf den ersten Blick von *P. aviculare*-Formenkreis schwer zu unterscheiden. Über die Richtigkeit meiner Bestimmungen herrscht kein Zweifel.

Die Art wurde erstmals 1808 in Lummelunda entdeckt. Es kamen dann in rascher Folge neue Fundorte mitten auf der westlichen Seite hinzu, was sowohl als ein Zeichen im Gang befindlicher Ausbreitung wie auch als Folge davon aufgefasst werden kann, dass die Art früher übersehen wurde. Als ich meine Untersuchung begann, war *Polygonum oxyspermum* bekannt von einer Anzahl Punkte auf der Westküste zwischen Irevik im Norden und Eksta im Süden, sodass Einwanderung von Westen offenbar erschien (vgl. die Karte Fig. I bei SAMUELSSON, 1937). 1934 fand ich sie reichlich auf dem Sandgebiet von Fårö. 1934 fand ich ein Exemplar weit unten an der Ostküste bei Sjausterhammar in Gammelgarn. Im darauffolgenden Jahre wuchs sie an mehreren Stellen in der Gegend und das erste Exemplar wurde auf Ljugarn notiert, einem Platze, wo sie mit grösster Sicherheit früher nicht existiert hatte, da ich dort in jedem Sommer mein Standquartier hatte. 1936 hatte sie sich längs allen Strandbädern auf Ljugarn ausgebreitet. 1937 beobachtete ich schliesslich 1 Exemplar auf Närsholm, dem bis auf weiteres südlichsten Lokal an der Ostküste. Zu den neuen Fundorten für die Art gehört auch ein von den Botanikern so stark besuchter Platz wie Norderhamn auf der Insel Stora Karlsö. Die späte Entdeckung von *Polygonum oxyspermum* auf Gotland und besonders auf Fårö und auf der Ostseite, die nachweislich im Gang befindliche Ausbreitung der Art und deren unvollständige Verbreitung trotz des Vorhandenseins geeigneter Standorte (vgl. die Verteilung der übrigen Sanduferpflanzen), das alles deutet darauf hin, dass wir einen späten Einwanderer vor uns haben, der seine Frequenz und Verbreitung zu erhöhen im Begriffe steht. Die Einwanderungsrichtung ist vermutlich von Westen her und aus diesem Grunde hat sie sich so spät zu dem isolierten Sandgebiet in Östergarn-Ardre durchgefunden. Mit der Zeit dürfte sie sich *Salsola kali* in Verteilung und Frequenz nähern, welcher Art sie in Hinsicht auf die Standortwahl am nächsten steht. Sie wächst am schönsten und reichlichsten auf der vegetationsarmen Sandshelf unterhalb der Randdüne auf dem Flugsandgebiet von Fårö. Die prostraten Zweige erreichen dort bisweilen eine Länge von nahezu einem Meter. An anderen Stellen meistens äusserst spärlich. Tanggebunden gleich den vorhergehenden Arten, wächst aber nicht auf reinem Tang sondern nur auf eingesandeter Trift. Die Art ist nicht im Zusammenhang mit den Ruderatplätzen auf den Ufern beobachtet worden und ist im Unterschied zum *Polygonum aviculare*-Formenkreis nicht kulturgefördert.

Alle vorhergehenden Arten kommen auf Flugsandufeln gut vor und verursachen embryonale Dünen auf dem im übrigen ziemlich niedrigen und feuchten Shelf. Irgendwie an den Flugsand gebunden sind sie jedoch nicht. Die folgende Untergruppe — oder besser Serie — besteht aus eigentlichen Flugsandpflanzen, die Sandflug benötigen, um sich wohl zu fühlen und in der Konkurrenz behaupten zu können. Sie wachsen bereits einen Schritt

weiter oben auf dem Ufer, vom oberen Hygrolitorale hinein ins Supralitorale. Je höheren Zonen sie angehören, umso mehr an ausgeprägte Dünen gebunden werden sie und umso niedriger wird gleichzeitig die Frequenz. Grosse Sanddünen gibt es nur auf Fårö, beachtenswerte Flugsandfelder ausserdem in Hangvar bei Irevik, in Tofta-Eskelhem, in Västergarn, im östlichen Teil von Vamlingbo und dem angrenzenden Teil vom Hamra, zwischen Ljugarn und Östergarn sowie einige kleinere Flecken da und dort auf den übrigen Sandufern. Tangwälle werden von Flugsandpflanzen gemieden. Sie scheinen nahrungsarmen trockenen Sand vorzuziehen.

*Agropyron junceum* (Karte 22) ist ein empfindlicher Indikator für schwach bis stark beweglichen feinen Sand auf dem oberen Landufer. Unter natürlichen Verhältnissen geht sie nicht ins Supralitorale hinauf. Sämtliche Forscher, die die Vegetation der europäischen Sandufer behandelt haben, haben sich das gleiche Urteil über die Art als einer schwach halophilen Flugsandpflanze gebildet, die von dem Teil des Ufers, wo regelmässiger Sandflug beginnt, zum Fuss der Randdüne oder einem entsprechenden Niveau vorwächst (vgl. BENECKE, 1930). Im Innern der Dünengebiete scheint sie nicht vorzukommen. Ich habe sie jedoch auf Ljugarn ziemlich hoch im Supralitorale am Rande von Vertiefungen gesehen, die die Badegäste zur Sommerzeit benutzen, wenn sie ein Sonnenbad nehmen. Ältere Gruben werden aufgedigelt nur in der Masse, als sie zugeweht werden, und auf den aufgeworfenen Randwällen wandert *Agropyron junceum* ein. Der Platz wird nicht einmal von den Sturmwellen erreicht, wohl aber von feiner Salzwassergischt. Das geschilderte Beispiel ist der einzige Ausschlag von Hemerophilie, der konstatiert worden ist. Durch Aufbrechen schon gebundenen Sandes im Supralitorale werden neue zufällige Wuchsplätze für die Art geschaffen, bis die natürliche Sukzession sie wieder vertreibt. Im übrigen sind die Sandufer und die Art von Kultureingriffen unbeeinflusst. Auf tanggedüngtem Sand wird sie durch *Cakile*, *Polygonum oxyspermum* und *Salsola* ersetzt, auf größerem stationärem Sand durch *Honckenya*.

*Elymus arenarius* (Karte 23) hat nahezu gleich hohe Frequenz wie *Agropyron junceum*, doch ist ihre Abundanz und soziologische Bedeutung gering. Nur selten und bloss auf den bestentwickelten Flugsandufern mit Dünen bildet sie einen wirklichen Gürtel. Sie liegt oberhalb des *Agropyron junceum*-Gürtels und bekleidet den unteren Teil der Randdüne. Meistens kommen auf den Sandufern vereinzelt Bülden oder Gruppen von Bülden vor. Während der letzten Zeit scheint sich *Elymus* recht kräftig ausgebreitet zu haben. Wenigstens teilweise ist dies durch Vermittlung des Menschen geschehen und durch Umgestaltung der Standorte. Seit altersher fand sich die Art auf ehemaligen Ballastplätzen bei den Häfen, beispielsweise Visby, Lärbro bei Storugns, Klintehamn, Ljugarn, Ronehamn (?), und zu neueren Hafenplätzen für

Kalksteinbrüche wie S:t Olovsholm, Lörje und Kyllej ist die Art später gelangt. Von diesen Plätzen aus hat sie sich dann vorerst in der nächsten Gegend und dann über recht weite Wege ausgebreitet. Das aufblühende Badeleben auf den Sandufern hat sicher wirksam zur Frequenzerhöhung beigetragen, indem es das Gleichgewicht in der Pflanzendecke auf dem Ufer gestört und vielleicht auch die Diasporen ausgebreitet hat. Ziemlich viele Lokale sind nach der ersten Inventurierung hinzugekommen. Auf Ljugarn, wo sie früher nur in einer Gruppe am Hafen vorhanden war, hat sie nach und nach immer mehr Bülden längs dem Badeufer hingepflanzt, was ich zu verfolgen Gelegenheit hatte. Die Art hat somit aus der Kultur in eigenartiger Weise Nutzen gezogen. An einigen Stellen wächst *Elymus* in feinem Kies und in Sandsteinklapper. Nirgends im Landesinnern gesehen.

Mit *Ammophila arenaria* (Karte 24) sind wir zu den reinen Dünenpflanzen gelangt. Die Art wächst überwiegend supralitoral oberhalb des *Elymus*-Gürtels und geht auf den Dünenfeldern des Sandgebietes auf Fårö gleich weit ins Land hinein wie die Dünen. In anderen Gegenden ist sie aus klimatisch-topographischen Gründen an die Nähe des Ufers gebunden. Reichliche Fundorte sind nur Fårö, Tofta und Östergarn-Gammelgarn. Die übrigen Punkte auf der Karte bezeichnen vereinzelte Individuen oder von solchen herstammende kleinere Bestände. Viele von ihnen sind erst neulich entstanden. Unsicher ist jedoch, ob die Art sich auf den neuerworbenen Wuchsplätzen lange zu behaupten vermag. Die Ausbreitungskapazität ist nach den Streulokalen zu urteilen ansehnlich, doch wird der Verbreitung unerbittlich eine Grenze gesteckt aus Mangel an Dünenfeldern. Nach übereinstimmenden Angaben mehrerer Personen (siehe HESSELMAN, 1909a, S. 40) ist *Ammophila* erst Ende des 19. Jahrhunderts auf das Dünengebiet Ullahau auf Fårö eingewandert und ist ausserdem später als Sandbinder gepflanzt worden (l.c., S. 44). Gleichwohl war sie schon zu LINNÉ'S Zeit gewöhnlich innerhalb des Sandgebietes von Fårö (LINNÉ, 1745, S. 205), weshalb sie sicher ursprünglich und wahrscheinlich auch alt am Platze ist. Von Fårö ausgehend und möglicherweise auch von Ballastexemplaren in Klintehamn und auf Ljugarn hat dann die Art die restlichen Fundorte bevölkert, die noch nicht von JOHANSSON (1897 u. 1910) aufgenommen werden. Sie sind wahrscheinlich sehr neuen Datums.

*Eryngium maritimum* (Karte 25) ist eine ebenso seltene wie stattliche Flugsandpflanze. Ihr richtiger Wuchsplatz dürften weisse Dünen sein, doch fehlt sie in dem einzigen Gebiet mit richtigen weissen Dünen, Fårö. Jetzt wächst sie supralitoral an drei Stellen. Sehr alt ist wahrscheinlich das Vorkommen bei Irevik (entdeckt 1819), wo die Art noch heute in einigen wenigen, in ihrer Existenz bedrohten Exemplaren zu finden ist. Bei Lummelunda (erstmal erwähnt 1875 nach JOHANSSON, 1897, S. 167) war sie schon im 19.

Jahrhundert ausgegangen (l.c.). Bei Gnisvård in Tofta wurde die Art ziemlich spät (erwähnt von JOHANSSON, 1910, S. 227) entdeckt und war damals ganz sicher nicht alt am Platze. Beim Bau des Fischerhafens 1928—32 wurde ihr Wuchsplatz zerstört nach einer mündlichen Mitteilung des Fischers KARL EKMAN, wobei er sie in seinen Garten rettete, wo sie im Jahre, bevor ich ihn traf, ausgegangen war. Weit entfernt von den genannten Fundplätzen gibt es jetzt auf der östlichen Seite in Östergarn eines der reichsten *Eryngium*-Vorkommen der Ostsee. Diese war zwar schon recht lange dort ansässig gewesen, als ich sie 1928 entdeckte, denn über einer Strecke von 2—3 Km wuchsen dort mehrere hundert reich blühende Exemplare. Sterile Schösslinge fanden sich auch unten auf dem Landufer. Von dieser Stelle hat sie sich südwärts nach Fågelhammar in Ardre ausgebreitet (erwähnt und abgebildet von FRÖMAN, 1930, S. 230—31). Vorerst gab es nur ein Exemplar, doch breitet sie sich durch unterirdische Ausläufer radiär aus und bildet bereits mehrere Blattrosetten. Wann und wie *Eryngium* den Weg nach Östergarn gefunden hat, ist schwer zu entscheiden. Entweder hat sie sich von der Westseite ausgebreitet oder ist sie vom Ostbaltikum eingewandert, wo sie indessen selten ist. Beachtenswert ist auf jeden Fall, dass das gleiche Ufer auf der äussersten Ausbuchtung in Östergarn gegenwärtig drei spät und von weit her gekommene Arten birgt: *Crambe maritima*, *Lathyrus maritimus* und *Eryngium maritimum*. Dieses Ufer muss besonders gut gelegen sein um Diasporen aufzusammeln. Hemeradiaphor oder in gewissem Sinne hemerophob.

*Juncus balticus* (Karte 26) kommt ausschliesslich auf dem Sandgebiet von Fårö vor, teils auf dem niedrigen Sandplateau ausserhalb der Randdüne, teils im Innern zwischen den Dünen auf feuchten Inflationflächen und in Dünentälern. Sie wandert auf Sandflächen ein, die so feucht sind, dass kein Sandflug stattfindet, passt aber ihren Wuchs elastisch Niveauveränderungen im Sandfeld an, so dass man sie bisweilen auf losem und trockenem Sand wachsen sieht. Eigentlich ist sie doch eine Sumpfpflanze gleich wie die anderen *Juncus*-Arten und kann daher auf den an der Ostsee gewöhnlichen, kräftig geneigten Sandufeln nicht wachsen, sondern nur auf ausgeprägten Dünenufeln. Auf dem Sandgebiet von Fårö fehlt sie somit auf den Ufern der südlichen Seite, wo die Dünenbildung schwach ist oder fehlt. Die Art hat keine Voraussetzungen, ihre Verbreitung auf Gotland zu vergrössern. Nach einem alten Herbariumexemplar (siehe JOHANSSON, 1897, S. 235) ist *Juncus balticus* einmal vor langer Zeit bei Nore in Vamlingbo eingesammelt worden. Es handelte sich wahrscheinlich um ein zufälliges Meeresufervorkommen. Andere den fraglichen Fund betreffende Angaben fehlen.

Während *Ammophila arenaria* das Supralitorale auf beweglichen Dünen beherrscht, bildet *Carex arenaria* (Karte 27) das Hauptelement auf ebenen Sandheiden mit schwächerem Sandflug und im Begriffe wieder zuzuwachsen.

Die letzterwähnte Art tritt auf offenen Sandböden mit zerstreuten Ausläufern auf und bleibt dort bis ein fast geschlossener Grastepich entstanden ist. Sie ist ein Glied im Zuwachsen des Sandbodens und bahnt den Weg für Arten, die Sandflug schlechter ertragen. Ich möchte die Art ein supralitorales Gegenstück zu *Agropyron junceum* mit ähnlichen Ansprüchen auf feinen Sand und Sandflug charakterisieren. Die erstere beginnt, wo die letztere endet. Die Frequenz ist auch die gleiche. Die Differenzen in der Verteilung hängen mit der Exposition und dem Vorkommen der Arten in verschiedenen Zonen zusammen. Auf steilen Ufern ist bisweilen der Sand des Supralitorale gebunden, sodass der Sandflug aufgehört hat, z. B. die Gegend nordwärts von Visby, oder auch geht das Ufer in eine Randdüne über mit *Ammophila* und anderen Arten, zum Beispiel auf Fårö zwischen Skärsände und Holmudden. In beiden Fällen fehlt *Carex arenaria*, nicht aber *Agropyron junceum*. Auf halbniedrigen und vor Wellenschlag ziemlich geschützten Ufern ist der Sand des Landufers allzu feucht, um vom Wind transportiert zu werden, und mit geschlossener Grasvegetation bekleidet, während das höher gelegene und trockenere Supralitorale schwachen Sandflug aufweist und *Carex arenaria* trägt. Derartige Lokale gibt es mehrenorts, beispielsweise bei Burgsviken, in der Gegend von Slite u. s. w. Man kann nicht sagen, dass *Carex arenaria* halophil wäre, und die Art ist nicht streng an das Meer gebunden. Auf Gotland hat sie einige Dutzend Inlandvorkommen auf Sandfeldern, deren Vegetation aus irgend einem Grunde, gewöhnlich infolge Aufwühlens durch weidendes Vieh, nicht in die Lage gelangt sich zu schliessen. Diese liegen vor allem um den Ancyclus- und Litorinawall. Inwiefern sie wirklich Relikte von früheren Uferepochen sind oder die Ausbreitung sekundär von den jetzigen Küsten ausgegangen ist, kann nicht mit Sicherheit entschieden werden. Am Meere unbedeutend, im Landesinnern stark hemerophil.

Es gibt weiterhin einige Uferpflanzen, die  $\pm$  regelmässig auf den supralitoralen Sandheiden vorkommen und eine Verteilung aufweisen, die sich der der *Carex arenaria* nähert. Sie haben jedoch ihren Hauptaufenthalt weiter oben an Land oberhalb des *C. arenaria*-Gürtels und sind gewöhnlicher als die genannte Art im Landesinnern. Da ich den Sandfeldern des Supralitorale nicht genügend Aufmerksamkeit gewidmet habe, um die Verteilung aller Arten zu kartieren, habe ich nur die Verbreitungskarte der am besten bekannten *Phleum arenarium* mitberücksichtigt (Nr. 28).

Diese Art wächst gewöhnlich auf kleinen baren Sandflecken in der Buschflechtenheide auf ehemaligen Flugsandfeldern. Wie die Flecke entstanden sind, ist mir nicht völlig klar. Winderosion ist kaum die primäre Ursache, obwohl diese dazu beiträgt, die blossgelegte Fläche zu vergrössern. Direkter Kultureinfluss scheint es im allgemeinen auch nicht zu sein. Jedenfalls nützt die Art gerne von Menschen und dessen Haustieren verursachte Störungen

in der Kontinuität der Pflanzendecke auf den Sandfeldern aus. Man findet sie so ziemlich regelmässig in und auf den Rändern der Sonnenbadgruben der Badegäste und dort, wo von Menschen aufgeworfene Tanghaufen gelegen haben. Die Ausbreitung erfolgt durch den Wind und teilweise auch durch Tiere und Menschen. Die Verteilung erinnert an die von *Carex arenaria*, doch ist die Frequenz bedeutend niedriger und auf dem nördlichen Gotland fehlt *Phleum arenarium* fast vollständig. Sie ist sicher übersehen und untervertreten auf der Karte. Auf dem Sandgebiet von Fårö, wo es so aussieht, alsob typische Standorte für die Art wenigstens auf der südlichen Seite in der Gegend des Hofes Ava vorhanden wären, habe ich vergeblich nach der Art gesucht. Vielleicht ist sie kalkliebend. Die Kalkarmut des Sandgebietes von Fårö (siehe oben, S. 28) und die Verbreitung der Art in Schweden könnten als Zeichen dafür aufgefasst werden. Sonst sind die Flugsandpflanzen meist anspruchslos und eher kalkscheu.

*Holosteum umbellatum* ist gleich der vorhergehenden eine einjährige, konkurrenzschwache Sandpflanze, die sich vorzugsweise auf offenen Flecken im Supralitorale aufhält. Meiner Erfahrung nach ist sie nicht annähernd so xerophil wie *Phleum arenarium*, jedoch stärker tangbegünstigt. Ich habe selber nur einmal *Holosteum* während der Inventierungen aufgezeichnet, auf dem Sandufer in Silte, und früher habe ich sie weit unten auf Tang bei dem Fischerlager Langbjenne (Ljugarn) gesehen sowie auf Tanghaufen zwischen Ljugarn und Fågelhammar. Diese sämtlichen Lokale sind neu, weshalb man mit Gewissheit sagen kann, dass die Art in der Literatur stark untervertreten ist. Die Frequenz und das Verbreitungsbild dürften ungefähr gleich sein wie für *Phleum arenarium*. Auch nicht *Holosteum* ist auf dem Sandgebiet von Fårö oder überhaupt auf dem nordöstlichen Gotland beobachtet worden. Obwohl die Art oft auf Sandfeldern angetroffen wird und sogar auf steinigen Stellen in der Nähe des Meeres nach JOHANSSON (1897, S. 192) sind keine eigentlichen Inlandlokale bekannt. Wir haben hier dieselbe Erscheinung wie für *Carex arenaria* und *Phleum arenarium*, dass nämlich die Küstengebundenheit überwiegend topographisch und historisch bedingt ist. Stark hemerophil, bei Tanghaufen und nach der Verteilung zu urteilen auffallend oft in der Nähe von Hafenplätzen.

*Festuca polesica* wächst gleich *Phleum arenarium* in der Buschflechtenheide, aber nicht besonders auf blossgelegten Flecken, sondern als ein wesentliches Element der Vegetation. In ihrer Eigenschaft als mehrjährige bültbildende Art verträgt die erstere besser die Konkurrenz mit anderen Arten. Nur angegeben für die Sandfelder der Ufer und hat wahrscheinlich die gleiche Frequenz und Verteilung wie *Carex arenaria*. Sie kommt auf dem Sandgebiet von Fårö allgemein vor. Hemeradiaphor oder vielleicht schwach apophytisch.

*Weingaertneria canescens* liebt losen und schwach fliegenden Sand. Sie ist allgemeiner als die drei vorhergehenden Arten und kommt oft im Landesinnern auf kulturbeeinflussten Sandfeldern vor.

*Hieracium umbellatum* (Karte 29) gehört zu supralitoralern Sandfeldern mit Dünenbildung. Nach LEMBERG (1933, S. 70) erfordert sie, um sich wohl zu fühlen, Windschutz, den sie in der Lee von Dünen findet. Ohne die Art und die supralitoralen Uferpflanzen im allgemeinen besonders im Auge zu halten, habe ich sie für 38 Uferabschnitte aufgezeichnet, von denen ungefähr die Hälfte innerhalb des Sandgebietes von Fårö fallen und mehrere im Flug-sandgebiet von Gammelgarn-Ardre liegen; alle übrigen Vorkommen sind vereinzelt gelegene Abschnitte in verschiedenen Teilen der Küste. Auf Flug-sand kommt v. *dunense* vor. Die Hauptform ist gewöhnlich im Landesinnern. Hemerophil.

Fast alle Wuchsplätze der seltenen *Oxytropis pilosa* auf Gotland sind offene Flecken auf grobem Sand im Supralitorale. Der Ufertyp ist schmales Sandufer mit schmalen flugsandfreiem Supralitorale. Die Vorkommen liegen in der Mitte der Westseite, speziell in Lummelunda-Västkinde. Auf den gleichen Stellen findet man *Convolvulus arvensis*. Sie hat ausserdem vereinzelt Vorkommen auf anderen Uferabschnitten mit grobem Sand und Sandkies, d. h. auf Übergangstypen zwischen Sand- und Kiesufern.

#### 4. Die Arten der Wiesenufer.

##### A. DIE SCHILFPFLANZEN.

Die phanerogamische Vegetation des Hydrolitorale ist, wenn überhaupt vorhanden, sehr einförmig und artenarm. Auf exponierten Ufern fehlt sie gänzlich; erst wenn die Grundneigung ziemlich minimal geworden ist, können höhere Pflanzen dort Fuss fassen. Die vornehmlichsten Gesellschaften in der Zonierung erster Ordnung bilden die sog. Schilfpflanzen, die auf Gotland wie in Dänemark (vgl. WARMING, 1906, S. 228) nur drei an der Zahl sind:

*Scirpus Tabernaemontani*  
» *maritimus*

*Phragmites communis*

Sie treten gewöhnlich in mehr oder weniger ausgedehnten reinen Beständen jede für sich auf, was mit ihrem starken vegetativen Zuwachs durch die Wurzelstöcke zusammenhängt (siehe Kap. 15 bei WARMING, l.c.). Das quantitative Vorkommen der Schilfe scheint auf Gotland unbedeutend zu sein, verglichen mit vielen anderen Gegenden. Teilweise ist wohl die Bodenbeschaffenheit ungünstig, allzu steinig oder felsig, teils ist die Exposition zu gross. Betreffs *Phragmites* muss noch ein dritter Faktor mitwirken. Zu-

sammenhängende Ufergürtel bilden sie selten, möglicherweise mit Ausnahme von *Scirpus Tabernaemontani*. Man sieht ein Dickicht da und dort.

Die weitaus gewöhnlichste Schilfpflanze ist *Scirpus Tabernaemontani* (Karte 30). Sie kommt auf geschützten Ufern und auf geschützten Flecken von im übrigen exponierten Küstenstrecken vor. Kleine Einschnürungen, Gruben, Wasseransammlungen zwischen Uferwällen, Bachmündungen, Wellenbrecher bei Fischerlagern, Hafemolen u. dgl. genügen, um der Pflanze den Schutz gegen Wellenschlag zu gewähren, dessen sie bedarf. Solcher Natur sind sämtliche Lokale an exponierten Küsten. Sie hegen manchmal nur einige zerstreute Halme. Die Art ist somit ausbreitungsökologisch aktiv und nützt jede Gelegenheit, Fuss fassen zu können, aus. Die grösseren Bestände trifft man auf langseichten Ufern auf feinem Sand und Moränemergel an. Unmotiviert Lücken in der Verteilung gibt es bei Gansviken und Bandlundviken, wahrscheinlich beruhen sie darauf, dass die Mergelsteinplatte nahe an der Oberfläche liegt oder der Moränemergel dort speziell steinreich ist. Die Art liebt Tangdüngung, ist aber nicht davon abhängig, was schon daraus hervorgeht, dass sie an den abgeschnürten Buchten Bogviken und Tuviken wächst. Ausserdem kommt sie in Bachmündungen vor, beispielsweise Vägumån, Gothemsån, Sjausterån, Näsån, bei Lummelundsbruk u. s. w., bisweilen ziemlich weit oben wie bei Näsån nahe der Kirche. Nach einer unbekräftigten Aufzeichnung von mir wäre sie sogar von Dr. C. CEDERCREUTZ und dem Unterzeichneten in Kyrkträsk in Lojsta etwa 40 m ü. M. beobachtet worden. Schwach standorthemerophil.

*Scirpus maritimus* (Karte 31) hat ungefähr die gleichen Ansprüche bezüglich des Wuchsplatzes wie die vorhergehende Art und man trifft sie zusammen mit dieser an auf geschützten seichten Ufern mit Grund aus feinem Sand oder ausgespültem Moränemergel. Auf Gotland wächst sie vielleicht etwas exponierter und auf dem Ufer ausserhalb *Sc. Tabernaemontani*. Ich habe sie in Rissen auf ziemlich stark exponierten Unterwasserfelsplatten gesehen. Während *Sc. Tabernaemontani* oft als Standortrelikt auf dem Landufer verbleibt, tut dies *Sc. maritimus* nur ausnahmsweise. Auch diese Art ist tangbegünstigt. *Sc. maritimus* ist dünn und gleichmässig längs der Küste verbreitet, bei Klintehamn und auf der Nordwestseite liegen die Vorkommen dichter. Nicht vorhanden im Landesinnern, nicht an den abgeschnürten Buchten und meidet die auf andere Weise geschützten grossen Buchten, beispielsweise Burgsviken, Gansviken, Bandlundviken, Vägumviken u. s. w. Beobachtet in gesprengten Gruben bei den Kalkbrüchen auf St. Olofsholm, sonst überwiegend hemeradiaphor.

Die ausgedehnten Bestände von gewöhnlichem Blattschilf (*Phragmites communis*), die überall die seichten, inneren Buchten der Urgesteinschärenhöfe auffüllen, sucht man vergeblich auf Gotland. Diese Art ist dort schlecht

und recht eine Süßwasserpflanze, die bei Bächen und anderen Wasserläufen ans Meer hinabreicht und um die Mündungen herum sich ein Stück weit auf dem Ufer ausgebreitet hat. Es geht dies deutlich schon aus der Verbreitungskarte (Nr. 32) hervor, obgleich nicht alle Wasserläufe darauf verzeichnet sind. Die Art bildet nirgends ordentliche Bestände, Schilfe, sondern wächst spärlich auf der Grenze zwischen Wasserufer und Landufer oder noch weiter oben und ist gewöhnlich steril, was alles davon zeugt, dass sie auf dem Meeresufer ihrer optimalen Bedingungen ermangelt. Es will mir scheinen, alsob die Art auch im Landesinnern weniger bedeutend wäre als in den Urge- steingebieten, was vielleicht mit dem Kalküberfluss auf Gotland zusammenhängt. Am Meere überhaupt kaum, im Landesinnern etwas mehr hemerophil.

In wassergefüllten Gruben auf den Ufern ist *Typha latifolia* einige Male beobachtet worden. Sie war zwischen den beiden Inventurierungen dorthin gelangt und befindet sich offenbar in Ausbreitung unter Beihilfe der Kultur. Eine gewisse Ähnlichkeit mit den Schilfen zeigt bisweilen *Alopecurus ventricosus*, doch nähert ihre Tangabhängigkeit diese Art mehr den Tangpflanzen, weshalb sie unter diesen zur Behandlung gelangt.

#### B. DIE SCIRPUS UNIGLUMIS-GRUPPE.

Die Gruppe hat ihren Namen nach dem an der Ostsee gewöhnlichsten Vertreter erhalten. WARMING (1906, S. 219—20 und 246—47) zählt sie zur Flora der Rohrsümpfe. ALMQUIST (1929, S. 82) nennt von diesen konstituierte Gesellschaften Zwergschilfe. STERNER (1933, S. 201, u. 1938) reserviert eine besondere Zone für sie, das »Unterhygrohalin« nach DU RIETZ' (1932) Einteilung. Der Letztgenannte selbst scheint den *Scirpus uniglumis*-Gürtel oder dessen Gegenstück, den Zyanophyzeen-Gürtel, auf Hydrohalin und Hygrohalin aufteilen zu wollen (l.c., S. 71). Wir sehen somit, dass eine gewisse Unsicherheit herrscht bezüglich der Unterbringung des *Scirpus uniglumis*-Gürtels in der Zonierung des Ufers; einige Autoren behalten den Helophytencharakter der Art im Auge und zählen sie zu den Wasserpflanzen, andere schenken grössere Beachtung der Physiognomie der Vegetation und verlegen die Grenze zwischen Marin und Supramarin, wo Gefässpflanzenvegetation (mit Ausnahme der eigentlichen Schilfe) ausgeprägter aufzutreten beginnt. Eine dritte Auffassung betrachtet den *Scirpus uniglumis*-Gürtel sowohl als den Zyanophyzeen-Gürtel als einen Übergang vom Hydro- zu Hygrohalin. Auf Grund des verfügbaren Materials kann die Frage nicht bestimmt entschieden werden. Aus Gründen, die nach und nach dargelegt werden sollen, schliesse ich mich bis auf weiteres der letzterwähnten Ansicht an.

Der *Scirpus uniglumis*-Gürtel (Karte 33), der eine der charakteristischsten Gesellschaften der Ostseeufer darstellt und den ich schön und rein aus-

gebildet auf so gut wie allen grösseren Wiesenufeln im Schärenhof von Helsingfors und mehrenorts auf Åland gesehen habe, spielt auf den Meeresufeln Gotlands soziologisch eine untergeordnete Rolle. Die Art ist dort allerdings ziemlich verbreitet, doch ist die Abundanz niedrig und die Tendenz, an kleinen Süsswassertümpeln oben auf dem Ufer, an Bächen oder als ein Einschlag im unteren Teil des *Juncus Gerardi*-Gürtels zu wachsen, ist auffallend. Ein sehr grosses Prozent der Punkte der Verbreitungskarte bezeichnet unbedeutende Vorkommen. Die Ursache dieser Erscheinung ist wahrscheinlich die, dass der Ufergrund nicht geeignet ist (Ton und Schlamm selten) und dass das Wellengeplätscher die Pflanze stört. Die Verbreitungslücken auf der Ostseite zwischen Grötlingboud und Faludden, wo mehrenorts auf den Ufern die Mergelsteinplatte zutage tritt oder ganz Nahe der Oberfläche liegt, ist bezeichnend für die Standortsansprüche. In derselben Gegend fehlen Schilfe. Auch die Tangdüngung scheint auf die Art nicht günstig zu wirken. Oft sieht man sie durch die tangbegünstigten *Atriplex* \**praecox*, *Puccinellia retroflexa* und *Spergularia salina* ersetzt. Auf dem überwiegend sehr steinigem Moränemergel werden die *Scirpus uniglumis*-Bestände schütter und ungleichmässig. Auf den Meeresufeln kommt var. *fennicus* vor, im Landesinnern ist die Hauptform ziemlich gewöhnlich nach JOHANSSON (1897, S. 242). Hemeradiaphor.

Auf demselben Niveau wie die vorhergehende Art hat *Triglochin maritima* (Karte 34) ihre grösste Abundanz, doch ist ihre Standortsamplitude auf dem Meeresufer grösser, sodass man ihr praktisch genommen in allen Zonen des Ufers als einem spärlichen Element begegnet. Auf den *Scirpus uniglumis*-armen Ufern Gotlands bildet sie oft den äussersten Aussenposten der Gefässpflanzenvegetation gegen das Meer hin, besonders auf etwas ausgespültem, steinigem Moränemergel. Sie verträgt recht starken Wellenschlag mit ihrem kräftigen Wurzelstock und ihren keuligen Blättern. Während des Hochwassers des Hoch- und Spätsommers steht sie in zerstreuten, dichten Bülden weit draussen im Wasser. Im Innern der Uferwiese wird sie niedriggewachsen und wenigstengelig. *Triglochin maritima* hält sich zähe fest in den oberen Uferzonen und in gewissen Gegenden sogar im Landesinnern (siehe beispielsweise ALMQUIST, 1929, S. 510—11 und STERNER, 1938, S. 61). In beiden Fällen kann sie als Standortrelikt angesehen werden, falls es sich nicht zufälligerweise um rezente Kulturausbreitung nach Anthropochorenstandorten handelt. Letzterer Art scheinen E. TH. FRIES' (bei JOHANSSON, 1910, S. 247) beide Inlandlokale in Mästerby bei Skogs und bei der Station Martebo zu sein. Die Pflanze ist wahrscheinlich mit Sand und Kies vom Meeresufer dorthin gelangt. Geeignete Reliktlokale sind im übrigen selten auf dem seenarmen Gotland. Auf den Ufern hemeradiaphor. Indifferent im Verhältnis zu Tangdüngung. Die Frequenz der Art nähert sich der der wichtigsten Uferwiesenarten, sie fehlt aber natürlich in den Miniaturteppichen der stärker

exponierten felsigen und kiesigen Ufer, die einem höheren Niveau angehören und nicht von Reliktalter sind. (Beachte z. B. die Lücken auf Fårö, auf der Nordwestküste, auf den äussersten Inselchen im Schärenhof von Slite, auf Östergarnsholm u. s. w.)

*Aster tripolium* (Karte 35) ist gleich *Triglochin maritima* einer der äussersten Vorposten der Uferwiese gegen das Wasserrufer hin und daher auch sehr von der Exposition abhängig. *Aster* hat jedoch einen weit schwächeren Bau, ein Umstand, dem ich für die Verteilung eine grosse Rolle zuschreibe. Felsgrund im Verein mit starker Exposition begrenzen das Vorkommen und bedingen die grösseren Lücken in der Verteilung. Auf der ganzen nordwestlichen Kliffküste gibt es nur ein paar Vorkommen und auf Fårö habe ich die Art gar nicht gesehen, auf exponierten Fels- und Kiesinselchen sind die Fundplätze spärlich. In allen diesen Gegenden ist die Wiesenvegetation meistens auf kleine Gebiete auf plattem Felsboden beschränkt und dort scheint *Aster* schwer wachsen zu können. Sonst ist sie in keiner Weise empfindlich, sondern gedeiht gut in mässigem Wellenschlag, nur nicht auf Felsgrund, nicht einmal in Rissen oder an geschützten Stellen. Einige bemerkenswerte Lücken gibt es auf den niedrigen Ufern in Eke und in Eksta-Sproge und diese haben überhaupt keine oder nur schwache Bodenbedeckung. Auf der Insel Stora Karlsö wächst die Art hoch oben auf Felsterrassen mit jähtiefem Wasser darunter. Im Innern der Uferwiese findet man selten diese Art, die in geschlossener Vegetation konkurrenzschwach ist. Keine bekannten Fundplätze im Landesinnern. Hemeradiaphor. Möglicherweise schwach tangbegünstigt.

Eine der *Scirpus uniglumis* teilweise äquivalente Gruppe von ökologisch einander nahe stehenden Arten bilden *Puccinellia retroflexa*, *Spergularia salina* und *Atriplex* \* *praecox*. Sie sind sämtlich stark tangbegünstigt, halophil und konkurrenzschwach und wachsen auf Gotland mit Vorliebe auf schlammigem und steinigem Substrat gleich oberhalb der marinen Grenze. Eigentümlicherweise sind sie wenig hemerophil und fehlen im Landesinnern vollständig.

*Puccinellia retroflexa* (Karte 36) kommt auf allen Arten von Ufern vor ausser auf solchen von beweglichem Material. In den Urgesteinschärenhöfen ist sie charakteristisch für die Spalten der am stärksten exponierten Felsen, auf Gotland aber sind diese Standorte fürs erste selten und dann auf Grund der Gesteinsart weniger geeignet. Stattdessen wächst die Art in Spalten auf niedrigem Felsboden, auf steinigem Moränemergel und vor allem auf durch Tangextrakt bewässertem Boden oder dünnen Tangablagerungen. *Puccinellia retroflexa* geht bei Burgsviken ungefähr so weit hinein wie die Tangtrift, kommt aber erneut im innersten Teil der Bucht vor auf nahrungsreichem Boden. Eine andere Lücke gibt es bei Valleviken und innerhalb Furillen. Bei Bogviken wächst sie in »Skonor». Sie ist somit nicht streng tangabhängig. Hemerophil, bei Bootplätzen, Abflussgräben u. dgl.

*Spergularia salina* (Karte 37) trifft man gelegentlich einmal in Felsenrissen, dafür aber umso häufiger auf nahrungsreichem Schlamm. Sehr tangliebend. Wächst oft auf nassen, kompakten Tangablagerungen z. B. in tiefen Erosionsgruben in der Uferwiese, welche die spärliche Trift auffangen. Die Verteilung stimmt mit der von *Puccinellia retroflexa* überein, doch ist *Spergularia salina* mehr an niedrige Ufer gebunden und daher seltener u. a. auf den Küsten des nördlichen Kalksteinzuges. Mässig hemerophil, auf Tanghaufen u. s. w.

*Atriplex* \**praecox* (Karte 38) ist nicht wie die meisten anderen *Atriplex*-Arten eine reine Tangwallpflanze, sondern wächst ganz charakteristisch auf schlammigen, gerne tangbeeinflussten Stellen zwischen Kies, Steinen und Blöcken längs der marinen Grenze. Die Wuchsplätze sind ständig sehr nass. Die Art ist normal sehr niedriggewachsen, kurzzweigig prostrat, stark sukkulent und rotangeläuft. Sie blüht und entwickelt ihre Samen weit früher als die übrigen *Atriplex*-Formen des Ufers, was von Bedeutung ist, da sie so weit unten wächst, dass sie das Hochwasser des Spätsommers ertränkt. Die Rolle der Steine besteht wahrscheinlich darin, gegen Wellenschlag zu schützen. Auf den Tangwällen gibt es bisweilen eine üppigere und weniger prostrate Form, die ich nicht mit Sicherheit in der Systematik unterbringen konnte. Sie erinnert sowohl an \**praecox* als an *patulum*.

Mit *Scirpus uniglumis* teilen *Sc. pauciflorus* und *Sc. rufus* ihre Geneigtheit, auf sehr feuchtem Uferboden in reinen dünnen Beständen zu wachsen gleich den Schilfen, deshalb ALMQUISTS (1929, S. 82) Benennung Zwergschilfe. Man trifft diese Arten oft zusammen an, besonders die beiden letzterwähnten. Im Landesinnern wächst *Sc. pauciflorus* (Karte 39) oft in »Vätar« d. h. auf seichtem, feinkörnigem, kalkhaltigem und nassem Boden. Ich glaube, dass das Vorkommen der Art auf den Meeresufern in der Hauptsache durch den gleichen Faktorenkomplex bestimmt wird. Die geringe Mächtigkeit des losen Erdlagers schliesst den einzigen schweren Konkurrenten, *Sc. uniglumis*, aus, die in der Nähe die Zwergform f. *pumilus* annimmt. *Sc. pauciflorus* gehört somit zum *Sc. uniglumis*-Gürtel. Oft wächst indessen die erstere Art in flachen Vertiefungen, die mit Süßwasser von der Landseite her bewässert wird, m. a. W. in einer Art »Vätar« mit Zonierung zweiter Ordnung. Unabhängig von deren Niveau muss man die Art doch der Übergangszone zwischen Wasser- und Landufer zuzählen oder auch diese Gesellschaften als Fragmente der Inlandsümpfe betrachten. Alle Übergänge vom einen Extrem zum anderen sind vorhanden. Die Abweichung von den »Skonor« (siehe unten S. 109—110) besteht darin, dass auf ihnen Salzanreicherung erfolgt. *Scirpus pauciflorus* verträgt folglich die Salzigkeit im Meerwasser der Gegend (etwa 7 ‰), aber sichtlich auch nicht mehr, und behauptet sich gut in salzfreier Umgebung, dann aber am liebsten auf Bergmilch. Hier dürften wir ein Beispiel dafür haben, dass

Salzgehalt und extremer Kalkgehalt sich gegenseitig vertreten. Die Bestände der Art auf dem Ufer sind gewöhnlich ganz klein und können als Fragmente auf vielen Arten von Ufern enthalten sein. Nicht auf Tang. Hemeradiaphor.

Die Feuchtigkeitstoleranz von *Scirpus rufus* (Karte 40) ist etwas kleiner als die der beiden andern *Scirpus*-Arten, weshalb sie entweder einen eigenen Gürtel oberhalb der andern bildet und in den *Juncus Gerardi-Agrostis stolonifera*-Gürtel eingemengt wächst. Besonders oft begleitet sie *Sc. pauciflorus* auf deren eigentlichen Uferlokalen. *Sc. rufus* kommt im Landesinnern nicht vor und sie scheint, anders als *Sc. pauciflorus*, nicht auf extremen Kalkstandorten wachsen zu können. Bei dem Flüsschen Fitån in Alskog habe ich *Sc. rufus* einige hundert Meter oberhalb des Ufers auf im übrigen vegetationsfreien Sandbänken in der Stromrinne gesehen. Bei dem Flüsschen, das in die Bucht Vägumviken ausmündet, wächst sie wahrscheinlich in der gleichen Weise (JOHANSSON, 1897, S. 242). Hemeradiaphor.

Eine Sonderstellung nimmt eine vierte *Scirpus*-Art, *Sc. parvulus* (Karte 41), ein. Sie wächst während des grössten Teils der Vegetationsperiode unter Wasser und ist auf Gotland die einzige submerse Art unter den eigentlichen Meeresuferpflanzen. Sie leistet bisweilen den Samenkeimlingen der Meerespflanzen *Ruppia maritima* und *Zannichellia palustris* Gesellschaft, aber im Gegensatz zu diesen meidet sie im allgemeinen sorgfältig organogenen Boden (»Dy«). Nach den wenigen Vorkommen auf Gotland zieht *Sc. parvulus* sehr feinen, nicht schlammigen Sand dem tonigen Moränemergel vor, was vielleicht zu der geringen Frequenz beiträgt. Infolge ihrer Wuchsweise von mir sicher übersehen, aber vielerorts vergeblich gesucht. Die Art wurde erst 1910 auf Gotland entdeckt, obwohl sie ein altes Mitglied der Flora ist, und ist jetzt bekannt von isolierten Plätzen in verschiedenen Teilen der Insel. Dies macht es glaubhaft, dass sie auch noch in dazwischenliegenden Gegenden vorhanden ist. Meine Fundorte sind zum grössten Teil neu. Im August 1934 blühte die Art reichlich südlich von Sjöboudd in Öja. Hemeradiaphor.

Bedenkt man, dass *Samolus Valerandi* (Karte 42) in der Regel an der Ostsee als obligat halophyt angesehen wird (z. B. WARMING, 1906, S. 294), so erscheint ihr Auftreten auf Gotland etwas eigentümlich. Ohne Übertreibung möchte ich behaupten, dass sie auf Gotland den Eindruck einer reinen Süsswasserpflanze erweckt, deren vornehmlichster Wuchsplatz der sehr steinige oder felsige Grund von seichten Bächen mit klarem Wasser ist und die an den Bachmündungen ohne grösseren Erfolg sich auf dem Meeresufer auszubreiten sucht. Solcherart sind ausnahmslos sämtliche 17 Uferlokale auf Gotland. Beim Sund in Gothem, beim Flüsschen Djupån in Norrlanda sowie Fitån in Alskog kommt sie weit oben bei den Bächen vor; an anderen Stellen ist der Sachverhalt nicht untersucht worden. Dagegen ist sie in dem Wassersystem zu finden, das in die abgeschnürte Bucht Paviken

in Västergarn ausmündet, verschiedenerorts im Landesinnern sogar auf hohen Niveaus oberhalb des Ancycluswalles, jedoch gar nicht nahe der Mündung. Da *Samolus* offenbar auf den gegenwärtigen Meeresufern nicht gedeiht, ist wenig glaubhaft, dass sie ein Relikt von früheren Meeresuferstadien bildet, umso weniger als das Wasser der Ostsee in der Litorinazeit salziger war als jetzt. Eher ist sie in der Ancycluszeit eingewandert und ist während der Litorinazeit vom Salzwasser nach den Bächen verwiesen worden. Solchenfalls ist der Salzgehalt bei Gotland immer noch zu hoch für die Art. Eine andere Möglichkeit ist, dass *Samolus* spät eingewandert ist und sich mit Hilfe von Wasservögeln die grösseren Wasserläufe hinauf ausgebreitet hat. Weiter von den Bachmündungen entfernt wächst die Art spärlich und in Zwergexemplaren bis oben im unteren Teil des *Festuca rubra*-Gürtels, näher dem Auslauf geht sie immer weiter hinab und steht schliesslich auf der Grenze zum Hydrolitorale. Bisweilen sieht man sie im Innern von Schilfen von *Sc. Tabernaemontani*. Gleichzeitig nimmt die Abundanz zu. Es deutet dies darauf hin, dass die Verhältnisse zu unterst auf dem Landufer am nächsten *Samolus*' Feuchtigkeitsoptimum entsprechen, während der optimale Salzgehalt 0 sein dürfte. Durch die Konkurrenz wird sie vielleicht in andere Gegenden hinunter auf das Meeresufer getrieben. Die Art scheint übrigens den Wasserstandschwankungen angepasst zu sein, denn das untere Landufer wird zum mindesten während des Frühjahrs blossgelegt und zur selben Zeit trocknen die meisten Bäche auf Gotland aus. Hemeradiaphor.

### C. DIE »SKONA»-GRUPPE.

Die Benennung »Skona» (plur. »Skonor») habe ich von ALMQUIST (1929, S. 249) übernommen. Er versteht darunter »rinnenförmige Vertiefungen in den Meeresuferwiesen, in die oft das Hochwasser eindringt und die in der Zwischenzeit als Ablauf für den Wasserüberschuss der Uferwiese dienen» (Orig. schwedisch). Zu den »Skonor» müssen weiterhin schalenförmige Vertiefungen im Boden gezählt werden, auch wenn sie keinen Ablauf zum Meer haben. Nach der Definition würden somit alle Unebenheiten auf dem Landufer zu den »Skonor» im weitesten Sinne gehören. Das Hauptinteresse ist jedoch mit solchen Vertiefungen auf dem eigentlichen Landufer verknüpft, die bei Hochwasser mit Salzwasser gefüllt werden, das alsdann eine Zeitlang dort verbleibt, nachdem die zusammenhängende Wasserfläche weggesunken ist. Die ausgeprägten »Skonor» sind folglich schlecht dräniert. Die Unterlage besteht entweder aus einer feinkörnigen und dichten Bodenart wie Ton, Moränemergel, feinem Sand, oder dann liegt ebener, bzw. schalenförmig vertiefter Felsgrund ganz nahe der Oberfläche und hindert das Wasser in den Boden hinab oder seitlich herauszusickern. Es verschwindet mit der Zeit durch

Verdunsten. Ist es salzig, so lässt es sein Salz auf dem Grunde zurück. Bei Regen werden die »Skonor« mit süßem Wasser gefüllt, das das Salz des Bodens auflöst und selber salzig wird (vgl. Tab. I, S. 16). Haben die »Skonor« eine geeignete Form und das Klima verhindert die Auswässerung, begünstigt aber das Verdunsten des Wassers, so erfolgt allmählich eine Salzanreicherung in den »Skonor«. Der Salzgehalt kann unter günstigen Umständen beträchtlich werden und bei Binnenmeeren mit brackischem Wasser wie der Ostsee sich den gleichen Werten wie in den Ozeanen nähern oder diese sogar übersteigen. Die »Skonor« sind also ausgeprägte Salzstandorte.

Auf Gotland gibt es schön entwickelte »Skona«-Bildungen. Auf Öland (z. B. nördlich Borgholm) und auf Ösel (beispielsweise in Kihelkond) habe ich gleichfalls prächtige »Skonor« gesehen. In anderen Gegenden, die ich besucht habe, fehlten typische »Skonor«. Die einzigen »Skonor« Upplands bei der Lövstabucht (siehe ALMQUIST, 1929, S. 249) verblassen im Vergleich zu denen der Silurgebiete. Zu den »Skonor« gehören noch LEIVISKÄS »Salzausbühtungen« (1908, S. 149) in Ostrobothnia media und borealis.

Die einfachsten »Skonor« bestehen aus einer kleinen abgerundeten kaum merkbaren Vertiefung mit mehr oder weniger offener Vegetation in der im übrigen geschlossenen Uferwiese. Einige einfache »Skonor« haben einen rinnenartigen Ablauf oder, besser ausgedrückt, Zulauf vom Meere, längs dessen das Meerwasser zur »Skona« hinanstiegt. Ihr Grund liegt gleichwohl so tief, dass der Ablauf die »Skona« nicht ganz dräniert. Mehrere einfache »Skonor« können einen gemeinsamen Ablauf haben und dieser kann weitherhin verzweigt sein. Die bestentwickelten »Skona«-Ufer sind somit von einem weitläufigen und verwickelten System von Vertiefungen und Rinnen durchzogen. Wie sie entstanden sind, ist noch nicht bis ins einzelne klar. In den meisten Fällen sind sie primär, worunter ich verstehe, dass sie gleichzeitig mit der Entstehung des Ufers durch Landhebung gebildet worden sind. Fleckenweise »Dy«-bildung, schwankende Beschaffenheit der Bodenart und dgl. im Verein mit Erosion haben den Uferboden herausgemeißelt. Sicher gibt es auch sekundäre »Skonor«, die in der fertig bewachsenen Uferwiese dadurch entstanden sind, dass die Vegetation stellenweise geschwächt worden ist und einen Angriffspunkt für die Erosion darbot. Triftablagerungen und Auftreten des Bodens durch weidendes Vieh können die Ursache zur Ingangsetzung sekundärer »Skona«-Bildung sein. Gleichartige Bildungen kommen in grosser Skala an Meeren mit starker Ebbe und Flut vor. Die ausserordentlich aufschlussreiche Darlegung des Entwicklungsverlaufes im Dovey-Estuary, die YAPP und seine Mitarbeiter (1917) gegeben haben, kann in grossem Ausmass auf die »Skonor« der Ostsee angewandt werden. Hier ist die Entwicklung in Ermangelung des Gezeitenphänomens und dessen Ersetzung durch jährliche Wasserstandschwankungen und Landhebung bedeutend langsamer und schwerer zu rekonstruieren.

Die für Wasser undurchdringliche Unterlage der »Skonor« wird auf Gotland mehrenorts durch den flach liegenden Felsgrund gebildet. Bei Långstitestrand in Eksta, Petesvik in Silte-Hablingbo u. a. Stellen innerhalb des südlichen Mergelsteingebietes besteht das Landufer in seiner ganzen Breite ganz einfach aus zutage liegendem Felsgrund. Auf der Verwitterungserde der losen Gesteinsart hat sich eine dürrtige Ufervegetation entwickelt und in dieser nehmen die »Skonor« einen bedeutenden Platz ein. Sie bestehen somit aus flachen Vertiefungen im Felsgrund, mit etwas Schlamm und Verwitterungsstaub gefüllt. Sobald das Salzwasser frei abrinnen kann, wächst dort Wiesenvegetation, verschlechtert sich aber die Dränierung, so entstehen »Skonor«. Meistens besteht der Grund der »Skonor« aus Moränemergel. Die »Skona« kann unmerklich in die Uferwiese übergehen, sie kann schwach aber deutlich durch einen Rand markiert sein oder schliesslich durch einen mehrere Zehn cm hohen jähsteilen Erosionsrand begrenzt werden.

Nach dieser kurzgefassten Orientierung über die Geologie der »Skonor« sei nun deren Vegetation einer Betrachtung unterzogen. Im Zentrum der »Skonor« ist die Vegetation gewöhnlich offen und besteht aus zerstreuten Exemplaren von *Salicornia herbacea*, *Suaeda maritima*, *Obione pedunculata* und *Spergularia marginata*. Sie sind sämtlich streng halophil und ihr Vorkommen hängt mit dem Salzgehalt des Standortes zusammen, der den des Meerwassers übersteigt. Gegen den Rand der »Skona« beginnt ein sich verdichtender Teppich von *Puccinellia maritima*. Die Art wird alsdann durch die *Juncus Gerardi*-Wiese abgelöst, die um die »Skonor« herum gewöhnlich reich an *Artemisia maritima* ist. Wir finden hier in der »Skona« exakt die gleichen Gürtel wie auf den Marschufeln des Atlantischen Ozeans (vgl. z. B. WARMING 1906, YAPP 1917), zu unterst einen *Salicornietum*, dann einen *Glycerietum* (= *Puccinellietum*) und schliesslich die gewöhnlichen Gürtel der Ostsee, *Juncus Gerardi* und *Festuca rubra*. Der Salzgehalt im Innern der Ostsee ist offenbar zu niedrig für die beiden untersten Gürtel, sie werden durch den *Scirpus uniglumis*-Gürtel und damit äquivalente Gesellschaften ersetzt, *Puccinellia maritima* wohl teilweise durch *Agrostis stolonifera* (vgl. WARMING, 1906, S. 224). Eine Frage von grossem grundsätzlichem Interesse ist, welcher Zone die »Skonor« zugeteilt werden sollen. Durch genaues Abwägen mittels des Nivellierungsinstrumentes habe ich festgestellt, dass der niedrigste Punkt der höchstgelegenen »Skonor« auf dem gleichen Niveau wie der *Festuca rubra*-Gürtel und das obere Landufer liegt, die niedrigsten Punkte auf der Grenze zum Wasserufer. Die »Skonor« sind also nicht an eine bestimmte Höhe über Meer fixiert. Es wäre meiner Meinung nach unsinnig, wollte man die »Skonor« derjenigen Zone zuzählen, in deren Niveau sie liegen. Statt dessen muss der Fingerzeig der Vegetation ausgenützt und die Zonierung ökologisch gefasst werden. Nach diesen Gesichtspunkten gehört *Salic-*

*cornietum* zu den Zonen gleich oberhalb und unterhalb der marinen Grenze. Nach REVENTLOW (1863) beginnt *Salicornia* auf der Westküste Dänemarks aufzutreten, sobald der Grund bei gewöhnlicher Ebbe 3 Stunden lang bloss liegt (wasserbedeckt während 9 Stunden). Sie wächst somit wenigstens teilweise auf dem Wasserufer. Der *Puccinellia maritima*-Gürtel fällt bereits in das untere Hygrolitorale. Die »Skonor« haben meiner Auslegung nach eine ausgeprägte Zonierung zweiter Ordnung und sind äquivalent mit dem *Scirpus uniglumis*-Gürtel, bzw. dem *Zyanophyzeen*-Gürtel. Die »Skona«-Gruppe bildet eine zur *Scirpus uniglumis*-Gruppe parallele Serie von Arten, die hohen Salzgehalt erfordern. Im Verhältnis zur Feuchtigkeit sind sie indifferent, denn die »Skonor« sind zur Sommerzeit manchmal sehr trocken.

*Salicornia herbacea* (Karte 43) und *Suaeda maritima* (Karte 44) begleiten sich fast unzertrennlich auf Gotland und haben äusserst gleichartige Standortsansprüche. Stellt man die beiden Verbreitungskarten zusammen, erhält man ein vollständiges Bild der Verteilung der typischen Salz-»Skonor« auf Gotland. Wir sehen, wie die Punkte in Gegenden mit Mergelsteinfelsgrund und Moränemergel sowie mit flacher Topographie angehäuft liegen. Die ganze Nordwestseite und Fårö ermangeln der »Skonor«. Die kleinen Differenzen in der Verteilung der beiden Arten können grösstenteils Unregelmässigkeiten in der Samenverbreitung (= dem »Zufall«) zugeschrieben werden. Öfters wachsen die Arten durcheinander in der gleichen »Skona«, bisweilen findet man die eine nur in einer »Skona«, während die andere sich eine gleich daneben gelegene reserviert hat. Die Ausbreitung erfolgt wahrscheinlich vorzugsweise innerhalb dem gleichen »Skona«. Wo Radspuren, Fusspuren oder andere Unebenheiten in den »Skonor« vorhanden sind, pflegen die *Salicornia*- und *Suaeda*-Pflanzen in den Vertiefungen angesammelt zu sein. Es kann dies bis zu einem gewissen Grade auf der Nähe des Grundwassers beruhen, in erster Linie aber ist es eine Folge davon, dass die Samen vom Wasser mechanisch in die Vertiefungen hinabgeschwemmt worden sind. Nach WARMINGS (1906) Beschreibungen von verschiedenen Plätzen an der Westküste Dänemarks wächst *Salicornia* weiter unten auf dem Ufer als *Suaeda*, die reichlicher erst im unteren Teil des *Puccinellia maritima*-Gürtels auftritt. Auf Gotland ist in dieser Hinsicht kein grosser Unterschied zu merken. Beide Arten halten sich im offenen Zentrum der »Skonor« auf. Einen spezifischen Standort hat indessen *Salicornia* und die Bestände erreichen dort eine Üppigkeit und Ausdehnung, die sich dem *Salicornietum* des Atlantischen Ozeans nähern. Es ist dies auf reinen und wenig durchtränkten Tangablagerungen der Fall, in denen der Tang zu einer nahezu strukturlosen Masse zusammengemodert ist. Gewöhnlich liegen die Ablagerungen in dem seichten Wasser zwischen einer kleinen Insel und Land, zwischen zwei Inselchen oder in einem in das Ufer hineindringenden tiefen Kanal. Solche Wuchsplätze habe ich auf den

Inseln Lau-holmar (Storholmen), innerhalb Kråkskär auf der Landzunge Grötlingboudd beobachtet, ferner unterhalb Sigraifs in Vamlingbo, auf der inneren Seite der Landspitze Näsudden, auf Storgrund in Näs und innerhalb der kleinen Insel Vivesholm in Sanda. *Salicornia* hatte dort eine aufrechte und selten kräftige Wuchsweise. *Suaeda* allein kommt an einigen Stellen in tiefen Erosionsgruben mit von Schwefelbakterien angegriffenem Tang auf dem Grunde vor. Sonst sind gewöhnlich *Spergularia salina* und *Puccinellia retroflexa* an solchen Standorten zu finden. Beide Arten fühlen sich demnach wohl auf Tang, sind aber völlig unabhängig von diesem. Hemeradiaphor.

*Obione pedunculata* (Karte 45) wächst genau gleich wie die beiden vorhergehenden Arten und immer zusammen mit einer derselben. An einer einzigen Stelle fehlt *Salicornia* und an einer anderen *Suaeda*. *Obione* meidet vielleicht etwas die tiefsten Punkte der »Skonor» und die zu unterst am Ufer gelegenen Plätze. Auf den grossen »Skona»-Gebieten tritt sie auffallend spärlicher auf als die beiden andern Arten. *Obione* ist eine der wenigen Uferpflanzen, die auf Gotland eine ausgeprägt einseitige Verbreitung haben; man könnte sie südwestlich nennen. Auf der Westseite geht sie bis Klintehamn hinauf, auf der östlichen bloss bis Grötlingboudd. Ungenügend bekannt ist die Verbreitung sicher nicht, denn ich habe sorgfältig nach der Art gesucht auf den »Skonor» in anderen Gegenden. Mangel an Standorten herrscht gleichfalls nicht, im Gegenteil gibt es ausgezeichnet schöne und grosse »Skona»-Ufer schon bei der Bucht Gansviken und von dort bis nach Ronehamn hinauf. Da der nördlichste Fundort auf der Ostseite einer der ältesten bekannten ist und schon zu Beginn des 19. Jahrhunderts entdeckt wurde, kann nicht von in Gang befindlicher Ausbreitung die Rede sein. Gegen die Auffassung, dass die Art eine über Gotland verlaufende Klimagrenze habe, spricht das ausgeglichene Klima an den Küsten (siehe S. 35—36); ausserdem kommt *Obione* nördlicher im Silurgebiet Estlands vor. Die Art ist jedoch ehestens eine kontinentale Steppenpflanze, die sich auf Gotland an ihrer Nordwestgrenze befindet. In der Nähe der Arealgrenzen wird die Verbreitung der Arten öfters etwas unregelmässig und scheinbar launenhaft. Vorläufig können wir nur konstatieren, dass *Obione* aus irgend einer (wahrscheinlich historischen) Ursache nur auf dem südwestlichen Teil Gotlands eingewandert und dort sich behauptet hat und sich unter den gegenwärtigen Verhältnissen nicht nach den übrigen Teilen der Insel auszubreiten vermag. Da die Art einjährig und an extreme Salzstandorte ohne geschlossene Vegetation gebunden ist, darf man die Annahme wagen, dass die Samenausbreitung schwach fungiert und einen geringen Wirkungsradius hat, sodass die Samen in der Nähe der Mutterpflanze bleiben. Hierfür spricht die Beobachtung, dass *Obione* gewöhnlich auf den bestentwickelten »Skona»-Gebieten vorkommt und

dort überwiegend in den obersten »Skonor« auftritt, die selten oder vielleicht überhaupt nicht mehr von einer zusammenhängenden Wasserfläche überschwemmt werden. In Hablingbo bei der Bucht Nisseviken auf Tangsubstrat gesehen. Hemeradiaphor.

Durch ihr Vorkommen auf dem offenen Teil der »Skonor« schliesst sich *Spergularia marginata* (Karte 46) den vorhergehenden Arten an. Sie zieht gleichwohl etwas höher gelegene Stellen in den »Skonor« vor und nähert sich hierin *Puccinellia maritima*. Sie ist wie diese ein dicht an den Boden gedrückter Hemikryptophyt. Mit ihrer ausserordentlich kräftigen Pfahlwurzel widersteht sie der erodierenden Wirkung des Wassers gut. Oft sieht man die Art mit freigespültem oberem Teil der Wurzel oder die Pflanze hebt sich nebst der nächsten Umgebung horstartig aus der »Skona«. Bisweilen wächst sie in Felsenrissen an exponierten Stellen, z. B. bei S:t Olofsholm in Helvi. Die Ausbreitung von »Skona« zu »Skona« erfolgt hydrochor vermittelt der kleinen Samen. Die *leiosperma*-Formen, die ich mehrenorts sah, breiten ihre Samen auch anemochor aus. *Spergularia marginata*'s Verteilung fällt fast vollständig mit der von *Salicornia* und *Suaeda* zusammen. An drei Stellen wächst sie in unvollständigen »Skonor« im *Puccinellia maritima*-Gürtel und auf vier Lokalen zusammen mit *Artemisia maritima* in Felsenrissen. Nicht gesehen auf tanggedüngtem Boden, sondern wird solchenfalls durch *Spergularia salina* vertreten. Hemeradiaphor.

Der Übergang vom offenen Zentrum der »Skona« zur geschlossenen Pflanzendecke des *Juncus Gerardi*-Gürtels wird durch *Puccinellia maritima* vermittelt (Karte 47), einer der wichtigsten Pioniere der Marschwiese am Atlantischen Ozean. Wie dort der Uferlinie entlang bildet sie hier einen deutlichen Gürtel längs des »Skona«-Randes. Die Bültlen treten vorerst dünn auf mit langen Ausläufern und mit *Salicornia* u. a. Salzkräutern in den Zwischenräumen, alsdann verdichtet sich die Vegetation, sodass sich die Stolonen der verschiedenen Exemplare ineinander verweben. Die Einmischung von anderen Arten ist gering. Die Grenze des *Puccinellia maritima*-Gürtels und damit auch die der »Skona« gegen den *Juncus Gerardi*-Gürtel ist auffallend scharf. An der Westküste Dänemarks kommt der *Puccinellia maritima*-Gürtel auf Marsch aller Art vor, entwickelt sich aber besser auf Tonmarsch nach WARMING (1906, S. 206). Gotlands »Skonor« entsprechen hinsichtlich der Feinheit der Bodenart meistens der Tonmarsch. Auf der Nordseite der Landspitze Faludden in Öja und südlich des Fischerlagers Fröjel habe ich die Art auf ziemlich niedrigem Sandboden wachsen sehen mit Tendenz zur Bildung von Miniaturdünen. Auf tanggedüngtem Boden wird die Art stets durch *Puccinellia retroflexa* ersetzt, wie *Spergularia marginata* durch *Sp. salina*. *Puccinellia maritima* ist ein wichtiges Glied im Wiederverwachsen der »Skonor«. Zwischen den Ausläufern sammelt sich Schlamm

bei Hochwasser an und wird der Weg für die Arten der Uferwiese bereitet. Vielerorts sind die »Skonor« bereits ganz von der Art überzogen und die andern »Skona«-Pflanzen sind vom Platze verschwunden. Dies erklärt grossenteils die höhere Frequenz von *Puccinellia maritima*. Sonst sehen wir, dass die Art in ganz denselben Gegenden wie die vier vorhergehenden Arten vorkommt.

Mit dem *Puccinellia maritima*-Gürtel hört die spezifische »Skona«-Vegetation auf und beginnt der Charaktergürtel des unteren Hygrolitorale auf den Meeresufern, der *Juncus Gerardi*-Gürtel. Es scheint jedoch, als wäre damit die Wirkung der Salzanreicherung auf die Florazusammensetzung noch nicht erschöpft, denn es gibt noch drei Arten, die deutliche Beziehungen zu den »Skonor« zeigen und mit Vorliebe um diese herum wachsen. Es sind dies *Artemisia maritima*, *Armeria vulgaris* und *Bupleurum tenuissimum*. Schliesslich haben wir *Odontites rubra*, die, ohne direkt um die »Skonor« zu wachsen, das Hygrolitorale der »Skona«-Ufer anderen niedrigen Uferwiesen vorzieht, sowie *Artemisia rupestris*, die eigentlich der »Alvar«-Vegetation angehört, jedoch an vielen Stellen zum Ufer übergeht. Es ist zu beachten, dass die edaphischen Verhältnisse, die eine Grundvoraussetzung für das Entstehen der »Skonor« bilden, nicht mit den »Skonor« aufhören, sondern in mehr oder weniger hohem Masse jegliche Vegetation in der Gegend beeinflussen.

Die silberweissen Rosetten der *Artemisia maritima* (Karte 48) bilden ein nach oben sowohl wie nach unten wohl abgegrenztes Facies im *Juncus Gerardi*-Gürtel in nächster Nähe um die »Skonor« und hebt in schöner Weise deren Anordnung hervor. Der *Juncus Gerardi*-Gürtel ist an diesen Stellen stets arm an *Agrostis stolonifera*. Man kann mit Grund vermuten, dass sich der erhöhte Salzgehalt der »Skonor« ein Stück weit in den *Juncus Gerardi*-Gürtel fortsetzt und dass das Vorkommen von *Artemisia maritima* ein Zeichen hierfür ist. Öfters findet man distinkte Flecken der Art in der Uferwiese, ohne irgend eine andere Spur von »Skonor« in der Nähe. Ich kann mir den Sachverhalt nicht anders erklären, als dass sich an der betreffenden Stelle eine äusserst minimale Vertiefung auf geeignetem »Skona«-Substrat befindet und dass *Artemisia maritima* das letzte Stadium im Wiederverwachsen der »Skonor« darstellt. Die Art gelangt auf Gotland sehr spät zur Blüte, erst im September, aber dank dem langen und milden Herbst vermag sie wahrscheinlich reife Früchte abzusetzen, denn die Ausbreitung erfolgt durch Samen anemochor. Ausser auf »Skona«-Wiesen trifft man die Art in Rissen auf niedrigen Kalkfelsen, gelegentlich einmal sogar auf kulturgeschaffenen Standorten auf dem Ufer, wie Kies- und Sandgruben. Hemeradiaphor. Die Verteilung ist die für die »Skona«-Pflanzen gewöhnliche, doch ist die Frequenz in den »Skona«-Gegenden etwas grösser als die aller andern Arten, wozu dann noch die Felsstandorte kommen.

*Armeria vulgaris* (Karte 49) ist eine in Hinsicht auf Standortwahl und Verteilung auf Gotland bemerkenswerte Art. Ausser ein paar isolierten Kleinvorkommen hat sie zwei scharf abgegrenzte und kompakte Verbreitungsgebiete, das eine um Ronehamn auf der Ostseite und das andere nordwärts von Klintehamn auf der Westküste. An beiden Stellen wächst die Art im Zentrum typisch unten auf den besonders schönen »Skona«-Ufern auf tonigem Moränemergel, geht aber draussen an den Peripherien auf die supralitoralen Sandfelder und sandiges Weideland hinauf. Auf meiner Verbreitungskarte bezeichnen die zwei nördlichsten Punkte Sanduferlokale, alsdann folgen einige individuenarme Vorkommen auf mesophilen geweideten Uferwiesen, erst bei Ronehamn wird die Art massenweise vorkommend und bildet ein wesentliches Element der Vegetation um die »Skonor« herum. Der Ufergrund besteht hier aus Moränemergel auf Mergelsteinfelsgrund. Nach Grötlingboudt wird die Art immer spärlicher und hört allmählich ganz auf. In Sundre und bei Burgsviken wächst die Art spärlich auf dem Wiesenufer. Bei Klintehamn finden wir *Armeria* in den »Skonor« wieder, ferner um diese herum sowie ausnahmsweise oben auf Sand. In Västergarn verlässt die Art endgültig das Ufer und wächst auf Wiesenboden oberhalb des Sandufers, ebenso in Tofta. In derselben Gegend kommt sie mehrenorts im Landesinnern auf sandigem Wiesenboden vor, am gewöhnlichsten längs dem Litorinawall, aber auch auf höheren Niveaus; ausserdem um Visby<sup>1</sup>. Die Art wächst somit teils auf »Skona«-Ufern, teils auf supralitoralem Sandboden in gebundenem Sand. Es läge nahe bei der Hand anzunehmen, dass die Art auf den sehr verschiedenartigen Standorten durch zwei erbliche Varietäten oder wenigstens Ökotypen vertreten wird. JOHANSSON (1897, S. 161 u. 1910, S. 226) rechnet die Formen der westlichen Seite und die des Landesinnern \* *intermedia* zu und nur Exemplare von Klintehamn (Varvsholmen) und eine ältere Angabe von Lummelundsbruk sowie sämtliche Formen der Ostseite zu \* *maritima*. Er hat sich dabei wahrscheinlich mehr an die rein habituellen Kennzeichen als an die erblichen Unterschiedlichkeiten gehalten. Auf den »Skona«-Ufern nehmen nämlich die Exemplare Zwergform an und erhalten kompakte, kurzblättrige Rosetten. Ich habe vergeblich nach haltbaren Differenzen zwischen den verschiedenen Formen auf Gotland gesucht, die zwischen ausgesperrt feinhaarigen bis zu glatten ohne Konsequenz variieren. Überdies deutet der Übergang der verschiedenen Standortvorkommen ineinander innerhalb der beiden Verbreitungsgebiete auf einheitliche erbliche Konstruktion mit grossem phänotypischem Variationsvermögen je nach äusseren Faktoren hin. Die bizentrische Verbreitung auf Gotland beruht kaum auf später Einwanderung

<sup>1</sup> Die Inlandlokale der Karte skizzieren nur die Verteilung. Die Frequenz ist viel grösser wenigstens in Eskelhem, Västergarn und Sanda.

und im Gang befindlicher Ausbreitung; es widerspricht dies der soziologischen Rolle der Art. Besonders in der Gegend von Ronehamn wird der Platz des *Festuca rubra*-Gürtels und stellenweise auch der des *Juncus Gerardi*-Gürtels von einem *Armerietum* in grösster Übereinstimmung mit den Verhältnissen an einigen Stellen in England eingenommen (vgl. z. B. YAPP, 1917, S. 68). YAPP findet es erstaunlich, dass ein *Armerietum* wohl ausgebildet bei Dovey vorkommt, dagegen vollständig bei Severn fehlt, ein analoger Fall zum Auftreten der Art auf Gotland. *Armeria*'s Verteilung auf den Meeresufern der Westseite und im Inlande innerhalb derselben fasse ich als einen Ausdruck für frühzeitige Einwanderung auf. Gestützt auf die zahlreichen Lokale längs dem Litorinawall, ist anzunehmen, dass sie wohl schon zur Zeit vorhanden war, da dieser aufgeworfen wurde. Nur ein Fundplatz liegt auf dem Ancylluswall. Auf den höchstgelegenen Lokalen kann man sich sehr wohl Kulturausbreitung denken. Die Art ist somit im Inlande meistens Litorinazeitrelikt und sie kommt dort in einer Gegend mit bedeutenden Sandablagerungen und flacher Topographie vor. Der Karte über die Kontur der Insel zur Zeit der maximalen Ausbreitung des Ancyllussees und des Litorinameeres bei MUNTHER u. a. (1925, Taf. 6) entnehmen wir, wie es früher eine seichte Bucht gab in der Gegend Tofta-Klintehamn, die im Süden und Norden durch steile Kliffküsten flankiert war. *Armeria* ist der Verschiebung der Uferlinie nach aussen gefolgt, hat sich aber nicht mehr auf die Nachbargebiete ausbreiten können, die früher geeigneter Ufer ermangelten. Gleichermassen entsprechen die gegenwärtigen Uferlokale auf der Ostseite genau einer charakteristisch geformten Halbinsel während der Litorinazeit, bzw. einer getrennten Insel während der Ancylluszeit. Dass sich die Art nicht auch andernorts als in diesen beiden Gebieten behauptet hat, kann auf ungünstigen Veränderungen betreffs des Ufertyps während der Landhebung seit der Litorinazeit beruhen. *Armeria vulgaris* kommt im Inlande regelmässig auf kulturbeeinflusstem Boden vor, kann aber kaum als kulturausgebreitet bezeichnet werden. Am Meere ist sie schwach hemerophil.

Ihrer Unansehnlichkeit, dunklen Farbe und späten Blütezeit wegen ist *Bupleurum tenuissimum* (Karte 50) von früheren Botanikern in hohem Masse übersehen worden. Erst während der zweiten Inventierung wurde mir klar, dass die Frequenz der Art kräftig unterschätzt wurde und dass sie eine an die »Skona«-Pflanzen erinnernde Verbreitung auf Gotland haben dürfte. Unzählige Male habe ich auf der Uferwiese umherkriechen müssen, bis meinen Nachforschungen der Erfolg beschieden war; damit sind aber auch die ärgsten Lücken im Verbreitungsbild im Osten und Norden ausgefüllt. Trotzdem bin ich restlos überzeugt, dass die Art auf meiner Karte immer noch bedeutend untervertreten ist. Auf Südgotland ist nicht viel hinzuzufügen ausser möglicherweise in Vamlingbo auf der Westseite. Auf der Ostküste sollte sie an verschiedenen

Stellen an der Lauviken-Bucht, zwischen Kräklingbo und Gothem, in Boge zwischen Friggårds und Svannåsudd sowie an der Bogviken-Bucht zu finden sein, um bloss die wichtigsten zu nennen. Ich glaube, dass die endgültige Verteilung in sehr hohem Masse mit der von *Artemisia maritima* übereinstimmen wird. *Bupleurum tenuissimum*'s ursprünglichster Standort sind dürftige, *Agrostis stolonifera*-arme *Juncus Gerardi*-Wiesen, wo die letzterwähnte Art schon früh im Spätsommer gelb zu werden beginnt. Es ist dies wahrscheinlich eine Folge der Seichtigkeit der losen Bodenschicht und die Nähe des darunterliegenden Felsbodens aus Mergelstein und mergligem Kalkstein; seltener besteht der Felsgrund aus reinem Kalkstein. Die Abundanz *Bupleurum*'s auf dem Ufer ist meistens niedrig, sehr reichlich habe ich sie nur auf einer Art »Skona«-Bildungen bei Sildu in Rute gesehen. Obwohl allgemein als strenger Halophyt betrachtet, ist die Art auf Gotland nicht an salzbeeinflusste Standorte gebunden, ja, sogar nicht an das Ufer. Auffallend ist die Geneigtheit der Art in nächster Nähe von grossen bodenfesten Steinblöcken auf variablen Niveaus und auf Ameisenhügelchen zu wachsen. Ameisenhügelchen desselben Stiles, wie sie WARMING (1906, S. 254—256) für die Marsch von Nordby an der dänischen Westküste beschrieben hat, sind sehr gewöhnlich auf den Ufern von Gotland, und in der Nähe von Arensburg auf Ösel habe ich gleichartige Bildungen gesehen. Sie erheben sich kuppelförmig über die ebene Fläche der Wiese und dürften selten oder nie ganz überschwemmt werden. Im Gegensatz zum Boden der übrigen Uferwiese ist er in den Ameisenhügelchen locker und trocken. Auch um die Steinblöcke pflügen Ameisen zu hausen. Die Vorliebe einiger Pflanzenarten, vor allem Therophyten, für Ameisenhügelchen und Steinblöcke kann darauf beruhen, dass die Konkurrenz dort schwächer ist und die Samen in dem losen Boden besser keimen; sie kann darauf zurückzuführen sein, dass die Diasporen dorthin geschwemmt werden und auf den Erhebungen stecken bleiben, sie kann ein Ausdruck für Wärmebedürfnis sein, denn diese Plätze sind besonders sonnenfangend, schliesslich kann sie eine Folge von myrmekochorer Ausbreitung sein. Welche dieser Alternativen für *Bupleurum* gilt oder gelten, kann ich gegenwärtig nicht sicher entscheiden. Ferner wird die Art für trockene und magere Stellen auch oben im Wald in Silte verzeichnet (MATTSSON nach JOHANSSON, 1897, S. 167). Wahrscheinlich ziemlich stark hemerophil. Es scheint nämlich, alsob diese schwächliche, kriechende und späte Art aus mässigem Weiden, das den Wuchs der übrigen Vegetation niedrig hält, Nutzen ziehen würde. Ferner beobachtet in gegrabenen Sandgruben oberhalb des Ufers an der Bucht Vägumviken in Lärbro.

Während die finnischen Botaniker (beispielsweise EKLUND, 1931, S. 20; ULVINEN, 1937, S. 47) die Uferformen von *Odontites rubra* der Unterart *verna* zuzählen, bezeichnet sie STERNER (1938, S. 149) auf Öland als *serotina*. Für

die gotländischen Uferformen passt ALMQUISTS (1929, S. 591) Ausspruch, dass sie in der Regel *verna's* Charaktere und *serotina's* Blütezeit haben. Wahrscheinlich gehören alle ursprünglichen Uferformen und wenigstens auf Gotland auch die meisten Inlandformen zusammen. Sicher urwüchsig im Landesinnern auf Sumpfteiden (siehe JOHANSSON, 1897, S. 155), ausserdem ein gewöhnliches Unkraut in Äckern. Von typischen Meeresufervorkommen aus habe ich die Art sich ohne Grenze massenweise in Uferäcker hinein fortsetzen sehen. Die zu unterst wachsenden Uferformen gleichen JOHANSSONS (1897, S. 106) f. *tescaria*, weiter oben auf dem Ufer wird der Wuchs der Pflanze höher und zweigig. Auf den Ufern bildet die Art einen hervortretenden Einschlag im *Festuca rubra*-Gürtel, speziell in dessen *Carex diversicolor*-reichen Varianten. Die Verteilung (Karte 51) erinnert stark an die der »Skona«-Pflanzen, doch ist die Art gewöhnlicher als irgend eine von diesen und stellt gewissermassen einen Übergangstyp zu den Arten des ordinären Wiesenufers dar. Auf welchen Pflanzen *Odontites rubra* am Meer parasitiert, habe ich nicht untersucht; keinesfalls ist es eine der Arten der »Skona«-Gruppe. Indifferent gegenüber Tangdüngung. Schwach hemerophil am Meeresufer, stark hemerophil im Inlande.

*Artemisia rupestris* (Karte 52) ist charakteristisch für schlecht dränierten Boden, dem während des Winters das Phänomen des Auffrierens zusetzt (siehe HESSELMANN, 1909b, S. 100—106) und der während des Sommers unter Trockenheit leidet. Diese Standorte stehen den »Skona«-Ufern nahe und sie grenzen vielerorts direkt aneinander. An solchen Stellen pflegt *Artemisia rupestris* bisweilen etwas auf das Meeresufer hinab zu dringen, mehrenteils bleibt sie jedoch im Supralitorale stehen. Ich habe die Art von 37 Uferabschnitten aufgezeichnet, die sich einigermaßen gleichmässig auf die »Skona«-Gebiete verteilen. Supralitoral kommt sie wahrscheinlich auf viel mehr Stellen vor. Hemeradiaphor.

Aus obiger Schilderung ging hervor, dass die »Skona«-Pflanzen eine sehr einheitliche Gruppe bilden mit gleichartiger Verteilung und dass die Gruppe Vertreter in sämtlichen Gürteln des Meeresufers hat, unten von der Grenze gegen das Hydrolitorale bis hinauf ins Supralitorale. Es können somit die »Skona«-Ufer mit guten Gründen als ein Untertyp der Wiesenufer unterschieden werden. Die übrigen Wiesenufer lassen sich schwer in eigentliche Ufertypen weiter aufteilen. Deutliche Differenzen sind allerdings zwischen der Vegetation in verschiedenen Gegenden vorzufinden, aber sie beschränken sich in der Regel auf eine begrenzte Zone auf dem Ufer. Auch nicht nach dem Vorkommen in bestimmten Gürteln oder Zonen kann das Artenmaterial strikte aufgeteilt werden, denn viele Pflanzen wachsen sichtlich recht regellos auf verschiedenen Niveaus. Der Übersichtlichkeit wegen werde ich versuchen, die Arten in einigen Gruppen oder Serien zusammenzuführen, deren gegenseitige Abgrenzung natürlich etwas konventionell ausfallen muss. Da viele

der folgenden Arten eine sehr hohe Frequenz in allen Teilen der Insel haben, kann die Verteilung selbst nicht beschrieben werden, sondern wird das Hauptgewicht auf negative Züge verlegt, auf die Uferabschnitte, wo die in Frage stehenden Pflanzen fehlen.

#### D. DIE ARTEN DES UNTEREN HYGROLITORALE.

Hierher werden die Arten gezählt, die ihr reichlichstes Vorkommen im *Juncus Gerardi*-Gürtel haben.

Die allererste Stelle nimmt *Juncus Gerardi* selbst ein sowie dessen treue Begleiter *Agrostis stolonifera* und *Glaux maritima*. Dieses Triumvirat beherrscht das untere Hygrolitoral des Wiesenufers unter allen Verhältnissen und in den Wiesenfragmenten des unteren Landufers in anderen Ufertypen sind diese drei Arten gewöhnlich allein vorhanden. Mengemässig die bedeutendste Art ist zweifelsohne *Juncus Gerardi*, fleckenweise herrscht aber bald die eine, bald die andere vor. *Glaux maritima* hält sich an einen schmalen Horizont im unteren Teil der Zone längs der eigentlichen Uferlinie und verschwindet rasch mit steigendem Niveau. Im Innern der Uferwiese kommt sie selten vor und, wenn dies der Fall ist, meistens in Vertiefungen nahe dem Wasserrand. Auch *Agrostis stolonifera* zieht niedrigere Niveaus als *Juncus Gerardi* vor, doch in anderer Weise als *Glaux*. Nur in Ausnahmefällen bildet sie einen reineren Gürtel längs der Uferlinie, statt dessen nimmt sie schwache Vertiefungen im Innern der *Juncus Gerardi*-Vegetation ein, öfters weit von der Wasserlinie und weiter nach dem Landesinnern auf Flecken mit ähnlichen Feuchtigkeitsverhältnissen. Ausserdem bildet sie einen mehr oder weniger kräftigen Einschlag in der *Juncus Gerardi*-Wiese und ausnahmsweise vielleicht noch im untersten Teil der *Festuca rubra*-Wiese. Es scheint, alsob *Agrostis stolonifera* langwierigere Wassertränkung vertragen würde als *Juncus Gerardi*, unabhängig davon, ob sie durch Salz- oder Süsswasser hervorgebracht wird, und sich daher in Vertiefungen die vorübergehend mit Wasser gefüllt werden am üppigsten entwickelt. Im Unterschied zu den »Skonor« findet in diesen Vertiefungen keine Salzanreicherung statt, denn *Agrostis* verträgt wahrscheinlich Salz schlechter als *Juncus Gerardi* und ist spärlich auf den »Skona«-Ufern, ganz besonders in der unmittelbaren Nachbarschaft der »Skonor«. Dass die Art nicht regelmässig unterhalb des *Juncus Gerardi*-Gürtels einen eigenen Gürtel bildet, hängt, glaube ich, mit Empfindlichkeit gegenüber Wellenspiel zusammen. Die Stolonen werden leicht vom Boden emporgehoben, sodass die Wellen eine grosse Angriffsfläche erhalten. Das Vorkommen von Wellenschlag erklärt vielleicht auch die geringe Bedeutung des *Scirpus uniglumis*-Gürtels auf den Meeresufern Gotlands. Oft ist der *Juncus Gerardi*-Gürtel der erste Gefässpflanzengürtel auf dem Ufer und da er sich aufwärts

rasch verdichtet, wird die Grenze der Wiesenvegetation gegen das Wasserrufer auffallend scharf.

Die Verbreitungskarten für *Juncus Gerardi* (Nr. 53) und *Glaux maritima* (Nr. 54) geben vollständig das Vorkommen von Wiesenuffern oder Fragmenten davon innerhalb des unteren Hygrolitorale an. Die beiden Arten wachsen fast stets zusammen, *Juncus Gerardi* ist unbedeutend gewöhnlicher. *Glaux maritima* trifft man gelegentlich einmal spärlich zwischen grossen Blöcken auf einem exponierten Ufer an, in einem Felsenriss oder auf Sand. Wie zusammengehörig die drei Arten *Agrostis stolonifera*, *Glaux maritima* und *Juncus Gerardi* sind, geht daraus hervor, dass die letztgenannte nirgends und die zweite in der Reihe ein einziges Mal in einem Felsenriss allein für sich gesehen worden sind. *Agrostis stolonifera* (Karte 55) dagegen kommt allein an etwa 50 Stellen vor, dann aber in einem ganz anderen soziologischen und ökologischen Zusammenhang, nämlich bei fliessendem Süsswasser wie Bächen, Quellen auf den Kliff- und Felsküsten u. dgl. Im Landesinnern ist *Agrostis stolonifera*, wie schon betont, sehr gewöhnlich und dort mässig hemerophil. *Juncus Gerardi* ist meines Wissens im eigentlichen Innern von Gotland nicht gefunden worden, aber sie behauptet sich mit grosser Zähigkeit, zuerst im *Festuca rubra*-Gürtel und dann in weiter vorgeschrittenen Stadien der Landhebung, und kann mehrenortes als Standortrelikt angesehen werden. *Glaux maritima* verschwindet im allgemeinen ziemlich rasch auf höheren Niveaus der Uferwiese, wird aber gleichwohl für Mästerby westlich Ejmunds (AHLFVENGREN, nach JOHANSSON, 1897, S. 159) und für Vamlingbo weit oberhalb des Ufers, bei Västlands gemeldet (JOHANSSON, 1897, S. 159). Auf dem Meeresufer sind sämtliche drei Arten hemeradiaphor und indifferent im Verhältnis zu Tangtrift.

Das Vorkommen von *Carex extensa* (Karte 56) fällt ganz in das untere Landufer und den *Juncus Gerardi*-Gürtel. In gewöhnlichen Fällen wächst die Art gleich *Glaux* im unteren Teil der Zone, wo aber der Moränemergel an der Oberfläche reich an kleinen Steinen ist, sodass *Juncus Gerardi* ihren zusammenhängenden Wurzelfilzteppich nicht bilden kann, vermag sie sich bis hinauf zum Beginn des *Festuca rubra*-Gürtels zu behaupten. Die Verteilung schliesst sich der der weitausgedehnten niedrigen Ufer an unter sorgfältiger Vermeidung der exponierten Küstenstrecken und sie fällt daher auf Südgotland fast vollständig mit der Verbreitung der gewöhnlicheren »Skona«-Pflanzen zusammen. An der Nordostküste ist sie indessen viel gewöhnlicher und weist keinerlei Verknüpfung mit den »Skona«-Ufern auf. Auf den fragmentarischen Wiesenuffern der Nordwestseite sucht man sie meist vergeblich. Im übrigen verträgt die Art mässigen Wellenschlag gut. Meidet möglicherweise etwas Tang. Hemeradiaphor.

JOHANSSON (1897, S. 193) führt 13 bekannte Fundorte für *Sagina maritima* an, die auf Färö und an zerstreuten Stellen in Südgotland liegen, und sagt

aus: »wahrscheinlich nicht selten, aber übersehen« (Orig. schwedisch). Dass die Annahme richtig war, geht aus meiner Verbreitungskarte hervor (Nr. 57), die 224 Punkte aufweist, und trotzdem vermute ich, dass sie immer noch etwas untervertreten ist. Sie kommt auf ziemlich variierenden Standorten vor, für die offene Vegetation und Nitrophilie gemeinsame Züge sind. Man findet die Art mehrenortes in Felsenrissen teils zusammen mit der ornithokoprophilen *Cochlearia danica*, z. B. auf den Karlsö-Inseln, auf Östergarnsholm, im nordöstlichen Schärenhof und auf Färö, teils im Gefolge der tangbegünstigten *Puccinellia retroflexa*. Ein anderer noch gewöhnlicherer Standort sind kleine grasfreie Flecken im unteren Hygrolitorale auf niederen Ufern in Gesellschaft von *Plantago major* und oft noch dazu *Pl. maritima*. Von diesen Stellen wird andere Vegetation durch zufällige Tangablagerungen vorübergehend ferngehalten. Schliesslich ist *Sagina maritima* recht gewöhnlich auf den »Skona«-Ufern weit oben auf dem Landufer oder sogar im Supralitorale in nächster Nähe von grossen Steinblöcken. Inwiefern es der Standort als solcher ist oder Samenausbreitung durch Ameisen, die die Steinblöcke für einjährige Uferpflanzen anziehend machen, bedarf näherer Untersuchung. Wahrscheinlich wirken mehrere Umstände zusammen. Wuchsplätze des letztgenannten Typs dominieren auf den »Skona«-Ufern bei der Bucht Gansviken, in Grötlingbo, Fide und Öja, im Inneren der Burgsviken-Bucht, bei Klintehamn u. s. w. Auf Südgotland gleicht somit die Verteilung der »Skona«-Pflanzen, auf dem nordöstlichen Teil begibt sich die Art auf kleine Inseln, Landspitzen und andere exponierte Stellen hinaus gleich *Puccinellia retroflexa* und *Cochlearia* (beachte, wie die Verteilung von *Carex extensa* und *Sagina maritima* hier ihr gegenseitiges Komplement bilden!). Dank ihres kleinen Wuchses wird *Sagina maritima* vielleicht etwas durch das Weiden auf den Uferwiesen begünstigt, im übrigen hemeradiaphor.

*Plantago maritima* (Karte 58) tritt mit ungefähr gleich grosser Abundanz im ganzen Hygrolitorale auf. Im Landesinnern ist sie ursprünglich auf den »Alvar«-Heiden Südgotlands. Trotz grosser Frequenz bildet sie keinen ununterbrochenen Gürtel, sondern kommt fleckenweise reichlich und dazwischen spärlich vor. Sie wächst oft auf steinigem Moränemergel, auf Verwitterungskies und in Felsenrissen. Mit ihrer kräftigen Pfahlwurzel hält sie starken Wellenschlag aus und widersteht dem Auffrieren. Kaum tangbegünstigt. Die Art ist vielleicht mehr hemerophil als man zunächst annehmen möchte. Im Landesinnern sieht man sie ausser auf »Alvar«-Boden auf Strassenrändern, Ackerrinnen, Weideböden u. dgl. und viele Punkte der Karte beziehen sich auf ähnliche Vorkommen auf dem Ufer. Mehrmals habe ich sie für supralitorale Sandfelder aufgezeichnet, wohin sie wohl durch Vermittlung der Kultur gelangt ist.

*Plantago major* (Karte 59) ist sicher ursprünglich am Meere und vielleicht stellenweise auch im Landesinnern. Infolge der starken Hemerophilie der

Art ist ihre ursprüngliche Frequenz nicht leicht zu schätzen. Ich stelle mir vor, dass sie ungefähr ebenso gross war wie die von *Sagina maritima*, mit welcher Art sie eine gewisse Übereinstimmung in der Vorkommensweise zeigt. Die Art ist tangbegünstigt, wengleich dieser Sachverhalt durch die Hemerophilie etwas in den Schatten gestellt wird. Im Innern der seichten Buchten Burgsviken, Gansviken, Petesviken in Hablingbo, Bogviken, Vägumviken und Valleviken kommt sie nur auf ruderaten Standorten vor. Dort wie auf anderen ähnlichen Stellen bei Häfen, Fischerlagern u. dgl. wird sie durch die Ackerform vertreten. Gemischte Formen sind ausserdem gewöhnlich auf aufgetretenen Stellen am Ufer bei Bootstellen, Pfaden u. dgl. Die kleinen *Plantago*-Arten, *maritima*, *major* und *coronopus* werden wahrscheinlich sämtlich durch Weiden begünstigt.

*Plantago coronopus* (Karte 60) befindet sich auf Gotland an ihrer absoluten Nordgrenze (aus topographischen Gründen bildet sie in der Praxis eher die Nordostgrenze), was die ausgeprägt südwestliche Verbreitung der Art auf Gotland widerspiegelt. Es dürfte indessen falsch sein, die einseitige Verbreitung ganz dem Klima zuzuschreiben. Der erste Fundort, Långstitestrand in Eksta, stammt aus dem Jahre 1819 und verblieb der einzige bis 1910, als JOHANSSON (1910, S. 226) die Art für Sundre, ein Fischerlager unterhalb Jufves, meldet. Damals schon waren somit die Grenzen der Verbreitung abgesteckt. Ich habe alsdann die Lücke zwischen den beiden Extremen mit mehreren Fundplätzen ausgefüllt. Es scheint somit, alsob die Art spontan von Fundorten auf Ölands Nordende nach der entsprechenden Landpartie auf Gotland eingewandert und sich von dort weiter ausgebreitet hätte. Allenfalls ist sie direkt zu den beiden am längsten bekannten Lokalen gelangt. Das Vorkommen ausgedehnter Kies- und Sandufer nördlich von Hammarudden in Eksta und von Barshagudden in Sundre hat eine schrittweise Wanderung nach diesen Richtungen verhindert und die Wanderungsrichtungen auf der Südwestküste gegeneinander gelenkt. Die Ausbreitungskapazität auf Gotland ist sehr stark, denn die Art kommt massenweise an mehreren Stellen vor, z. B. bei der Mjauviken-Bucht in Hablingbo und Snoderviken in Sproge, dagegen hat die Diasporenausbreitung die ungünstigen Gegenden noch nicht zu überqueren vermocht. Früher oder später wird dies sicherlich bei Zusammentreffen mehrerer günstiger Umstände geschehen und dann folgt eine rasche Expansion auf den ausserordentlich geeigneten Ufern auf der Ostseite in Öja, Fide, Grötlingbo u. s. w. sowie auf der Westseite in Klinte und Sanda. Auch die Ufer der Burgsviken-Bucht dürften in Bälde besetzt sein. *Plantago coronopus* ist stark hemerophil (vgl. *Plantago major*) und dringt längs Fusspfaden ein kleines Stück weit ins Land hinein, im übrigen ufergebunden. Tangbegünstigt. In mancher Hinsicht nimmt *Plantago coronopus* eine Zwischenstellung zwischen *Pl. maritima* und *Pl. major* ein.

## E. DIE ARTEN DES OBEREN HYGROLITORALE.

Von den Arten der vorangegangenen Gruppe könnten vor allem die *Plantago*-Arten mit ebenso viel Berechtigung hierher gezählt werden, während einige der folgenden Arten einen Platz in der vorhergehenden Gruppe hätten einnehmen können. Hier werden die vornehmlichsten Arten des gleichmässig zum Meere geneigten *Festuca rubra*-Gürtels zusammengeführt.

Das obere Landufer auf den Wiesenuffern kann mit vollem Fug dem *Festuca rubra*-Gürtel gleichgestellt werden, so reichlich und regelmässig kommt die genannte Art vor. Sie ist die gewöhnlichste Art des Meeresufers auf Gotland und fehlt nur auf einigen Fels-, Kies- und Sanduffern. Die Punkte der Verbreitungskarte (Nr. 61) bezeichnen gleichwohl zahlreiche Fundorte, die nicht zum Landufer gehören, sondern zum Supralitorale, so auf allen exponierten Kies- und Sanduffern. Auf den Felsuffern gibt es dagegen in der Regel Fragmente des eigentlichen *Festuca rubra*-Gürtels. Die Art hat eine besonders weite Amplitude in Hinsicht auf den Feuchtigkeitsfaktor und ist in einer Serie Pflanzengesellschaften von frischen Wiesen zu trockenen Grasheiden mit einigermaßen geschlossener Feldschicht enthalten. Auch ist die Art nicht anspruchsvoll bezüglich des Nahrungsgehaltes des Substrates. Ergänzt man die angeführten Qualifikationen noch mit büldenartiger Wuchsweise und kräftiger vegetativer Vermehrung, so versteht man, wie *Festuca rubra* sich einen solch hervorragenden Platz in der Vegetation errungen hat. Auf niederen Ufern fehlt sie nie. Auf den supralitoralischen Kiesheiden bildet sie kleine Teppiche in den Vertiefungen zwischen den Uferwällen. Im Supralitorale der Sandufer wird die Rolle von *Festuca rubra* in der Grasheide meist von *Festuca polesica* und *ovina* übernommen, sie fehlt aber selten. Grössere Abundanz und soziologische Bedeutung erhält sie erst auf frischem, aber nicht nassem Wiesenboden. Auf schlechtentwässertem Grund und konstant feuchtem Boden wird *Festuca rubra* durch andere Arten (siehe unten S. 131) ersetzt. Im Landesinnern gewöhnlich auf trockenen Standorten. Indifferent gegenüber Trift und Kultur.

*Leontodon autumnalis* (Karte 62) tritt schon im *Juncus Gerardi*-Gürtel auf, wird aber erst im *Festuca rubra*-Gürtel reichlicher. Meistens kommt sie spärlich eingestreut auf allen Wiesenuffern vor, auch in den Fragmenten, nur lokal so reichlich, dass sie mit *Festuca rubra* um die herrschende Stellung kämpft. Wie die genannte Art verträgt sie starke und schroffe Schwankungen im Feuchtigkeitsgehalt des Bodens und ziemlich gut Trockenheit, hat aber ihr Maximum auf feuchterem Boden als diese. Im Landesinnern hat *Leontodon* ursprüngliche Standorte in »Alvarvåtar«, die zeitweilig mit Wasser gefüllt sind, um zwischendurch ziemlich vollständig auszutrocknen. Hiermit hängt das gewöhnliche Vorkommen in Felstümpeln zusammen, bei Quellläufen

von den Kliffs herab, um die Mündungen von zur Sommerzeit versiegenden Bächen u. a. Stellen oberhalb des eigentlichen Meeresufers. Die Art stimmt hierin meist mit *Agrostis stolonifera* überein und hat ungefähr die gleiche Frequenz wie diese ausserhalb der Wiesenufer. Der Habitus der Pflanze richtet sich in hohem Masse nach dem Standort, bald hat sie fast ungeteilte, ganzrandige Blätter, bald wiederum sind sie gespalten. Das Wurzelsystem ist gewöhnlich sehr kräftig entwickelt im Vergleich zu den kleinen Blattrosetten, was die Art instand setzt, in Rissen auf exponierten Felsen sich zu behaupten. Ist mehr tangbegünstigt und vor allem mehr kulturbegünstigt als *Festuca rubra*. Bei aufgeworfenen Tanghaufen, Fischerlagern, Pfaden u. a. m. trifft man oft Formen von abweichendem Aussehen.

*Centaurium erythraea* (Karte 63) wächst spärlich und regelmässig über dem ganzen Landufer auf Moränemergel und feuchtem Sand. Sie nimmt es nicht so genau mit dem Standort, verträgt aber nicht viel dichte und hohe Vegetation. Im Inlande indigen bei Versumpfung aller Art, vor allem auf »Alvar«-Boden. Ausserdem ziemlich gewöhnlich apophytisch auf sandigen Weideböden, bei Abflussgräben, in dränierten Mooren und an anderen gleichartigen kulturbeflussten Plätzen. Auf dem Meeresufer nur schwach hemerophil. Indifferent gegenüber Tangdüngung.

*Centaurium pulchellum* (Karte 64) meidet sowohl die stark exponierten Ufer wie auch die meist geschützten Stellen im Innern der grossen Buchten Gansviken, Bandlundviken, Vägumviken, Valleviken und teilweise am Fårö-sund. Man findet sie nur auf grösseren Uferwiesen mit mässiger Exposition in kleinen Gruppen da und dort. Die Verteilung deutet vielleicht auf Tangabhängigkeit hin. Da sie einjährig und von jährlicher Neuausbreitung mittels Samen abhängig ist, können die Lücken sehr wohl mit den Wellenbewegungen als Ausbreitungsgagens zusammenhängen. *Centaurium pulchellum* kommt mehrenorts im Landesinnern auf alten Äckern, in Abflussgräben u. s. w. vor und ist wahrscheinlich dort überall anthropochor. Am Meere hemeradiaphor.

*Sagina nodosa* (Karte 65) kommt ziemlich gewöhnlich auf feuchten Stellen im oberen Teil des Landufers und im Supralitorale sowie ohne markante Grenze weiter landeinwärts vor, an stagnierendem sowohl wie an fliessendem Wasser, auf Sand, Kies, Fels und Moränemergel. Auf den grossen Uferwiesen ist diese anspruchslose, wenn auch kalkbegünstigte Art ein unwesentliches Element, das sich vorzugsweise an Bäche, kleine Vertiefungen, Süswasseransammlungen u. a. Stellen hält, wo das Grundwasser nahe ist. In den Wiesenfragmenten innerhalb des äussersten Uferwalls der Kiesufer findet man sie oft, ebenso auf Plätzen, wo das Grundwasser aus Kliffs und Felsen hervorsickert oder über das Ufer hinabrieselt. Die für Uferpflanzen ungewöhnlich hohe Frequenz an der nordwestlichen Kliffküste, auf Fårö und im felsigen Schärenhof auf der Nordostseite findet ihre Erklärung im Reichtum

an Sickerwasser und Felstümpeln mit Süßwasser in diesen Gegenden. Erscheint kaum halophil. Infolge der grösseren Seltenheit der aufgezählten Standorte im Landesinnern ist *Sagina nodosa* dort nicht so gewöhnlich, möglicherweise mit Ausnahme gewisser »Alvar«-Gebiete. Deutlich hemerophil, in Abflussgräben und Gruben, in Vertiefungen auf Pfaden und Wegen u. s. w. Wahrscheinlich auch durch Weiden begünstigt. Nicht auf Tangwällen gesehen.

In mancher Hinsicht der vorhergehenden Art ähnlich ist *Linum catharticum* (Karte 66). Sie ist klein und schwächlich an Wuchs, anerkannt kalkfordernd und liebt feuchte Stellen mit beweglichem Grundwasser. Sie ist indessen einjährig und nimmt es nicht so genau mit konstanter Feuchtigkeit im Boden. Man trifft sie daher auf zeitweilig sehr trockenen Wiesenflecken im obersten Teil des *Festuca rubra*-Gürtels und in den supralitoralischen *Sesleria*- und *Sieglingia*-Wiesen. Sonst wie *Sagina nodosa* in Wiesenflecken zwischen Uferwällen, um Bachmündungen, auf zeitweilig feuchten Stellen bei Felsen und versiegenden Sickerwasserläufen. Die Abundanz auf den grossen Uferwiesen ist gleichwohl ausgeglichener und grösser. Stark hemerophil, besonders auf geweidetem Boden, dessen Vegetation niedrig gehalten wird. Die Verteilung erinnert in hohem Masse an die von *Sagina nodosa*. Im Landesinnern ebenso gewöhnlich wie am Meer.

Gleich den vorhergehenden Arten klein von Wuchs und einjährig sind eine Serie *Euphrasia*-Arten. Diese sehr kritische Gruppe habe ich in Übereinstimmung mit der Darstellung in der Flora von LINDMAN aufzuteilen versucht und bin dabei zum Ergebnis gelangt, dass nur *E. curta* in reichlicherer Menge im *Festuca rubra*-Gürtel enthalten ist. Diese ist indessen auffallend oft nahezu kahl auf dem Ufer (f. *glabrescens*) und gleicht dann in hohem Masse *E. stricta*. Diese Art ist noch gewöhnlicher, wächst aber nur supralitoral und höher. Während *E. stricta* trockenen und seichten Wiesenboden von »Alvar«-Natur vorzieht, ferner Kräuterhänge auf Kalkfelsen u. dgl., zeigt *E. curta* mesophile Tendenzen. Beide Arten sind recht stark hemerophil, wobei *curta* durchgängig durch ihre haarige Hauptform vertreten wird. *Euphrasia brevipila* nebst *\*tenuis* habe ich bloss einige wenige Male gesehen und dann auf stark kulturbeeinflusstem Boden, weshalb ich sie nicht zur ursprünglichen Uferflora zähle.

*Gentiana uliginosa* (Karte 67) ist eine Feuchtwiesenpflanze, die sich hauptsächlich in der *Sesleria*-Wiese aufhält, im Landesinnern sowohl wie supralitoral, doch geht sie weiter an das Ufer hinab als *Sesleria* und wächst oft in der oberen Hälfte des *Festuca rubra*-Gürtels auf frischen Stellen. *Gentiana* wird deutlich durch süßes Grundwasser begünstigt und kommt mit Vorliebe bei Bachmündungen, an von Grundwasser befeuchteten Böschungen, stets in geschützter Lage vor. Oft in Gesellschaft von *Odontites rubra* und *Linum*

*catharticum* zu sehen. Die Art ist auf der Karte wahrscheinlich untervertreten, weil sie sich spät im Sommer entwickelt und am Meeresufer gewöhnlich sehr niedrigen Wuchses ist. Aus dem gleichen Grunde vielleicht etwas durch die Mahdkultur begünstigt, sonst hemeradiaphor.

Sehr verbreitet im *Festuca rubra*-Gürtel auf ausgedehnten Uferwiesen und nicht allzu kleinen Wiesenfragmenten ist *Poa\* irrigata* (Karte 68). Auf Kiesufern wächst sie bisweilen in zeitweilig wassergefüllten Vertiefungen zwischen Uferwällen. Im Landesinnern auf Überschwemmungsufern. Vom Standort wird verlangt, dass er während einiger Zeit in der Vegetationsperiode unter Wasser steht, das Substrat dagegen kann schwanken von losem Sand bis Kies und Moränemergel. Später im Sommer bleiben noch die verwelkten Blumenhalme stehen und verleihen der Wiese ein scheinbar xerophiles Aussehen. Während die Art der Verteilung nach exponierte Ufer mit oder ohne Wiesenfragmenten typisch meidet, fehlt sie auch an einigen stark geschützten Stellen wie an der Bogviken-Bucht, im innersten Teil der Gansviken-Bucht, teilweise in den Buchten Valleviken und Vägumviken sowie am Fårösund, was als ein Ausschlag von Triftgebundenheit gedeutet werden könnte. Ich habe gleichwohl keine derartige Tendenz in der Vorkommensweise beobachtet. Von Visby nordwärts und in anderen Gegenden mit nur fragmentarischen Wiesenufern ist *Poa\* irrigata* auffallend selten. Erscheint stark hemerophil, da sie reichlich auf Weideböden am Meer zu finden ist und ausserdem bisweilen bei Häfen und Fischerlagern gesehen wird.

So gewöhnlich *Rhinanthus major* (Karte 69) auch ist auf Gotlands Mahdwiesen, auf frischen Weideböden, an Wegrändern und Abflussgräben, auf Brachäckern u. dgl., so dürfte ihr einziger wirklich ursprünglicher Standort doch der *Festuca rubra*-Gürtel auf den Meeresufern sein. Sie ist als ursprünglich keineswegs gewöhnlich, wo sie aber einmal vorkommt, ist dies in der Regel reichlich der Fall und sie bildet einen nach oben und unten wohl abgegrenzten Horizont, der physiognomisch ausserordentlich schön hervortritt, vom Nahen der Blütezeit bis die Pflanzen welken und die vergilbten Stengel von Herbststürmen und Hochwasser weggetragen werden. Das von *Rhinanthus major* bewachsene Gebiet auf dem Ufer ist bedeutend knapper als das entsprechende Vorkommen von *Festuca rubra* und fällt eher mit der *Festuca rubra*-Assoziation zusammen. Die obere Grenze für *Rhinanthus* auf dem Meeresufer ist wahrscheinlich durch die Samenausbreitung bedingt und zeigt die Reichweite des Winterhochwassers an. Vorher hört jedoch das reichliche Vorkommen auf. Die untere Grenze wird durch das Zusammenwirken von ökologischen Verhältnissen (Wasserstand und Salzgehalt) und soziologischen (Konkurrenz mit anderen Arten) bestimmt. Die ursprünglichen und gleichzeitig reichlichen Vorkommen sind auf Uferwiesen mit geschützter Lage, gleichmässiger aber deutlicher Neigung und guter Dränierung lokalisiert.

Obwohl die Apophytenlokale das Kartenbild etwas stören, ersieht man aus demselben, wie die Art die grossen »Skona«-Ufer meidet, ohne deswegen an exponierte Ufer oder Tang gebunden zu sein. In Zusammenhang mit stärkerer Tangdüngung sieht man die Art nicht. Fehlt in allen Wiesenfragmenten. Welchermassen die Verbreitung allfälliger Wirtpflanzen auf die Verteilung von *Rhinantus major* einwirkt, sei dahingestellt. Die Art ist stark hemerophil. Im Landesinnern wahrscheinlich allenortes anthropochor, auf dem Meeresufer aber wohl kaum mehr als mässig apophytisch. Wo das bebaute Land direkt an das Ufer stösst, wie beispielsweise auf Närnabben, auf dem Ufer von Hamra, an der Bucht Alstädviken, wächst sie spärlich gleich einem Unkraut auf variierenden Ufertypen und Niveaus. Ausserdem um Häfen und Fischerlager. Vielleicht auch apophytisch auf Mahdwiesen am Meer.

*Ophioglossum vulgatum* (Karte 70) kommt überwiegend supralitoral in kräuterreichen *Sesleria*-Wiesen vor, weniger oft unten im *Festuca rubra*-Gürtel. Übersehen und mahdbegünstigt wie *Gentiana uliginosa*. Gegendweise ist *Ophioglossum* gewöhnlich, dazwischen selten. Die Vorkommen liegen an den grossen Buchten mit geschützten Ufern gehäuft sowie auf den üppigen Uferwiesen der Ostseite. Nach den Angaben JOHANSSONS (1897, S. 262) zu urteilen, ist die Art im Landesinnern eher gewöhnlicher als am Meere.

*Carex distans* (Karte 71) bildet *C. extensa*'s vollständiges Gegenstück auf dem oberen Landufer; wo die eine Art vorkommt, darf man immer erwarten, dass auch die andere vorhanden ist. Ein Einzelstudium der Verbreitungskarten (Nr. 71 u. 56) zeigt klar die Übereinstimmung. Die Differenzen sind meist deutlich durch Unvollständigkeiten in der Ausbildung der Uferwiese bedingt. Es ist daher ganz natürlich, dass die weiter oben wachsende Art, *Carex distans*, eine höhere Frequenz aufweist. Man trifft sie da und dort in nicht allzu kleinen Wiesenfragmenten oben auf felsigen Ufern, beispielsweise auf Östergarnsholm. Das untere Landufer wiederum wird oft durch Trift und Wellenschlag belästigt. Auf Südgotland ist *Carex distans* am gewöhnlichsten auf den niedrigen »Skona«-Ufern und die Verteilung erinnert dort an die der »Skona«-Pflanzen. Auf Nordgotland sieht man indessen, dass das Vorkommen keineswegs mit den »Skonor« zusammenhängt. Die Art behauptet sich manchmal auf ziemlich hohen Niveaus und an abgeschnürten Buchten, beispielsweise im Innern der Tuviken-Bucht in Fide, die wohl ganz ins Süsswasserstadium übergegangen ist. Im übrigen ist die Art an das gegenwärtige Ufer gebunden. Indifferent gegenüber Tang und Kultur.

Die Vorkommensgürtel von *Carex distans* und *extensa* greifen teilweise ineinander und, wo die beiden Arten sehr reichlich zusammen auftreten, bastardieren sie bisweilen. Ich habe die Hybride für 32 Uferabschnitte (mehr als 10 % der *C. distans*-Vorkommen) aufgezeichnet und an einigen Stellen gibt es mehrere Exemplare der Hybride.

*Carex Oederi* (Karte 72) kommt am Meere in zwei voneinander physiognomisch und ökologisch abweichenden Typen vor, teils einer Inland- und Sumpfform, teils einer Meeresuferform. Die erstere wächst stets in Anlehnung an Süßwasser in irgend einer Form, wie um Bachmündungen, an grundwasserfeuchten Böschungen, bei Süßwasseransammlungen oben am Ufer, und gehört sicher zur Hauptart. Die Uferformen wiederum wachsen auf mehr wiesenartigen Stellen des oberen Landufers. Sie sind stets klein von Wuchs, haben kleine dichtgestellte Fruchtschläuche und halten sich der Farbe nach lange frisch. Sonst aber habe ich keine konstanten Charaktere herausfinden können, die zur Unterscheidung einer besonderen Spezies oder Subspezies berechtigen würden, obwohl ich hierhergehörige Formen u. a. auf den Original-lokalen LÖNNROTHS untersucht habe. Es will mir scheinen, alsob wir es hier mit einem Komplex von Ökotypen mit konvergierenden Eigenschaften in Beziehung zum speziellen Standort zu tun hätten. Weiden verträgt *Carex Oederi* ausgezeichnet und bildet reife Fruchtschläuche nahe der Stengelbasis aus oder auch hat das Weiden mit der Zeit eine erbliche Zwergform ausselektiert. In Frieden gelassen, entwickelt sie sich oft, aber nicht immer zu normaler Höhe. Indifferent gegenüber Tangdüngung. Apohytisch. Die Verteilung erinnert recht stark an die von *Scirpus pauciflorus*, indem *Carex Oederi* mit Vorliebe um die undurchlässig-feuchten, schlammigen Flecken wächst, die die genannte Art hegen.

In »Illustrierte Flora von Mitteleuropa« (HEGI, Bd. IV : 3, S. 1319) wird die Vorkommensweise von *Trifolium fragiferum* folgenderweise charakterisiert: »Auf kurzrasigen Weiden, Feldwegen, Ufern u. s. w. auf schweren karbonat-, nitrat- oder chloridreichen Böden am häufigsten in Sumpfwiesen auf Salzboden.« Diese Äusserung trifft genau auf das Auftreten der Art auf Gotland zu, wenn man bloss »oder« gegen »und« austauscht, sodass der betreffende Passus nun lautet: »auf karbonat-, nitrat- und chloridreichen Böden«. In den tanggedüngten mesophilen Meeresuferwiesen auf Gotlands kalkreichem Boden findet *Trifolium fragiferum* (Karte 73) einen Standort, der ihrem Geschmack entspricht, und sie hat sich dies auch nicht entgehen lassen, sondern weist eine Verteilung auf, die der obenerwähnten Formel gut entspricht. Die Sand-, Kies- und Felsufer sind ohne weiteres ausgeschlossen. Gelegentlich sieht man die Art in einer feuchten Vertiefung innerhalb des äussersten Uferwalls oder in einer »Rauk«-Partie. Von den niederen Ufern ermangeln die meistgeschützten Partien Tangdüngung, die jedoch durch andere Nitratquellen ersetzt werden kann. Wir finden auf der Karte Lücken bei den Buchten Gansviken, Bandlundviken, Skarnviken in Kräklingbo-Anga, Bogviken, Valleviken und am Fårösund. Mehrere der Lücken fallen mit den »Skona«-Ufern zusammen. Auf ausgeprägten Triftufeln und direkt auf Tangwällen findet man die Art gleichfalls nicht, denn dort erreicht sie den

kalkhaltigen Boden nicht. Dagegen liebt sie mässige Trift, vor allem aber Wiesenflecken, die durch Tangextrakt bewässert werden. Auf dem kalkarmen Sandgebiet auf Fårö (siehe oben, S. 28) fehlt die Art gänzlich. Was den Salzgehalt betrifft, ist dieser ein günstiger Faktor, nachdem er ja die Vorkommen auf das Meeresufer konzentriert (voran das obere Landufer und den oberen Teil des unteren Landufers), doch nicht absolut notwendig, denn mehrere Inlandlokale sind vorhanden. Einige von ihnen sind wahrscheinlich rein anthropochor, z. B. der Pfarrhof von Othem (JOHANSSON, 1897, S. 210), andere liegen an Wasserläufen und ähnlichen Stellen, z. B. dem Flüsschen Gothemsån entlang, und sind aller Wahrscheinlichkeit nach spontan. Auch am Meer geht die Art bisweilen ins Supralitorale hinauf und höher. *Trifolium fragiferum* ist sehr hemerophil. An Küstenstrichen, wo sie sonst fehlt, findet man sie bei Fischerlagern, Bootstellen u. dgl. auf getretenem Boden. Sie wird auf geweideten Ufern durch das Abweiden, Betreten und die Düngung begünstigt. Dessenungeachtet glaube ich nicht, dass die Verteilung in höherem Masse durch die Kultur verändert worden ist. Man kann ja die Verbreitungskarte für *Trifolium fragiferum* mit der für *Tr. repens* (Karte 119), welche Arten gerne beisammen wachsen und ähnliche Standortsansprüche haben, vergleichen.

*Festuca arundinacea* (Karte 74) verlangt tiefen, nahrungsreichen und konstant feuchten Boden und steht hierin den Landpflanzen nahe. Das Vorkommen in Mitteleuropa und im Innern von Gotland in Laubdickicht bei Seen und Bächen deutet darauf hin, dass das Meeresufer nur ein Sekundärstandort ist, wohin die Art am Rande ihres Areals sich vor der Konkurrenz zurückgezogen hat. Durch ihre grossbültige und hohe Wuchsweise wirkt *Festuca arundinacea* fremd für die niedriggrasigen Uferwiesen und gehört tatsächlich am Meer zu den exponierteren und offeneren Übergangstypen zu Ufern mit grobem Material, kommt aber öfters, obwohl spärlich auf Wiesen-ufern aller Art vor. Auf halbexponierten Ufern mit schwach ausgebildetem *Juncus Gerardi*-Gürtel bildet sie eine schmale zusammenhängende Borte, die sich nach Niveaumessungen an der Bogviken-Bucht auf der Grenze zwischen dem oberen und unteren Hygrolitorale befindet. Vereinzelte Bültchen werden allerdings auch bedeutend weiter unten angetroffen. Die Verteilung auf den Ufern Gotlands ist eigenartig und interessant. Wie oben (S. 20) hervorgehoben wurde, tritt Felsgrund von Mergelstein und mergligem Kalkstein, seltener von reinem Kalkstein, auf einigen flachen Ufern vor allem auf Südgotland zutage und die Erdschicht ist da und dort äusserst dünn. Diese Gegenden, die teilweise aus den geologischen Kartenblättern hervorgehen, sind durch Lücken in der Verteilung der Art gekennzeichnet. Die wichtigsten sind das Ufer von Långstite in Eksta, die Petesviken-Bucht in Hablingbo, die Westseite der Landspitze Näsudden, das Ufer ausserhalb der »Alvar»

von Österrum in Öja, das Ufer bei Eke und die Bucht Bandlundviken. Ein anderer Zug in der Verteilung ist die Vorliebe für kiesiges und kleinsteiniges Substrat in mässig exponierter Lage. Tangablagerungen werden von der Art gemieden. Eine Lücke in der Verbreitung bildet die karge Insel Fårö. Im Innern der Insel ist *Festuca arundinacea* viel seltener als an der Küste, dessenungeachtet wahrscheinlich ursprünglich, obwohl hemerophil. Bisweilen apophytisch bei Fischerlagern zu sehen, dürfte aber durch das Abweiden der Uferwiesen eher leiden, weshalb ich die Art mit Vorbehalt hemerophob nenne.

#### F. DIE MOORWIESENGRUPPE.

Verschlechtert sich die Dränierung im oberen Hygrolitorale des Wiesenufers, so wird die mesophile *Festuca rubra*-Association durch mehr hygrophil betonte Gesellschaften und Arten ersetzt. Es entsteht eine Art Sumpfwiese und durch sie hat die Gruppe ihren Namen erhalten. Die verschlechterte Dränierung kann entweder auf der Undurchlässigkeit des Bodens beruhen oder auf dem Vorkommen von sekundären Vertiefungen im Boden anstelle des normal gleichmässigen Gefälles nach der Meeresoberfläche hin. Beide Ursachen sind von charakteristischen Veränderungen in der Zusammensetzung der Vegetation begleitet und derweise erhält man zwei parallele Artenserien, die nach ihren wichtigsten Vertretern die *Carex diversicolor*-Serie und *Carex Goodenowii*-Serie genannt sein mögen.

*Carex diversicolor* (Karte 75) ist eine kalkliebende Art mit sehr weiter Amplitude in Hinsicht auf andere Faktoren und ist auf Gotland als Konstituente in einer Unzahl Pflanzengesellschaften auf allerlei variablen Standorten enthalten. Bezeichnend für diese ist mehrentsils Nässe im Frühjahr und Trockenheit im Sommer, ferner eine feinkörnige Erdart mit grosser Wasserkapazität wie Kalkschlamm, Bergmilch, Moränemergel oder Schwemmsand, der während der Vorsommertrockenheit nahezu steinhart wird. Die Art blüht früh und setzt früh Frucht. Auf sanftgeneigten Ufern mit seichter Erdschicht ist *Carex diversicolor* gürtelbildend im oberen Hygrolitorale an der Stelle des *Festuca rubra*-Gürtels. Die erstgenannte Art beginnt gleichwohl mit viel schärferer Grenze gegen das untere Landufer und vermischt sich gar nicht mit *Juncus Gerardi* und *Agrostis stolonifera*. Sie scheint somit ziemlich empfindlich gegenüber Salzeinwirkung zu sein. Der *Carex diversicolor*-Gürtel endet normal mit deutlicher Grenze gegen das Supralitorale, die Art selber aber kommt oft im Supralitorale sowohl wie im Inlande vor. Auf den ausgedehnten »Skona«-Ufern Südgotlands dominiert der *Carex diversicolor*-Gürtel über den *Festuca rubra*-Gürtel und die Art ist da und dort in anderen Gegenden auf seichter Erde und auf Moränemergel gürtelbildend

auf dem Ufer. Die übrigen Vorkommen sind supralitoral, von geringer soziologischer Bedeutung und durch Süßwasserzufuhr von der Landseite her bedingt. Man findet kleine *Carex diversicolor*-Gesellschaften um Bachmündungen, zwischen Uferwällen, auf Kalkfelsen, bei Sickerwasser unterhalb der Kliffs und in Mergelsteinabhängen u. s. w. Bemerkenswert ist die grosse Frequenz an der Nordwestküste, die durch supralitorale Lokale gebildet wird. Generell kann gesagt werden, dass *Carex diversicolor* im Hygro- sowohl wie im Supralitorale dort wächst, wo man in Urgesteingegenden *C. Goodenowii* zu sehen gewöhnt ist. Die Verbreitungslücken in Hablingbo, Näs, Hamra, auf dem Ostufer von Öja, in Gröttingbo u. s. w. beruhen darauf, dass die Art grössere Tangablagerungen meidet. Ziemlich stark hemerophil, was jedoch die Verteilung wenig beeinflusst.

Vorzugsweise im *Carex diversicolor*-Gürtel wachsen die beiden kleinen *Taraxacum*-Arten *balticum* und *palustre*, die einzigen, die ausserhalb der Blütezeit mit Sicherheit identifiziert werden können, und auch die einzigen, die zu den Wiesenufern gehören. *Taraxacum balticum* (Karte 76) ist schon in wenig sumpfwiesenartigem Grasboden enthalten und gibt ziemlich vollständig die Verbreitung des hygrolitoral *Carex diversicolor*-Gürtels an. Vielleicht etwas übersehen. Kommt nach LANGE (1911, S. 280) auch weit im Innern der Insel in nassen Wiesen und in feuchten Vertiefungen auf Felsböden vor. Hemeradiaphor.

*Taraxacum palustre* (Karte 77) verlangt extremere Standorte als die vorgegangene Art. Sie wächst im Innern der Insel in »Vätar« und auf dem Meeresufer im oberen Hygrolitorale oder weiter oben auf an »Vätar« erinnernden Stellen. Die Anhäufung von Lokalen auf Nordgotland ist bezeichnend für das reichlichere Vorkommen von über das Ufer sickerndem Quellwasser (vgl. die Verteilung der Quellsumpfpflanzen). Wahrscheinlich mehrenortes übersehen, besonders auf Südgotland. Oft mit *Taraxacum balticum* beisammen wachsend. Hemeradiaphor.

*Molinia coerulea* (Karte 78) ist nicht direkt im *Carex diversicolor*-Gürtel enthalten, bildet aber eigene kleine Sumpfwiesenfragmente in den gleichen Gegenden auf der Grenze zum Supralitorale. Sie sind mehr sumpf- als wiesenartig und haben halboffene Vegetation. Die Art kommt sonst bei Bachmündungen, bei von den Kliffs herabrieselnden Quellwasserläufen sowie bei Tümpeln in der Uferwiese vor. Die Frequenz am Meer ist meist niedrig. Nur in einigen Gegenden auf der Ostseite liegen die Lokale dichter gehäuft. Berührungspunkte sind vorhanden mit der Quellsumpfserie und den Mahdwiesenpflanzen. Hemeradiaphor.

Parallel mit dem *Carex diversicolor*-Gürtel oben im Supralitorale verläuft öfters ein *Carex panicea*-Gürtel mit ähnlichem Aussehen und ähnlichen Eigenschaften, jedoch nicht halophil. Ich habe die Art (Karte 79) unten am eigent-

lichen Ufer nicht gesehen. Oft wächst sie oben zwischen kiesigen Uferwällen, an zur Sommerzeit ausgetrockneten Bächen u. dgl., also in gleicher Weise wie *Carex diversicolor*. Sie verlangt wahrscheinlich dauerhaftere Feuchtigkeit im Boden und ist daher am gewöhnlichsten auf Moränemergel, der zähe das Wasser zurückhält. Blütezeit und Fruchtreife sind später als bei der obenerwähnten Art.

Sehr bemerkenswert ist die gänzlich verschiedene Ausformung, die die *Carex Goodenowii*-Gesellschaften auf Gotland und in den Urgesteinengebieten aufweisen. BRENNER (1921, S. 72) nennt die Art »Charakterpflanze für die suprasalinen Kurzgraswiesen« (Orig. schwedisch) und ALMQUIST (1929, S. 187) schreibt hinsichtlich der Meeresufervegetation: »Suprasaline *Carex Goodenowii*-Wiese (Tab. 40 : 12) dürfte, kollektiv betrachtet, der gewöhnlichste Wiesentyp des suprasalinen Gürtels sein, wenigstens südwärts« (Orig. schwedisch). Auf Gotland existiert keine derartige *Carex Goodenowii*-Wiese auf dem oberen Landufer, denn diese Zone ist aufgeteilt in *Festuca rubra*- und *Carex diversicolor*-Assoziationen. Dessenungeachtet ist *Carex Goodenowii* als ein untergeordnetes Element in den hygrolitoralischen Gesellschaften der Wiesenufer vorhanden. Ihren vornehmlichsten Standort hat indessen die Art in sumpfigen Vertiefungen im Supralitorale und vielleicht auch im allerobersten Teil des Hygrolitorale. Diese Sümpfe sind moosreich, wiesenartig und ziemlich tief, sodass sie sicher im Frühjahr lange mit Schmelzwasser und im Herbst mit Regenwasser gefüllt sind und Grundwasser bedeutend näher haben als die umgebende Vegetation. Sie unterscheiden sich von der Mehrzahl der Sumpfgesellschaften am Meer dadurch, dass sie auf durchlässigem Boden ruhen. Die *Carex Goodenowii*-Sümpfe bilden ein letztes Sukzessionsstadium in der Verlandung der Uferwiesen, ragen oft in den Wald hinein und verzweigen sich gleich den »Skonor«. Der Übergang von Uferwiese zu Wald wird indessen nur lokal durch Seggesumpfwiesen vermittelt. Gewöhnlich geht die Entwicklung über supralitorale *Sesleria*- und *Sieglingia*-Wiesen.

Ein grosser Teil der Punkte auf der Verbreitungskarte für *Carex Goodenowii* (Karte 80) bezeichnet nur supralitorale Vorkommen in Sümpfen und ähnlichen Bildungen. Wir sehen, wie die Art auf den vornehmlichsten »Skona«-Gebieten mit deren undurchlässigem Boden fehlt. Sonst ist die Frequenz ziemlich ausgeglichen und hoch. Deutlich hemerophil, in Abflussgräben. Ebenso gewöhnlich im Landesinnern.

*Galium palustre* (Karte 81) ist in der Regel in den oben geschilderten Versumpfungsnischen im Supralitorale enthalten und wächst ausserdem auf allerlei sumpfigen Stellen vom unteren Landufer bis ins Land hinein. Auf gleichmässig geneigtem Uferboden kommt sie nicht leicht vor. Merkbar tangbegünstigt. Hemerophil.

Die am sichersten ursprünglichen Standorte für *Vicia cracca* (Karte 82)

sind kleine Wiesenversumpfungen im Supralitorale und im Inlande, oft mit *Carex Goodenowii*, *Galium palustre* u. s. w. bewachsen. Das Gerippe der Verteilung ist gemeinsam für die erstere der beiden genannten Arten und *Vicia*, deren spezifische Standorte alsdann kleinere Triftwälle, tanggedüngter Kies u. a. schwach tangbetonte Plätze sind. Bisweilen findet man die Art oben auf trockenen geeigneten Kräuterwiesen oberhalb des Ufers ohne Zeichen einer Versumpfung oder Tangdüngung. Schliesslich wächst sie auf von der Kultur offen gehaltenen Standorten bei Häfen und Fischerlagern. Man beobachtet auf der Verbreitungskarte eine Häufung von Lokalen um die örtlichen Hafenzentren Klintehamn, Kappelshamn, Slite, Katthammarsvik, Ronehamn u. s. w., wo die beiden vorhergehenden Arten infolge der Natur des Ufers fehlen.

*Mentha arvensis* (Karte 83) ist eine supralitorale Sumpfpflanze, die in nassen *Carex Goodenowii*-Sumpftiefungen wächst, ferner an kleinen Bächen u. dgl. Kommt selten unten auf dem eigentlichen Ufer vor und dann auf mässiger Trift. Wenig hemerophil am Meer. Unsichere Übergangsformen (Hybriden?) zu *M. aquatica* begegnet man oft.

*Teucrium scordium* (Karte 84) ist für 25 Abschnitte aufgezeichnet worden, auf dem blossgelegten Boden von sumpfigen supralitoralischen Vertiefungen mit *Carex Goodenowii*-Gürtel an den Randneigungen wachsend. Die Fundorte verteilen sich einigermaßen gleichmässig längs der Küste.

#### G. DIE STAUDENGRUPPE.

Die »Skona«-Ufer sind oben als ein eigener Untertyp der Wiesenufer abgeordnet worden, charakterisiert durch das Fehlen von grösseren Schilfen, Ermangelung des *Scirpus uniglumis*-Gürtels sowie durch niedere und karge Vegetation auf dem Landufer mit Zonierung zweiter Ordnung um die »Skona«. Im unteren Hygrolitorale ist *Agrostis stolonifera* spärlich, während *Juncus Gerardi* allein herrscht. Der *Festuca rubra*-Gürtel wird gewöhnlich durch den *Carex diversicolor*-Gürtel ersetzt und auf diesen folgt im Supralitorale meistens eine *Siegingia*-Wiese. Mehrere Arten kommen ausschliesslich auf den »Skona«-Ufern vor und sind gleich diesen am gewöhnlichsten auf Südgotland. Die topographischen Bedingungen für die »Skona«-Ufer sind Flachheit im Verein mit seichter Bodenbedeckung, bzw. nahe der Oberfläche gelegenen, ebengelagertem spaltenfreiem Felsgrund.

Das entgegengesetzte Extrem haben wir in den üppigen Wiesenufern der Nordostküste. Diese sind reich an Schilfen und Zwergschilfen. Die Vegetation des Landufers ist artenreich, dicht und hochgewachsen und setzt sich ohne scharfe Grenze landeinwärts in die Mahd- und Laubwiesen fort. Die Erdschicht ist dicker und der Felsgrund fällt etwas steiler gegen das Ufer ab, sodass das Grundwasser beweglich wird und der Boden frisch. Weiter oben

auf dem Ufer und im Supralitorale findet Humusbildung statt. Während die Vegetation des in Frage stehenden Ufertyps aus hygro-mesophilen Krautwiesen besteht, sind die »Skona«-Ufer mit xerophil betonten Kurzgraswiesen bekleidet. Zwischen diesen beiden Extremen liegen die übrigen mesophilen Uferwiesen, unter denen es grasreiche und kräuterreiche Varianten gibt. Sie sind aus den Arten der unmittelbar vorangegangenen Gruppen und Serien zusammengesetzt.

Ausser auf der Nordostseite von Bungenäs im Norden bis Östergarn im Süden mit kleinen Unterbrüchen im südlichen Teil von Hellvi-Lärbro sowie bei Gothemshammar gibt es bedeutende Staudenuferwiesen bei der Lauviken-Bucht, im Innern der Bucht Kappelshamnsviken sowie in fragmentarischer Form auf einer langen Strecke von Visby in nördlicher Richtung. In anderen Gegenden sind sie äusserst selten. Eine gute Vorstellung von der Verteilung erhält man auf Grund der Verbreitung der typischen Vertreter *Filipendula ulmaria*, *Valeriana officinalis* und *Thalictrum flavum*. Diese Arten wachsen an anderen Ostseeküsten vor allem im Uferdickicht und kennzeichnen auf Gotland die Stellen, wo Uferdickichte hätten vorkommen sollen. Dass dies nicht der Fall ist, kann nicht gänzlich dem Kultureinfluss zugeschrieben werden, wenn auch die Staudenwiesen durchgängig als Mahdwiesen in Gebrauch genommen worden sind.

*Filipendula ulmaria* (Karte 85) hat bereits so viele Streulokale in anderen Gegenden, dass die Verbreitung des Staudenufertyps etwas in den Schatten gestellt wird. Sie bestehen meist aus Bachmündungen (vgl. z. B. *Angelica silvestris* [Karte 90]). Die Art bildet bisweilen einen Gürtel im Supralitorale, sonst wächst sie fleckenweise in Vertiefungen in der Uferwiese. Nur ausnahmsweise sieht man sie auf exponierteren Kiesufern und solchenfalls mündet dort sicher ein Grundwasserlauf aus. Vereinzelt auf tanggedüngtem Kies. Hemerophil, in Abflussgräben, an Steinmauern u. s. w.

*Valeriana officinalis*' Verbreitungskarte (Nr. 86) ergibt grossenteils ein negatives Abbild derjenigen der extremen »Skona«-Pflanzen, während sie dagegen die Verteilung der üppigen Wiesenufer hervorhebt. Die Art zeigt eine gewisse Geneigtheit, in den Randgebieten der Wiesenufer auf blockreichen, auf kiesigen und sogar felsigen Ufern in ziemlich exponierter Lage zu wachsen. Die Art ist tangbegünstigt und wächst bisweilen auf kleineren Tangwällen zwischen Blöcken. Mittelmässig hemerophil, apophytisch bei Burgsvik.

*Thalictrum flavum* (Karte 87) erinnert stark an die vorhergehende Art, ist aber etwas seltener. Sie wächst gelegentlich einmal auf dem obersten Triftrand, meistens supralitoral in Vertiefungen, selten in Bächen, was die beiden vorangegangenen Arten dagegen gerne tun. Hemerophil, Fischerlager, Steinhaufen u. s. w.

Zwei der gewöhnlichsten Staudenarten und Uferdickichtpflanzen der Urgesteinufer, nämlich *Lythrum salicaria* (Karte 88) und *Lysimachia vulgaris* (Karte 89), fehlen, so kann man sagen, auf den Meeresufern Gotlands, wenngleich sie im Landesinnern ziemlich gewöhnlich sind. Ich habe jene für 26 Uferabschnitte, diese für deren 12 aufgezeichnet. Die Standorte sind sämtlich Bäche oder sumpfige Stellen oberhalb des Supralitorale, niemals unten auf dem Ufer. Rund die Hälfte der Lokale liegt auf der Nordwestseite.

Mindestens die Hälfte von *Angelica silvestris*' (Karte 90) Ufervorkommen beziehen sich auf reine Süsswasserstandorte, überwiegend die Mündungen von Bächen und kleinen Flüssen, und die andere Hälfte steht in starker, wenngleich habituell nicht ebenso augenfälliger Abhängigkeit von süßem Grundwasser. Auf Grund der Vorkommen auf Gotland würde ich die Art kaum zu den Meeresuferpflanzen zählen. Draussen auf dem eigentlichen Ufer sieht man bloss Keimpflanzen. Die Verteilung ist typisch diejenige der Stauden, was teilweise durch die in diesen Gegenden besonders grosse Zahl der Bäche bedingt ist, vor allem aber mit dem Charakter des Ufers an den Bachmündungen zusammenhängt. Die Art wächst nämlich nicht im Bachbett selber, sondern auf der feucht wiesenartigen Überschwemmungsfläche. Günstige Voraussetzungen für die Art sind somit auf frischen Meeresufern gegeben, doch verträgt sie wahrscheinlich schlecht die Salzwirkung. Schwach hemerophil, bei Fischerlagern und gesprengten Gruben unterhalb Steinbrüchen. Bisweilen sporadisch auf Trift.

*Caltha palustris* (Karte 91) ist noch stärker an Bäche gebunden und breitet sich nicht einmal um die Mündungen auf dem Ufer aus. Ausserdem in kleinen Süsswassersümpfen im Supralitorale. Hemeradiaphor. Nach JOHANSSON (1897, S. 172) nicht beobachtet in den südlichsten Kirchspielen<sup>1</sup>, was bis zu einem gewissen Grade durch meine Verbreitungskarte bekräftigt wird.

*Carex disticha* ist die einzige Graspflanze, die zur Staudenserie gehört. Sie wächst gewöhnlich in reinen Beständen des Sumpftyps in scharf ausgeprägten Gruben im Supralitorale auf üppigen Ufern, seltener an Bächen oder in Seggewiesen, wie auf Skenholmen, wo sie sich mit *Carex Goodenowii*, *C. panicea* und *Sesleria coerulea* vermischt. Das Substrat besteht hier grossenteils aus altem humifiziertem Tang auf mergligem Felsgrund. Auch in einigen anderen Fällen ist die Tangeinwirkung deutlich gewesen. Die Verteilung (Karte 92) erinnert stark an die der Stauden. Hemerophil. Einen Unterschied zwischen den *Carex disticha*-Sümpfen der Meeresufer und denen des Inlandes war, so dünkte mich, nicht zu merken (vgl. ALMQUIST, 1929, S. 191).

Den Stauden schliessen sich eng ein paar Arten an, die nicht hochgewachsen sind, die aber auf frischen Mahdwiesen vorkommen und eine ähnliche Tendenz in der Verteilung aufweisen.

<sup>1</sup> Hierunter sind die Kirchspiele südlich Hemse zu verstehen.

*Inula salicina* (Karte 93) wächst supralitoral oder höher auf frischen bis recht trockenen Mahdwiesen, gerne um grössere Steine und Erdhügelchen, in unmittelbarer Nähe von Büschen u. dgl., deren nächste Umgebung bei der Mahd unberührt bleibt. Obwohl die Verteilung nichts mit fliessendem Wasser zu tun hat, sehen wir, dass sie ziemlich stark an die mehr hygrophilen Stauden erinnert. Sie fällt zugleich mit Moränemergelvorkommen zusammen. Ehestens hemeradiaphor.

*Polygala amarellum* (Karte 94) ist in den artenreichen supralitoralischen *Sesleria*-Wiesen enthalten, wo sie zurecht zu kommen scheint, trotzdem sie viel kleiner an Wuchs ist als die übrige Vegetation auf dem Platze. Die Art hält sich indessen gerne auf etwas trockeneren, steinigten Stellen mit niedrigerer Vegetation auf. Ziemlich stark hemerophil, auf Weideböden. Im Landesinnern ebenso gewöhnlich wie am Meer.

*Scutellaria hastifolia* (Karte 95) findet man gewöhnlich auf dem obersten dünnen Triftband, mag es dann aus Blasentang oder *Zostera* bestehen, meist in nächster Nähe von Laubdickichten oder Wachholderbüschen. Ich bin zu der Auffassung gelangt, dass die oberste Trift auf geschützten Ufern ein Stück weit im Supralitorale liegt und nicht als Grenzzeichen für das Ufer benutzt werden kann. *Scutellaria hastifolia* ist keine eigentliche Tangpflanze und es ist nicht der Tang, der die Verteilung bestimmt, sondern die Trift ist ein offener sekundärer Standort, der von der in Frage stehenden Art in Anspruch genommen wurde. Die Zusammensetzung der Trift spielt daher keine Rolle und übrigens vermodert sie äusserst langsam, so dünn sie im obersten Triftband ist. Eine gewisse Bedeutung hat allerdings ihr Vermögen feucht zu verbleiben, was erklärt, warum die feuchtigkeitliebende Art bisweilen auf trockenem Wachholderboden anzutreffen ist. Weiterhin wächst sie in sehr schwachen Vertiefungen in der supralitoralischen Wiese oder am liebsten auf Laubwiesenboden. An einigen vereinzelt Stellen kommt die Art in Bachmündungen vor. Die Häufung von Lokalen auf der Nordostseite stelle ich mir als primär durch die Laubwiesenstandorte bedingt vor, sekundär hat sich alsdann die Art auf der Trift niedergelassen. Die Vorliebe für Gebüschdickicht aller Art hängt wahrscheinlich mit dem Schutze vor Mahd und vielleicht auch Abweiden zusammen. Auf der Karte von STERNER (1922, plate 10, map 2), die auf der Grundlage des Materials der öffentlichen Herbarien aufgestellt wurde, ist bezüglich Gotlands eine Anhäufung gegen Nordosten zu vermerken, die mit der Verteilung der Uferlokale gut übereinstimmt. JOHANSSON (1897, S. 146) wiederum sagt: »Nicht aufgezeichnet für die nordwestlichen Küstenkirchspiele« (Orig. schwed.). Ich habe die Art gleichfalls nirgends auf dieser Seite gefunden. Die Verbreitung am Meer und die im Landesinnern entsprechen sich somit und die Frequenz dürfte ungefähr die gleiche sein. Möglicherweise schwach hemerophil.

Mit Zögern beziehe ich noch *Tetragonolobus siliquosus* (Karte 96) in die hier behandelte Gruppe ein. Diese Art ist gewöhnlich auf den Uferwiesen der nordöstlichen Seite, am Fårösund, im Innern der Bucht Kappelshamnsviken, zwischen Visby und Lummelunda (stellenweise sehr reichlich), in nördlicher und südlicher Richtung von Klintehamn, an der Burgsviken-Bucht sowie auf der Westseite des Storsudret. Auf einer langen Strecke zwischen Näs und Eksta ist die Art auffallend spärlich vertreten und auf der Südwestküste fehlt sie fast vollständig. Da *Tetragonolobus* nach der Zusammenstellung JOHANSSONS (1897, S. 208) speziell gewöhnlich im Landesinnern auf dem südlichen Mergelsteingebiet ist, kann die Seltenheit auf den Ufern in diesen Gegenden nicht gut auf unvollständiger Ausbreitung oder auf der Beschaffenheit des Felsgrundes beruhen, sondern sie muss die Folge einer anderen Eigenschaft des Ufers sein. Die recht grosse Übereinstimmung in der Verteilung mit *Filipendula ulmaria* und *Inula salicina* deutet auf Vorliebe für eutrophe und feuchte Standorte hin. Dagegen meidet die Art die mageren »Skona«-Ufer. *Tetragonolobus* wächst im oberen Hygrolitorale auf steinigem und oft etwas ausgespültem Moränemergel, um Blöcke und dgl. An entsprechenden Stellen findet man sie auch im Innern des Landes bei den kleinen Seen Fardumeträsk und Tingstäeträsk. Zeitweilige Überschwemmung ist offenbar ein wichtiger Faktor für die Art. Man sieht sie ferner auf niederen Wiesenflächen, bei Bachmündungen und auf feuchten Stellen in saftigem Wiesenboden oben im Supralitorale. In der Flora von HEGI (Bd. VI: 3, S. 1375) wird betont, dass *Tetragonolobus* elektrolytreiche Erden liebt. Stark kalkhaltig sind sämtliche Wuchsplätze auf Gotland, salzbeeinflusst sind die Standorte im Hygrolitorale und schliesslich kommt die Art auch auf nitratreichem Boden vor, z. B. auf Tangtrift, um alte Kuh- und Pferdeexkrementen. Gewöhnlich wächst sie an der Stelle, wo das mehrere Jahre alte oberste Triftband liegt. Tanggebunden ist die Art jedenfalls am Meere nicht, was schon aus den Vorkommen an der Bucht Bogviken in Erscheinung tritt. In gewisser Hinsicht deutlich hemerophil, z. B. bei Fischerlagern, in Mahdwiesen, in bezug auf stärkeres Weiden dagegen ehestens hemerophob (vgl. HEGI, S. 1375).

##### 5. Die Süsswassergroupe.

Weiter oben in dieser Arbeit sind mehrere Arten behandelt worden, deren Verteilung in grösserem oder geringerem Masse durch das Vorkommen von süsssem Wasser auf dem Ufer bedingt ist. *Scirpus uniglumis* wächst an vielen Stellen nur in Süsswassertümpeln weit oben auf dem Ufer oder im Supralitorale, *Scirpus pauciflorus* zieht Quellsümpfe vor, die Arten der Sumpfwiesengruppe fehlen selten auf den Süsswasserstandorten des Ufers und die

Staudenserie besteht zum grossen Teil aus  $\pm$  reinen Süsswasserpflanzen. Alle übrigen Süsswasserpflanzen ohne andere Tendenz als die, dass sie dort wachsen, wo der Süsswassereinfluss über die Einwirkung des Meerwassers dominiert, habe ich in der Süsswassergruppe zusammengeführt. Mit dieser Bezeichnung ist nicht gemeint, dass sie wirkliche Wasserpflanzen wären, sondern nur, dass sie Süsswasserhygrophile sind. Sie ziehen fliessendes Wasser stagniertem gegenüber vor.

*Juncus lampocarpus* (Karte 97) fehlt selten bei stillstehendem oder fliessendem Süsswasser auf dem Ufer, ist aber ausserdem so gewöhnlich auf weniger deutlich süsswasserbeeinflussten Stellen, dass sie zu einem Platz unter den Pflanzen des unteren Hygrolitorale berechtigt gewesen wäre. Die Feuchtigkeitsforderungen der Art entsprechen am nächsten denen von *Juncus Gerardi*, welcher Art sie oft Gesellschaft leistet. Auf extremen »Skona«-Ufern pflegt *Juncus lampocarpus* nicht vorzukommen. Meidet stark tanggedüngte Stellen. Die zahlreichen Vorkommen auf der Nordwestseite bei Sickerwasser von den Küstenkliffs nähern die Art der *Tussilago-Equisetum arvense*-Gruppe. Sehr hemerophil, besonders in Abflussgräben.

*Triglochin palustris* (Karte 98) hat eine im Verhältnis zur mittelmässigen Frequenz besonders ausgeglichene Verteilung an der Küste Gotlands. Selten liegen die Vorkommen in grösseren Anhäufungen. Die Art wächst fast ausschliesslich in Süsswasseransammlungen und -Läufen verschiedener Art, an Bachmündungen, an Sickerwasser von Kliffs, in Tümpeln, Sümpfen und Felslachen, in Abflussgräben, Gruben und anderen vom Menschen gegrabenen Vertiefungen. Die Wuchsplätze sind stets geschützt, wengleich oft auf exponierten Küsten gelegen. Indifferent gegenüber Tang. Schwach hemerophil. Im Landesinnern mit gleicher Frequenz wie am Meer.

*Scirpus compressus* (Karte 99) wächst vorzugsweise an Bachmündungen und dort meist auf Sandgrund. Durchgeht man Punkt für Punkt die Verbreitungskarte und prüft die Lokale auf den geologischen Kartenblättern, so wird man fast ausschliesslich Sand oder Sandkies finden. Auf exponierten Küsten bilden immer Wasserläufe die Standorte, auf geschützten Ufern tritt die Art bisweilen beständebildend auf dem Landufer auf feuchtem Sand auf und zwar oft zusammen mit anderen *Scirpus*-Arten, *Sc. pauciflorus* und *rufus*. Sehr hemerophil, auf getretenem Boden wie Pfaden und Wegen, Bootstellen u. s. w. gleich *Trifolium fragiferum* (vgl. S. 130), gelegentlich einmal in Abflussgräben. Im Landesinnern wahrscheinlich stärker verbreitet als am Meer und sicher noch stärker hemerophil.

*Hydrocotyle vulgaris* (Karte 100), *Galium uliginosum* (Karte 101) und *Parnassia palustris* (Karte 102) sind Sumpfpflanzen und recht seltene Gäste auf den Meeresufern. Auf Grund ihres zufälligen dortigen Vorkommens und kleiner Differenzen im Feuchtigkeitsbedarf haben sie relativ wenig gemein-

same Lokale. Sie sind sämtlich  $\pm$  gewöhnlich im Inlande und gleichmässig verteilt längs den Küsten. *Hydrocotyle* wächst an den nässesten Stellen, bei Bächen, in sumpfigen Vertiefungen, jedoch nicht zusammen mit *Carex Goo-denowii* und *Galium palustre*, sondern auf eutropheren und mehrenteils näs-seren Standorten. Sie bleibt in der Regel im Supralitorale, geht aber auf *Zostera*-Trift bisweilen auf das obere Landufer hinab, z. B. am Fårösund auf der Fåröseite, auf Furillen und bei Österviken in När. Dagegen nicht auf Tangtrift gesehen. Hemerophil, in Abflussgräben und Gruben. *Galium uligi-nosum* wächst meist an stillestehendem Wasser zwischen mehr hochgewach-senen Arten. Stärker hemerophil als *Hydrocotyle*. Nicht beobachtet auf Trift. *Parnassia palustris* (beachte: nicht var. *tenuis*) begegnet man um Bäche und in supralitoralen feuchten Wiesen, gewöhnlich *Sesleria*-Wiesen, äusserst selten weiter unten. Hemeradiaphor.

*Scutellaria galericulata* (Karte 103) nähert sich der *Tussilago-Equisetum arvense*-Gruppe durch ein angedeutetes Frequenzmaximum auf der nord-westlichen Kliffküste. Sie wächst indessen gar nicht in gleicher Weise in den Mergelhängen, sondern in kleinen Sumpfbildungen, die durch die Quellen von den Kliffs bewässert werden. Im übrigen findet man sie nicht an fliessendem Wasser, wohl aber in stagnierenden kleinen Sümpfen zwischen Uferwällen u. dgl. Eine gewisse Vorliebe für Kiesgrund ist verzeichnet worden. Auch in tanggedüngten Sümpfen. Die Art ist gewöhnlicher im Landesinnern und gibt am Meere lediglich Gastspiele. Hemeradiaphor.

Sämtliche Fundorte für *Centunculus minimus* (Karte 104) auf Gotland liegen in der Nähe der gegenwärtigen Küste, zwischen dem Litorinawall und dem Meere<sup>1</sup>, was mit der Verbreitung in Südschweden gut übereinstimmt (Karte bei HÅRD AV SEGERSTAD, 1924, S. 59). Er bezeichnet die Art als Küstenpflanze und das ist sie auch auf Gotland. Am Meere wächst sie wenigstens zeitweilig in wassergefüllten Vertiefungen variierender Grösse, die in relativ neuer Zeit von der Verbindung mit dem Meer abgeschnitten wurden und daher noch einige Uferpflanzen hegen, wie *Agrostis stolonifera*, *Galium palustre*, *Juncus lampocarpus*, *Scirpus rufus* und *Sc. uniglumis*. In primärer Zonierung findet man die Art nicht. Die Unterlage besteht durch-gängig aus feinem kalkhaltigem Sand. Die Inland- und Ufervorkommen ent-sprechen einander und gehören sämtlich zur südlichen Hälfte der Insel. Es würde mich indessen nicht Wunder nehmen, wenn die sicherlich übersehene Art mit der Zeit auch auf Nordgotland gefunden würde. Geeignete Standorte fehlen keineswegs. Allenfalls liegt eine Ausbreitungsgrenze vor. Nördlicher und östlicher findet sich die Art im Schärenhof Südwestfinnlands (EKLUND,

<sup>1</sup> Auf dem »Alvar» von Sundre kommt die Art vielleicht auf einem höheren Niveau vor.

1931, S. 129) und auf der Karelischen Landenge (ERKAMO, 1937). Am Meer hemeradiaphor, im Landesinnern wenigstens teilweise apophytisch, z. B. in einem sandigen Acker bei Mattsarve in Rone (nach JOHANSSON, 1897, S. 159).

Eine selbständige und einheitliche Untergruppe bilden die Arten der Quellsümpfe und Kalksümpfe. Sie wachsen in lokalen Sumpfbildungen, wo Quellwasser (auf Gotland gewöhnlich stark kalkhaltig) über das Ufer sickert und kommen höchstens für kurze Zeit des Jahres mit Meerwasser in Berührung. Im Landesinnern sind sie viel gewöhnlicher als am Meer. Die Ufervorkommen sind auffallend auf einer begrenzten Küstenstrecke zwischen Slite und dem Fårösund angehäuft. Das Supralitorale ist in diesen Gegenden durchgängig durch *Sesleria*-Wiesen besetzt. Die Kalksumpfpflanzen sind tangmeidend und bezeichnend für tritfreie Stellen auf der Küste.

*Primula farinosa* (Karte 105) ist der meist charakteristische Vertreter der Gruppe. Ungefähr 3/4 aller Fundorte liegen auf der obenerwähnten Küstenstrecke, die übrigen Punkte sehr schütter gestellt. Ehestens hemeradiaphor. Kaum hemerophil am Meer.

*Pinguicula vulgaris* (Karte 106) begleitet regelmässig die vorangegangene Art, ist aber etwas seltener, indem sie nicht in eigentlicher *Sesleria*-Vegetation anzutreffen ist, wie *Primula farinosa* bisweilen.

*Schoenus ferrugineus* (Karte 107) und *Carex lepidocarpa* (9 Lokale) wachsen nur in Bergmilch-absetzenden Quellsümpfen. Im Landesinnern hemerophob infolge Trockenlegung der Moorböden, am Meer dagegen hemeradiaphor.

*Herminium monorchis* (Karte 108) hält sich gerne in *Sesleria*-Wiesen auf, kommt aber auch in offeneren »Vätar« vor und merkwürdigerweise im kalkarmen Sandgebiet auf Fårö auf feuchtem Sand. Die Art fühlt sich deutlich zu Sandgrund hingezogen.

*Schoenus nigricans* (Karte 107) gehört zu den Kalksümpfen, hat aber eine von den vorhergehenden Arten zum grossen Teil abweichende Verteilung, die die Art stark der Staudengruppe nähert. Die Mehrzahl der Lokale befindet sich auf der nördlichen Hälfte der Ostküste. Die beiden *Schoenus*-Arten schliessen einander im Verteilungsbild ehestens aus, obwohl die Standorte gewöhnlich gleichartig sind.

## 6. Die *Tussilago-Equisetum arvense*-Gruppe.

Die beiden Arten der Gruppe, *Tussilago farfara* (Karte 109) und *Equisetum arvense* (Karte 110), vertreten einen besonders interessanten Verteilungstypus, der keinerlei Verwandtschaft mit irgend einer anderen Gruppe zeigt. Untereinander stimmt die Verteilung der beiden Arten in hohem Grade überein, ungeachtet dessen, dass sie 1) weder sehr selten noch speziell gewöhnlich sind, 2) nicht an irgend eine gewisse Pflanzengesellschaft gebunden sind,

sondern offene Standorte vorziehen, 3) sehr hemerophil sind und 4) wahrscheinlich ziemlich spät ihre jetzige Verbreitung durch die Kultur erlangt haben. Man kann daher mit Recht annehmen, dass die Verbreitung in hohem Masse ursprünglich oder wenigstens spontan ist und bezeichnend für die ökologischen Forderungen der Arten. Augenfällig ist das ununterbrochene Vorkommen auf der nordwestlichen Kliffküste, wie es sonst nur die höchstfrequenten Arten aufweisen können. Sie wachsen hier im unteren mergligen Teil des Kliffs, der zu einem steilen Abhang aus feinem Tonschlamm mit grosser Wasserkapazität verwittert ist und zudem oft durch Grundwasser befeuchtet wird, das zwischen dem Kalk- und Mergelstein hervorsickert. Die Feuchtigkeit des Wuchsplatzes ist nach der Tiefe hin sicher grösser als man nach der Oberfläche annehmen möchte und mit ihren tiefgehenden und verzweigten Wurzelstöcken reichen die beiden Arten zu konstanter Feuchtigkeit hinab. Sie sind also keine eigentlichen Xerophyten, sondern vielmehr Hygrophilien, was u. a. daraus hervorgeht, dass sie sich auf den Sandufern an die Nähe von Bächen oder solcher Stellen halten, wo reichlichere Grundwasserströme auf dem Ufer ausmünden. Auf den Kiesufern liegt der Felsgrund gewöhnlich in mittelmässiger Tiefe unter der Oberfläche und das Grundwasser bahnt sich auch dort an bestimmten Stellen den Weg zum Meer, was von den Arten der Gruppe schön angezeigt zu werden pflegt. Einen fortlaufenden Gürtel, wie die Punkte der Verbreitungskarte, bilden sie nie auf dem Ufer, sondern sie treten fleckenweise auf allen steilen Ufern auf mit einer gewissen Vorliebe für feines Material, Tonschlamm. Ausser der nordwestlichen Kliffküste umfassen die Arten die Verbreitung der Sanduferpflanzen und zu einem grossen Teil die der Kiesuferpflanzen und sind somit bezeichnend für die exponierten Ufertypen. Hervortretende Lücken in der Verteilung gibt es auf der Südwestseite zwischen Eksta und Burgsvik, auf der Südostseite von När bis Faludden in Öja (beachte: *Equisetum arvense* weist nicht einen einzigen Punkt auf dieser Küstenstrecke auf), von Katthammarsvik in Östergarn bis Gothem, im Innern der Buchten Vägum- und Valleviken, innerhalb der Inseln Skenholmen und Furillen sowie am Fårösund. Ausserdem kommen mehrere bedeutungsvolle kleinere Lücken vor, sämtliche auf die niederen Wiesenufer lokalisiert. An ganz wenigen Stellen bestehen die Lücken aus sehr stark exponierten Felsen und Kiesufern, wie auf der Nordwestseite von Fårö, in Fleringe, in Eksta u. a. Bisweilen wächst *Equisetum arvense* in Sümpfen oben auf dem Ufer, was bei *Tussilago* nie der Fall ist. Beide Arten sind so stark hemerophil im Landesinnern, dass man zögert, dort ihre Ursprünglichkeit gutzuheissen. Besonders gilt das für *Tussilago*, die meist auf tonigen Kanalbänken, Eisenbahndämmen, Ladeplätzen, den Rändern von Abflussgräben u. dgl. vorkommt und durch die Moorentwässerung grosse Verbreitung erlangt hat (vgl. JOHANSSON, 1897, S. 43).

Trotzdem die Frequenz sich in den letzten Jahrzehnten stark erhöht hat, ist die Art noch weit entfernt gewöhnlich im Landesinnern. Auf den Meeresufern ist *Tussilago* viel weniger hemerophil und wirkt in grossem Ausmass ursprünglich. Unmöglich ist aber nicht, dass sie relativ spät hereingekommen ist durch die Kultur oder sowohl so wie spontan und dann in der Hauptsache auf eigene Faust ihre Verbreitung am Meer gestaltet hat. Unzweifelhaft apophytisch sind die Ruderatvorkommen an Hafensplätzen und bei Küstensiedlungen auf niederen Ufern, z. B. bei Fårösund und Broa (Fähre), bei den Zementfabriken Valleviken und Slite, bei Katthammarsvik, Ljugarn, Ronehamn, Burgsvik, Visby, Kappelshamn, Storugns und Arhamn, ferner unterhalb der Station Fidenäs im Innern der Burgsviken-Bucht u. s. w. Insbesondere die Kalkindustrie hat die Art begünstigt, indem sie das Ufer mit Abfallprodukten gefüllt hat.

*Equisetum arvense* ist mit grösserer Wahrscheinlichkeit ursprünglich oder wenigstens älter im Innern des Landes auf feuchten Wald- und Sumpfstandorten, hat sich aber durch Ackerbau und Wegbau eine äusserst hohe Frequenz in den bewohnten Gegenden erworben, meist als Unkraut. Am Meere vielleicht etwas weniger hemerophil als *Tussilago*.

Die beiden Arten kommen auf allen Niveaus vom oberen Landufer aufwärts vor, auf niederem feuchtem Sand vielleicht noch weiter unten. Grundwasserströme verbürgen jedoch die Zufuhr von Süsswasser unter allen Verhältnissen. Keine der beiden Arten wächst auffallend auf Tangsubstraten oder ist merkbar tangbegünstigt.

### 7. Die Hemerophilen-Gruppe.

Hier werden Arten zusammengeführt, deren Verteilung am Meer in erster Linie durch Kultureinfluss ihr Gepräge erhält, ohne dass sie deswegen auf direkten Anthropochorenstandorten wachsen würden. Die Gruppe ist sehr inhomogen und stellt keinen einheitlichen Verbreitungstypus dar. Wiefern diese Arten auf den Meeresufern oder auf der Insel überhaupt ursprünglich sind und wie sich solchenfalls die ursprüngliche Verteilung gestaltet hat, kann in den meisten Fällen unmöglich mehr entschieden werden und alle Schlussfolgerungen in dieser Richtung werden mehr oder weniger hypothetisch. Hierher gehören einige der gewöhnlichsten Arten dieser Untersuchung, doch sind bloss wenige von grösserer soziologischer Bedeutung.

*Potentilla anserina* (Karte 111) ist unzweifelhaft indigen im Landesinnern sowohl wie an den Meeresufern. Auf den letzteren bilden *Carex Goodenowii*-u. a. Moorsümpfe im oberen Hygrolitorale und im Supralitorale auf Wiesen- ufern die ursprünglichen Standorte. Sehr gewöhnlich und teilweise wahrscheinlich ursprünglich ist die Art auf den oberen Triftbetten, unabhängig

davon, ob sie aus Blasentang, *Zostera* oder aus anderem Material bestehen. In der Regel findet sich die Art erst auf jahralter und älterer halbvermoderter Trift ein. Auf permanenter Tangerde bildet sie dichte Teppiche. Schliesslich kommt die Art gut zurecht auf einigermaßen feuchtem Sand und auf Kies ehestens mit einer kleinen Beimischung von Tang. Auf diesen sämtlichen Stellen ist *Potentilla anserina* sehr hemerophil und kommt daher allorts auf Ufern verschiedener Art ausser den am stärksten exponierten vor. Nicht ganz so gewöhnlich im Landesinnern wie auf den Meeresufern.

*Potentilla reptans* (Karte 112) fehlt selten, wo man der vorhergehenden Art begegnet, und ist ungefähr gleich stark hemerophil, aber nicht so tangbegünstigt und reichlich wie diese und geht nicht annähernd so weit auf das eigentliche Ufer hinab. Meistens bleibt sie im Supralitorale auf der Grenze zum Landufer und ist dort charakteristisch für das oberste schmale Triftband. Da sie ebenso gerne auf reiner *Zostera*-Trift wie auf Tang wächst, dürfte die Offenheit und Feuchtigkeit des Standortes mehr bedeuten als die Düngung. Wenn die Art auf Gotland überhaupt ursprünglich ist, dürfte der oberste Triftwall auf niederen und auf mittelsteilen Ufern ehestens der ursprüngliche Standort sein. Das Auftreten der Art wirkt gewöhnlich apophytisch, bei Fischerlagern, auf Grabenrändern u. dgl.

*Cirsium arvense* (Karte 113) weist trotz ihrer unerhörten Verbreitung und starken Hemerophilie für die Tangpflanzen spezifische Züge in der Verteilung auf. Wir sehen andeutungsweise eine Lücke bei Petesvik, im Innern der Buchten Burgsviken, Gansviken, ferner an den Buchten Bandlundviken, Bogviken, Vägumviken, an der Küste innerhalb der Inseln Skenholmen und Furillen sowie am Färösund. Im übrigen findet sich die Art fast allorts mit Ausnahme der am stärksten exponierten Kies- und Felsufer auf der Nordwestseite. Auf den Kies- und Sandufern wächst *Cirsium arvense* recht unabhängig von Trift, auf den Wiesenufern ist sie entschieden tanggebunden oder auch wächst sie auf stark kulturbeeinflussten Stellen bei Fischerlagern, Bootstellen, an Feldzäunen, Mauern, Gräben u. s. w. Die ursprünglichen Standorte sind wahrscheinlich mässig tangbelegte Kies- und Sandufer im oberen Hygrolitorale, wo die Art in einer dornigen Meeresuferform *horridum* auftritt. Diese ist die gewöhnlichste auf Gotland und findet sich auch auf Kulturstandorten. Die Ackerform sieht man nur auf Ruderatstellen. Im Landesinnern ist die Art ursprünglich auf den »Alvar« Südgotlands.

Ohne Zögern zähle ich *Cirsium lanceolatum* (Karte 114) zu den Anthropochoren auf Gotland. Es gibt allerdings einen und zwar nur einen einzigen Standort, wo die Art wirklich ursprünglich erscheint, und es sind dies die steilen, tonigen Abhänge der nordwestlichen Kliffküste, die aus Mergelstein durch Verwitterung entstanden sind, aber selbst dorthin kann sie mit ihrem ungehemmten Ausbreitungsvermögen gelangt sein, nachdem sie vorerst durch

die Kultur ins Land eingeführt worden ist. Sie leistet auf den Kliffhängen anderen zweifelhaft indigenen Arten Gesellschaft wie *Tussilago farfara* und *Equisetum arvense*. Die weitere Ausbreitung auf den Kliffküsten und möglicherweise auch nach den Kiesufern ist wahrscheinlich spontan erfolgt. Man begegnet der Art auf den meisten Inselchen; für die selten besuchten Inselchen Öskäret und Skenalden ausserhalb Slite habe ich die Art allerdings nicht aufgezeichnet. Meist kommt sie in vereinzelt bis einigen wenigen Exemplaren auf kulturbeflügelten Stellen vor, an Feldzäunen, Steinmauern, Gruben und Abflussgräben, bei Steinblöcken, Exkrementen auf geweideten Uferwiesen, bei Bootstellen, Fischerlagern, Häfen, Pfaden und Wegen, angesammelten Tanghaufen u. a. offenen ruderalen Standorten. Viel weniger tangbetont und natürlich wachsend sowie spärlicher als die vorhergehende Art. Eine andeutungsweise schwache Tendenz zur Vermeidung der bestgeschützten Ufer ist merkbar, wird aber in der Regel durch die Ruderalvorkommen verwischt. Die Art gehört in erster Linie zum Supralitorale und den angrenzenden Teilen des Landufers. Im Landesinnern nirgends auch nur dem Aussehen nach ursprünglich.

Die beiden *Cirsium*-Arten und gewissermassen *Potentilla reptans* haben eine hohe Frequenz auf der Nordwestseite gleich der *Tussilago-Equisetum arvense*-Gruppe und ziehen vegetationsfreie Flecken vor. Die nächstfolgenden Arten kommen mehr auf flachem, dünn mit Gras bewachsenem Boden vor und sind besonders auf Weideböden am Meere lokalisiert.

*Medicago lupulina* (Karte 115) wird, wenn auch mit einem gewissen Zögern, als in Kalkgebieten indigen angesehen (ALMQUIST, 1929, S. 560; STERNER, 1938, S. 117). In den Kräuterwiesen auf Gotland ist sie ganz gewöhnlich, doch habe ich sie nicht überzeugend natürlich gesehen, was wohl teilweise darauf beruht, dass die Standorte selten von der Kultur unberührt sind. Auf keinen Fall betrachte ich sie als ursprünglich auf dem eigentlichen Meeresufer, wenngleich sie sich mehrerorts zufälligerweise von den supralitoralen Kräuterwiesen herab auf trockene Triftanhäufungen und andere halboffene Flecken auf dem Ufer ausgebreitet hat. Auch die supralitoralen Vorkommen sind überwiegend anthropochorer Natur. Man findet die Art bei den meisten Fischerhütten und Fischerlagern auf niederen Ufern, bei Steinfeldmauern, wo früher Tanghaufen gelegen haben u. s. w. Die disjunkte Verteilung hängt grossenteils mit der Verteilung der Bootstellen zusammen. Augenfällig sind die gruppenweisen Vorkommen auf der Nordwestküste. Sie deuten auf das Vorhandensein von Ausbreitungszentren hin, die das Ufer mit Diasporen versehen. Als solche sind denkbar Kulturen, entwässerte Moore u. s. w. durch Vermittlung von Bächen, Hafenplätze u. a. m. Auf den Wiesenufern findet man *Medicago lupulina* besonders um grosse Steinblöcke und auf Ameisenhügelchen (vgl. oben, S. 118), deren vielleicht meist charakteristische Art

sie ist. Die Annahme myrmekochorer Ausbreitung liegt daher nahe. Ausserdem liebt sie den warmen, lockeren Boden der Ameisenhügelchen. Die Art ist trift-, aber kaum tangbegünstigt.

Auf frischen Stellen im Supralitorale der Wiesenufer ist *Prunella vulgaris* (Karte 116) ziemlich verbreitet. Sie geht selten weiter auf das Ufer hinab als bis zum obersten Tangband. Die Verteilung zeigt, dass sich die Art auf den meistgeschützten Ufern aufhält und vielleicht tangmeidend ist. Die Lokale konzentrieren sich auf die Lücken der Tangpflanzen, die Buchten Gansviken, Bandlundviken, Bogviken, die Küste innerhalb der Inseln Skenholmen und Furillen, den Fårösund u. s. w. Die Wuchsplätze sind in der Regel Weidewiesen. Im Landesinnern gewöhnlicher.

*Cerastium caespitosum* (Karte 117) wächst teils auf kulturbeeinflusstem Boden im Supralitorale, auf Weideboden und anderen getretenen Stellen, auf Ruderatplätzen, bei Fischerlagern, meist trocken und mager, teils auf tanggedüngten Stellen im oberen Hygrolitorale. Die Art ist wohl indigen, obwohl äusserst hemerophil. Sie bevorzugt Sand- und Kiesgrund. In Moränemergelgegenden wächst sie meist auf Tang oder Ruderat. Fehlt selten bei Fischerlagern. *Cerastium caespitosum* ist oft bei den Ameisenhügelchen zu sehen. Im Innern der Insel ebenso gewöhnlich wie am Meer.

*Lotus corniculatus* (Karte 118) kommt so selten unten auf dem eigentlichen Meeresufer vor, dass sie nicht gut zu den Uferpflanzen im strengen Sinne gezählt werden kann. Schon dieser Umstand bewirkt, dass ich die Ursprünglichkeit der Art auf Gotland überhaupt bezweifle. Sie wächst am Meere mehrenteils spärlich auf Erdhügelchen, um Steine, an sandigen und kiesigen Stellen, durchgängig im Supralitorale. Die Art zeigt gleich *Medicago lupulina* eine gewisse Vorliebe für die Ameisenhügelchen. Die Wuchsplätze sind öfters geweidet und werden nicht von der Trift berührt.

Trotz ihrer grossen Frequenz ist *Trifolium repens* (Karte 119) kein wesentlicher Bestandteil der Meeresufervegetation. Sie verlangt frischen Wiesenboden mit niederer Vegetation und solcher bietet sich in der Hauptsache nur auf getretenen und beweideten Stellen, somit bei Fischerlagern und Bootstellen, auf Pfaden und Wegrändern, auf Weideböden, auf schwach tangbedecktem Boden u. s. w. Die Art wächst reichlich auf dem oberen Landufer und ist dort möglicherweise ursprünglich auf triftreichen Stellen. Wahrscheinlicher ist, dass sie durch Menschen eingeführt worden ist und sich alsdann selbst und mit Hilfe der Kultur ihre grosse Verbreitung erworben hat. Im Landesinnern ist sie nahezu sicher anthropochor. Ist die Art indigen auf den Meeresufern, so ist die Trift in gleicher Weise eine Hauptbedingung für das Vorkommen wie für *Trifolium fragiferum* (siehe oben, S. 129). Die beiden Arten begleiten sich oft auf den Meeresufern. Die stärkere Hemerophilie der *Trifolium repens* verleiht dieser Art eine grössere Frequenz auf

kulturbeflusstem Boden aller Art, besonders im Supralitorale, wo sie sogar in kleinen saftigen Wiesenfragmenten vorzukommen pflegt.

*Sagina procumbens* (Karte 120) ist wahrscheinlich ursprünglich in feuchten Rissen und Tümpeln auf exponierten Kalkfelsen. Ausserdem kommt sie apophytisch auf getretenen Stellen vor, bei Pfaden, auf Weideboden, um Steinblöcke und oft auf Ameisenhügelchen. Die Art hat sichtlich myrmekochore Ausbreitungstendenzen. Als ursprünglich wächst *Sagina procumbens* auf dem oberen Landufer und ist triftbegünstigt. Sie zieht sandigen und kiesigen Boden dem Moränemergel vor und ist auf den Moränemergelufeln auf Humusflecke im Supralitorale angewiesen. Die Verteilung zeigt eine überraschende Ähnlichkeit mit der von *Sagina maritima*. Beide Arten sind gewöhnlich auf Fårö, auf den felsigen Landspitzen und Inseln Nordostgotlands, im Östergarngebiet, auf Närsholm und Storsudret sowie auf den niederen »Skona«-Ufern in Rone, Grötlingbo, Fide, an der Burgsviken-Bucht und einigen anderen beweideten Ufern. *Sagina procumbens* ist selten auf eigentlichen Ruderatstellen zu sehen. Im Landesinnern ist sie wahrscheinlich völlig anthropochor.

*Ranunculus repens* (Karte 121) hat eine Verteilung, die stark an die der Staudenserie (siehe unten, S. 134) erinnert und zwar auf Grund der starken Konzentration der Fundorte auf die Nordostküste. In den übrigen Gegenden gibt es nur zerstreute Vorkommen meist auf apophytischen Standorten. Wenn die Art am Meere überhaupt indigen ist, liegen die ursprünglichen Wuchsplätze wahrscheinlich auf den üppigen Wiesen der Nordostküste, wo die Art in sumpffartigen Vertiefungen, um Bäche oder auf sumpfigen und eutrophen Standorten wächst. Gänzlich überwiegend sieht man jedoch die Art auf kulturveränderten Stellen, in Abflussgräben, in vom Vieh aufgetretenen oder gedüngten Vertiefungen sowie auf tanggedüngten sumpfigen Stellen.

In seiner Darlegung der Formgruppe *Carex vulpina*-*C. nemorosa* führt SAMUELSSON (1922, S. 214) 8 durch Belegexemplare bekräftigte Fundorte für *Carex nemorosa* auf Gotland an. Sämtliche Lokale liegen im südlichen Teil der Insel und im Innern des Landes (siehe Karte 122). Ich habe die Art auf 42 Uferabschnitten gefunden, sämtliche gleichfalls auf Südgötland gelegen, weshalb ziemlich sicher ist, dass sie bedeutend gewöhnlicher am Meere als im Landesinnern ist und eine südliche oder eher südwestliche Tendenz auf der Insel hat. Die Art wächst auf Weidewiesen am Meer im oberen Hygrolitorale und im Supralitorale, in der Regel auf deutlich kulturbeflussten Stellen wie Abflussgräben, aber auch bei Bachmündungen und Sickerwasser, auf torfartigem vermodertem Tang. Da *Carex nemorosa* nicht auf Ruderatplätzen oder in direktem Zusammenhang mit bebautem Land anzutreffen ist und im übrigen ihrem Auftreten nach nicht direkt anthropochor wirkt,

darf man annehmen, dass sie indigen innerhalb des Gebietes ist, obgleich sie nunmehr überwiegend apophytisch vorkommt. Es ist keineswegs undenkbar, dass gerade die Meeresuferwiesen die ursprünglichen Standorte der Art sind, die durch die Kultur sekundär verändert worden sind. Es liesse sich denken, dass die südliche Verbreitung auf Gotland darauf beruhen könnte, dass sich die Art hier an ihrer Westgrenze befindet, doch scheint mir eine andere Erklärung viel wahrscheinlicher zu sein. Aus der Gesteinsgrundkarte bei MUNTHE u. a. (1925, Tav. 5) geht hervor, dass alle Fundorte innerhalb des Gebietes mit überwiegendem Mergelstein und mit Sandstein fallen und mit Ausnahme einiger fragmentarischer Partien oder Küsten mit ungeeigneten Ufern diese Gebiete gänzlich ausfüllen. Prüft man die Verteilung der Punkte auf den geologischen Kartenblättern näher, so findet man, dass sie in nächster Nähe von Gegenden mit zutage tretendem, besonders aus Mergelstein, aber auch Sandstein bestehendem Felsgrund liegen. In Västergarn, Klinte, Eksta, Sproge und besonders in Silte, Hablingbo und Näs gibt es ausgedehnte Gebiete mit zutage tretendem Mergelstein und gerade hier liegen die Punkte am dichtesten. Auf der Südostküste ist der Mergelsteinfelsgrund zum grössten Teil mit Moränemergel und Sand überdeckt, was die Schütterkeit der Lokale erklärt. Der zutage tretende Mergelfelsgrund ist gewöhnlich tief verwittert und trägt in der Regel magere Wiesenvegetation. Mehrenortes ist der Boden beackert worden, wo er so lose ist, dass er bearbeitet werden kann und das Ergebnis ist gut gewesen, wenn der Boden bloss tief genug entwässert worden ist (vgl. MUNTHE, 1913, S. 31). Sonst ist die Dränierung schlecht während regnerischer Perioden, in regenarmen Zeiten dagegen leidet die Vegetation unter Trockenheit. Solcher Boden dürfte für *Carex nemorosa* besonders günstig sein. Triftbegünstigt.

*Inula britannica* (Karte 123) wird von JOHANSSON (1897, S. 42) den Pflanzen der Kulturgrenze zugezählt und sogar den jüngsten Mitbürgern oder denen, die in allerletzter Zeit eingeführt worden sind (wenn auch mit Fragezeichen). Ungeachtet dessen, dass die rezenten Vorkommen zu kulturbeeinflusstem Boden gehören und die Art stark hemerophil ist, glaube ich doch, dass sie auf der Insel altes Heimatrecht hat. Schon die allgemeine Verbreitung der Art spricht für diese Auffassung. Im Zentrum ihrer Verbreitung wächst diese kontinentale Art auf den Überschwemmungswiesen der Flösschen mit deren starken jährlichen Schwankungen im Feuchtigkeitsgehalt des Bodens (siehe STERNER, 1922, S. 362—65). Einen übereinstimmenden Standort stellen die oberen Teile des Meeresufers dar, weshalb nicht verwunderlich ist, dass *Inula britannica* im obersten Teil des Meeresufers anzutreffen ist. Dass sie dort nicht gewöhnlicher ist, beruht offenbar auf schlechter Salztoleranz. Nur auf seichtem und rasch austrocknendem Boden kann die Art mit der übrigen Flora konkurrieren. Die Uferlokale fallen somit in Ge-

biete mit schlechtdräniertem zutage liegendem Felsgrund und flacher Topographie, d. h. in erster Linie in die Mergelsteingebiete sowie auf Sandstein und mergligen Kalkstein. Auch die Binnenvorkommen kennzeichnen bemerkenswert deutlich die Mergelsteinzüge unter Umgehung des mittleren Kalksteinzuges (vgl. Tavl. 4 bei MUNTHE u. a., 1925). Nur auf Storsudret wächst die Art in Kalksteingebieten, doch ist die Gesteinsart dort bekanntlich schlechter dräniert als gewöhnlich und durch ausgedehnte »Alvar« gekennzeichnet. Dass die Mergelsteinzüge infolge der Beschaffenheit des Gesteinsgrundes die besten Anbaudistrikte Gotlands hegen, erweckt leicht die Vorstellung, dass *Inula britannica* kulturausgebreitet und kulturabhängig sei. Warum aber kommt sie solchenfalls nicht allgemein auf Kulturboden innerhalb des Kalksteinzuges vor? Durch die Kultur haben die ursprünglichen Wuchsplätze der Art ihr ursprüngliches Aussehen verloren, doch hat sie trotzdem weiter bestanden und stellenweise vielleicht neue Lokale in Besitz genommen. Die allgemeinen Züge der Verteilung werden jedenfalls nicht durch die Kultur bestimmt.

Während die vorhergehenden Hemerophilen vielleicht mit grösserem Recht als indigen angesehen werden können, sind die drei folgenden mit grösster Wahrscheinlichkeit anthropochor innerhalb des Gebietes.

Über *Carum carvi* (Karte 124) sagt schon WALLENBERG (1805, S. 123) aus: »kaum wild vorhanden, wird aber allgemein kultiviert« (Orig. schwed.) wozu JOHANSSON (1897, S. 43) bemerkt, dass sie nicht Kulturpflanze im eigentlichen Sinne sei, jedoch geschützt werde, sodass die Früchte reifen könnten. Nach dem letztgenannten Autor bildet sie oft dichte Bestände in den Grastepichen in den Gärten oder deren Nähe. Ausserdem findet man sie an Wegrändern. In mässig tang- und *Zostera*-gedüngten frischen Meeressuferwiesen hat sie neue Standorte von recht ursprünglichem Aussehen gefunden, ohne aber deswegen grössere Verbreitung zu gewinnen. Meist liegen die Fundplätze in der Nähe von Fischerlagern, um Hafенplätze u. dgl. herum, sodass man hinsichtlich des Ursprungs nicht im Zweifel zu sein braucht. Die Art kommt ausschliesslich auf triftgedüngtem Boden auf üppigen Wiesen oder auch Ruderatstellen vor. Die Verteilung zeigt daher die typischen Lücken der Tangpflanzen in geschützten Buchten und teilweise die Konzentration der Staudenserie auf die üppigen Mahdwiesen. Auf den dürrftigen »Skona«-Ufern sucht man vergeblich nach *Carum*. Sie scheint durch Mahd nicht und auch kaum durch Weiden zu leiden. Im Landesinnern gewöhnlicher.

*Chaerophyllum silvestre* (Karte 125) hat keinen Anbauwert, begleitet jedoch die Kultur und wird von JOHANSSON (1897, S. 43) zu den Arten der Kulturgrenze gezählt. Am Meer wächst sie überwiegend klar ruderat bei Fischerlagern und Hafенplätzen. Sie findet sich somit bei Visby und Snäckgårdsbaden, beim Fischerlager Skälsö, Lummelundsbruk, den Fischerlagern Irevik, Hall, um die Häfen Kappelshamn, Storugns und Ar, am Fårösund, Kylej, Smöjen,

St Olofsholm u. s. w. um die Insel herum. Auf der Ostseite wächst sie auch auf natürlicheren Standorten wie den Triftwällen der Mahdwiesen und ziemlich exponierten Kiesufern ausserhalb Kulturböden, meist sehr spärlich. An einigen wenigen Stellen schliesslich kommt die Art auf Rutschhängen unterhalb von Kliffs auf nitratreichem ornithokoprophilem Boden vor, z. B. auf den Karlsö-Inseln, auf der Insel Falholmen ausserhalb Ar, bei Braidaur auf Färö, auf Öskäret und Skenalden, bei Kuppen in Östergarn u. a. Stellen. In zwei bis drei dieser Fälle ist sie sicher von naheliegenden Häfen aus dorthin ausgebreitet worden. Die Art als ursprünglich aufzufassen, nur weil sie auf ein paar Lokalen anscheinend natürlich wächst, kann ich mich nicht entschliessen. Sonst sind die ursprünglichen Wuchsplätze der Art sichtlich gerade Rutschhänge ohne geschlossene Vegetation. Die verhältnismässig grosse Frequenz von *Chaerophyllum silvestre* auf der Ostseite hat sicherlich nichts mit einseitiger Einwanderung zu tun, sondern beruht in erster Linie auf dem dortigen Vorkommen von triftreichem Wiesenboden. Triftfreie Ufer werden regelmässig gemieden. Im Landesinnern ist die Art meiner Erfahrung nach unzweifelhaft anthropochor, wenngleich sehr allgemein.

*Bellis perennis* (Karte 126) ist sehr gewöhnlich auf den südlichen Meeresufern Gotlands und auffallend selten auf Nordgotland. Nach JOHANSSONS (1897, S. 118) Angaben verhält sich die Frequenz der Art im Landesinnern genau gleich. Er stellt sich vor, dass die Art entweder ein junges Mitglied der Flora sei oder wenigstens erst in später Zeit grössere Verbreitung erhalten habe. SERNANDER (1894, S. 104) vermutet, dass *Bellis* auf den Tangbetten der Meeresufer ursprünglich sei, was kaum berechtigt ist, denn erstens kommt die Art im allgemeinen nicht auf eigentlichen Tangbetten vor, wenn sie auch nahrungsreichen tanggedüngten Boden liebt, und zweitens hält sie sich überwiegend auf stark kulturbeeinflussten Flecken auf, wie Wegrändern, bei Steinfeldmauern, um Fischerlager und Bootstellen, öfter supralitoral als auf dem eigentlichen Ufer. Auf Nordgotland wächst sie ausschliesslich an solchen Stellen; im südlichen Teil der Insel hat sie sich bereits auf frischem stark aufgetretenem und geweitem Boden aller Art ausgebreitet. Auf hochgrasigen Mahdwiesen gedeiht sie nicht. Alles spricht somit dafür, dass *Bellis* tatsächlich anthropochor ist und relativ spät begonnen hat, sich nach entlegeneren Teilen auszubreiten. Auf dem dichter besiedelten und weniger kargen Südgotland ist die Ausbreitung rascher vor sich gegangen, während sie auf Nordgotland noch teilweise unvollendet ist. Von direkter Kultivierung dürfte *Bellis* nicht herkommen, wie es sich STERNER (1938, S. 156) hinsichtlich Ölands vorstellt. Schon eher ist sie mit Grassamen auf die Insel gelangt (vgl. HÅRD AV SEGERSTAD, 1924, S. 156).

### 8. Die Tangufergruppe.

Oben auf S. 28 und S. 67 ist über die Zusammensetzung der Trift und deren hauptsächlichliche Verteilung auf Gotland sowie über den allgemeinen Charakter der Tangvegetation berichtet worden. Es ging dort hervor, dass die Einwirkung der Trift auf die Vegetationszusammensetzung des Ufers so gross und vielseitig ist, dass das Tangufer als ein eigener Ufertyp unterschieden werden muss. Fragmente dieses Ufertyps gibt es in alle anderen Ufertypen eingestreut, weshalb tanggebundene, tangbegünstigte, indifferente und tangmeidende Arten nicht so leicht zu unterscheiden sind. Dank dem Vorkommen einiger praktisch genommen tangfreier Abschnitte der Küste (siehe S. 30) gibt es Möglichkeiten, aus der Verteilung auf das Verhältnis der Pflanzen zur Tangdüngung Schlussfolgerungen zu ziehen.

Die Tangtrift bietet den Pflanzen offene Standorte dar; diese behalten die Feuchtigkeit gut bei und sind nitratreich. In Anlehnung hieran wird sie von konkurrenzschwachen Arten bevölkert, die sich in geschlossener Vegetation nicht zu behaupten vermögen. Die Tangpflanzen sind ferner mehrenteils hygrophil und nitrophil. Die Zahl der Annuellen ist unter ihnen besonders gross. Sie sind durchgängig stark hygrophil und wachsen gewöhnlich als Unkraut im Landesinnern. In einigen Fällen sind sie ursprünglich auf den Tangwällen und haben sich von dort aus auf den Kulturboden ausgebreitet, in anderen haben sie in den Tangwällen natürliche Standorte gefunden und sind sekundär auf sie hinabgewandert; welche der beiden Alternativen richtig ist, kann nicht immer sicher entschieden werden.

Viele der früher behandelten Arten sind immerhin so tangbegünstigt gewesen, dass sie deswegen einen Platz in der Tanggruppe hätten beanspruchen können, doch haben andere Faktoren als die Trift der Verteilung deren eigenartige Gestaltung verliehen. Der Tanggruppe habe ich somit nur solche Arten zugeführt, bei denen die Tangtendenz anderen Tendenzen gegenüber überwiegt. Da die Trift sehr variabel ist hinsichtlich Zusammensetzung, Alter, Vermoderungsgrad, Nitrifikationsgrad, Salzgehalt, Feuchtigkeit u. s. w., versteht es sich von selbst, dass die Verteilung der Tangpflanzen zahlreiche verschiedene Schattierungen aufweist, die nicht schematisch erklärt werden können. Hierzu kommt eine gewisse, durch das sporadische Auftreten sowohl der Pflanzen als auch der Tangwälle verursachte Unregelmässigkeit. In Hinsicht auf die Beschaffenheit der Unterlage bilden die Arten eine lange Serie von solchen, die nebst dem Tang eine bestimmte Unterlage erfordern, bis zu denen, die überhaupt auf Tangtrift aller Art vorkommen, unabhängig von der Beschaffenheit des Platzes im übrigen.

Unter den Tangpflanzen zeigen *Polygonum persicaria* und *lapathifolium* (Karten 127, 128), *Chenopodium rubrum* (Karte 129) sowie *Rumex maritimus*

(Karte 145) Anlehnung an die Sandufergruppe, namentlich die tangbegünstigte *Cakile maritima*. Wenn die Exposition des Sandufers geringer wird, ohne dass sich die Bodenart ändert, pflegt die Tanganhäufung zuzunehmen und gleichzeitig beginnen die obengenannten Arten aufzutreten. Ihre Verteilung fällt teilweise mit der der Sanduferpflanzen zusammen, teilweise flankiert sie die Sanduferreihen. Auf sehr offenen Sandufern und auf Flugsand sind sie selten und spärlich.

Das Artenpaar *Polygonum persicaria* und *lapathifolium* hat im grossen und ganzen eine augenfällig gleichartige Verteilung und findet sich oft beisammen wachsend auf eingesandetem Tang im unteren Hygrolitorale und angrenzenden Teilen des oberen, die erstere Art etwas weiter unten auf feuchterem und tangigerem Boden, die letztere weiter oben und trockener. Weniger oft kommen sie auf kiesgemischtem Sand oder auf feinem Kies vor. Wie man bei einjährigen Tangpflanzen erwarten kann, weist die Verteilung im einzelnen mehrere kleine Verschiedenheiten auf. Beide sind gewöhnliches Unkraut im Landesinnern und dort sicher anthropochor, *lapathifolium* meist in sandigen und trockenen Äckern, *persicaria* in Gärten, auf Vorplätzen u. a. etwas feuchteren Stellen. Am Meer scheinen sie relativ schwach hemerophil zu sein und dies nebst der charakteristischen Verteilung bewirkt, dass ich sie ohne Zögern als indigen auf dem Ufer bezeichne. Wahrscheinlich sind sie beim Transportieren von Tangdung vom Ufer nach den Kulturen des Inlandes ausgebreitet worden.

*Chenopodium rubrum* (Karte 129) ist auf Gotland ehestens eine reine Meeresuferpflanze. Vom Inlande kenne ich bloss gut einige zehn Lokale (doch sicher gewöhnlicher) und habe ich sie selber nur zwei-dreimal gesehen und immer auf reinen Kulturstandorten, z. B. auf dem Grunde des abgezapften Sees Hejdeträsk, in einem Garten in Ljugarn, wohin sie wohl durch den Menschen vom Meeresufer gebracht wurde. Die Art wächst auf feuchtem tanggemischtem Sand, aber auch auf mächtigen, nassen, jahralten, halbvermoderten Tangbetten auf halbniederen Ufern von variierendem Substrat und ist weniger sandgebunden als die beiden vorhergehenden Arten. Die Seltenheit auf Nordgotland beruht nicht ganz auf Zufälligkeit — wir finden die gleiche Lücke bei einer bedeutend gewöhnlicheren Tangpflanze, *Matricaria maritima* (siehe unten, S. 153) wieder — sondern ist ein Ausdruck für das spärliche Vorkommen geeigneter Triftablagerungen. Apophytisch auf den Ufern, z. B. auf gelagertem Tang, im Landesinnern anthropochor.

Unter den stärker verbreiteten Kiesuferpflanzen war es vor allem *Isatis* (vgl. S. 86 und Karte 4), die deutlich Vorliebe für Tangdüngung zeigte. Einen weiteren Schritt in dieser Richtung repräsentieren *Galeopsis bifida* und *Senecio vulgaris*. Die erstere (Karte 130) kommt ziemlich regelmässig auf Kiesufern vor, die mit einem mehr als gewöhnlichen Mass an Tangtrift ver-

sehen worden sind. Sie wächst auf ganz jungen, höchstens ein Jahr alten Tangwällen, auf variierendem Niveau und oft ziemlich tief unten unterhalb der eigentlichen Kiespflanzen. Seltener sieht man die Art auf reinen Sandufnern oder auf der Trift der Wiesenufer. Zwischenformen zwischen diesen Ufertypen sind beliebte Standorte. Die Art ist stark sporadisch, mehr als 10 Prozent der Fundorte von der ersten Inventurierung sind bei der zweiten Inventurierung nicht wieder gefunden worden. Im Landesinnern ist die Art recht selten und meistens durch *Galeopsis tetrahit* vertreten. Es erscheint als höchstwahrscheinlich, dass *Galeopsis bifida* ein spontaner Einwanderer auf den Tangufnern ist und sich von dort etwas in das Land hinein auf Kulturstandorte ausgebreitet hat. Im Landesinnern anthropochor, auf den Meeresufnern dagegen wenig auffallend hemerophil, unterhalb Fischerhütten, auf Tangentnahmestellen u. s. w. Mit dem Tangdung folgt die Art leicht ins Land hinein. Die Verbreitungskarte der Art zeigt schon deutlich die typischen Lücken der Tangtrift.

*Senecio vulgaris* (Karte 131) hat ungefähr die gleiche Verbreitung und Frequenz wie *Galeopsis bifida*, ist aber so viel stärker hemerophil, dass ich mich zur Ursprünglichkeit der Art auf den Ufern zweifelnd verhalte. Im Landesinnern ist sie unzweideutig anthropochor und auf den Ufern wächst sie meist bei Häfen und Fischerlagern, auf Tanghaufen u. s. w. Sie hat gleichwohl auf Tangsubstraten ihre Verbreitung bedeutend über die reinen Ruderatplätze hinaus vergrößert, was ihre Unterbringung in der Tanggruppe motiviert. Sich selber überlassen, besteht sie wahrscheinlich als Neophyte weiter. Die natürlichen Wuchsplätze sind fast immer auf Kies- und Sandufer verlegt.

Die folgenden Arten können als Tangubiquisten bezeichnet werden, indem sie es weder mit der Beschaffenheit des Tangsubstrates genau noch auf die Beschaffenheit des Ufers im übrigen Rücksicht nehmen. Vorerst haben wir eine Anzahl mehrjähriger Arten mit sehr stark hemerophilen Tendenzen, die teilweise die Sonderzüge der Tangverteilung verdrehen.

Die gotländische *Matricaria \*maritima*-Form (Karte 132) tritt ausschliesslich als Tangpflanze auf und ist zudem als solche speziell charakteristisch. In Felsenrissen u. dgl. findet man sie überhaupt nicht. Die Verteilung rahmt schön die tangfreien Küstenpartien ein, so die Buchten Petesvik, Burgsviken, Gansviken, Bandlundviken, Bogviken, Vägumviken, Valleviken und die Küste innerhalb der Inseln Skenholmen und Furillen. Bei der Gansviken-Bucht scheint es, dass die Art auf der Seite der Landspitze von Grötlingbo viel weiter ins Land hinein geht als auf der Eke-Seite, was darauf beruht, dass hier etwas Tangtrift trotz den seichten und geschützten Fahrwassern einzudringen vermag. Auch die Landspitze Skär im Innersten der Vägumviken-Bucht sammelt auf irgend eine merkwürdige Weise Tangtrift

an, während die übrigen Ufer praktisch genommen tangfrei sind. Das gleiche Phänomen gelangt in der Verteilung einiger anderer Tangpflanzen zum Ausdruck. Auf der nordwestlichen Kliffküste ist *Matricaria* \**maritima* merkwürdig selten und auf Färö habe ich sie nirgends gefunden. Von Sporadizität zeugt, dass die Art bei der späteren Inventierung an mehreren Punkten im Nordwesten fehlte. Wahrscheinlich hatten schwere Stürme während des vorangegangenen Herbstes und Winters die Tangablagerungen aufgerissen und die *Matricaria*-Individuen fortgeführt. Wenig hemerophil, nachdem sie ja die Grenzen gegen die tangfreien Küsten nicht überschritten hat. Zum mindesten an der Bogviken-Bucht bei Slite ist sie apophytisch beobachtet worden und JOHANSSON (1897, S. 114) will die Uferform ziemlich unverändert in Äckern gegen das Innere der Insel hin gesehen haben.

*Alopecurus ventricosus* (Karte 133) bildet auf den Betten der reinen Tangufer ausgedehnte reine schilfähnliche Bestände auf niedrigem Niveau im unteren Hygrolitorale; mit zunehmender Exposition begibt sie sich auf die Triftwälle hinauf und wird sehr spärlich und sporadisch. Die bedeutende Frequenz auf der Verbreitungskarte vermittelt daher ein fehlerhaftes Bild von der Rolle der Art in der Ufervegetation. In manchen Fällen repräsentieren die Punkte vereinzelt Halme, in anderen mächtige Bestände. Bemerkenswert ist die Seltenheit mitten auf der Westseite, trotzdem Tangablagerungen reichlich vorkommen wenigstens in der Gegend von Klintehamn. Die wenigen dortigen Vorkommen sind äusserst unbedeutend und erscheinen wenig stabil. Man kann möglicherweise östliche Einwanderung und langsam fortschreitende Ausbreitung von der Ostküste über den nördlichen und südlichen Weg zur Westküste annehmen. Die zerstreuten Vorposten Mitten auf der Westseite können kulturausgebreitet sein. Gleichartige östliche Verbreitung mit vereinzelt Vorposten finden wir auf Åland (Karte 25 bei PALMGREN, 1927), auf Öland (Karte 36 bei STERNER, 1938), teilweise in Uppland (Karte 24 bei ALMQUIST, 1929) sowie in ganz Nordeuropa (siehe STERNER, 1922, S. 372). Die Ursache der langsamen Einwanderung kann schlechte Ausbreitungskapazität sein. Eventuell erfolgt sie nur auf vegetativem Wege durch mit dem Tang fortbewegte Exemplare, wobei tangfreie Küstenstrecken und Schärenhöfe schwere Hindernisse bilden. Die Art ist ziemlich stark hemerophil und ist mehrenortes bei Fischerlagern zu finden, so beispielsweise im Innern der tangfreien Bogviken-Bucht, im Innern der Buchten Vägumviken und Burgviken bei der Station Fidenäs. Die Vorkommen um Klintehamn sind wahrscheinlich apophytisch. 3 mal gefunden ein Stück weiter oben vom Ufer in Bachmündungen, sonst nicht im Innern des Landes.

Zu den gewöhnlichsten und typischsten Tangpflanzen gehört ein Formenkreis von *Atriplex* mit spießähnlichen Blättern. Ich habe eine kleinblättrige Form, die am nächsten *A.\* prostratum* entspricht, von der kollektiven *A. lati-*

*folium* unterschieden. Die erstere habe ich für gut 160 Uferabschnitte in allen Teilen der Insel aufgezeichnet, sie ist aber sicher bedeutend gewöhnlicher, da ich diesen Formen nicht grössere Aufmerksamkeit zuteil werden liess. Die Wuchsplätze bilden mittelmässig exponierte Tangufer mit einer schwachen Vorliebe für Sand und Kies. Die Art liebt ehestens alten Tang, weshalb die ephemeren Tangwälle der exponierten Ufer selten in Frage kommen. In den geschützten Buchten reicht *Atriplex* \**prostratum* weit hinein. Hemerophil.

*Atriplex latifolium* ist sehr gewöhnlich auf der Trift. Die Art wächst auf allen Arten Tang vom dünnen Triftband der meistexponierten Kiesufer bis zu den mächtigen Tangbetten der niederen Ufer. Sie ist sehr hemerophil und oft immer wieder ruderat ohne eine Spur von Trift, beispielsweise bei der Bogviken-Bucht, im Innern der Bucht Gansviken oder sogar im Landesinnern.

*Atriplex glabriusculum* wurde erstmals von FRIES (1925) für Visby bei Kopparsvik angeführt, wo sie wahrscheinlich auf mässig tangbestreutem Kiesufer wuchs. Ich habe alsdann die Art auf der Insel Varvsholmen nördlich von Klintehamn auf reinem Tangschlick wachsend gesehen, ferner auf dem Sandufer von Ljugarn, bei Sjaustre auf tanggedüngtem Sandufer, an der Hidviken-Bucht auf sandgemischtem Kies und ebenso bei Kylej. Von sämtlichen Stellen sind Proben vorgewiesen und die Bestimmung ist von H. LINDBERG gutgeheissen worden. Bezüglich ein paar junger Exemplare von der Ekeviken-Bucht auf Fårö war er im Zweifel, glaubte jedoch, dass sie möglicherweise zu *Atriplex glabriusculum* gehörten. Die Art liegt somit von einigen weit getrennten Gegenden auf Gotland vor. Sämtlich sind sie in der Nähe von Hafensplätzen gelegen, weshalb Kulturausbreitung nicht ausgeschlossen ist, doch kann dies auch darauf beruhen, dass eben diese Stellen zu einem Zeitpunkt inspiziert wurden, da sich die Art deutlich von der *latifolium*-Formenserie unterscheidet. Eine gewöhnliche und eigentliche Ballastpflanze ist die Art nämlich nicht. Ich vermute, dass die Art fürs erste übersehen worden ist und an mehreren Stellen vorkommt und fürs zweite, dass sie sich auszubreiten im Begriffe steht. An allen Fundorten sind vereinzelte oder einige wenige Exemplare beobachtet worden und auf Ljugarn war der Wuchsort im darauffolgenden Jahre von Stürmen reingefegt. Auch bei Klintehamn fand ich die Art bei einer späteren Inspektion nicht mehr. Sie ist nach allem zu urteilen sehr sporadisch wie die Tangpflanzen im allgemeinen und infolge der Seltenheit findet Neuausbreitung nicht so leicht statt. Als Ursprungsländer für spontane Einwanderung können Deutschland, Kurland und Südwestfinnland in Frage kommen. Es wäre aber keineswegs erstaunlich, wenn *A. glabriusculum* auch auf Öland und allenfalls auf anderen Punkten der Ostküste Schwedens gefunden würde.

*Atriplex litorale* (Karte 134) ist ein etwas blasses Abbild von *A. latifolium* und kommt gleich dieser auf Tangsubstraten aller Art vor, ist aber durch-

gängig etwas seltener, vor allem auf den stark exponierten Kiesufern auf Nordgotland. Auf den Sandufern und auf üppigen Tangwällen fehlt die Art selten. Oft Ruderat bei Häfen, Fischerlagern und Ablagestellen. Nicht im Innern des Landes.

Von *Sonchus arvensis* (Karte 135) kommen mehrere verschiedene Formen regellos durcheinander auf den Meeresufern vor, solche mit  $\pm$  ganzen oder lappigen Blättern, mit kahlen oder drüsenhaarigen Körben u. s. w. Eine oder einige von ihnen sind sicherlich indigen am Meere. Mehrere von ihnen finden sich auch im Landesinnern, sind jedoch dort anthropochor. Wahrscheinlich hat sich die Art im Innern der Insel teils von den Meeresufern rekrutiert, teils ist sie von aussen eingeführt worden. Die eingeführten Formen sind vielleicht ihrerseits auf die Meeresufer hinaus gewandert, was alles bewirkt, dass man auf Gotland das Aussehen und die Verteilung der ursprünglichen Uferform nicht bestimmen kann, umso weniger als die erbliche Konstanz der verschiedenen Formen nicht untersucht worden ist. Man kann jedoch vermuten, dass die ursprüngliche Verbreitung der Art nicht annähernd so gross war wie die gegenwärtige und dass die Kies- und Sandufer den natürlichen Wuchsplatz bildeten. Auf diesen Ufern ist die Art vielleicht nur tangbegünstigt, auf den Wiesenufern ist sie triftgebunden oder ruderat. Bisweilen ist sie auf ziemlich reiner *Zostera*- und *Chara*-Trift zu sehen. Sie weist nur in geringem Masse die gewöhnlichen Lücken der Tangpflanzen auf. Es hängt dies mit der grossen Hemerophilie der Art zusammen.

Mit *Sonchus arvensis* hat *Agropyron repens* (Karte 136) vieles gemein. Gleich der erstgenannten ist *Agropyron repens* von variablem Aussehen auf den Meeresufern und eine dieser Formen ist dort sicher ursprünglich. Im Innern des Landes ist sie eine sehr gewöhnliche Anthropochore in Äckern, Gartenland, an Wegrändern u. s. w. Ausser der wahrscheinlich ursprünglichen Form var. *maritimum* KOCH et ZIZ. (= var. *litorale*), die auf schwach tanggedüngten Tang- und Kiesufern wächst, und der rein anthropochoren Ruderatform gibt es eine Unzahl Übergänge und Variationen in Hinsicht auf Wuchs, Borstenlänge, Wachsüberzug u. dgl. je nach der grösseren oder geringeren Tangigkeit des Substrates. Oft wachsen die extremen Formen zusammen. Überhaupt scheint die Ruderatform auf reinem Tangsubstrat auf den Wiesen ufern vorzuherrschen, während var. *maritimum* und die Zwischenformen die kies- und sandgemischte Trift bewachsen. Bis auf vereinzelte Ruderatvorkommen sind die Lücken im Innern der geschützten Buchten gut ausgebildet. Auf den Sandufern bastardiert *Agropyron repens* oft mit *A. junceum* und wenn die Hauptform der ersteren Art und die ursprüngliche Uferform erblich verschiedene Typen sind, werden die Zwischenformen zwischen ihnen sicherlich von Mikrohybriden gebildet.

*Rumex crispus* (Karte 137) kommt in gleicher Weise wie die beiden vor-

hergehenden Arten vor, nur mit dem Unterschied, das die ursprüngliche Meeresuferform und die anthropochoren Inlandformen nicht so deutlich voneinander abweichen, dass man sie auseinander halten könnte. *Rumex crispus* ist aller Wahrscheinlichkeit nach indigen auf dem Triftband der Sand- und Kiesufer. Auf den Tangwällen der Wiesenufer ist sie überwiegend apophytisch ihrem Auftreten nach und im Innern des Landes klar anthropochor. Die Inlandvorkommen haben sich teils von den Ufern her rekrutiert, teils sind sie von aussen eingeführt worden. Die Art fehlt fast nie auf den Ruderatplätzen des Ufers, bei Fischerlagern, Bootstellen, Wegrändern, Feldzäunen und Steinmauern, Steinhaufen u. a. dgl.

*Urtica dioeca* (Karte 138) erweckt den Eindruck, alsob sie auf den Meeresufern ganz anthropochor wäre. Sie hat sich indessen eine grosse Verbreitung auch in weniger kulturbeflussten Gegenden erworben, ist aber meistens so augenfällig an Zeichen menschlicher Kultur gebunden, dass ich ihr ohne Zögern Ursprünglichkeit aberkenne. Der vornehmlichste Ausbreitungsfaktor ist sicher der Gebrauch gewesen, die Tangtrift zu sammeln, sie in Haufen aufzulegen und sie später als Dung auf die Äcker zu führen. Auf exponierten Ufern begegnet man *Urtica dioeca* ausnahmslos auf gelagerten Tanghaufen, bei Fischerlagern, Bootstellen, Kiesgruben u. s. w. Auf grösseren Tangbetten wächst sie bisweilen reichlich und dem Anschein nach natürlich. Auf den tangfreien Wiesenufern findet sich die Art spärlich bei Feldzäunen, Bootstellen, an Wegen u. s. w., ist aber dort viel seltener als auf triftgedüngten Ufern. Im Innern des Landes gleichfalls kaum ursprünglich. JOHANSSON (1897, S. 219) nimmt jedoch 4 Lokale für *f. holosericea* auf, die als eine ursprüngliche Hainpflanze angesehen wird.

Die *Polygonum aviculare* (coll.)-Form (Karte 139) par préférence des Meeresufers ist *\*heterophyllum* (LINDM.) HIIT. Ich habe diese Formen die ganze Zeit im Auge behalten, doch nur zweimal sichere *\*aequale* (LINDM.) HIIT. gefunden, bei Tjeldersholm in Boge und Hidviken in Hellvi. *Polygonum \*heterophyllum* tritt auf den Meeresufern in zwei phänotypisch verschiedenen Formen auf; die eine hat eine teppichähnliche an *P. \*aequale* erinnernde Wuchsweise mit dichtgestellten Blättern und Blüten von stark roter Farbe und ist ehestens eine ursprüngliche Tangpflanze, die andere hat eine losere Wuchsweise mit langen einfachen Zweigen und spärlicheren sowie kleineren roten Blüten und wächst meist auf offenem Sand und Ruderat. Es ist sehr wohl möglich, dass diese Formen nicht genotypisch ungleich sind, sondern nur Standortsmodifikationen. Die Kollektivart kommt meist auf sand- und kiesgemischtem Tang vor, seltener auf reiner Tangtrift. Die typischen Lücken der Tangpflanzen treten in der Verteilung deutlich hervor, obwohl die Art stark hemerophil ist, bei Tanghaufen, Fischerlagern, Bootstellen, Kiesgruben. Im Innern des Landes sicher anthropochor.

*Stellaria media* (Karte 140) ist unzweifelhaft anthropochor auf Gotland, im Landesinnern Acker- und Gartenunkraut, am Meere Ruderattangpflanze. Sie wächst nur auf frischer Tangtrift, ehestens an von Grundwasser berieselten Böschungen und ist daher auf die steilen und hohen Küsten konzentriert. Auffallend hoch ist die Frequenz im nördlichsten Teil der Insel, wo sonst viele Tangpflanzen fehlen (vgl. S. 152). An den meisten Stellen ist die Art direkt kulturausgebreitet, so bei allen Häfen und Fischerlagern, bei gelagerten Tanghaufen u. s. w. Fehlt wiederum auf den isoliert liegenden Inselchen. Da meine Exkursionen in der Regel im Hoch- bis Spätsommer unternommen worden sind, wenn *Stellaria \*apetala* bereits verwelkt ist, muss ich die Richtigkeit der Bestimmung einiger steriler *Stellaria*-Funde mit Vorbehalt gelten lassen. *Stellaria \*apetala* dürfte nach Vorkommensweise und Verteilung *St. media* gleichen. JOHANSSON (1897, S. 41) bezeichnet sie als Ruderatpflanze. Selber habe ich nur auf Närsholm in einer supralitoralischen Sandgrube und auf der Insel Stora Karlsö Formen gesehen, die *Stellaria \*apetala* zugezählt werden könnten. Eine Probe vom ersterwähnten Fundplatz ist von H. LINDBERG geprüft worden.

*Juncus bufonius* (coll.) (Karte 141) kommt in zwei Formen auf den Meeresufern vor. Die Hauptform wächst mehrheitlich auf durch die Kultur blossgelegten feuchten Flecken, bei Fischerlagern, auf Fusspfaden, bei Tanghaufen u. dgl. Die andere Form erinnert habituell sehr stark an *\*ranarius* SONG & PERR., hat die gleiche niedrige sperrige Wuchsweise, doch sind die inneren Kelchblätter zu lang und die Frucht ist zu spitz, weshalb sie H. LINDBERG nicht für typisch *\*ranarius* ansah. In manchen Fällen haben die verschiedenen Formen infolge unvollständiger Entwicklung nicht auseinander gehalten werden können. Ich habe aus diesem Grunde die Frage, ob *\*ranarius* auf Gotland sich findet oder nicht, offen gelassen. Jedenfalls kommt eine ursprüngliche *Juncus bufonius* (coll.)-Form vor und eine wahrscheinlich anthropochore Ruderatform, die wenigstens in vielen Fällen habituell voneinander abweichen. Verschiedenheiten im Substrat bedingen wahrscheinlich teilweise die Verschiedenheit des Aussehens, die Hauptform auf toniger Unterlage, die Uferform auf tanggedüngtem Sand. Die Kollektivart hat ihren vornehmlichsten Standort in tanggedüngtem aber nicht tangbedecktem Boden. Sie wächst gewöhnlich auf blossgelegtem Sand und Moränemergel unterhalb Tangwällen, die durch herabsickerndes Süßwasser oder nur zeitweilig durch Regenwasser befeuchtet werden. Ausserdem auf Fusspfaden und anderen durch Betreten und Befahren blossgelegten Flecken. Die Kollektivart ist stark hemerophil, im Landesinnern anthropochor.

*Juncus bufonius* vermittelte den Übergang nach einer Serie von Arten, die geeigneterweise als Süßwasser-Tangpflanzen charakterisiert werden, indem sie auf durch Süßwasser befeuchtetem tanggedüngtem Boden vorkommen.

Sie bilden sehr leicht erkennbare kleine Gesellschaften an Süßwasserergüssen auf Tangufeln, eine Art Tangsümpfe. Der Standort ist insofern interessant, als er in hohem Masse kalkarm sein dürfte und den Hauptaufenthaltsort von ein paar kalziphoben Eutrophen auf dem sonst äusserst kalkreichen Gotland bildet. Sämtliche Arten nehmen in den Tangsümpfen Zwergform an.

Die vornehmlichste Art der Tangsümpfe ist *Ranunculus sceleratus* (Karte 142). Sie ist hier völlig natürlich und sicher älter als die Kultur. Der beste Beweis hierfür ist der grosse Unterschied zwischen der Frequenz am Meer und der im Landesinnern, 175 Fundorte gegenüber schätzungsweise 10, trotzdem nitrophile Standorte mehrerorts im Innern des Landes vorkommen. Die Ursache der Seltenheit im Innern der Insel dürfte der Kalkreichtum der Standorte sein. *Ranunculus sceleratus* wird von ALMQUIST (1929, S. 444) als möglicherweise kalziphob bezeichnet, eine Auffassung, die, mit dem Vorkommen auf Gotland vor Augen, höchst wahrscheinlich erscheint. Ich habe allerdings keine Kalkgehaltbestimmungen auf den Wuchsplätzen durchgeführt, ihrem Äusserem kann man aber entnehmen, dass eine Verbindung mit der kalkreichen Unterlage nicht besteht. Nur auf stark tanggedüngtem (und vermutlich kalkarmem) Sand findet man die Art in Berührung mit anderen Substraten als faulendem Tang. Die Verteilung zeigt, wie die Art meist in Gegenden mit Sand und Sandkies vorkommt, jedoch auf besonders tangreichen Stellen auch auf Moränemergel. Auf den sehr flachen Ufern fehlt die Art gänzlich. Die Vorliebe für süßes Wasser tritt in dem Tendieren der Fundorte zu Bachmündungen hervor, eine Tendenz, die auf der Karte deutlich in Erscheinung tritt. Die Verbreitung auf den Meeresufeln dürfte durch die Kultur nicht nennenswert verändert worden sein, ungeachtet dessen, dass die Art sonst stark hemerophil ist. Die Inlandvorkommen sind sicher anthropochor und stammen wahrscheinlich von den Meeresufeln her.

*Myosotis caespitosa* (Karte 143) kommt gewöhnlich zusammen mit der vorhergehenden Art in Tangsümpfen vor, weniger oft in Bachmündungen ohne Tang. Die Art hat ungefähr die gleiche Frequenz oder ist etwas seltener im Landesinnern. Nicht deutlich kalziphob. Wenig hemerophil am Meere, stärker im Inlande.

*Radicula palustris* (Karte 144) ist am Meer gänzlich an die Tangsümpfe gebunden und ist stets von *Ranunculus sceleratus* begleitet. Gleich dieser ist *Radicula palustris* wahrscheinlich kalziphob und hat sich daher keine grössere Verbreitung im Landesinnern erworben (15 Lokale nach JOHANSSON, 1897, S. 117 u. 1910, S. 230). Sie wächst dort meist auf typisch kalkarmen Standorten wie dränierten Mooren. Die Art erscheint mir kaum als ursprünglich auf Gotland, obwohl sie nunmehr auf völlig natürlichen Standorten in allen Teilen der Insel vorkommt. Wahrscheinlich spät eingeführt und wenigstens am Meer in der Ausbreitung begriffen.

*Rumex maritimus* (Karte 145) wurde zu Beginn des 19. Jahrhunderts von Västergarn und Vamlingbo angeführt. In Bälde kamen die Lokale Visby beim alten Hafen und Kappelshamn hinzu, an beiden Stellen sicher auf Ballastplätzen und nunmehr ausgegangen. Gegen Ende des 19. Jahrhunderts wurde sie in Boge und Anga gefunden. Seither ist sie in keiner neuen Gegend aufgetreten, wohl aber hat sie sich auf einigen der altbekannten Stellen ausgebreitet. *Rumex maritimus* ist sicherlich früh mit Ballastsand hereingelangt und in Gegenden mit reichlicher Tangtrift, voran auf Sandgrund, hat sich die Art naturalisiert und einigermaßen ihr Verbreitungsgebiet erweitert. Besonders stark ist die Ausbreitungskapazität nicht gewesen, da sie sich in mehr als 100 Jahren nicht nennenswert von ihren ursprünglichen Ausbreitungszentren entfernt hat. Wahrscheinlich wird sich die Art jedoch ohne weitere Hilfe der Kultur behaupten und vielleicht sich allmählich auch weiter ausbreiten. Bei Visby ist die Art nach JOHANSSON (1897, S. 217) sporadisch während mehrerer Jahre gesehen worden, doch hat sie sich mangels geeigneter Tangufer in der Nähe nicht naturalisiert. Dasselbe gilt wahrscheinlich für Kappelshamn. Seitdem die Verwendung von Sand und Stein als Ballast während der letzten Jahrzehnte aufgehört hat, ist auch kaum zu erwarten, dass die Art nach mehr Hafenplätzen eingeführt werden wird. *Rumex maritimus* kommt, ehestens wie *Chenopodium rubrum*, auf sehr nassem, faulendem und am liebsten sandgemischtem Tang vor, wo die meisten anderen Tangpflanzen nicht mehr ihr Auskommen finden können. Die Art scheint in ihrer weiteren Ausbreitung aus der Kultur keinerlei Nutzen mehr zu ziehen.

*Lycopus europaeus* (Karte 146) ist oft in Tangsümpfen zu sehen, ausserdem in Bachmündungen und supralitoralern versumpften Vertiefungen. Schwach hemerophil. Im Inlande vielleicht etwas seltener.

Die Vorkommensweise von *Poa annua* (Karte 147), ihre Frequenz und Verteilung stimmt so sehr mit der von *Ranunculus sceleratus* überein, dass ich mich geneigt fühle, den beiden Arten den gleichen Grad von Ursprünglichkeit zuzuschreiben. Da die Art äusserst hemerophil ist, kann sie von Anfang an anthropochor sein und sich alsdann spontan ihre Meeresuferverbreitung erworben haben. Im Landesinnern wahrscheinlich eine reine Anthropochore. Die Art wächst am Meere an den Rändern der Tangsümpfe, somit weniger nass als die vorhergehenden Arten, sowie auf vermodertem Tangschlick im allgemeinen, dagegen nicht auf frischem Tang. Oft apophytisch bei Fischerlagern, Bootstellen, auf Fusspfaden und anderem getretenem Boden u. s. w.

*Alopecurus geniculatus* (Karte 148) hat eine ziemlich spezifische Vorkommensweise auf den Meeresufern und kann dort sehr wohl ursprünglich sein. Sie wächst dort, wo sich bei extremem Hochwasser Tang in Vertiefungen in der Uferwiese auf undurchdringlicher Unterlage (gewöhnlich direkt auf Fels-

grund aus Mergelstein und Kalkstein) angesammelt hat und zu einer torfartigen Erdart vermodert. Die Vertiefungen werden zeitweilig mit Regenwasser gefüllt, sind aber während des Vor- und Hochsommers sehr trocken, sodass die Tanderde oft reisst. Auf der Verbreitungskarte sieht man Punktekonzentrationen auf dem blossgelegten Mergelschiefer der Südwestküste bis zum mergligen Kalkstein auf der Südostseite. Weniger oft wird der Grund durch reinen Kalkstein oder geradezu Moränemergel und feinen Sand gebildet. Im Unterschied zu den gewöhnlichen Tangsümpfen sind die *Alopecurus geniculatus*-Sümpfe an noch stärker geschützte Ufer gebunden, in grossem Ausmass an »Skona«-Ufer. Den »Skonor« und den hier behandelten Tangsümpfen sind nahe der Oberfläche gelegener Felsgrund und unvollständige Entwässerung gemein. Die Verteilung am Meer entspricht dem Vorkommen geeigneter Standorte. Inwiefern die Kultur zur Ausbreitung beigetragen hat, kann nicht sicher entschieden werden, da die Wuchsplätze fast immer in Weideboden liegen. Im Inlande gewöhnlich nach JOHANSSON (1897, S. 257).

### 9. Die Anthropochoren-Gruppe.

Einige der früher geschilderten Arten sind sicherlich oder wenigstens wahrscheinlich Anthropochoren; während sie sich aber eine bedeutende Verbreitung auch auf natürlichen Standorten verschafft haben, sind die Arten der Anthropochorengruppe fortgesetzt an reine Kulturstandorte gebunden oder es kann, falls sie sich nach weniger deutlich beeinflussten Wuchsplätzen ausgebreitet haben, der Ausbreitungsherd deutlich aus der Verteilung herausgelesen werden. Zur Anthropochorengruppe könnte eine recht grosse Zahl ruderaler Pflanzen gezählt werden. Unter diesen habe ich lediglich solche ausgewählt, die in anderen Gegenden als zur Meeresuferflora gehörig gelten oder die auf Gotland besonders reichlich und schön vorkommen.

Die in den Urgesteinschärenhöfen gewöhnlichen *Tanacetum vulgare* (Karte 149) und *Artemisia vulgaris* (Karte 150) sind auf Gotland reine Ruderalpflanzen ohne selbständiges Ausbreitungsvermögen. Die erstere war am Meere nur bei den Landungsstegen einiger alter Hafenplätze zu sehen (Kylleij, Slite Katthammarsvik, Ljugarn, Ronehamn, Burgsvik, Klintehamn, Fischerhafen Gnisvärd, Kappelshamn und in der Nähe von Storugns) sowie auf Tangentnahmestellen auf dem Ufer bei Långstite in Eksta, insgesamt in 12 Abschnitten. Die Art ist wahrscheinlich mit dem Ballast früherer Zeiten hereingekommen, hat sich aber nicht einmal in die unmittelbare Nähe der Ballastplätze auszubreiten vermocht und am allerwenigsten nach natürlichen Standorten. Ebenso wenig ist sie in späterer Zeit nach neueren Häfen eingeführt worden. Im Inlande weit entfernt gewöhnlich und ausschliesslich bei Höfen, Eisenbahnstationen u. dgl.

*Artemisia vulgaris* (Karte 150) kommt gleichfalls typisch auf den Ufern um alte Hafentplätze vor, etwas gewöhnlicher als die vorhergehende Art, in 46 Abschnitten. Ebenfalls im Landesinnern etwas gewöhnlicher. Die auf den umliegenden Ostseeküsten ursprüngliche Uferform var. *coarctata* fehlt völlig auf Gotland.

Von den Angaben in der Flora von LINDMAN erhält man leicht die fehlerhafte Vorstellung, dass *Asparagus officinalis* (Karte 151) auf Gotland wild wäre. Sie ist unzweifelhaft eine Ballastpflanze vergangener Zeiten, die mit Ballastsand nach einigen Hafentplätzen eingeführt worden ist, so nach Slite, Katthammarsvik, Ljugarn, Ronehamn, Burgsvik, Klintehamn und Visby, wo sie sich zähe behauptet hat. Ausserdem gefunden auf der Insel Enholmen ausserhalb Slite, auf den Inseln Varvsholmen und Vivesholme bei Klintehamn, zwischen der Stadt Visby und Snäckgårdsbaden sowie bei Lummelundsbruk. Meistens gesehen in einigen wenigen Exemplaren ohne Tendenz zur weiteren Ausbreitung. Im Landesinnern gelegentlich einmal verwildert von Gärten, wo sie mehrenorts kultiviert wird. Nach STERNERS (1938, S. 82) Angaben tritt sie gleicherweise auf Öland auf und es scheint mir keine Veranlassung vorzuliegen, sie, wie STERNER vermutet, als ursprünglich anzusehen.

*Lepidium latifolium* kommt jetzt auf dem Ufer in der Stadt Visby vor, wohin sie nach JOHANSSON (1897, S. 178) von dem oberhalb gelegenen Botanischen Garten gelangt ist, ferner beim Hafentplatz Ar in Fleringe, an beiden Stellen nur einige wenige Exemplare. Früher gefunden beim alten Hafen in Visby und bei Katthammarsvik, jedoch seit langer Zeit ausgegangen. Die Art ist somit offenbar mit Ballast schon im 19. Jahrhundert eingeführt worden, ohne sich weiter ausgebreitet zu haben oder später ins Land gelangt zu sein.

*Petasites spurius* kommt auf einem einzigen Flecken in einer Lücke in der Randdüne nahe der Rettungsstation Skärsände auf Färö vor<sup>1</sup>. Der ganze Bestand stammt sichtlich von ein und derselben Diaspore her, die wohl vom Meere, wohin sie in irgend einer Weise durch die Seefahrt gelangt ist, an Land gespült wurde. Die Art, die ehestens auf Sandufern zu Hause ist, gedeiht ausgezeichnet am Platze. Ihre Möglichkeiten, auf Gotland sesshaft zu werden, können noch nicht beurteilt werden.

*Lactuca tatarica* begegnete ich 1933 bei Närshamn. Sie fand sich dort auf 4 Abschnitten von Kapelludden bis Stångudden. Auf dem Sandufer im Innern der Bucht wuchs sie ausserordentlich reichlich und gürtelbildend im oberen Hygrolitorale oberhalb eines Gürtels von stattlichen *Cakile*-Exemplaren; auf dem Kiesufer von Stångudden hielt sie sich unten auf dem weissen Kies auf, weshalb sie sicher Salzwasserbespülung verträgt. Da Näs-

<sup>1</sup> Erstmals 1932 von RIDELIUS (1933, S. 108) entdeckt.

hamn ein Ankerplatz ist, ist die Art wahrscheinlich mit der Seefahrt hereingekommen. Infolge ihres imposanten Aussehens kann sie Botanikern, die früher diesen Platz besucht haben, nicht gut entgangen sein und sie ist dort wahrscheinlich höchstens 10—20 Jahre alt. Jetzt schon erscheint sie völlig naturalisiert und des Epithetes Neophyte wert, wengleich sie sich mangels geeigneter Ufer in der Gegend noch nicht weiter entfernt von der Ursprungsstelle ausgebreitet hat. Mit dieser Art haben die Sand- und vielleicht auch die Kiesufer einen schönen Zuschuss zu ihrem Florabestand erhalten (vgl. LINDBERG, 1936).

In Hinsicht auf *Lactuca tatarica* ist spontane Einwanderung praktisch ausgeschlossen. In der gleichen Gegend ist *Lathyrus maritimus* neulich und unmotiviert aufgetaucht (vgl. oben, S. 89). Analog kann man unabsichtliche Kulturausbreitung auch in diesem Falle annehmen. Schliesslich hat sich *Polygonum oxyspermum* wahrscheinlich neulich in der Nähe der beiden vorhergehenden Arten eingefunden.

*Melilotus altissimus* (Karte 152) ist eine sehr alte Ballastpflanze, die schon von LINNÉ in »Gothländska Resa« [Gotländische Reise] (S. 216) für die Insel Klasen in Hellvi erwähnt wird, wo ich sie indessen nicht mehr angetroffen habe. Die Art kommt bei allen grösseren Häfen vor und hat sich von dort teils nach der näheren Umgebung, teils recht weit auf natürliche Ufer ausgebreitet. Die Ausbreitungsherde sind immer noch so offenbar, dass man den anthropochoren Ursprung nicht in Zweifel ziehen kann. Im Unterschied zu den vorhergehenden Ballastpflanzen hat sich *Melilotus altissimus* auch nach jungen Häfen ausgebreitet, beispielsweise nach den Kalksteinbrüchen der Nordwestseite. Weshalb STERNER (1938, S. 118) die Art auf Öland für indigen hält, nur weil sie früh in der Literatur genannt wird, verstehe ich nicht, umso weniger, als die älteste Angabe erwähnt, dass die Art kultiviert worden sei, die Uferlokale äusserst wenige (5) wären und mehrere von ihnen aller Wahrscheinlichkeit nach sich von aussen her rekrutiert hätten. Das Vorkommen südlich von Borgholm, das ich selbst gesehen habe, machte auf mich nicht den Eindruck der Ursprünglichkeit.

*Stachys palustris* (Karte 153) ist wahrscheinlich anthropochor auf Gotland und älter im Inlande als auf den Meeresufern. Keine der gegenwärtigen Meeresufervorkommen finden sich nämlich bei JOHANSSON (1897 und 1910) und doch ist die Art ziemlich augenfällig und die Fundorte sind vielbesuchte Stellen. Bei Burgsvik, in Fröjel, in Västergarn-Tofta und in Visby können die Meeresufervorkommen von älteren Inlandlokalen herkommen, ebenso wahrscheinlich ist aber, dass die Art dort und besonders bei der Bucht Kappelshamnsviken direkt durch die Seefahrt von aussen eingeführt worden ist. Es ist indessen zu beachten, dass die Fundorte in Västergarn-Eskelhem und an der Bucht Kappelshamnsviken gerade diejenigen Ufer umranden, wo eine

grosse Landstrasse in unmittelbarer Nähe des Ufers verläuft. Die Art wächst auf Ruderatufeln bei Häfen (Burgsvik, Visby unterhalb eines Steinkais, Kappelshamn, Nyhamn, Storugns und Ronehamn [?]) und auf den Tangbändern der Kiesufer. Um drei Zentren hat sich *Stachys palustris* etwas ausgebreitet, verdient aber noch nicht das Epithet neophytisch.

*Senecio viscosus* (Karte 154) hat eine ausgeprägte Ruderatpflanzenverteilung. Man beobachtet gleich, dass die Vorkommen in Västergarn-Tofta und bei der Bucht Kappelshamnsviken mit denen der vorhergehenden Art zusammenfallen. Sämtliche Fundorte liegen in der Nähe von Hafensplätzen, von denen aus die Art sich somit nicht in höherem Masse auszubreiten vermochte. In der Regel sind die Wuchsplätze ruderaler Natur, Kiesgruben, Tanghaufen, Hafenanlagen, weshalb es übereilt wäre, die Art neophytisch zu nennen. In den obersten Teilen des Ufers und im Supralitorale auf Kiesufern dürfte *Senecio viscosus* mit der Zeit einen natürlichen Standort finden. Abhängig von Tangdüngung ist die Art in keiner Weise. Sie steht eigentlich den supralitoralischen Kiespflanzen am nächsten, denn die Verteilung lehnt sich an die Kalksteinzüge an und ist auf Nordgotland konzentriert. Im Süden fehlt sie gänzlich auf den Meeresufern und ist nach JOHANSSON (1897, S. 116) dort auch im Landesinnern selten. Eher seltener im Innern des Landes als am Meer.

*Linaria vulgaris*' anthropochore Abstammung ist kaum zu bezweifeln, so deutlich schliesst sich die Verteilung am Meer (Karte 155) den gewöhnlichen Einwanderungstoren der Ruderatpflanzen an. Man findet sie bei den meisten Häfen, einigen Fischerlagern, ferner auf Fårö und in der Slite-Gegend da und dort auf recht natürlichen Standorten, die aus Kies- und Sandufern und kleinen Mergelsteinhängen gebildet werden, durchgängig supralitoral und unabhängig von Tangdüngung. Eine grössere Ausbreitung auf den Mergelsteinhängen der nordwestlichen Kliffküste, wo jetzt u. a. *Cirsium lanceolatum*, *Tussilago farfara*, *Equisetum arvense* wachsen, kann vorausgesagt werden. Im Inlande klar anthropochor und etwas gewöhnlicher als am Meer, besonders in südlicher Richtung.

*Convolvulus sepium* (Karte 156) stammt wahrscheinlich von eingeführten Vorkommen ab. Erstmals erwähnt von WAHLENBERG (1805) für Visby, wo sie seit langem am alten Hafen und beim Badehaus (JOHANSSON, 1897, S. 142) vorgekommen war, nunmehr ausgegangen. Stattdessen findet sie sich unterhalb des Uferweges nach den »Snäckgårdsbaden» an mehreren Stellen. Sichere Ruderatlokale sind ferner Fleringe bei Arhamn (JOHANSSON, 1897), Klintehamn, Ruderatplatz am Ufer (JOHANSSON, 1910), der Hafen Burgsvik, Slite bei »Sju strömmar» auf den Rändern der gegrabenen Kanäle. Keines der natürlicheren Meeresuferlokale war vor 1910 bekannt und da die Pflanze sehr augenfällig ist, sind sie wahrscheinlich sehr jungen Datums. Es scheint,

alsob sich die Art in rascher Expansion befände und auf den Meeresufern gut gedeihe. Die weitere Ausbreitung erfolgt sichtlich spontan. Die Wuchsplätze sind stark tanggedüngte Ufer, wo die Art an hochgewachsenen Uferpflanzen rankt, unter denen die wichtigsten sind *Sonchus arvensis*, *Festuca arundinacea*, *Cirsium arvense*, *Agropyron repens*, *Atriplex litorale* und *latifolium*, *Heracleum sibiricum*, *Chaerophyllum silvestre*, *Alopecurus ventricosus* und *Phragmites communis*, und sendet ihre Ranken weit über den vegetationsfreien Tang hinunter. Im Inlande selten und wahrscheinlich anthropochor, in entwässerten Mooren (Martebomyr, Holmmyr in Dalhem) oder von dort ausgebreitet (Hörsne und Gothem) sowie auf Ackerrainen (Fårö), sämtliche Angaben nach JOHANSSON (1897, S. 142). Zum mindesten alle Ufervorkommen gehören der weissblütigen Hauptform an; f. *coloratus* habe ich gelegentlich einmal kultiviert im Inlande gesehen, beispielsweise beim Pfarrhof von Roma. Da die Art auf Gotland nicht nennenswert kultiviert werden dürfte und die Fundorte oft weit von Gärten entfernt liegen, hat Verwilderung für die Ausbreitung kaum eine Rolle gespielt.

*Astragalus danicus* wurde 1884 an der Landstrasse einen guten Kilometer nördlich der Hafemole in Klintehamn gesehen und war damals sicher neu am Platze. JOHANSSON (1897, S. 18 u. 208) nimmt an, dass die Art mit Ballast eingeführt worden sei. Sie breitete sich bald nach der Insel Varvsholmen in der Nähe aus und nach einigen Fischerhütten gleich südlich der Hafemole, war doch damit die Expansion beendet.

Durch Verwechslung mit *Atriplex \*praecox* ist *A. patulum* (Karte 157) zu einer ursprünglichen Meeresuferpflanze gemacht worden. In Wirklichkeit kommt sie nur ruderat vor und daher zufällig auch auf den Meeresufern. Ich habe die Art für mehr als 40 Abschnitte aufgezeichnet, die meisten zwischen Slite und Hellvi gelegen, ferner in der Gegend um Burgsvik. Die Fundorte sind überwiegend Hafenplätze und grössere Fischerlager. Im Landesinnern ziemlich gewöhnlich auf Ruderatstellen.

Als Beispiel für eine stärker verbreitete anthropochore und ruderate Pflanze habe ich *Chenopodium album* (Karte 158) mitberücksichtigt. In der Regel wächst sie ruderat bei Häfen, Fischerlagern, Bootstellen, Tanghaufen, höchst selten natürlicher auf Tang. Im Inlande ein sehr gewöhnliches Ackerunkraut.

Schliesslich folgen einige Anthropochoren, die auf Tangtrift stellenweise sich eine mässige Verbreitung am Meere erworben haben.

Nach STERNER (1938, S. 135) ist *Heracleum sibiricum* indigen auf den Meeresufern von Öland. Auf Gotland kommt sie allerdings auch auf Meeresufern vor, doch sprechen sowohl Vorkommensweise wie Verteilung (Karte 159) gegen die Ursprünglichkeit der Art auf der Insel. In erster Linie finden wir sie deutlich ruderat bei Häfen (Ljugarn, Ronehamn, Burgsvik, Klintehamn,

Västergarn und Storugns), Fischerlagern, Bootstellen u. dgl. Zweitens liegen die übrigen Lokale in besonders stark kulturbeeinflussten Gegenden, wo grosse Ackergebiete direkt an das Ufer grenzen (vgl. Taf. 2 bei MUNTZE, 1913), beispielsweise Närlandet, Burs zwischen den Fischerlagern Kapelludden und Herta, an der Lauviken-Bucht u. s. w. Am wenigstens beeinflusst sind die Mahdwiesen in Anga. Im Landesinnern ist die Art sehr gewöhnlich. Die natürlicheren Wuchsplätze am Meer werden von tanggedüngtem Wiesenufer an der Grenze zum Supralitorale gebildet.

*Urtica urens* (Karte 160) und *Solanum nigrum* (Karte 161) sind zwei Kulturunkräuter, die bisweilen bei Tanghaufen u. a. nahrungsreichen Ruderatstellen am Meer anzutreffen sind. Sie kommen oft zusammen vor und haben beide lokale Punktanhäufungen in Vamlingbo-Sundre und Silte-Eksta, d. h. Gegenden, wo der Tang besonders intensiv gesammelt wird, um auf die sehr dünnbodigen Äcker gelegt zu werden. Würde der Kultureinfluss aufhören, so verschwände sie wahrscheinlich bald. Sie wachsen selten auf unberührten Tangwällen, sondern in der Regel auf supralitoral aufgelegten Tanghaufen.

*Chenopodium glaucum* (Karte 162) besitzt alle ökologischen Voraussetzungen, um auf Gotlands Meeresufern ursprünglich zu sein, doch deutet die Verteilung darauf hin, dass sie die Hilfe der Verkehrsmittel brauchte, um über das Meer zu gelangen, und dass sie ziemlich spät auf die Insel gekommen ist. Nach den Hafenplätzen Visby, Storugns, Katthammarvik, Ljugarn, Klintehamn und vielleicht Västergarn ist die Art wahrscheinlich direkt von aussen eingeführt worden oder von Hafen zu Hafen mit dem Küstenverkehr. Nur auf der Südwestseite hat sich *Chenopodium glaucum* weiter von den Häfen ausgebreitet und sie hat wohl der Tangentnahme ihr Vorkommen zu verdanken (vgl. oben über *Solanum nigrum* und Karte 162). Obgleich mir kein Inlandfundort von dieser Gegend bekannt ist, darf man vermuten, dass solche vorhanden sind. Die Standorte auf den Ufern bildet vermoderter Tang, mehr als einjährig, auf einer undurchlässigen Unterlage ruhend, gewöhnlich aus Mergelsteinfelsgrund, selten aus Kalkstein oder anderem Material. Sie stimmen in mehrerer Hinsicht mit dem Wuchsplatz von *Alopecurus geniculatus* (siehe S. 160) überein und die beiden Arten kommen daher auch gerne zusammen vor. Doch ist ein grosser Unterschied in der Frequenz zwischen der ursprünglichen und der eingeführten Art zu beobachten. Bei Skvalpvik in Hamra-Vamlingbo wächst *Chenopodium glaucum* auf supralitoralen Flecken, wo Tanghaufen gelegen haben, somit auf reinen Kulturstandorten.

Das äusserst gewöhnliche Acker- und Gartenunkraut *Capsella bursa pastoris* (Karte 163) tritt bisweilen massenweise auf Tangwällen auf, bemerkenswerterweise vor allem weit entfernt von angebauten Böden wie auf Inselchen. Ausserdem manchmal auf gesammelten Tanghaufen. Möglicherweise gibt es einen ursprünglichen Tangökotyp der Art.

*Erysimum hieraciiifolium* (Karte 164) kommt vor an den Hafenplätzen Visby, Slite und Burgsvik, bei den Eisenbahnstationen Västkinde, Buttle, Fidenäs, Tingstäde (?) und Roma (?), in entwässersten Mooren in Martebo und Lokrume, bei einigen Herrengütern in der Visby-Gegend, Skäggs, Stora Hästnäs und Visborgs Kungsladugård und schliesslich auf einigen wenigen Meeresuferlokalen, nördlich Skälsö in Västkinde, unterhalb der grossen Landstrasse in Eskelhem und auf den Karlsö-Inseln. Nur auf diesen letztgenannten Inseln erweckt die Art den Anschein der Ursprünglichkeit, die aber kaum tatsächlich vorliegt. Sie hat sich wahrscheinlich, von Visby ausgehend, mit den Eisenbahnen als dem hauptsächlichsten Ausbreitungsweg ausgebreitet und ist zufälligerweise auch auf die Karlsö-Inseln gelangt. Im übrigen hat sie sich nicht auf den reichlich vorhandenen Kiesufeln niedergelassen. Die Vorkommensweise auf den Ufern gleicht der von *Isatis* (siehe oben, S. 86).

*Valerianella oitoria* wird allgemein als ursprünglich auf den Meeresufern der Ostsee angesehen (vgl. z. B. PALMGREN, 1915—17, S. 446; ALMQUIST, 1929, S. 595; STERNER, 1938, S. 154). Auf den Meeresufern Gotlands ist sie jedenfalls nicht ursprünglich. Ich habe sie nur 3 mal spärlich auf Triftband wachsend auf Ufern von variabler Beschaffenheit gefunden. Im Landesinnern ist sie ein gewöhnliches Ackerunkraut und sicher auch anthropochor.

*Barbarea stricta*, die in den Schärenhöfen der Urgesteingegenden eine ausgedehnte Verbreitung hat (siehe beispielsweise BRENNER, 1921, S. 87; PALMGREN 1927, S. 163; ALMQUIST 1929, S. 547; STERNER 1933, S. 242), fehlt gänzlich auf den Meeresufern Gotlands und wächst im Innern der Insel als Anthropochore an vereinzeltten Punkten, vor allem in entwässerten Mooren.

*Sonchus asper* wurde auf Meeresufern 23 mal festgestellt, meist bei Häfen, *Torilis anthriscus* 21 mal, überwiegend ruderal auf supralitoralem Kies, *Silene vulgaris* 7 mal, ruderal, *Anagallis arvensis* 3 mal, um bloss einige Beispiele zu nennen.

## VII. Die Gesetzmässigkeit in der Verteilung der Meeresuferpflanzen.

### 1. Der Anteil der Standortfaktoren an der Artenverteilung.

Im vorstehenden Kapitel habe ich in gedrängter Form meine Erfahrungen hinsichtlich der Vorkommensweise und Verteilung der Meeresuferpflanzen in vertikaler wie horizontaler Richtung auf Gotland dargelegt und die Untersuchung hat gezeigt, dass die Verteilung durchgängig ausgezeichnet im Einklang steht mit den Standortsansprüchen der Arten im allgemeinen (= Konstitution der Arten) und der Qualität und Intensität der gegenwärtig wirksamen Standortfaktoren in verschiedenen Teilen der Küstenstrecke. Die Fels-, Kies-

und Sandserien heben gut abgestuft und überzeugend den entscheidenden Einfluss der Standorte auf die Verteilung von Arten hervor, die zu  $\pm$  offener heidenartiger Vegetation gehören. Wir haben gefunden, dass Arten von verschiedenen Uferzonen, z. B. *Agropyron junceum* auf dem oberen Landufer und *Carex arenaria* im Supralitorale, weitgehende Übereinstimmung zeigen, ungeachtet dessen, dass die eine an salzwasserbeeinflussten Boden gebunden ist, während die andere nur schwach beweglichem Sand folgt, unabhängig davon, ob sich dieser auf Meeresufern oder im Landesinnern findet. Sie haben mit völlig ungleicher (wenn auch schwacher) Konkurrenz zu kämpfen, und doch ist es die Bodenart, die der Verteilung am stärksten ihr Gepräge verleiht.

In den anderen Serien ist der Zusammenhang zwischen Standort und Verteilung nicht ganz so schematisch und leicht erfassbar, analysiert man aber vorerst gründlich den Faktorenkomplex des Standortes und fügt man alsdann die für das Vorkommen wesentlichen Bestandteile zu einem Ganzen zusammen, so wird man in der Regel eine befriedigende Übereinstimmung zwischen Verteilung und herrschenden Verhältnissen finden. Je gründlicher und vielseitiger die Kenntnis des Standortes ist, desto näher kommt man der endgültigen Deutung. Dagegen darf man nicht erwarten, dass ein einziger Faktor wie das pH oder der Salzgehalt des Bodens allein für sich für die Verteilung einer Art ausschlaggebend sein werde. Man muss mehr als bisher allseitige Bestimmungen der Standortfaktoren auf den Wuchsplätzen der einzelnen Arten in verschiedenen Teilen ihrer Verbreitung ausführen. Dem Aussehen nach gleiche Standorte dürfen nicht ohne weiteres gleichgestellt werden. Nur allzu oft liest man Ausdrücke wie etwa: »trotzdem geeignete Standorte vorhanden sind«. Es darf mit Grund vermutet werden, dass dabei die Standorte allzu generell klassifiziert und dass wesentliche Umstände unbeachtet gelassen werden. Auf jeden Fall bin ich der Meinung, dass man bei der Ausdeutung der Verteilung der Arten vom Standort auszugehen hat und erst dann, wenn dieser nach wiederholter Überprüfung sich als Erklärungsgrund unzulänglich erwiesen hat, nach anderen Ursachen greifen soll. Eine Verbreitungskarte wird leicht völlig fehlerhaft gedeutet, wenn man die Standorte innerhalb des Untersuchungsgebietes nicht minutiös gut kennt. Als Beispiel wähle ich *Solanum dulcamara* (Karte 17) und *Helleborine atropurpurea* (Karte 16), die auf Gotland typisch nördlich sind und doch hat die Verteilung nichts mit Klima, nördlicher Anlage, Einwanderungsgeschichte u. s. w. zu tun, sondern ist vor allem edaphisch bedingt. Sobald vereinzelte südliche Fundplätze vorkommen, wie bei den Arten der gleichen Serie, *Draba incana*, *Lactuca muralis*, *Silene maritima* v. *petraea* (Karte 12), fängt man schon an ungleichmässige Standortverteilung zu vermuten, obwohl man seine Zuflucht noch bei abnehmender Frequenz, die durch Klima oder einseitige Einwanderungsrichtung bedingt ist, suchen kann. Rein südlich wiederum ist

*Carex \*nemorosa* (Karte 122), aber auch diese gründet sich auf edaphische Verhältnisse. Diese Stichproben zeigen, wie vorsichtig man sein muss bei der Deutung von Kartenbildern sowohl als auch von Statistik überhaupt.

Wenden wir uns erneut der Standortabhängigkeit der Artengruppen zu. Den Schilfpflanzen am Meer fehlt Konkurrenz und sie sollten folglich ihre Verbreitung frei gestalten können. Dass diese trotzdem gewissermassen einen zufallartigen Eindruck erweckt, beruht wahrscheinlich darauf, dass die Ökologie der Arten nicht genügend eruiert ist. Die Zwergschilfe bestehen in erster Linie aus *Scirpus*-Arten, die sich alle zu nassen Standorten gleichartiger Sorte hingezogen fühlen. Die Frequenz der Arten im Verhältnis zueinander wird durch deren relative Vitalität (*Scirpus rufus*) und alsdann durch die absolute Standortsamplitude (*Scirpus pauciflorus*) reguliert. Bei *Scirpus pauciflorus* und bis zu einem gewissen Grade auch bei *Sc. uniglumis* verursacht die Anziehung, die süsses Wasser auf die Arten ausübt, einige Unregelmässigkeiten in der Verteilung. Insbesondere für die ersterwähnte Art ist der Grad der Süsswassereinwirkung schwer festzustellen gewesen; hierfür wären Salzgehaltbestimmungen erforderlich.

*Puccinellia retroflexa* und *Spergularia salina* sind schöne Beispiele für standortvikariierende Arten zu *Puccinellia maritima* und *Spergularia marginata*. Die letztgenannten Arten sind stark halophil und wachsen in Salz-»Skonor«, die ersteren nitrophil eutroph und wachsen meist auf tanggedüngtem Boden. Sämtlich sind sie konkurrenzschwach.

Unter den Charakterpflanzen des unteren Hygrolitorale sind *Juncus Gerardi* und *Glaux maritima* fast unauflöslich miteinander vereint und somit klar standortgebunden, umso mehr als sie anderwärts nicht anzutreffen sind. *Agrostis stolonifera* kommt regelmässig zusammen mit den beiden vorhergehenden Arten vor, überdies aber auf gewissen Süsswasserstandorten am Meer, die mit den entsprechenden des Inlandes übereinstimmen. *Plantago maritima* und *major* fehlen auf den meisten kleinen Wiesenfragmenten in anderen Ufertypen. Dieses Phänomen, dass nämlich einige Arten grosse Vegetationsflächen erfordern, um vorkommen zu können, beruht hauptsächlich darauf, dass der Standort bzw. die Assoziation nicht vollständig entwickelt ist. Gleichzeitig beweist es schwächere Vitalität auf dem betreffenden Standort. Schlechte Ausbreitungskapazität kann ebenfalls zum gleichen Ergebnis führen; je grösser die Fläche ist, desto grössere Möglichkeit ist vorhanden, dass die Diasporen früher oder später erfolgreich zur Entwicklung gelangen. *Carex extensa* und *Sagina maritima* sind nicht so gewöhnlich, aber die regelmässig beschränkte Frequenz, für die erstere auf exponierte Küsten und für die letztere auf geschützte Stellen (Ausnahme die »Skona«-Ufer), deutet auf Standortabhängigkeit hin. Einzig *Plantago coronopus* hat eine Verteilung, die nicht durch die Standortsansprüche erklärt werden kann.

In der *Festuca rubra*-Serie ist die Beziehung zu bestimmten Standortfaktoren schon immer schwerer herzuleiten, weil der Standort weniger extrem ist als weiter unten auf dem Ufer. Daher zeigen die Arten des Gürtels Neigung, sich ins Supralitorale hinein fortzusetzen und die klaren Linien in der Standortsabhängigkeit zu verwischen. Eine Parallele zur *Carex extensa* des unteren Hygrolitorale bildet auf dem oberen Landufer *Carex distans*, obwohl die beiden Arten in verschiedenen Zonen und Assoziationen wachsen. Es muss dies die Folge von Einwirkung nicht zonengebundener Standortfaktoren sein.

Oft sind Teile der Uferwiese in irgend einer Weise versumpft. Mit zunehmender Versumpfung verändert sich auch die Vegetation. Die vielen Arten mit zahlreichen Übergängen von gewöhnlichen mesophilen Wiesenpflanzen zu stark hygrophilen Sumpfbodenpflanzen habe ich in vier Serien gesammelt.

Die xerophil tendierende *Festuca rubra*-Wiese wird schon bei mässig verschlechtertem Abrinnen durch sumpfwiesenartige Seggegesellschaften ersetzt. Zu eigentlichen Sumpfbildungen kommt es auf den Ufern Gotlands nicht, etwa solcher Art, wie ich sie auf Öland bei Beijershamn gesehen habe, wo die Uferwiese unmerklich in nasse Sümpfe mit für das Meeresufer gänzlich fremder Vegetation übergeht. Der Kalkgehalt im Boden auf Gotland verschiebt den Schwerpunkt von den *Carex Goodenowii*-Sumpfwiesen zu solchen, die sich aus mehr kalkbegünstigten Arten wie *Carex diversicolor* und *Carex panicea* konstituieren. Im übrigen spiegelt sich die Standortsamplitude und Vitalität der Arten in deren Frequenzverhältnissen wider.

Einen recht ausgeprägten Verteilungstypus vertreten eine Anzahl hochgewachsener Arten, unter denen die Kräuter *Filipendula ulmaria*, *Valeriana officinalis* und *Thalictrum flavum* sowie das Halbgras *Carex disticha* die vornehmlichsten sind. Diese stehen sich ökologisch gegenseitig nahe. Ihnen schliessen sich durch Zusammenkuppelung verschiedener Standortfaktoren einige kalziphile Mahdwiesenpflanzen an. In anderen Gegenden haben die Arten der Gruppe ihre vielleicht vornehmlichsten Wuchsplätze im Uferdickicht, das indessen auf Gotland fehlt. Die Verteilung ist sicher überwiegend standortbedingt.

Eine für das Meeresufer wenig charakteristische Artengruppe umfasst die Süßwasserserie. Einige Arten wachsen am liebsten an fliessendem Wasser, so *Triglochin palustris* und *Scirpus compressus*, andere gewöhnlich an stillstehendem Wasser oder in Versumpfung, ein paar Arten, *Juncus lampocarpus* und *Hydrocotyle*, finden sich überhaupt an süßem Wasser. Eine einheitliche und klar edaphisch bedingte Untergruppe bilden die Quellsumpfpflanzen. Sie sind topographisch, nicht aber ökologisch zusammengehörig mit dem Meeresufer, indem ihr Vorkommen allein durch Süßwasserquellen bestimmt wird. Die ganze Süßwassergruppe erfordert konstante Nässe, was für das Meeresufer gewissermassen fremd ist.

Das Paar *Tussilago farfara-Equisetum arvense* hat eine besonders schöne standortbedingte Verteilung, trotzdem die Arten zu offenen Standorten gehören.

Die Arten der Hemerophilen-Gruppe erscheinen wenig standortgebunden. Mehrere von ihnen haben eine sehr weite absolute Standortsamplitude, dafür aber geringe relative Vitalität. Meist tritt die Bedeutung des Standortes der Ausbreitungskapazität und der Kulturbegünstigung gegenüber zurück. Eine ziemlich seltene Art von Gebundenheit an einen bestimmten Felsgrund, nämlich Mergelstein und mergeligen Kalkstein, weisen *Carex \*nemorosa* und *Inula britannica* auf.

Die Arten der Tangufergruppe sind, wie schon der Name besagt, an einen speziellen Substrattypus gebunden, der gleichwohl je nach Vermischung mit anderen Erdarten, Lage auf dem Ufer, Alter, Bewässerung mit Süßwasser von der Landseite her u. s. w. sehr vielförmig ist. Dementsprechend variiert die Verteilung bedeutend innerhalb der Gruppe. Da die Trift oft um- und überlagert wird, sodass ihre Vegetation ausgemerzt wird, ist das Vorkommen der Tangpflanzen sporadisch und die Ausbreitungsfaktoren gewinnen an Bedeutung. Die Verwendung von Tang als Düngemittel auf den Äckern führt zu Wechselwirkung mit der Kultur.

Sogar bei der Anthropochoren-Gruppe macht sich der Standort geltend in der Verteilung, soweit die Arten sich spontan oder mit Hilfe der Kultur nach natürlichen Standorten ausgebreitet haben. Oft kommen diese Pflanzen ohne Unterscheidung auf offenen Standorten aller Art vor.

Zusammenfassend kann somit über den Anteil des Standortes an der Artenverteilung auf den Meeresufern Gotlands gesagt werden, dass er für die Hauptmasse der Arten, die am stärksten kulturausgebreiteten Arten teilweise ausgenommen, den weitaus vornehmsten Faktorenkomplex bildet. Da die atmosphärischen Faktoren in Hinsicht auf das Untersuchungsgebiet homogen wirkend sind, kommt den edaphischen Faktoren und den mit diesen eng zusammenhängenden biotischen Konkurrenzfaktoren die Hauptrolle zu.

Unter den Bodenfaktoren hat bald der eine, bald der andere eine hervorragendere Einwirkung auf das Vorkommen und dadurch auch auf die Verteilung. In erster Linie können erwähnt werden die beiden für das Meeresufer spezifischen Eigenschaften Salzigkeit und intermittente Wassertränkung bzw. Blosslegung. Sie wählen primär die Uferpflanzen aus dem zur Verfügung stehenden Floramaterial aus und bedingen die zonale Anordnung der Vegetation auf dem Ufer. Gleichwohl können sie einen Einfluss auch auf die horizontale Verteilung ausüben. Lokale Salzanreicherungen sind bezeichnend für die »Skona«-Ufer und sie regulieren das Vorkommen der eigentlichen »Skona«-Pflanzen. Die Süßwasserergüsse vom Land her, Flüsschen, Bäche, Quellen, Grundwasserströme, verrücken die regelmässige Zonierung

auf dem Meeresufer und sind von einer Schar halophober oder bloss hygrophiler Arten begleitet. Die verschiedenen Kombinationen des Salzfaktors und des Feuchtigkeitsfaktors werden von der Vegetationszusammensetzung empfindlich registriert.

Die Beschaffenheit des Gesteinsgrundes und der Erdarten ist ein wichtiger Faktorenkomplex, der manchen Verteilungstypus bedingt. Der zutage liegende Mergelstein ermangelt eines tiefgehenden Spaltensystems und ist daher undurchdringlich für Wasser und schlechter dräniert als der stärker zerklüftete Kalkstein. Statt dessen verwittert der erstere besser und ist oft so weich, dass die Wurzeln direkt in den Felsgrund eindringen können. Die schlechte Entwässerung macht sich noch geltend unter einer ziemlich erheblichen Erdschicht. Die Korngrösse der Erdarten ist überwiegend von indirekter Bedeutung für die Pflanzen. Eine feinkörnige Erdart bewahrt die Feuchtigkeit gut und bietet den Pflanzen eine grosse Absorptionsfläche dar. Ist sie sehr fein, wie es beim Moränemergel oft der Fall ist, wird die Dränierung schlecht wie beim Mergelsteinfelsgrund. Die grobkörnigen Erdarten haben niedrige Wasserkapazität, sind dafür aber gut dräniert. Die artenverteilende Wirkung der Erdarten wird erst durch die Zusammenkuppelung mit der Exposition ausgelöst.

Die Vorliebe mancher Arten für steinige Substrate habe ich derweise gedeutet, dass die Steine das Entstehen eines zusammenhängenden Grasteppichs verhindern, in welcher andere Arten schwer wachsen können. *Juncus Gerardi* zum Beispiel bildet eine äusserst dichte Wurzeldecke, die den Boden unter den Füßen zu elastischem Federn bringt und die für schwache Wurzeln sicherlich schwer zu durchdringen ist. So wie der Spaten längs einer felsigen Fläche leicht in sogar recht harten Boden gestossen werden kann, vermögen schwache Wurzelsysteme längs den Flächen der Steine in feuchte und nahrungsreiche Bodenschichten hinabzuwachsen. Die Standorte für mehrere Arten werden gewöhnlich durch den Ausdruck »steinige Uferwiesen« charakterisiert, z. B. *Ophioglossum* (ALMQUIST, 1929, S. 506), *Puccinellia retroflexa* (BRENNER, 1921, S. 68; ALMQUIST, S. 189), *Carex glareosa* (LINDMAN, 1926, S. 145), *Carex extensa* (JOHANSSON, 1897, S. 38; ALMQUIST, S. 522) *Carex distans* (PALMGREN 1927, S. 90; ALMQUIST, S. 523), *Sagina procumbens* (ALMQUIST, S. 539), *Lotus corniculatus* (BRENNER, S. 92), *Samolus Valerandi* (ALMQUIST, S. 578), *Mentha litoralis* (ALMQUIST, S. 587), *Odontites litoralis* (ALMQUIST, S. 591) u. a. m. Auf Gotland wachsen solche Arten meist auf steinereichem Moränemergel. Sie sind sämtlich relativ konkurrenzschwach in geschlossener Grasvegetation, insbesondere in der Zeit des Heranwachsens. Viele Arten findet man auffallend oft um in den Boden eingefällte Steinblöcke (siehe oben, S. 117) und es dürfte hierfür ausser myrmekochorer und anemochorer Ausbreitung der obengenannte Umstand die gewöhnlichste

Ursache sein. So wachsen  $\pm$  obligate Uferpflanzen wie *Sagina maritima* und *Bupleurum tenuissimum* um Steinblöcke weit oben im Supralitorale. In ihrer Eigenschaft als Annuelle sind sie ständig von erneuter Entwicklung aus Samen abhängig.

Den weit unten wachsenden *Triglochin maritima*, *Atriplex \*praecox* und *Aster tripolium* verleihen die Steine Stütze und Schutz gegen Wellenschlag und tragen dazu bei, feinen Schlamm zu sammeln und zurückzuhalten.

Die chemische Zusammensetzung des Substrates ist mit Ausnahme einiger grober Kalkprüfungen mit Salzsäure nicht bestimmt worden, doch kann man auf gewisse Züge aus der Beschaffenheit der Bodenart schliessen. Der Kalkgehalt ist am grössten in Niederschlag aus Bergmilch um Quellergüsse und dort kommen die Arten der Quellsumpfgruppe vor. Besonders gross ist er ferner im Kalkies, in den tonartigen Verwitterungsprodukten der Mergelsteine und im Moränemergel. Nur gewisse Sandablagerungen und die Tangbetten sind kalkarm. Besonders unter den Pflanzen der Tangsümpfe gibt es kalziphobe Arten, z. B. *Ranunculus sceleratus* und *Radicula palustris* (vgl. S. 159).

Stickstoffreichtum auf dem Meeresufer steht fast immer in Zusammenhang mit Triftablagerungen. Diese sind der Wohnsitz der Nitrophile. Die Arten der Tangsümpfe treten in der Regel in verkrüppelten Zwergformen auf, was vom Vorkommen hoher Konzentrationen von gewissen Stoffen zeugt.

Aus den Werten in Tabelle IX (S. 68) ging hervor, dass pH auf dem Landufer auf Gotland sich um den Neutralpunkt hält. Die Extreme waren 5,5 und 8,4. In Übereinstimmung hiermit ist die Meeresuferflora meist aus neutrophilen und indifferenten Arten zusammengesetzt. Es liegt kein Anlass vor, der Bodenreaktion eine nenneswerte Rolle für die geographische Verteilung der Uferpflanzen zuzuschreiben, möglicherweise mit Ausnahme der Tangpflanzen. Nach HOLMGREN (1921, S. 69) dürfte das pH des frischen Tangschlicks zwischen 5 und 6,5 liegen und ist somit merkbar saurer als der Uferboden im übrigen. Besonders von den kalziphoben Arten der Tangsümpfe kann angenommen werden, dass sie von azidiphilen Substraten abhängig sind.

Oben auf Seite 78 wurde der enge Zusammenhang hervorgehoben, der zwischen Standortfaktoren einerseits und Konkurrenzfaktoren andererseits herrscht. Man fragt sich jetzt, in welchem Masse die konstatierte Verteilung der Meeresuferpflanzen direkt durch die Variationen der Standortfaktoren beeinflusst wird und in welchem Masse die Zusammensetzung der Vegetation für die Verteilung verantwortlich ist.

In der offenen Vegetation der Fels-, Kies-, Sand- und Tangufer begrenzt die Konkurrenz zwischen den Arten in geringem Masse deren freie Verteilung im Einklang mit den Standortsansprüchen. Das gleiche gilt teilweise für

die »Skona«-Pflanzen. Diese Ufertypen bestehen sämtlich aus in der einen oder anderen Hinsicht extremen Standorten. Auf den Wiesenuffern muss man dagegen damit rechnen, dass der Kampf um den Raum viele Arten ausschliesst, die sonst sehr wohl auf den Standorten wachsen könnten. So aber werden die spezifischen Arten der anderen Ufertypen ausgemustert und erhält die Wiesenuffervegetation und -Flora ihre charakteristische Zusammensetzung. Hiermit ist gleichwohl keineswegs gesagt, dass nicht kleinere Standortvariationen im Rahmen des Vorkommens des Wiesenuffers die Konkurrenzkraft der Arten verändern können, sodass eine direkte Parallelität zwischen Standortfaktoren und Artenverteilung vorkommt, ohne dass darum die soziologische Zusammensetzung der Vegetation wesentlich verändert zu werden braucht. Auf der Grundlage meines statistischen Materials werde ich nun die Verhältnisse auf dem Landufer prüfen und festzustellen suchen, ob man einen Zusammenhang zwischen der Verbreitung der Assoziationen und der ihrer Konstituenten auf den Ufern Gotlands konstatieren kann.

Das Hygrolitorale der Wiesenufer wird fast vollständig durch zwei Hauptassoziationen beherrscht, die *Juncus Gerardi-Agrostis stolonifera*-Ass. weiter unten und die *Festuca rubra*-Ass. im oberen Hygrolitorale. Stellenweise wird diese durch *Carex diversicolor*-Ass. oder *Carex Goodenowii*-Ass. ersetzt. Da meine Uferabschnitte, wie im Zusammenhang mit der Beschreibung der Untersuchungsmethoden betont wurde, eine Art Probeflächen darstellen, kann man, indem man die Frequenz und Verteilung der Arten vergleicht, eine Auffassung von deren Konstanz in den obenerwähnten Assoziationen erhalten. Nur solche Arten, die ausschliesslich in einer bestimmten Assoziation vorkommen, können in Betracht gezogen werden.

In den *Juncus Gerardi-Agrostis stolonifera*-Ass. des unteren Landufers sind ausser den erwähnten Arten *Glaux maritima* konstant auch auf sehr kleinen Flächen. Weniger klar konstant ist *Plantago maritima*. Alle übrigen, einschliesslich *Carex extensa*, müssen als mehr oder weniger akzessorisch angesehen werden. Im *Festuca rubra*-Gürtel sind, nach der Verteilung zu urteilen, diese Art, ferner *Leontodon autumnalis*, *Linum catharticum* und möglicherweise *Sagina nodosa* Konstante. So wichtige Arten wie *Centaurium erythraea* und *Carex distans* sind dagegen nicht konstant und doch sind sie sehr charakteristisch für den *Festuca rubra*-Gürtel und praktisch genommen an diesen gebunden, während die konstanten Arten unbeschwert in anderen Assoziationen oberhalb des Ufers vorkommen. Hier herrscht somit der merkwürdige Sachverhalt, dass das Vorkommen einer Assoziation keinen entscheidenden Einfluss auf die Verteilung ihrer Konstanten ausübt, während einige akzessorische Arten durch und durch typisch für die Assoziation sind, jedoch ihre Verteilung durch für die Assoziation unwesentliche Standortvariationen bestimmt wird. Eventuell ist die *Festuca rubra*-Assoziation allzu weitläufig

gefasst, jedenfalls aber liefert die Verteilung der Assoziationen nicht den Schlüssel zur Erklärung der Verteilung der Arten im allgemeinen, während dagegen die »Charakterarten« (siehe BRAUN-BLANQUET, 1928, S. 52) das Vorkommen der Assoziationen sicher indizieren.

Einen noch besseren Beweis dafür, dass die für die Verteilung entscheidenden Variationen des Standortes die Assoziationen nicht zu berühren brauchen, haben wir in der Verteilung der »Skona«-Pflanzen. Die zuunterst wachsenden Glieder, *Salicornia*, *Suaeda* und *Spergularia marginata*, haben in der Regel nur sich selbst, um zu konkurrieren auf sonst offenem Boden und ihr Vorkommen hängt offenbar mit dem Vorhandensein extremer Salzstandorte zusammen. Mit steigendem Niveau und abnehmendem Salzgehalt schliesst sich die Vegetation immer mehr, das untere Landufer mit *Puccinellia maritima*, *Armeria* und teilweise *Artemisia maritima* eingestreut in der *Juncus Gerardi*-Wiese wird passiert, ebenso das obere Landufer mit weiterhin *Odontites rubra* und *Bupleurum tenuissimum* in der *Festuca rubra*-Assoziation und noch oben im Supralitorale findet man den gleichen Verteilungstypus bei *Artemisia rupestris* wieder. Sogar das Vorkommen von Arten in geschlossenen Pflanzengesellschaften kann somit durch reine Bodenfaktoren reguliert werden, ohne dass der Vegetationstypus beeinflusst wird.

Die oben geschilderten Beobachtungen haben mich zu der Auffassung gebracht, dass das Studium der Artenverteilung nicht notwendigerweise mit soziologischen Studien verknüpft zu werden braucht, dass aber die allgemeinen Voraussetzungen für das Vorkommen der Arten klarer hervortreten, wenn man darauf achtet, in welchen geschlossenen Pflanzengesellschaften sie auftreten.

## 2. Der Anteil der Ausbreitungsfaktoren an der Artenverteilung.

Sobald eine Art innerhalb eines Gebietes nicht die Verbreitung hat, zu der die aktuellen Standortverhältnisse und die Konkurrenz mit anderen Arten berechtigen, muss die Ursache hierfür in ineffektiver Diasporenausbreitung gesucht werden. Die totale Abwesenheit einiger Meeresuferpflanzen auf Gotland ist in gewissen Fällen eine Folge davon, dass die Meeresweiten bis zum nächsten Vorkommen unüberwindliche Ausbreitungshindernisse gebildet haben. In diesem Zusammenhang interessiert nur der schon vorhandene Artenbestand. Viele Forscher, besonders solche, die in Schärengebieten gearbeitet haben (ARRHENTUS, 1920; PALMGREN, 1927 u. a. Arbeiten), schreiben den Ausbreitungsfaktoren eine stark hervortretende Rolle für die derzeitige Artenverteilung zu. EKLUND (1932) wiederum ist zu der Auffassung gelangt, dass die Ausbreitungsfaktoren sogar in Schärengebieten mit Effektivität und Präzision arbeiten und dass die Ursachen der Verteilung

überwiegend in den herrschenden Verhältnissen zu suchen seien. Selber habe ich bei meinen Untersuchungen über die Meeresuferflora auf Gotland gefunden, dass die Arten eine sehr regelmässige Verteilung haben und dass diese gewöhnlich in befriedigende Beziehung zu den Standorten gebracht werden kann, weshalb man äusserst selten zu historischen Erklärungsgründen zu greifen braucht. In den wenigen Fällen, da die Verbreitung unvollendet erscheint, sind die Arten aller Wahrscheinlichkeit nach neulich hereingekommen. Schon diese Umstände sprechen dafür, dass die Diasporenausbreitung auf Gotland wirkungsvoll ist und dass es relativ kurze Zeit braucht, bis sich die Verteilungsverhältnisse gemäss der Beschaffenheit des Gebietes stabilisieren. Ich werde hier noch einige weitere Umstände anführen, die in dieselbe Richtung weisen.

Die annualen Arten sind jährlich auf Neuausbreitung durch Samen angewiesen und gewähren somit einen Einblick in das Leistungsvermögen der Ausbreitungsorganisation unter verschiedenen Verhältnissen. Betrachten wir die Verbreitungskarte für *Cochlearia danica* (Nr. 1), so sehen wir dünn und gleichmässig gelegene Fundorte auf felsigen Landspitzen und Kalkfelsen. Selten habe ich vergeblich nach der Art dort gesucht, wo die Erfahrung mir sagte, dass sie sich finden könnte. Die Samenausbreitung hat somit ausgereicht, um die dünn gelegenen geeigneten Standorte in Besitz zu nehmen und sie fortgesetzt beizubehalten.

Die einjährigen Sanduferpflanzen *Cakile* und *Salsola* haben eine Verteilung, die mit der der mehrjährigen Arten, beispielsweise von *Honckenya*, übereinstimmt, trotzdem der Wuchsplatz der ersterwähnten ziemlich konstant von stärkeren Stürmen reingefegt wird. Etwa 10 % Sporadizität ist das einzige sichtbare Zeichen hierfür.

*Salicornia* und *Suaeda* wachsen meist zusammen in einer jeden »Skona« auf den »Skona«-Ufern; nur selten fehlt die eine oder die andere. In gleicher Weise haben die ökologisch nahe verwandten Arten *Polygonum persicaria* und *lapathifolium* eine sehr gleichartige Verteilung.

Die konkurrenzschwache *Sagina maritima* kommt regelmässig um boden-feste Steinblöcke in geschlossenem Grastoppich auf den »Skona«-Ufern vor. Die Diasporenaussaat am Platze muss somit bedeutend sein.

*Atriplex latifolium* fehlt praktisch genommen nie auf Tangwällen, auch nicht einmal auf kleinen und zufälligen. Etwas anspruchsvoller, aber doch äusserst gewöhnlich sind *Atriplex litorale* und *Matricaria \*maritima*.

Die im grossen gesehen standorttreue Verteilung der Uferflora und die effektive Arbeit der Ausbreitungsfaktoren lässt glaubhaft erscheinen, dass die Flora sich relativ schnell ins Gleichgewicht mit den äusseren Faktoren bringt. Schwere Ausbreitungshindernisse kommen allerdings vor, sie berühren aber selten mehr als einige wenige Arten.

Schon ein flüchtiger Blick auf die Verbreitungskarten zeigt, dass die Meeresuferpflanzen bis auf einige wenige Ausnahmen auf Gotland eine allseitige Verteilung haben. Für die meisten Arten ist allerdings eine Verbreitungslücke oder wenigstens niedrige Frequenz auf der nordwestlichen Kliffküste bezeichnend, doch beruht diese offenbar auf den einseitig exponierten Kiesufern dieser Küstenstrecke und der Spärlichkeit der Tangtrift. Positiv einseitige Verbreitung haben mehrere supralitorale Kiespflanzen wie *Draba incana*, *Lactuca muralis*, *Helleborine atropurpurea* und *Solanum dulcamara*, die nördlich-nordöstlich, die »Skona«-Pflanzen, die südlich-südöstlich sind, die Arten der Staudenserie, die nordöstliche Tendenz zeigen u. s. w. Die Übereinstimmung dieser Verteilungstypen mit den Ufertypen ist früher im einzelnen dargetan worden. In äusserst wenig Fällen liegt Veranlassung vor, Einseitigkeiten in der Verteilung mit der Einwanderungsgeschichte in Zusammenhang zu bringen, wenn man von kultureingeführten Arten absieht.

Südliche Veranlagung auf Gotland hängt oft mit dem Vorkommen von eben gelagertem Mergelsteinfelsgrund zusammen, unabhängig davon, ob dieser zutage liegt und verwittert oder von nur einer dünnen Schicht feinen Sandes, Moränemergels oder Tangerde, bedeckt ist. Die vier rein südlichen Uferpflanzen *Carex \*nemorosa*, *Obione pedunculata*, *Centunculus minimus* und *Plantago coronopus* erscheinen sämtlich als auf irgend eine Weise durch den Mergelfelsgrund begünstigt, vor allem infolge von dessen Undurchdringlichkeit für Wasser. Man wagt es daher nicht, ohne weiteres bei einwanderungsgeschichtlichen Erklärungen Zuflucht zu suchen, umso weniger als alle Arten sich hier nahe der Grenze für ihre Verbreitung befinden und mehr oder weniger selten sind. Es zeugt dies von schwacher Vitalität und führt zu Quengelei in der Wahl des Wuchsplatzes, was seinerseits die Ausbreitung erschwert. Unter den obenerwähnten südlichen Arten erweckt nur *Plantago coronopus* den Eindruck eines späten Einwanderers, der nicht eine seiner Vitalität entsprechende Verbreitung hat. Die Art ist nämlich mehrenorts ausserordentlich abundant auf niederen Wiesenufern und die Verbreitung endet völlig abrupt, wenn sich der Ufertyp ändert und lange Strecken von Kies- und Sandufern folgen. *Obione pedunculata* reicht schon weiter nordwärts, auf der westlichen sowohl wie auf der Ostseite. Auch sie bricht plötzlich und völlig unmotiviert ab, da ja geeignete Wuchsplätze in der Nähe auf der anderen Seite der Grötlingbo-Landspitze reichlich zur Verfügung stehen. Trotzdem die jetzige Verbreitung der Art sich während der letzten 100 Jahre nicht verändert hat, muss man annehmen, dass die Landspitze Grötlingboud aus einem vorläufig unbekanntem Anlass ein unüberwindliches Ausbreitungshindernis gebildet hat. Quer über die Landenge Fidenäs hat sie jedoch gelangen können. Die Vitalität und Gedeihlichkeit der Art in den »Skonor« scheint nicht besonders gross zu sein, denn sie kommt im Unterschied zu *Salicornia* und

*Suaeda* dünn und unregelmässig auf den grossen »Skona«-Ufern vor, oder ist dies ebenso sehr wie die Verbreitungsgrenze ein Ausdruck für niedrige Ausbreitungskapazität.

Die Hauptverbreitung für *Carex \*nemorosa* entfällt auf die Südwestseite mit deren reichlichen Mergelsteinvorkommen, aber auch auf der südöstlichen Seite findet man die Art auf vereinzelt geeigneten Stellen. Die Verteilung kann sehr wohl überwiegend standortbedingt sein, wenngleich die Kultur die Verteilung im einzelnen beeinflusst.

Das Vorkommen von *Centunculus minimus* in »Vätar« auf den »Alvar« von Sundre zeugt von Vorliebe für schlecht entwässerten Boden, weshalb die Lokalisierung der Fundorte auf das Mergelsteingebiet kaum auf einer Zufälligkeit beruht. Die Art ist sehr konkurrenzschwach.

Über die Verteilung der vier südlichen Arten kann somit gesagt werden, dass sie teilweise ein deutliches Gegenstück in den Standortverhältnissen hat, besonders in der höheren Frequenz geeigneter Standorte, teilweise mit schlechtem Ausbreitungsvermögen zusammenhängt und nur in einem Falle, *Plantago coronopus*, die Folge später Einwanderung und im Gang befindlicher Ausbreitung ist.

Östlicher Einwanderer mit etwas unvollendeter Verbreitung scheint *Alopecurus ventricosus* (siehe Näheres S. 154) zu sein.

Ausser den früher erwähnten (S. 177) supralitoralischen Kiespflanzen ist nur *Juncus balticus* ihrer Verbreitung nach nördlich. Sie kommt jetzt, so weit mir ihre Vorkommensweise bekannt ist, auf dem einzigen geeigneten Standort, nämlich dem Dünengebiet von Fårö, vor.

Überwiegend westlich sind *Angelica litoralis* und *Polygonum oxyspermum*. Trotzdem diese beiden Arten früher übersehen wurden, wage ich zu behaupten, dass sie sich in Ausbreitung befinden. Sie sind sicher westliche Einwanderer, denn alle früheren Lokale lagen auf der Westseite. *Angelica* ist Schritt für Schritt um Fårö herum gewandert und hat sich von den älteren Fundplätzen im Nordwesten südwärts bis hinunter zur Südspitze ausgebreitet. Mehrenteils sind nur vereinzelte Exemplare oder bloss Keimpflanzen gefunden worden, was auf lebhafte Ausbreitungsaktivität hinweist. Voraussetzungen, ebenso gewöhnlich zu werden wie in den Urgesteinschärenhöfen, fehlen jedoch auf Gotland. Die Art gedeiht gut auf steilen Kiesufern, wird aber früher oder später von den Sturmwellen weggefegt, falls sie nicht durch grosse Steinblöcke geschützt wird (vgl. STERNER, 1938, S. 135). Auch *Polygonum oxyspermum* ist ziemlich neulich irgendwo auf der Westseite eingewandert und ist immer noch in Expansion begriffen. Die Vorkommen mitten auf der Ostküste sind sicher völlig neu (vgl. S. 96) und sehr alt ist die Art auch auf Fårö nicht.

Die bemerkenswerte bizentrische Verteilung von *Armeria vulgaris* geht wahrscheinlich weit in historischer Zeit zurück, hat aber sichtlich ein-

wanderungsgeschichtlichen Ursprung. Ob die Art spontan eingewandert oder dem Menschen gefolgt ist, kann nicht mehr sicher entschieden werden. Die letzterwähnte Alternative erscheint mir wahrscheinlicher. Die Art befindet sich vermutlich in Ausbreitung Schritt für Schritt. Eine gleichartige Verteilung zeigt die mit Ballast sicher eingeführte *Rumex maritimus*, die jedoch trizentrisch ist.

Schliesslich haben mehrere Uferpflanzen erst mit Hilfe des Menschen die Meeresweite zu überqueren vermocht, die Gotland von den umliegenden Ostseeküsten trennt, und ein Teil von ihnen scheint sich auf eigene Faust nach natürlichen Standorten weiterausbreiten und einen dauerhaften Platz in der Flora erwerben zu können. Hierher gehören *Lathyrus maritimus* und viele Arten der Anthropochorengruppe. Die Zukunft wird erweisen, wiefern ihre frühere Abwesenheit auf mangelhafter Ausbreitung beruhte oder ob sie tatsächlich der Existenzmöglichkeiten auf der Insel ausserhalb der Grenzen der Kultur ermangeln.

Von rund 150 ursprünglichen oder seit altersher naturalisierten Arten haben nur 3—4 einigermaßen sicher unvollendete Verbreitung. Die übrigen scheinen eine mit ihrer Konstitution und den Standorten harmonisierende Verteilung zu besitzen. Unter den artenverteilenden Faktoren schreibe ich somit der Ausbreitung keine grössere Rolle für die Meeresuferpflanzen auf Gotland zu. Einige Einzelheiten können natürlich auf »Zufall« zurückgeführt werden, womit Wirkungen der Ausbreitungsfaktoren gemeint sind, deren Ursache nicht mehr bestimmt oder abgeleitet werden kann.

### 3. Der Einfluss der Kultur auf die Artenverteilung.

»Der direkte Einfluss der Kultur auf die Ufer ist, wie bekannt, im allgemeinen gering und zeigt sich eigentlich nur an den Ufern der Kulturflächen, an viel benutzten Viehtränken und namentlich bei Dörfern, wo er an den Landungsplätzen der Boote selbst recht gross sein kann«, schreibt LINKOLA (1916, S. 186) über die Einwirkung der Kultur auf die Süswasserufer von Ladoga-Karelien und in der Hauptsache hat die Aussage Geltung auch für die Meeresufer Gotlands. Das Ufer und dessen ursprünglicher Vegetationscharakter sind ziemlich unverändert beibehalten worden, die Uferwiesen sind Wiesen geliebt und die exponierten Ufertypen sind fast völlig von der Kultur in Frieden gelassen worden. Die gleichen Faktoren, die dem Vordringen des Waldes auf das Ufer eine Grenze setzen, verhindern auch ein intensives Bebauen des Uferbodens. Die Bestrebungen der Menschen haben sich aus Naturnotwendigkeit darauf beschränkt, die natürliche Produktion der Uferwiese an Viehfutter und die vom Meer an Land gespülten Tangablagerungen zu bergen, die ein willkommenes Düngemittel für die Äcker liefern. Es liegt

Veranlassung vor zu unterscheiden zwischen der standortumbildenden Tätigkeit der Kultur und dem damit zusammenhängenden Eingriff in die freie Konkurrenz zwischen den Arten einerseits und dem Beitrag der Kultur zur Diasporenzufuhr nach den Ufern andererseits. Meist gehen jedoch diese beiden Seiten des Kultureinflusses Hand in Hand.

Der grösste Kultureinfluss macht sich geltend bei den sich auf etwas über 20 belaufenden Hafentplätzen und bei den grossen Fischerlagern. Dort ist die ursprüngliche Vegetation des Ufers zum grössten Teil weggeräumt, sodass sekundär offene Standorte entstanden sind, die abwechselnd mit ursprünglichen Uferpflanzen, mit vom Inlande ausgebreiteten Unkräutern und Ruderalpflanzen sowie mit von aussen durch die Seefahrt eingeführten Ballast- und Ruderalpflanzen bewachsen werden. Oft sammeln sich mächtige Tangbetten bei der Landfeste der Hafentmolen und Wellenbrecher an und hegen eine reiche Tangwallflora. Die alten Hafentplätze lagen mit regelmässigen Zwischenräumen längs der Küste. Während der letzten Jahrzehnte sind auf dem nördlichsten Gotland mehrere neue Verschiffungshäfen für Kalkstein entstanden. Einige der Arten der Anthropochorengruppe sind bezeichnend für die Hafentplätze, wobei mit dem Ballast eingeführte Pflanzen hauptsächlich bei älteren Häfen vorkommen, z. B. *Tanacetum vulgare* und *Asparagus officinalis*, während *Senecio viscosus* und *Melilotus altissimus* den Weg auch zu neueren Hafentplätzen gefunden haben.

Kleine Fischerlager und Bootstellen gab es vordem so ziemlich überall an den Küsten Gotlands, unabhängig von der Beschaffenheit des Ufers und oft weit entfernt von der nächstgelegenen Siedlung. Sie bestanden aus einer bis mehreren Fischerhütten, Gestellen zum Aufhängen von Netzen und einigen freigelegten Boottrinnen mit dazwischen liegenden Landungsstegen aus Steinblöcken. Um die Fischerlager herum war der Boden immer  $\pm$  zertrampelt. Die Stelle lag verödet während eines grossen Teils des Jahres, doch während der wichtigsten Samenzeit im Herbst wurde für den Bedarf des Winters gefischt. Die Fischerlager bildeten somit die Vorpostenstellungen der Binnenlandflora auf dem Meeresufer und trugen zur Einführung von konkurrenztauglichen Neuankömmlingen bei. Seitdem die Hausbedarfsfischerei in grossem Ausmass aufgehört hat, hat man zahlreiche Fischerlager verfallen lassen, namentlich die, die auf langseichten Ufern lagen; die Hütten wurden abgetragen, einzig die Boottrinnen pflegen noch vorhanden zu sein. Noch zeugt aber die Flora vom Kultureinfluss. *Cirsium lanceolatum* und *arvense*, *Rumex crispus*, *Urtica dioeca*, *Carum carvi* u. a. wachsen dort, wo die Hütten standen, *Trifolium repens*, *Polygonum aviculare* (coll.), *Plantago major*, *Juncus bufonius* (Hauptform), *Bellis perennis* u. s. w. zeichnen die zertrampelten Stellen aus. Der direkte Kultureinfluss auf den Ufern hat sich mit dem Verschwinden der Fischerlager beträchtlich vermindert und wird sich mit der Zeit wahr-

scheinlich in einer Frequenzverminderung für einige kulturbegünstigte Arten zeigen; die kulturabhängigen Arten sind zum Teil bereits verschwunden.

Die Wiesenufer werden entweder als Mahdwiesen oder Weideland benutzt. Die letztere Alternative ist entschieden gewöhnlicher. Mahdwiesen findet man reichlicher bloss auf der Nordostseite, sonst vereinzelt wie an den Buchten Lauviken, Burgsviken, in Sproge, bei Klintehamn, bei Skälsö, im Innern der Bucht Kappelshamnsviken. Ein recht vollständiges Bild vom eingezäunten und unbeweideten Boden der Mahdwiesenufer einschliesslich der Fischerlager erhält man aus der Verbreitungskarte für *Inula salicina* (Nr. 93). Überhaupt ist die Staudenserie bezeichnend für die Mahdwiesen. Teils beruht dies darauf, dass diese Ufer die fruchtbarsten sind, teils wiederum, dass die hochgewachsenen Arten starkes Weiden nicht vertragen. Die Mahdwiesen am Meer werden nämlich bis Ende Juli unberührt gelassen, weshalb viele Arten ihre Entwicklung durchlaufen und genügend Nahrung für die nächste Vegetationsperiode sammeln können. Nach der Mahd werden oft Kühe und Pferde auf der Wiese auf die Weide getrieben. Die Weideufer dagegen werden den ganzen Sommer hindurch beweidet, oft ausserdem von Schafen. Die Zusammensetzung der Vegetation wird viel stärker durch Beweidung als durch Mahd beeinflusst. Insbesondere hochgewachsene Arten, z. B. *Alopecurus ventricosus*, *Festuca arundinacea*, Hochstauden u. s. w. und Kräuter leiden schwer unter Beweidung, während die assoziationsbildenden Gräser der Uferwiese, *Juncus Gerardi*, *Agrostis stolonifera* und *Festuca rubra* sowie einige zu Boden gedrückte Arten wie *Plantago maritima*, *major* und *coronopus*, *Trifolium repens* und *fragiferum* durch Beweidung eher begünstigt als geschädigt werden. Das Betreten des Bodens führt zur Bildung von Pfaden und Erdhügelchen und schafft so Standorte für konkurrenzschwache Arten. Die Exkremeute ziehen Nitrophile an.

Bei Feldzäunen aus Holz und Stein findet man oft *Urtica dioeca*, *Rumex crispus*, *Cirsium* spp., *Sonchus arvensis* u. s. w.

Durch den Brauch, die Tangtrift aufzubewahren und sie als Dung auf den Äckern zu verwenden, hat ein nicht zu verachtender Austausch von Diasporen und Pflanzen zwischen dem Kulturboden und den Triftbetten stattgefunden. Die mächtigsten Tangablagerungen sammeln sich gewöhnlich an bestimmten Stellen der Küste an. Der Tang wird im Herbst in Haufen aufgeschaufelt ausser Reichweite des Meerwassers (supralitoral) und dort bis zur nächsten Saison liegen gelassen, damit er vermodern kann, bevor er auf die Äcker hinauf geführt wird. Mit dem Tangtransport folgen allerlei Diasporen vom Ufer aufwärts und andere von den Äckern zum Ufer hinab. Auf den Tanghaufen, noch mehr aber an den Stellen, wo solche gelegen haben, entsteht eine zufällige Vegetation von Tangpflanzen und Ackerunkräutern, die alsdann eine Sukzession von annuellen über perenne Tang-

pflanzen zu normaler Vegetation durchläuft. Da Tangextrakte und -Reste im Boden verbleiben, dauert es in der Regel mehrere Jahre, bis der ursprüngliche Zustand wiederhergestellt ist. Die aufgelegten Tanghaufen, bzw. Flecken, wo solche gelegen haben, bilden einen wichtigen Wuchsplatz für einige sonst recht seltene Arten wie *Stellaria \*apetala*, *Holosteum umbellatum* und gewissermassen *Phleum arenarium*.

In relativ geringer Ausdehnung grenzt bebauter Boden direkt an das Meeresufer (vgl. Taf. 2 bei MUNTZE, 1913). An solchen Stellen versehen die Äcker und Futterwiesen das Ufer ständig mit Diasporen, die jede Lücke in der Pflanzendecke ausnützen, um Fuss zu fassen. Sind die Arten nicht gegen Salzwassertränkung gehärtet oder sonst konkurrenzschwach, werden sie in Bälde wieder ausgemustert. Auf Grund der vielen zufälligen Pflanzenfunde auf dem Meeresufer, sogar sehr weit unten, kann die Intensität in dieser Diasporenaussaat beurteilt werden und wenig zahlreich sind die Kulturpflanzen, Unkräuter oder in anderer Weise kulturbegünstigten Arten, die nicht das eine oder andere Mal für das Meeresufer mit seinen zahlreichen offenen Standorten verzeichnet worden sind. Wo Landstrassen und Eisenbahn sich nahe dem Ufer hinziehen, wie bei den Buchten Kappelshamnsviken und Burgsviken, ferner in Eskelhem, ist das Ufer besonders reich an Adventivpflanzen (vgl. S. 164 u. 167).

Obwohl der Kultureingriff am Meeresufer selten gross ist, ist er doch immerhin so umfassend, dass man kaum einen sicher unberührten Fleck auf den Küsten Gotlands aufzeigen könnte. Betrachten wir beispielsweise die Verbreitungskarte für *Bellis perennis* (Nr. 126). Die Art ist nicht nur kulturausgebreitet, sie ist überdies kulturabhängig und, so viel ich weiss, ausschliesslich auf fortgesetzt kulturbeeinflusstem Wiesenboden anzutreffen. Trotz dieser Begrenzungen ist sie sehr gewöhnlich auf den Wiesenufern Südgotlands. Auf Nord-Gotland hat sie sich sichtlich langsamer ausgebreitet und sie hat dort nicht die gleichen Möglichkeiten des Vorkommens wie im Süden. Überwiegend kulturausgebreitet sind auch einige der gewöhnlichsten Arten der Uferflora, z. B. *Cirsium lanceolatum* und *arvense*, *Trifolium repens* u. a. Arten der Hemerophilengruppe, *Agropyron repens*, *Rumex crispus*, *Sonchus arvensis* u. a. der Arten der Tangufergruppe. Unter solchen Verhältnissen ist nicht leicht zu entscheiden, ob eine Art tatsächlich indigen ist, oder den Beitrag der Kulturfaktoren zur Frequenz abzuschätzen. Unter Beachtung der Vorkommensweise auf einem jeden Fundort und kritischer Beurteilung der Ursache der Verteilung, gelangt man gleichwohl zu einer befriedigenden Exaktheit bezüglich des Einflusses der Kultur auf die Artenverteilung.

### VIII. Zusammenfassung.

Die vorgängig dargelegten Untersuchungsergebnisse fasse ich in der Form einer Tabelle über das Artenmaterial mit ziffermässigen Angaben über Vorkommensweise und Verteilung zusammen, welche Tabelle gleichzeitig als Artenregister dient. Desweiteren werden einige allgemein gehaltene Kommentare über den statistischen Inhalt der Tabelle gegeben.

Die beiden ersten Kolonnen geben die Nummern der Seiten an, wo eine jede Art speziell behandelt wird, sowie die der Verbreitungskarten.

In den vier folgenden Kolonnen (3—6) werden die Frequenzverhältnisse am Meer und im Landesinnern dargestellt. Zuerst wird die Anzahl der Uferabschnitte angeführt, innerhalb welcher die Arten angetroffen wurden (siehe oben, S. 10). Diese Ziffern geben mit grösster Genauigkeit die Frequenz innerhalb des Untersuchungsgebietes an und veranschaulichen die gegenseitige Bedeutung der Arten in der Uferflora. Kolonne 4, die die Frequenzzahlen nach der 10-gradigen Skala enthält (siehe oben, S. 82), ist bloss für künftige Vergleiche mit anderen Gebieten und anderen Untersuchungen vorhanden. Dasselbe gilt teilweise für Kolonne 5, die aber ausserdem zusammen mit Kolonne 6 das Verhältnis der Uferpflanzen zum Inlande beleuchtet. Hier wird die 5-gradige Frequenzskala verwendet, weil meine eigene Kenntnis der Frequenz im Inlande und die diesbezüglichen Literaturangaben eine grössere Genauigkeit nicht gestatten. Grösstenteils stützen sie sich auf JOHANSSON (1897 u. 1910), ergänzt durch eigene Beobachtungen. In mehreren Fällen haben mit dem Meeresufer vergleichbare Werte nicht geschätzt werden können, weshalb der Unterschied um einen Frequenzgrad nicht immer eine wesentliche Differenz bedeutet. Infolge der Schwierigkeit, in der Praxis das Litorale vom Supra- und Sublitorale abzugrenzen, bezieht sich die Frequenz am Meere auf das Ufer im weiten Sinne (siehe oben, S. 55).

In Hinsicht auf das Verhältnis der Uferpflanzen zum Inlande können wir unterscheiden:

1. Arten, die ausschliesslich auf dem Meeresufer vorkommen oder nur adventiv oder reliktiert im Landesinnern (= ufergebundene Pflanzen). Inlandvorkommen in diesem Falle mit + in der Kolonne bezeichnet.

2. Arten, die überwiegend am Meere vorkommen, ausserdem aber mehrorts im Landesinnern (= uferbegünstigte Arten).

3. Arten, die ebenso gewöhnlich auf dem Meeresufer wie auf gleichartigen salzfreien Standorten im Landesinnern sind (= indifferente Arten).

4. Arten, die gewöhnlicher im Landesinnern als am Meere sind (= ufer-scheue Arten).

5. Arten, die nicht oder nur zufällig am Meere vorkommen (= ufermeidende Arten). Diese sind nicht in der Tabelle enthalten.

Teilt man das Artenmaterial nach dem erwähnten Prinzip ein, so findet man, dass unter den Uferpflanzen (Gruppen 1—4) die spezifischen Uferpflanzen keineswegs dominieren, sondern vielmehr, dass die indifferente Artengruppe die grösste ist, alsdann folgen die ufergebundenen und zuletzt die uferbegünstigten Arten. Diese Ordnungsfolge sowohl wie die Grösse der Gruppen ist ganz natürlich und typisch für ein Gebiet mit dem Salzgehalt Gotlands am Meere (etwa 7 ‰). Die Arten der Gruppe 1 sind unter den herrschenden Verhältnissen konkurrenzkräftig einzig durch die direkte oder indirekte Wirkung des Salzgehaltes. Die Inlandvorkommen der Gruppe 2 sind gewöhnlich sehr spezifisch und mehrentsils lokalisiert auf eigenartige Kalkstandorte wie »Alvar«-Böden, »Vätar« u. s. w. oder nur auf stark kalkhaltigen Boden.

Die Kolumnen 7 und 8 zeigen das Verhältnis der Arten zur Kultur am Meere und im Landesinnern. Zählt man die Zahl der Anthropochoren, Apophyten u. s. w. und vergleicht sie mit den Werten von LINKOLA (1916) für Ladoga-Karelien (l.c., S. 284), so findet man bedeutende Differenzen. Die Zahl der Anthropochoren auf den Meeresufern Gotlands ist viel geringer, teils als Folge davon, dass das Ufer in der Hauptsache seinen Vegetationscharakter unverändert beibehalten hat, teils weil viele Arten Einwirkung von Salzwasser gar nicht ertragen. Das Apophytenprozent ist ungefähr das gleiche, während die Hemeradiaphorengruppe auf dem Meeresufer viel grösser ist als bei LINKOLA (l.c.). Eigentliche Hemerophoben gibt es mit Ausnahme von *Crambe* kaum auf dem Meeresufer.

Verglichen mit dem Inlande ist der Kultureinfluss auf dem Meeresufer schwächer, was in einem niedrigeren Grad von Hemerophilie bei den Apophyten zum Ausdruck gelangt. Viele der Binnenlandanthropochoren sind wahrscheinlich am Meere beheimatet, wo übereinstimmende nahrungsreiche und natürliche offene Standorte reichlich zur Verfügung stehen. Aus der gleichen Ursache ist es ausserordentlich schwer, ursprüngliche von seit altersher kultureingeführten Arten zu unterscheiden.

Die 9. Kolumne gibt den oder die Ufertypen an, in denen die Arten vorzugsweise auftreten, und ob sie nur supralitoral wachsen. Für die am stärksten hemerophilen Arten ist ein seiner übrigen Beschaffenheit nach variabler Ruderatufertypus eingeführt worden. Ein (s.) bedeutet, dass die in Frage stehende Art nur supralitoral und weiter oben wächst.

Die drei folgenden Kolumnen (10—12) charakterisieren das Verhältnis der Arten zu einigen für die vertikale und horizontale Verteilung besonders wichtigen Komplexen von Bodenfaktoren, nämlich dem Wasserfaktor, Salzfaktor und der Tangdüngung. Das Verhältnis zu den Bodenarten geht im grossen gesehen aus dem Vorkommen in den verschiedenen Ufertypen (Kolumne 9) hervor.

Bezüglich des Salzfaktors wird die Skala befolgt:

- 0 = auf meersalzfreien Standorten (im Supralitorale und bei Süßwasser).
- 1 = auf schwach salzbeeinflussten Standorten entsprechend dem oberen Hygrolitorale.
- 2 = auf stärker salzbeeinflussten Standorten entsprechend dem unteren Hygrolitorale.
- 3 = der Salzgehalt des Bodens konstant gleich gross wie der des Meerwassers oder grösser entsprechend dem Hydrolitorale.

Die Arten der ersten Gruppe (0) sind fremd für das eigentliche Meeresufer, können aber noch so typisch für die Beschaffenheit des Ufers im übrigen sein. Die zu Gruppe 3 gehörenden extremen »Skona«-Pflanzen befinden sich auf Gotland, streng genommen, ausserhalb ihrer normalen Verbreitung und sind an gewisse extreme und spezifische Standorte gebunden. Vergleicht man das Verhältnis der Arten zum Salzfaktor und zum Inlande, findet man keine konsequente Parallelität zwischen ihnen. Arten, die vorzugsweise im Supralitorale hausen, können sogar obligate Uferpflanzen sein, z. B. *Cochlearia danica*, und mehrere der Arten der dritten Gruppe sind gewöhnlich im Landesinnern, z. B. *Phragmites communis*. Dem Begriff halophyt im absoluten Sinne kommt somit sehr wenig Interesse für die Verteilung innerhalb des Untersuchungsgebietes zu.

Die Skala für den Wasserfaktor ist folgende:

- 1. = Xerophytenstandorte.
- 2. = Mesophytenstandorte.
- 3. = Hygrophytenstandorte.
- 4. = Hydrophytenstandorte.

Zur ersten Gruppe gehören die meisten Arten der Fels-, Kies- und Sandufer sowie allerlei supralitorale Pflanzen, zur zweiten Arten des oberen Hygrolitorale auf gewöhnlich geneigten und entwässerten Wiesenufern sowie Pflanzen dünner Triftbetten, zur dritten die Arten im unteren Hygrolitorale der Wiesenufer, die meisten Arten der Sumpfwiesen-, Stauden- und Süßwasserserien sowie viele Tangpflanzen. Zur letzten Gruppe gehören die Schilfe, einige Süßwasserpflanzen sowie die *Scirpus uniglumis*-Gruppe teilweise. Arten mit weiter Amplitude in Hinsicht auf den Wasserfaktor kommen innerhalb mehrerer Gruppen vor, Arten mit knapper Amplitude innerhalb einer einzigen.

Für die Tangdüngung wird folgende Skala benutzt:

- 0 = nicht auf Tang.
- 1 = schwach tangbegünstigt, bzw. auf schwacher Trift wachsend.
- 2 = mässig bis stark tangbegünstigt, bzw. auf deutlichen Tangwällen wachsend.
- 3 = tangebunden, bzw. auf reinem Tangsubstrat.

Die Grenze zwischen 0 und 1 ist auf Gotlands offenen und triftreichen Ufern schwer bestimmbar.

Die drei letzten Kolonnen der Tabelle (13—15) stellen einen Versuch dar, den Anteil der verschiedenen Faktorenkomplexe an der Artenverteilung ziffermässig abzuschätzen. In Anlehnung an DU RIETZ' Einteilung der artenverteilenden Faktoren (vgl. Kap. V) habe ich sie für mein Untersuchungsmaterial in drei Faktorenkomplexen zusammengestellt: 1) die Standortfaktoren, 2) die Ausbreitungsfaktoren (einschliesslich Verbreitungsfaktoren) und 3) die Kulturfaktoren. Die Wirkungsweise der verschiedenen Faktorenkomplexe und deren gegenseitiges Verhältnis will ich durch eine geometrische Figur veranschaulichen (Fig. 5). Die obenerwähnten Faktorenkomplexe werden

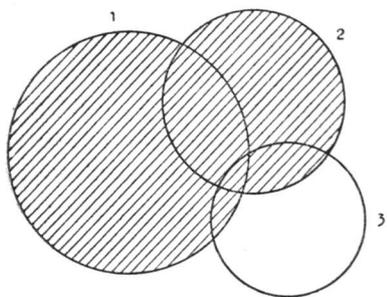


Fig. 5. Das Verhalten der Verbreitungsfaktoren zu einander schematisch dargestellt. — 1 = Standortfaktoren, 2 = Kulturfaktoren, 3 = Ausbreitungsfaktoren; gestrichelt = faktische Verbreitung.

durch Kreise vertreten, deren Flächeninhalt die relative Bedeutung des Komplexes für die Verbreitung der Art angibt. Der Kern wird durch die Standortfaktoren gebildet, deren Kreis die spontane Verbreitung in sich schliesst. Die Kulturfaktoren haben überwiegend positive Einwirkung. Durch vorsichtiges Eingreifen in die Konkurrenz erhöhen sie die Frequenz für die meisten Arten, setzen sie dagegen nur in Ausnahmefällen merkbar herab. Ausserdem wirken sie verändernd auf den Standort und tragen zur Diasporenausbreitung bei, was bewirkt, dass sich die Kreise der Figur schneiden und gemeinsame Felder haben. Die Anteile der Standortfaktoren und der Kulturfaktoren zusammen bezeichnen die jetzt existierende Verteilung. Die Ausbreitungsfaktoren haben im Gegensatz zu den vorhergehenden Komplexen eine überwiegend negative Einwirkung auf die Verteilung, was sich darin zeigt, dass einige Arten infolge entweder schwachen Ausbreitungsvermögens oder aber später Ankunft im Gebiete nicht eine Verbreitung erhalten haben, wie sie der Standortverteilung oder den herrschenden Verhältnissen überhaupt entsprechen würde. Sie sind also ihrer Natur nach historisch. Ihre positive Seite fällt teils mit der diasporenausbreitenden Tätigkeit der Kulturfaktoren, teils mit den Standortfaktoren zusammen. Der Wellenschlag und die Triftablagerungen hindern auf exponierten Küsten die Vegetation daran, sich dauerhaft zu schliessen, wodurch die Ausbreitungsfaktoren vermehrte Möglichkeit zur Beeinflussung der Artenverteilung erhalten. Alle drei Faktorenkomplexe zusammen bedingen unter den herrschenden Verhältnissen die maximale Verbreitung innerhalb des Untersuchungsgebietes.

Bei der Abschätzung des relativen Anteils der drei Faktorenkomplexe an der Verteilung der Arten wäre es wünschenswert, dass sie sämtlich nach der gleichen Skala auf der Grundlage der maximalen Verbreitung berechnet

Tabelle XII. Für die Verbreitungsfaktoren verwendete Skalen.

Grade der Skala	Maximale Verbreitung		
	Existierende Verbreitung		Die Ausbreitungsfaktoren
	Die Standortfaktoren	Die Kulturfaktoren	
0	nicht standortbedingt	indifferent od. hemerophob	nicht ausbreitungsbedingt
1	schwach standortbedingt	schwach hemerophile Verteilung	schwach ausbreitungsbedingt
2	mässig standortbedingt	mässig hemerophile Verteilung	mässig ausbreitungsbedingt
3	stark standortbedingt	stark hemerophile Verteilung	stark ausbreitungsbedingt
4	überwiegend standortbedingt	überwiegend hemerophile Verteilung	überwiegend ausbreitungsbedingt

würden. Da diese gleichwohl ein hypothetischer Begriff ist, müssen in der Praxis gewisse Abweichungen von der grundsätzlich richtigen Einteilung vorgenommen werden. Der Anteil der Standortfaktoren und Kulturfaktoren wird am besten im Verhältnis zur exakt bestimmbareren aktuellen Verteilung (in Fig. 5 durch schiefe Strichelung angegeben) berechnet, während der Anteil der Ausbreitungsfaktoren einen untrennbaren Teil der maximalen Verbreitung darstellt. Indessen ist die Differenz zwischen den faktischen und den maximalen Vorkommen in der Regel so klein, dass man sie, ohne grössere Fehler zu begehen, einander gleichstellen kann.

Tabelle XII enthält die Skala, die ich für die verschiedenen Faktorenkomplexe benutzt habe. Hier wie in der Frequenzskala (siehe S. 81) wachsen die Klassen aufwärts an nach der Funktion  $y = x^2$ , wo  $x$  den Radius des Verbreitungskreises, bzw. die Grade der Skala bezeichnet und  $y$  die entsprechenden Kreisflächen darstellt. Es versteht sich von selbst, dass die Summe der Vergleichszahlen für die Intensität der verschiedenen Faktoren nicht ein und dieselbe Zahl zu sein braucht, auch wenn die Skala in ihrer Gesamtheit sich auf die maximale Verbreitung beziehen würde. Die Summen der Quadrate der einzelnen Zahlen gruppieren sich dagegen um den Wert 16 ( $= 4^2$ ). Die Abweichungen sind durch die sprungweise Veränderung der Skalengrade bedingt.

Der aus den Kolumnen 13—15 in Tab. XIII erhaltene Index charakterisiert recht deutlich das Verhältnis der Arten zu den artenverteilenden Faktoren innerhalb des Untersuchungsgebietes in gleicher Weise, wie die Kolumnen 10—12 das Verhältnis der Arten zum Inlande veranschaulichen.

Tabelle XIII. Zusammenfassende Aufstellung über die Frequenzverhältnisse, Verhalten zur Kultur, Vorkommensweise und Anteil der verschiedenen Verbreitungsfaktoren an der Verbreitung der berücksichtigten Arten.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Pflanzenart	Karte Nr.	Seite	Anzahl Abschnitte	Frequenz am Meer nach 5-gr. Skala	Frequenz am Meer nach 10-gr. Skala	Frequenz im Inlande nach 5-gr. Skala	Verhältnis zur Kultur am Meer	Verhältnis zur Kultur im Inlande	Vorkommen in verschiedenen Uferotypen	Verhältnis zum Salzfaktor	Verhältnis zum Wasserfaktor	Verhältnis zur Tangdüngung	Anteil der Standortfaktoren an der Verteilung	Anteil der Kulturfaktoren an der Verteilung	Anteil der Ausbreitungsfaktoren an der Verteilung
<i>Ophioglossum vulgatum</i> L. ....	70	128	92	4	2	3	hmrđ.	hmrđ.	Wiesen- .....	0-1	2-3	0	3	+	2
<i>Equisetum arvense</i> L. ....	110	141	261	7	4	5	apoph. 2	apoph. 3	Kies-, Sand- (Wiesen-)	0-1	2-3	0	3	2	1
( <i>Typha latifolia</i> L.) .....	—	104	5	1	1	1	anthr.	anthr.	Wiesen- .....	0	4	0	0	1	4
<i>Triglochin maritima</i> L. ....	34	105	413	9	5	+	hmrđ.	(anthr.)	Wiesen- .....	1-3	3-4	0	4	0	0
» <i>palustris</i> L. ....	98	139	189	6	3	2	apoph. 1	apoph. 1	Wiesen- .....	0-1	3	0	4	0	1
( <i>Phalaris arundinacea</i> L.) .....	—	—	1	+	+	3	—	apoph. 2	Wiesen- (s.) .....	0	2-3	0	—	—	—
<i>Phleum arenarium</i> L. ....	28	100	47	3	2	+	apoph. 2	anthr.	Wiesen- (s.) .....	0	1	0	3	2	2
<i>Alopecurus ventricosus</i> Pers. ....	133	154	234	7	4	—	apoph. 2	—	Tang- .....	2	3	3	2	2	2
» <i>geniculatus</i> L. ....	148	160	119	5	3	4	apoph. 2	apoph. 3	Tang- .....	0-1	2-3	3	3	1	2
<i>Agrostis stolonifera</i> L. ....	54	120	540	10	5	5	hmrđ.	apoph. 2	Wiesen- .....	0-2	3	0-1	4	0	0
<i>Ammophila arenaria</i> (L.) Link. ....	24	98	44	3	2	1	apoph. 1	apoph. 1	Sand- .....	0	1	0	3	2	1
<i>Weingaertneria canescens</i> (L.) Bernh. ....	—	102	?	?	?	2	apoph. 2	apoph. 2	Sand- .....	0	1	0	3	2	1
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) M. & K. . .	8	89	171	6	3	3-4	anthr.	anthr.	Kies- .....	0-1	1	1-2	2	3	2
<i>Phragmites communis</i> Trin. ....	32	103	70	4	2	4	hmrđ.	hmrđ.	Wiesen- .....	0-2	3-4	0	4	0	1
<i>Molinia coerulea</i> (L.) Moench .....	78	132	121	5	3	5	hmrđ.	hmrđ.	Wiesen- .....	0-1	3	0	4	0	1
<i>Poa pratensis</i> * <i>irrigata</i> (Lindm.)															
Lindb. fil. ....	68	127	345	8	4	3	apoph. 1	apoph. 1	Wiesen- .....	0-1	2	0	4	1	0
» <i>annua</i> L. ....	147	160	192	6	3	5	anthr.	anthr.	Tang-, Rud.- .....	0-2	2-3	2	2	3	2

<i>Puccinellia maritima</i> (Huds.) Parl. .	47	114	157	5	3	—	hmrđ.	—	Wiesen-, (Sand-) .....	3-4	2-3	0	4	0	0
» <i>retroflexa</i> (Curt.) O. R. Holmb. ....	36	106	421	9	5	—	apoph. 1	—	Wiesen-, Tang-, (Fels-) .	3	3	0-2	4	1	+
<i>Festuca arundinacea</i> Schreb. ....	74	130	302	7	4	2	apoph. 2	?	Wiesen- .....	0-2	2-3	0-1	3	2	0
<i>Festuca rubra</i> L. ....	61	124	596	10	5	5	hmrđ.	hmrđ.	Wiesen- .....	0-1	1-2	0(1)	4	0	0
» <i>polesica</i> Zapal. ....	—	101	?	?	2	+	hmrđ.	?	Sand- (s.) .....	0	1	0	4	0	1
<i>Agropyron repens</i> (L.) PB. ....	136	156	417	9	5	5	apoph. 3	anthr.	Sand-, Kies-, Tang-, Rud.- .....	1	2	1-3	2	3	1
» <i>junceum</i> (L.) PB. ....	22	97	106	5	3	—	hmrđ.	—	Sand- .....	1	1	0-1	4	0	0
<i>Elymus arenarius</i> L. ....	23	97	89	4	2	—	apoph. 1	—	Sand-, Kies- .....	1	2	0-1	3	1	2
<i>Scirpus maritimus</i> L. ....	31	103	134	5	3	—	hmrđ.	—	Wiesen- .....	2-3	4	0-2	4	0	1
» <i>rufus</i> (Huds.) Schrad. ....	40	108	168	6	3	+	hmrđ.	hmrđ.	Wiesen- .....	2-3	3	0	4	0	0
» <i>compressus</i> (L.) Pers. ....	99	139	96	4	2	3	apoph. 2	apoph. 3	Wiesen- .....	0-1	2-3	0	3	2	0
» <i>Tabernaemontani</i> Gmel. ...	30	103	231	7	4	+	hmrđ.	hmrđ.	Wiesen- .....	3	4	0-2	4	0	1
» <i>parvulus</i> R. & Sch. ....	41	108	25	2	1	—	hmrđ.	—	Wiesen- .....	3	4	0-1	3	0	2
» <i>pauciflorus</i> Ligthf. ....	39	107	221	6	3	2-3	hmrđ.	hmrđ.	Wiesen- .....	0-3	3	0	4	0	0
» <i>uniglumis</i> Link. ....	33	104	317	8	4	3	hmrđ.	hmrđ.	Wiesen- .....	0-3	3	0-1	4	0	0
<i>Schoenus nigricans</i> L. ....	107	141	27	3	2	3	hmrđ.	hmrphob.	Wiesen- .....	0(-1)	3	0	4	0	0
» <i>ferrugineus</i> L. ....	107	141	16	2	1	4	hmrđ.	hmrphob.	Wiesen- (s.) .....	0	3	0	4	0	0
<i>Carex vulpina</i> * <i>nemorosa</i> (Rebent.) Hiit. ....	122	147	42	3	2	1	apoph. 3	apoph. 3	Wiesen- (Tang-) .....	0-1	2-3	0-3	3	2	1
» <i>disticha</i> Huds. ....	92	136	61	4	2	4	apoph. 2	apoph. 2	Wiesen- (Tang-) .....	0-1	3	0-3	3	2	0
» <i>arenaria</i> L. ....	27	99	108	5	3	1	hmrđ.	apoph. 3	Sand- .....	0	1	0	4	0	0
» <i>Goodenowii</i> Gay ....	80	133	291	7	4	5	apoph. 1	apoph. 1	Wiesen- .....	0(-1)	2-3	0-1	4	1	0
» <i>diversicolor</i> Cr. ....	75	131	423	9	5	5	apoph. 1	apoph. 1	Wiesen- .....	0-1	2-3	0	4	1	0
» <i>panicea</i> L. ....	79	132	180	6	3	5	apoph. 1	apoph. 1	Wiesen- .....	0	2-3	0	4	1	0
» <i>extensa</i> Good. ....	56	121	235	7	4	—	hmrđ.	—	Wiesen- .....	2	2	0-1	4	0	0
» <i>Oederi</i> (Ehrh.) Hoffm. (coll.) .	72	129	309	7	4	5	apoph. 1	apoph. 1	Wiesen- .....	0-1	2-3	0	4	1	0
» <i>lepidocarpa</i> Tausch ....	—	141	9	2	1	3	hmrđ.	hmrphob.	Wiesen- .....	0	3	0	3	0	2
» <i>distans</i> L. ....	71	128	311	7	4	—	hmrđ.	—	Wiesen- .....	1	2	0	4	0	0
<i>Juncus balticus</i> Willd. ....	26	99	9	2	1	+	hmrđ.	hmrđ.	Sand- .....	0-1	3	0	3	0	2

Pflanzenart	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
	Karte Nr.	Seite	Anzahl Abschnitte	Frequenz am Meer nach 5-gr. Skala	Frequenz am Meer nach 10-gr. Skala	Frequenz im Inlande nach 5-gr. Skala	Verhältnis zur Kultur am Meer	Verhältnis zur Kultur im Inlande	Vorkommen in verschiedenen Ufertypen	Verhältnis zum Salzfaktor	Verhältnis zum Wasserfaktor	Verhältnis zur Tangdüngung	Anteil der Standortfaktoren an der Verteilung	Anteil der Kulturfaktoren an der Verteilung	Anteil der Ausbreitungsfaktoren an der Verteilung
<i>Juncus lampocarpus</i> Ehrh. ....	97	139	352	8	4	5	apoph. 2	apoph. 3	Wiesen- .....	0-2	3	0-1	3	2	1
» <i>Gerardi</i> Lois. ....	53	120	483	9	5	+	hmrdr.	hmrdr.	Wiesen- .....	1-2	2	0-1	4	0	0
» <i>bufonius</i> L. (coll.) ....	141	158	294	7	4	4	apoph. 3	anthr.	Tang- .....	0-2	2-3	1-3	2	3	2
<i>Allium schoenoprasum</i> L. ....	3	85	21	2	1	3	hmrdr.	hmrdr.	Fels- (s.) .....	0	1	0	4	0	0
<i>Asparagus officinalis</i> L. ....	151	162	13	2	1	+	anthr.	anthr.	Rud., Sand- .....	0-1	1	0	0	3	2
<i>Herminium monorchis</i> (L.) R.Br. ...	108	141	50	3	2	3	hmrdr.	hmrphob.	Wiesen- (s.) .....	0	2-3	0	4	0	0
<i>Helleborine atropurpurea</i> (Raf.) Sch. & Thell. ....	16	92	44	3	2	2	hmrdr.	hmrdr.	Kies- (s.) .....	0	1	0	4	0	0
<i>Urtica urens</i> L. ....	160	166	45	3	2	5	anthr.	anthr.	Tang-, Rud.- .....	0	2	3	1	4	1
» <i>dioeca</i> L. ....	138	157	399	8	4	5	anthr.	anthr.	Tang-, Rud.- .....	0-1	2	2-3	1	3	2
<i>Rumex crispus</i> L. ....	137	156	498	9	5	5	apoph. 3	anthr.	Tang-, Sand-, Rud.- ...	0-1	1-2	1-3	2	3	2
» <i>maritimus</i> L. ....	145	160	37	3	2	—	anthr.	—	Tang-, Sand- .....	1-2	2-3	2-3	2	2	3
<i>Polygonum lapathifolium</i> L. ....	128	152	115	5	3	4	apoph. 3	anthr.	Tang-, Sand- .....	0-1	1-3	1-3	3	2	2
» <i>persicaria</i> L. ....	127	152	91	4	2	3	apoph. 2	anthr.	Tang-, Sand- .....	0-1	2-3	1-3	3	2	2
» <i>aviculare</i> L. (coll.) .....	139	157	354	8	4	5	apoph. 3	anthr.	Tang-, Sand-, Rud.- ...	0-1	1-2	1-3	2	3	2
» <i>oxyspermum</i> Mey. & Bge	21	95	57	3	2	—	hmrdr.	—	Sand-, (Tang-) .....	1	2	1	3	0	3
<i>Chenopodium album</i> L. ....	158	165	79	4	2	5	anthr.	anthr.	Rud-, (Tang-) .....	0	1-2	0-1	0	2	3
» <i>glaucum</i> L. ....	162	166	27	3	2	+	anthr.	anthr.	Tang- .....	0-1	2-3	3	1	4	2
» <i>rubrum</i> L. ....	129	152	134	5	3	1-2	apoph. 2	anthr.	Tang-, Sand- .....	0-2	2-3	2-3	3	2	2
<i>Atriplex glabrusculum</i> Edm. ....	—	155	6	1	1	—	anthr.?	—	Tang-, Sand- .....	1	2-3	2-3	1	3	3

<i>Atriplex patulum</i> L. ....	157	165	39	3	2	4	anthr.	anthr.	Rud., Tang- .....	0(-1)	2	0-2	0	3	2
» <i>latifolium</i> *deltoideum+															
» * <i>hastifolium</i> + * <i>triangulare</i>															
bei HIRONEN 1933 .....	—	155	488	10	5	1	apoph. 2	anthr.	Tang-, Kies-, Sand- ...	1-2	2	2-3	3	2	2
» <i>latifolium</i> * <i>prostratum</i> (l.c.)	—	154	163	6	3	—	apoph. 2	—	Tang- .....	1-2	2	2-3	3	2	2
» <i>longipes</i> * <i>praecox</i> (Hülph.)															
» <i>Turess.</i> .....	38	107	226	6	3	—	apoph. 1	—	Tang-, Wiesen- .....	2-3	3	1-3	3	1	2
» <i>litorale</i> L. ....	134	155	331	8	4	—	apoph. 1	—	Tang- .....	1-3	2-3	2-3	3	1	2
<i>Obione pedunculata</i> (L.) Moq. ....	45	113	35	3	2	—	hmr.	—	Wiesen- .....	3	2	0	3	0	3
<i>Suaeda maritima</i> (L.) Dum. ....	44	112	116	5	3	—	hmr.	—	Wiesen- .....	3	2-3	0(2)	4	0	1
<i>Salsola kali</i> L. ....	20	95	117	5	3	—	hmr.	—	Sand-, Tang- .....	1	1-2	1-2	4	0	1
<i>Salicornia herbacea</i> L. ....	43	112	121	5	3	—	hmr.	—	Wiesen-, Tang- .....	3	2-3	0(3)	4	0	1
<i>Montia lamprosperma</i> Cham. ....	—	—	1	1	1	—	?	—	Wiesen- .....	?	?	?	?	?	?
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill. (incl. * <i>apeta-</i>															
<i>tala</i> Gaud.) .....	140	158	212	6	3	5	anthr.	anthr.	Tang-, Rud.- .....	0-1	2	0-2	1	3	2
<i>Cerastium caespitosum</i> Gil. ....	117	146	386	8	4	5	apoph. 3	anthr.	Tang-, Wiesen-, Rud.-	0-1	1-2	0-2	2	3	1
» <i>subtetrandrum</i> Murb. ....	—	12	?	?	2	1	?	?	Wiesen- .....	?	?	?	?	?	?
<i>Holosteum umbellatum</i> L. ....	—	101	?	?	2	+	apoph. 3	apoph. 3	Sand- .....	0-1	1-2	1-2	2	3	2
<i>Sagina nodosa</i> (L.) Fenzl .....	65	125	445	9	5	3	apoph. 1	apoph. 1	Wiesen- .....	0-1	2-3	0	4	1	0
» <i>procumbens</i> L. ....	120	147	144	5	3	3	apoph. 3	anthr.?	Wiesen-, Fels- .....	0-1	2	0-1	3	3	1
» <i>maritima</i> G. Don .....	57	121	224	6	3	—	apoph. 1	—	Wiesen-, Tang- .....	2(0)	3(2)	0-1	3	1	2
<i>Honckenya peploides</i> (L.) Ehrh. ...	18	94	180	6	3	—	hmr.	—	Sand- .....	1	1-2	0-1	4	0	0
<i>Spergularia salina</i> Presl .....	37	107	311	7	4	+	hmr.	anthr.	Wiesen-, Tang- .....	3	3	0-2	3	0	2
» <i>marginata</i> (DC.) Kit. ...	46	114	106	5	3	—	hmr.	—	Wiesen- .....	3	2-3	0	4	0	1
<i>Silene maritima</i> v. <i>petraea</i> Fr. ....	12	91	119	5	3	2	hmr.	hmr.	Kies- (s.) .....	0	1	0	4	0	1
( <i>Silene viscosa</i> L.) .....	—	89	1	1	1	—	?	—	Kies- .....	?	?	?	?	?	?
<i>Caltha palustris</i> L. ....	91	136	42	3	2	3	hmr.	hmr.	Wiesen- .....	0(-1)	3	0	4	0	1
<i>Ranunculus sceleratus</i> L. ....	142	159	175	6	3	1	apoph. 1	anthr.	Tang- .....	0-2	3	2-3	3	1	2
» <i>repens</i> L. ....	124	147	155	5	3	5	apoph. 3	apoph. 3	Wiesen-, Tang- .....	0-1	3	0-1	2	3	1
<i>Thalictrum flavum</i> L. ....	87	135	94	4	2	3	apoph. 1	apoph. 1	Wiesen- .....	0-1	3	0-1	3	1	1
( <i>Lepidium latifolium</i> L.) .....	—	162	3	1	1	—	anthr.	—	Rud., (Kies-) .....	1	1	1	0	0	4

Pflanzenart	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
	Karte Nr.	Seite	Anzahl Abschnitte	Frequenz am Meer nach 5-gr. Skala	Frequenz am Meer nach 10-gr. Skala	Frequenz im Inlande nach 5-gr. Skala	Verhältnis zur Kultur am Meer	Verhältnis zur Kultur im Inlande	Vorkommen in verschiedenen Ufertypen	Verhältnis zum Salzfaktor	Verhältnis zum Wasserfaktor	Verhältnis zur Tangdüngung	Anteil der Standortfaktoren an der Verteilung	Anteil der Kulturfaktoren an der Verteilung	Anteil der Ausbreitungsfaktoren an der Verteilung
<i>Cochlearia danica</i> L. ....	1	83	71	4	2	—	hmrđ.	—	Fels- Tang- .....	0-2	1-3	0-3	4	0	1
<i>Cakile maritima</i> (L.) Scop. ....	19	95	186	6	3	+	apoph. 1	anthr.	Sand-, Tang- .....	1-2	1-2	1-2	3	1	2
<i>Isatis tinctoria</i> L. ....	4	86	228	6	3	+	apoph. 1	anthr.	Kies-, Sand- .....	0-1	1	1	3	1	2
<i>Craurbe maritima</i> L. ....	6	88	13	2	1	—	hmrphob.	—	Kies- .....	1	1	1	1	4	1
<i>Radicula palustris</i> Moench .....	144	159	37	3	2	1	anthr.	anthr.	Tang-, Kies-, Sand- ...	1-2	2-3	2-3	2	3	2
<i>Capsella bursa pastoris</i> (L.) Med. ...	163	166	49	3	2	5	anthr.	anthr.	Tang- .....	1-2	2	2-3	1	3	2
<i>Draba incana</i> L. ....	14	92	54	3	2	3	hmrđ.	apoph. 2	Kies- (s.) .....	0	1	0	4	0	0
<i>Erysimum hieraciifolium</i> L. ....	164	167	8	2	1	2	anthr.	anthr.	Kies-, Sand- .....	1	1	0(-1)	1	3	2
<i>Sedum telephium</i> L. ....	2	85	18	2	1	2	hmrđ.	apoph. 3	Fels-, Kies- (s.) .....	0	1	0	3	0	2
<i>Parnassia palustris</i> L. ....	102	139	56	3	2	4	hmrđ.	hmrđ.	Wiesen- .....	0-1	2-3	0	4	0	0
<i>Rubus caesius</i> L. ....	11	90	107	5	3	5	apoph. 3	apoph. 3	Kies-, Sand- .....	0-1	1	0	3	3	1
<i>Potentilla reptans</i> L.	112	144	477	9	5	5	apoph. 2	apoph. 3	Tang-, Sand-, Wiesen- Rud.- .....	0(-1)	1-2	1	3	2	1
» <i>anserina</i> L. ....	141	143	534	10	5	5	apoph. 2	apoph. 3	Tang-, Kies-, Sand-, Wiesen- .....	0-2	2-3	0-3	3	2	1
<i>Filipendula Ulmaria</i> (L.) Maxim. ...	85	135	161	6	3	4	apoph. 1	apoph. 1	Wiesen- .....	0-1	3	0-1	4	1	0
<i>Medicago lupulina</i> L. ....	115	145	292	7	4	5	apoph. 3	apoph. 2	Tang-, Wiesen- .....	0-1	1-2	0-1	2	3	2
<i>Melilotus altissimus</i> Thuill. ....	152	163	59	4	2	1	anthr.	anthr.	Rud., Tang-, Wiesen- .....	0-2	2	0-1	1	3	3
<i>Trifolium fragiferum</i> L. ....	73	129	255	7	4	1	apoph. 2	apoph. 2	Wiesen- .....	1-2	2	1(0)	3	2	0
» <i>repens</i> L. ....	119	146	417	9	5	5	anthr.	anthr.	Wiesen- .....	0-2	2	0-1	2	3	2

<i>Lotus corniculatus</i> L. ....	118	146	371	8	4	5	apoph. 3+	apoph. 3+	Wiesen-	0-1	1-2	0	2	3	2
<i>Tetragonolobus siliquosus</i> (L.) Roth	96	138	182	6	3	2-3	apoph. 1?	apoph. 1?	Wiesen-, Tang-	0-1	2-3	0-1	4	1	0
( <i>Astragalus danicus</i> Retz.) .....	—	165	3	1	1	—	anthr.	—	Wiesen-	?	?	?	?	?	?
( <i>Oxytropis pilosa</i> [L.] DC.) .....	—	102	—	2	1	+	apoph. 1	apoph. 1	Sand- (s.)	0	1	0	2	1	3
<i>Vicia cracca</i> L. ....	82	133	252	7	4	5	apoph. 2	apoph. 3	Wiesen-, Tang-	0-1	2-3	0-1	3	2	2
<i>Lathyrus maritimus</i> (L.) Bigelow ...	7	88	9	2	1	—	anthr.?	—	Kies-, Sand	1	1	1	1	3	3
<i>Geranium robertianum</i> L. ....	15	92	263	7	4	4	apoph. 2	apoph. 1	Kies- (s.)	0	1	0	3	2	0
<i>Linum catharticum</i> L. ....	66	126	402	8	4	4	apoph. 2	apoph. 2	Wiesen-	0-1	2	0	3	2	1
<i>Polygala amarellum</i> Cr. ....	94	137	77	4	2	4	apoph. 3	apoph. 3	Wiesen-	0	2	0	2	3	2
<i>Lythrum salicaria</i> L. ....	88	136	26	2	1	3	apoph. 1	apoph. 1.	Wiesen- (s.)	0	3	0	4	1	0
<i>Hydrocotyle vulgaris</i> L. ....	100	139	88	4	2	4	hmrđ.	apoph. 1	Wiesen-	0-1	3	0	4	0	1
<i>Eryngium maritimum</i> L. ....	25	98	7	2	1	+	hmrđ.	—	Sand-	0-1	1(-2)	0	2	0	3
<i>Chaerophyllum silvestre</i> (L.) Hoffm. ...	125	149	167	6	3	5	anthr.	apoph. 3	Rud.-, Tang-	0-1	1-2	0-2	2	3	2
<i>Bupleurum tenuissimum</i> L. ....	50	117	119	5	3	1	apoph. 1	apoph. 2?	Wiesen-	0-2	1-2	0	3	1	2
<i>Carum carvi</i> L. ....	124	149	113	5	3	5	anthr.	anthr.	Rud.-, Tang-, Wiesen-	0-1	2	0-2	2	3	2
<i>Angelica silvestris</i> L. ....	90	136	103	4	2	3	apoph. 1	apoph. 1	Wiesen-	0	3	0	4	1	1
» <i>litoralis</i> Fr. ....	5	87	37	3	2	—	hmrđ.	—	Kies-	1	1-2	0-1	2	0	3
( <i>Peucedanum palustre</i> [L.] Moench) .	—	—	7	2	1	3	hmrđ.	apoph. 1	Wiesen- (s.)	0	3	0	4	0	0
<i>Heracleum sibiricum</i> L. ....	159	165	39	3	2	5	anthr.	apoph. 3	Tang-, Wiesen-	0-1	2-3	2	1	3	2
<i>Primula farinosa</i> L. ....	105	141	41	3	2	5	hmrđ.	apoph. 1	Wiesen-	0	3	0	4	0	0
<i>Samolus Valerandi</i> L. ....	42	108	18	2	1	1	hmrđ.	hmrđ.	Wiesen-	0-2	3	0	3	0	3
<i>Lysimachia vulgaris</i> L. ....	89	136	12	2	1	3	hmrđ.	hmrđ.	Wiesen- (s.)	0	3	0	4	0	1
<i>Glaux maritima</i> L. ....	55	120	475	9	5	+	hmrđ.	hmrđ.	Wiesen-	2	2-3	0-1	4	0	0
<i>Centunculus minimus</i> L. ....	104	140	7	2	1	1	hmrđ.	apoph. 2	Wiesen-	0(-1)	3	0	2	0	3
<i>Armeria vulgaris</i> (L.) Willd. ....	49	116	57	3	2	1	apoph. 1	apoph. 3	Wiesen-, Sand-	0-3	1-3	0	2	1	3
<i>Centaurium erythraea</i> Rafn .....	63	125	342	8	4	3	apoph. 1	apoph. 2	Wiesen-	1-2	2	0-1	4	0	1
» <i>pulchellum</i> (Sw.) Druce	64	125	219	6	3	1	hmrđ.	anthr.	Wiesen-	1-2	2	0-1	3	0	2
<i>Gentiana uliginosa</i> Willd. ....	67	126	143	5	3	3	hmrđ.	apoph. 1	Wiesen-	0-1	2-3	0	3	+	2
<i>Convolvulus arvensis</i> L. ....	—	102	29	3	2	5	anthr.	apoph. 3	Sand-, Kies- (s.)	0	1	0	2	3	2
<i>Convolvulus sepium</i> L. ....	156	164	26	2	1	1	anthr.?	anthr.?	Tang-, Rud.-	0-1	2-3	1-3	1	3	2
<i>Cynoglossum officinale</i> L. ....	10	90	136	5	3	3	anthr.	anthr.	Kies-, Sand- (s.)	0	1	0	2	3	2

Pflanzenart	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
	Karte Nr.	Seite	Anzahl Abschnitte	Frequenz am Meer nach 10-gr. Skala	Frequenz am Meer nach 5-gr. Skala	Frequenz im Inlande nach 5-gr. Skala	Verhältnis zur Kultur am Meer	Verhältnis zur Kultur im Inlande	Vorkommen in verschiedenen Uferotypen	Verhältnis zum Salzfaktor	Verhältnis zum Wasserfaktor	Verhältnis zur Tangdüngung	Anteil der Standortfaktoren an der Verteilung	Anteil der Kulturfaktoren an der Verteilung	Anteil der Ausbreitungsfaktoren an der Verteilung
<i>Myosotis caespitosa</i> C. F. Schultz	143	159	88	4	2	2-3	apoph. 1	apoph. 1	Tang-, Süßwasser	0-1	3	0-3	3	1	2
<i>Teucrium scordium</i> L.	84	134	25	2	1	3	apoph. 1	apoph. 1	Wiesen-	0	3	0	4	1	0
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	103	140	41	3	2	3	hmrđ.	apoph. 1	Wiesen-	0-1	3	0-1	4	0	0
» <i>hastifolia</i> L.	95	137	82	4	2	2	hmrđ.	hmrđ.	Wiesen-, Tang-	0-1	2-3	0-2	4	0	0
<i>Prunella vulgaris</i> L.	116	146	232	7	4	5	apoph. 3	apoph. 3	Wiesen-	0	1-2	0	2	3	1
<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.	130	152	202	6	3	2	apoph. 2	anthr.	Tang-, Kies-, Sand-	1-2	2-3	2-3	2	2	2
<i>Stachys palustris</i> L.	153	163	29	3	2	2	anthr.	anthr.	Rud.-, Tang-, (Kies-)	0-1	1-3	1-2	1	3	3
<i>Lycopus europaeus</i> L.	146	160	121	5	3	3	hmrđ.	hmrđ.	Tang-, (Süßwasser)	0-1	3	2-3	4	0	0
<i>Mentha arvensis</i> L. + <i>aquatica</i> × arv.	83	134	166	6	3	4	apoph. 1	apoph. 3	Wiesen-	0-1	3	0-1	4	1	0
<i>Solanum dulcamara</i> L.	17	92	78	4	2	2	apoph. 3	apoph. 3	Kies-	1	2-3	0-2	2	1	3
» <i>nigrum</i> L.	161	166	36	3	2	3	anthr.	anthr.	Tang- (s.)	0	2	2	1	4	2
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	155	164	50	3	2	2-3	anthr.	anthr.	Rud.-, Kies- (s.)	0	1-2	0	2	3	2
<i>Odontites rubra</i> Gil.	51	118	195	6	3	4	apoph. 1	anthr.	Wiesen-	0-1	2	0(2)	3	1	2
<i>Euphrasia stricta</i> Host	—	126	—	—	2	4	apoph. 2	apoph. 2	Wiesen- (s.)	0	1-2	0	3	2	2
» <i>brevipila</i> + <i>tenuis</i> Brenn.	—	126	7	1	1	3	apoph. 3	apoph. 2	Wiesen-	0(-1)	2	0	2	3	2
» <i>curta</i> Fr.	—	126	—	—	3	4	apoph. 2	apoph. 2	Wiesen-	0-1	2	0-1	3	2	2
<i>Rhinanthus major</i> Ehrh.	69	127	202	6	3	5	apoph. 2	anthr.	Wiesen-	1	2	0	3	2	1
<i>Pinguicula vulgaris</i> L.	106	141	25	2	1	4	hmrđ.	apoph. 1	Wiesen- (Süßwasser)	0	3	0	4	0	0
<i>Plantago major</i> L.	59	122	388	8	4	5	apoph. 2	anthr.?	Wiesen-, Tang-, Rud.-	0-2	2-3	0-1	3	2	1
» <i>maritima</i> L.	58	122	423	9	5	3	apoph. 1	apoph. 2	Wiesen-, Sand-, Fels-	0-3	1-3	0-1	4	1	0

Plantago coronopus L. ....	60	123	28	3	2	+	apoph. 1-2	anthr.	Wiesen- .....	1-2	2	0-1	2	2	3
Galium aparine L. (incl. Vaillantii DC.)	9	90	18	4	2	5	anthr.	apoph. 3	Kies-, Rud.- .....	0	1	0-1	2	3	2
» uliginosum L. ....	101	139	61	4	2	3	apoph. 3	apoph. 3	Wiesen- (Süßwasser) ...	0-1	3	0	2	3	2
» palustre L. ....	81	133	342	8	4	5	apoph. 2	apoph. 2	Wiesen- .....	0-1	2-3	0-2	3	2	1
Valeriana officinalis L. ....	86	135	122	5	3	4	apoph. 2	apoph. 3	Wiesen-, Kies- .....	0-1	2-3	0-1	3	2	1
Valerianella olitoria Poll. ....	—	167	3	1	1	5	anthr.	anthr.	Rud.-, Tang- .....	0-1	2	0-2	0	3	2
Bellis perennis L. ....	126	150	221	6	3	4	anthr.	anthr.	Wiesen- (s.) .....	0	2	0-1	2	3	2
Aster tripolium L. ....	35	106	295	7	4	—	hmrđ.	—	Wiesen- .....	3	3	0-1	4	0	1
Inula britannica L. ....	123	148	22	2	1	2	anthr.	anthr.	Wiesen- .....	0	2-3	0	2	3	2
» salicina L. ....	93	137	91	4	2	4	hmrđ.	hmrđ.	Wiesen- (s.) .....	0	2	0-1	4	0	0
Matricaria inodora *maritima L. ...	132	152	278	7	4	+	apoph. 1	anthr.	Tang- .....	1-3	2-3	1-3	3	1	2
Tanacetum vulgare L. ....	149	161	16	2	1	2	anthr.	anthr.	Rud.- .....	0	1	0	0	4	1
Artemisia rupestris L. ....	52	119	37	3	2	3	hmrđ.	hmrđ.	Wiesen- (s.) .....	0(-1)	1-2	0	4	0	0
» vulgaris L. ....	150	161	46	3	2	3	anthr.	anthr.	Rud.- .....	0	1	0	0	4	1
» maritima L. ....	48	115	173	6	3	—	hmrđ.	—	Wiesen- .....	1-2	2	0	4	+	0
Tussilago farfara L. ....	109	141	280	7	4	3	apoph. 3	anthr.	Kies-, Sand-, Rud.- ...	0-1	2-3	0-1	3	3	2
Petasites spurius (Retz.) Rchb. ....	—	162	1	1	1	—	spontan	—	Sand- .....	1	1-2	1	1	0	4
Senecio vulgaris L. ....	131	153	234	7	4	5	anthr.	anthr.	Tang-, Sand-, Kies- Rud.-	0-1	2	1-2	2	3	2
» viscosus L. ....	154	164	72	4	2	2	anthr.	anthr.	Rud.-, (Kies-) .....	0	1	0(-1)	0	4	2
Cirsium lanceolatum (L.) Hill .....	114	144	533	10	5	5	anthr.?	anthr.	Rud.-, Kies-, Tang- ...	0-1	1-2	0-1	2	3	2
» arvense (L.) Scop. ....	113	144	477	9	5	5	apoph. 3	anthr.	Tang-, Sand-, Kies-, Rud.-	0-1	1-2	1-2	2	3	2
Leontodon autumnalis L. ....	62	124	511	9	5	5	apoph. 2	apoph. 2	Wiesen- .....	0-2	2-3	0-1	4	2	0
Sonchus arvensis L. ....	135	156	405	8	4	5	apoph. 3	anthr.	Tang-, Sand-, Rud.- ...	1	2	1-2	2	3	2
» asper (L.) Gars. ....	—	167	23	2	1	4	anthr.	anthr.	Rud.-, (Tang-, Sand-) .	0-1	2	0-1	1	3	3
Lactuca tatarica (L.) C. A. Meyer ...	—	162	4	1	1	—	anthr.	—	Sand-, Tang- .....	1	1-2	0-1	1	4	3
» muralis (L.) Fres. ....	13	91	105	5	3	4	apoph. 1	apoph. 2	Kies- (s.) .....	0	1	0	4	1	0
Taraxacum palustre (Ehrh.) Dahlst. .	77	132	75	4	2	3	hmrđ.	hmrđ.	Wiesen- .....	0-1	3	0	3	0	2
» balticum Dahlst. ....	76	132	207	6	3	2	hmrđ.	hmrđ.	Wiesen- .....	1	2-3	0	4	0	1
Hieracium umbellatum L. ....	29	102	38	3	2	4	apoph. 2	apoph. 3	Sand- (s.) .....	0	1	0	3	0	2

## Literatur.

- AHLFVENGREN, F. E., 1888: Växtgeografiska bidrag till Gotlands flora. — Bot. Notiser.
- ALMQUIST, E., 1929: Upplands vegetation och flora. — Acta Phytogeogr. Suec. **1**.
- ANDERSSON, G. & BIRGER, S., 1912: Den norrländska florans geografiska fördelning och invandringshistoria. — Norrländskt handbibl. V. Uppsala & Stockholm.
- ÅNGSTRÖM, A., 1938: Lufttemperatur och temperaturanomalier i Sverige 1901—1930. — Meddel. från Statens Meteor.-Hydrogr. Anst., Bd. **7**, Nr. 2.
- ARRHENIUS, O., 1920: Ökologische Studien in den Stockholmer Schären. — Diss. Stockholm.
- Atlas of Finland 1925.
- BENECKE, W., 1930: Zur Biologie der Strand- und Dünenflora I. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **48**.
- BERGSTEN, F., 1930: Changes of level on the coasts of Sweden. — Geogr. Annaler **12**.  
— 1931: The annual Fluctuation of the Sea-Waterstage on the coasts of Scandinavia and Denmark. — Ibid. **13**.
- Beskrivning till kartbladet Burgsvik jämte Hoburgen och Ytterholmen. — Sv. Geol. Unders., ser. Aa., Nr. 152, 1921.  
— till kartbladet Ronehamn. — Ibid., Nr. 156, 1925.  
— till kartbladet Klintehamn. — Ibid., Nr. 160, 1927.  
— till kartbladet Hemse. — Ibid., Nr. 164, 1927.  
— till kartbladet Slite. — Ibid., Nr. 169, 1928.  
— till kartbladet Katthammarsvik. — Ibid., Nr. 170, 1929.  
— till kartbladet Kappelshamn. — Ibid., Nr. 171, 1933.  
— till kartbladet Fårö. — Ibid., Nr. 180, 1936.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1928: Pflanzensoziologie. — Berlin.
- BRENNER, W., 1916: Strandzoner i Nylands skärgård. — Bot. Notiser.  
— 1921: Växtgeografiska studier i Barösunds skärgård. I. Allmän del och floran. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. **49**.  
— 1927: Der Standort und die ökologischen Faktoren. — Bot. Notiser.
- DU RIETZ, G. E., 1925 a: Gotländische Vegetationsstudien. — Acta Phytogeogr. Suec. **2**.  
— 1925 b: Die regionale Gliederung der skandinavischen Vegetation. — Ibid. **3**.  
— 1925 c: Die Hauptzüge der Vegetation der Insel Jungfrun. — Svensk Bot. Tidskr. **19**.  
— 1925 d: Die Hauptzüge der Vegetation des äusseren Schärenhofs von Stockholm. — Ibid.  
— 1928: Kritik an pflanzensoziologischen Kritikern. — Bot. Notiser.  
— 1932: Zur Vegetationsökologie der ostschwedischen Küstenfelsen. — Beih. zum Bot. Cbl. **49**. Ergänzungsband.
- EISEN, G. & STUXBERG, A., 1869: Gotlands Fanerogamer och Thallogamer. — Upsala.
- EKLUND, O., 1924: Strandtyper i Skärgårdshavet. — Terra **36**.  
— 1931: Über die Ursachen der regionalen Verteilung der Schärenflora Südwest-Finnlands. — Acta Bot. Fenn. **8**.

- ERKAMO, V., 1937: *Centunculus minimus* L. in Koivisto (Ka) gefunden. — Annal. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo **9**.
- FRIES, E. TH., 1914: Några floristiska notiser från Gotland — Svensk Bot. Tidskr. **8**.  
 — 1917: Några gotländska växtlokaler. — Ibid. **11**.  
 — 1920: Några gotländska växtlokaler. — Ibid. **14**.  
 — 1925: Några gotländska växtlokaler. — Ibid. **19**.
- FÖRMAN, I., 1930: *Phyllitis*, *Helichrysum* och *Eryngium* på Gotland. — Bot. Notiser.
- HAMBERG, H. E., 1909: Molnighet och solsken på den skandinaviska halvön. — Bih. till Meteor. iakttagelser i Sverige **50**.
- HEGI, G., 1906—: Illustrierte Flora von Mittel-Europa. — München.
- HESSELMAN, H., 1909 a: Om flygsandfältet på Fårön och skyddsskogslagen af den 24 juli 1903. — Meddel. fr. Statens Skogsförsöksanstalt **5**.  
 — 1909 b: Vegetationen och skogsväxten på Gotlands hällmarker. — Ibid.  
 — 1917: Studier över salpeterbildningen i naturliga jordmåner och dess betydelse i växtekologiskt avseende. — Ibid. **13—14**, Bd. I.
- HIITONEN, I., 1933: Suomen kasvio. — Helsinki.
- HOLMGREN, V., 1921: Bidrag till tångävjans ekologi. — Bot. Notiser.
- HÅRD AV SEGERSTAD, F., 1924: Sydsvenska florans växtgeografiska huvudgrupper. — Akad. avhandl. Malmö.
- HÄYRÉN, E., 1914: Über die Landvegetation und Flora der Meeresfelsen von Tvärminne. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. **39**.
- JOHANSSON, K., 1897: Hufvuddragen af Gotlands växttopografi och växtgeografi grundade på en kritisk behandling af dess kärlväxtflora. — Kgl. Sv. Vet. Akad. Handl. **29**.  
 — 1910: Nyare bidrag till kännedomen om Gotlands kärlväxtflora. — Bot. Notiser.
- KERÄNEN, J., 1925: Temperaturkarten von Finnland. — Mitteil. d. Meteor. Zentralanst. d. finnischen Staates, Nr. 17.
- KIHLMAN, A. O., 1890: Pflanzenbiologische Studien in Russisch Lappland. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. **6**.
- KJELLMAN, F. R., 1877: Über die Algenvegetation des Murmanschen Meeres an der Westküste von Novaja Semlja und Wajgatsch. — Nova Acta Regiae Soc. Scient. Upsaliensis.
- KORHONEN, W. W., 1925: Niederschlagskarten aus Finnland. — Mitteil. d. Meteor. Zentralanst. d. finnischen Staates, Nr. 1.
- LANGE, TH., 1911: Bidrag till kännedomen om Gotlands Taraxacumflora. — Bot. Notiser.
- LEIVISKÄ, I., 1908: Über die Vegetation an der Küste des Bottnischen Meerbusens zwischen Tornio und Kokkola. — Fennia **27**.
- LEMBERG, B., 1933: Über die Vegetation der Flugsandgebiete an den Küsten Finnlands. I. Teil. Die Sukzession. — Acta Bot. Fenn. **12**.
- LINDBERG, H., 1936: *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Meyer i Norden. — Sv. Bot. Tidskr., **30**.
- LINDMAN, C. A. M., 1926: Svensk fanerogamflora. 2. uppl. — Stockholm.
- LINKOLA, K., 1916, 1921: Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. I—II. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. **45**. Nr. 1 u. 2.  
 — 1937: Warum meidet die Schwarzerle die Ufer des Ladogases? — Annal. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo **9**.
- LINNÉ, C. VON, 1745: Öländska och Gothländska Resa. — Upsala.  
 — 1751: Philosophia botanica. — Stockholm.  
 — 1754: Stationes plantarum. — Stockholm.

- MEYER, R. & BAUMAN, G., 1927: Mittelwerte der Temperatur 1886—1910. Beiträge zur Klimakunde des Ostbaltischen Gebietes, I. — Korresp.-Blatt d. Naturf.-Vereins zu Riga **59**.
- MUNTHE, H., 1913: Drag ur Gotlands odlingshistoria. — Sv. Geol. Unders., ser. Ca, Nr. 11.
- MUNTHE, H., HEDE, J. E., och VON POST, L., 1925: Gotlands geologi. — Sv. Geol. Unders., ser. C., Nr. 331.
- MUNTHE, H. m. fl., siehe Beskrivning till kartbladet Burgsvik u. s. w.
- NORRLIN, J. P., 1871: Flora Kareliae Onegensis. I. — Notiser ur Sällsk. pro F. Fl. Fenn. Förhandl. **13**, ny serie **10**.
- OSTENFELD, C. H., 1906: Preliminary Remarks on the Distribution and the Biology of the *Zostera* of the Danish Seas. — Dansk Bot. Tidskr. **27**.
- PALMGREN, A., 1912: *Hippophaës rhamnoides* auf Åland. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. **36**.
- 1915—1917: Studier öfver löfängsområdena på Åland. Ett bidrag till kännedomen om vegetationen och floran på torr och frisk kalkhaltig grund. I—III. — Ibid. **42**.
- 1922: Über Artenzahl und Areal sowie über die Konstitution der Vegetation. Eine vegetationsstatistische Untersuchung (Übers. der vorigen Arbeit, Teil III.) — Acta Forest. Fenn. **22**.
- 1925: Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter sowie der Zufall und die säkulare Landhebung als pflanzengeographische Faktoren. — Fennia **46**, Nr. 2.
- 1927: Die Einwanderungswege der Flora nach den Ålandsinseln. — Acta Bot. Fenn. **2**.
- REVENTLOW, A., 1863: Om Marskdannelsen paa Vestkysten av Hertugdømmet Slesvig. Kjøbenhavn.
- RIDELIUS, H. K. G., 1933: Några för Gotland nya växter. — Svensk Bot. Tidskr. **27**.
- SAMUELSSON, G., 1922: Floristiska fragment. IV. — Svensk Bot. Tidskr. **16**.
- 1937: *Polygonum oxyspermum* Mey. & Bge. und *P. Raii* Bab. ssp. *norvegicum* Sam. n. ssp. — Acta Horti Bergiani **11**.
- SERNANDER, R., 1917: De nordeuropeiska hafvens växtregioner. — Svensk Bot. Tidskr. **11**.
- SRESNEVSKY, B., 1913: 25-årige Mittelwerte der Niederschlagsmenge, Anzahl der Niederschlagstage und Temperatur für den Zeitraum 1886—1910. — Bericht über die Ergeb. d. Beobacht. für das Liv-Est-Kurländische Regenstationennetz herausgegeben von der Kais. Livländ. Gemeinnützigen u. Ökon. Sozietät.
- Statens Meteorologisk-Hydrografiska Anstalt, Årsbok 1937.
- STERNER, R., 1922: The continental element in the flora of South Sweden. — Geogr. Annal. **4**.
- 1933: Vegetation och flora i Kalmarsunds skärgård. — Acta Horti Gotoburgensis **8**.
- 1938: Flora der Insel Öland. — Acta Phytogeogr. Suec. **9**.
- SVEDELIUS, N., 1901: Studier öfver Östersjöns hafsalgflora. — Akad. afhandl. Upsala.
- ULVINEN, A., 1937: Untersuchungen über die Strand- und Wasserflora des Schärenhofes am mittleren Mündungsarm des Flusses Kymijoki in Südfinnland. — Annal. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo **8**.
- WAHLENBERG, G., 1805: Utkast till Gotlands Flora. — Kgl. Vet. Akad. Handl. **21**, afd. III.
- WALLÉN, A., 1924: Nederbördskartor över Sverige. — Meddel. från Statens Meteor.-Hydrogr. Anst., Bd. **2**, Nr. 3.
- WARMING, E., 1906: Dansk Plantevækst. 1. Strandvegetation. — København & Kristiania.
- WITTING, R., 1918: Hafsytan, geoidytan och landhöjningen utmed Baltiska hafvet och vid Nordsjön. — Fennia **39**.
- YAPP, R. H., JOHNS, D. and JONES, O. T., 1917: The salt marshes of the Dovey Estuary. — Journ. of Ecol. **4—5**.

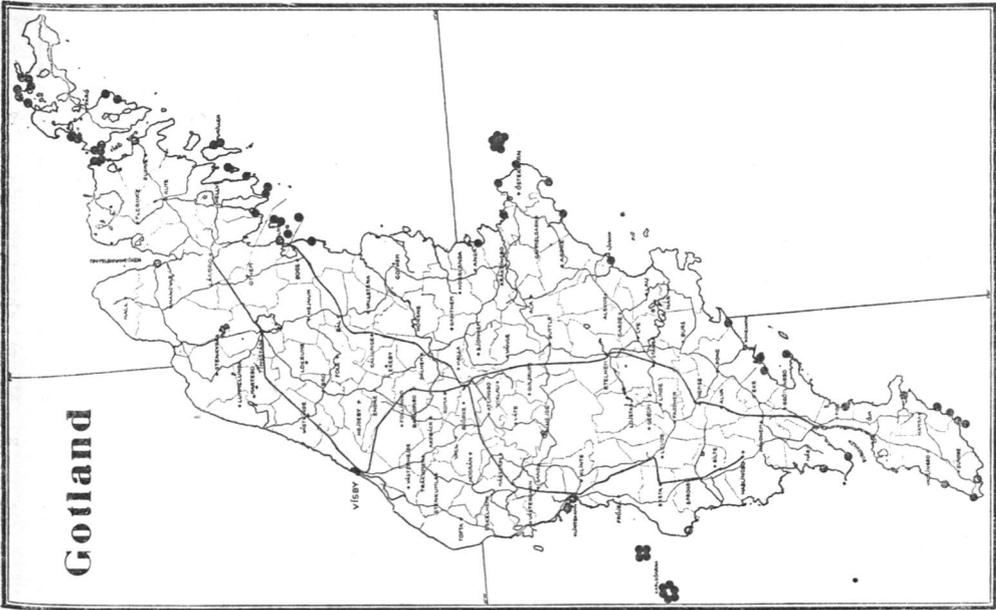
Karten 1—165.

### *Zeichenerklärung zu den Karten.*

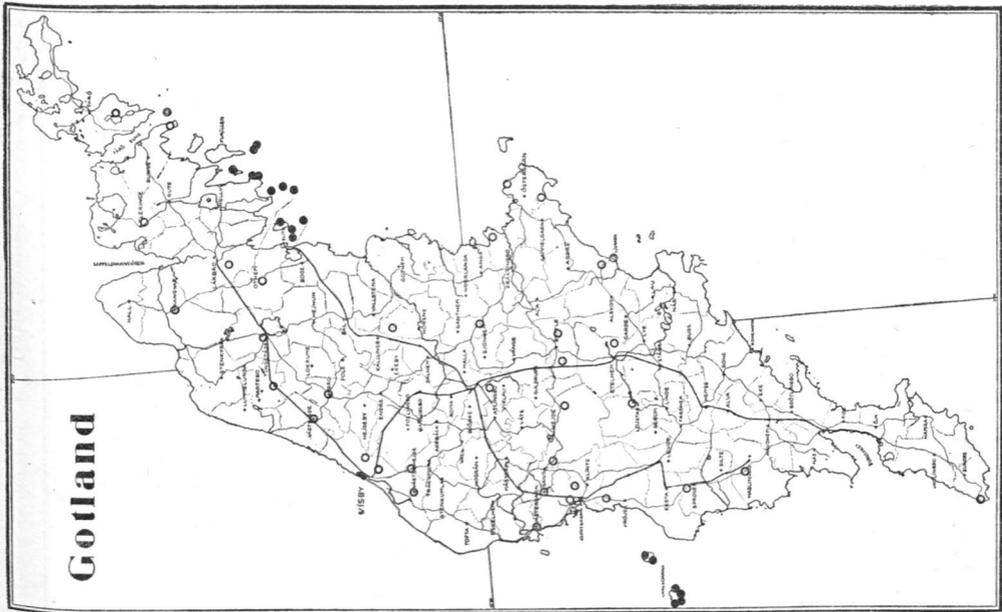
Wenn auf der Karte nichts anderes angegeben ist, bedeutet:

- = Vorkommen vom Verfasser konstatiert.
- = Vorkommen nach Literaturangaben.
- + = Fundort, wo die Art höchst wahrscheinlich ausgegangen ist.

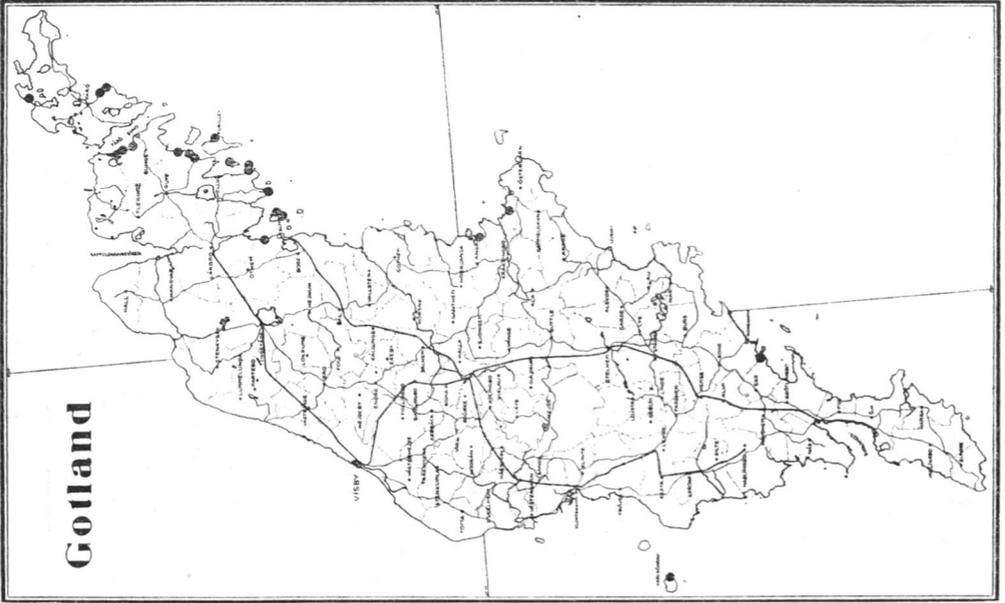
Ein Ring um das Zeichen für die Kirche des Kirchspiels bedeutet, dass die Lage des Fundplatzes im Kirchspiel in der Literatur nicht näher angegeben wird. Die Inlandvorkommen sind in der Regel mit einem ungefüllten Ring bezeichnet, auch wenn sie sich auf eigene Beobachtungen des Verfassers gründen. Literaturangaben, die sich mit meinen eigenen Beobachtungen decken, treten auf den Karten nicht in Erscheinung.



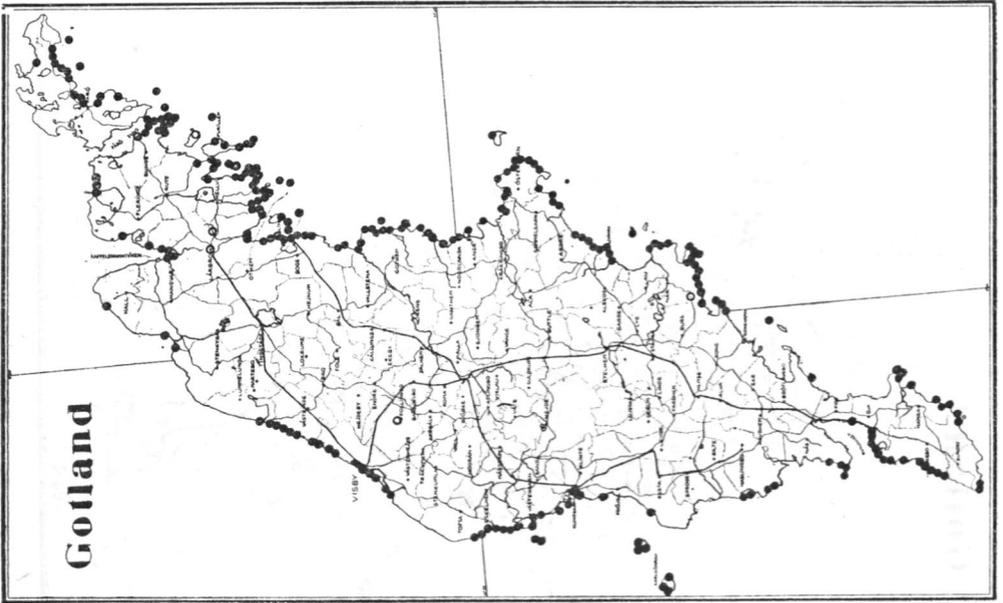
1. *Cochlearia danica*.



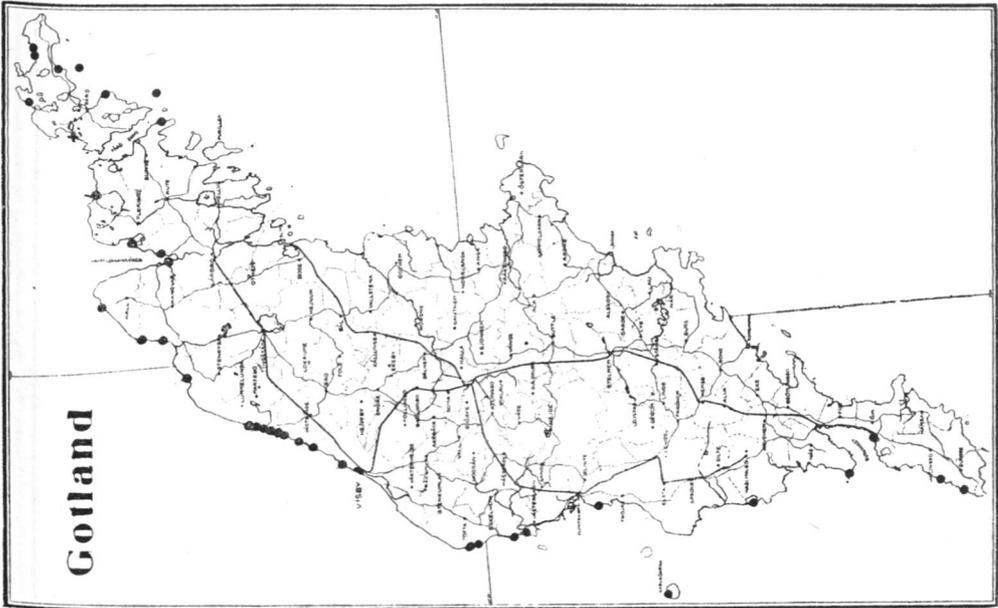
2. *Sedum telephium*.



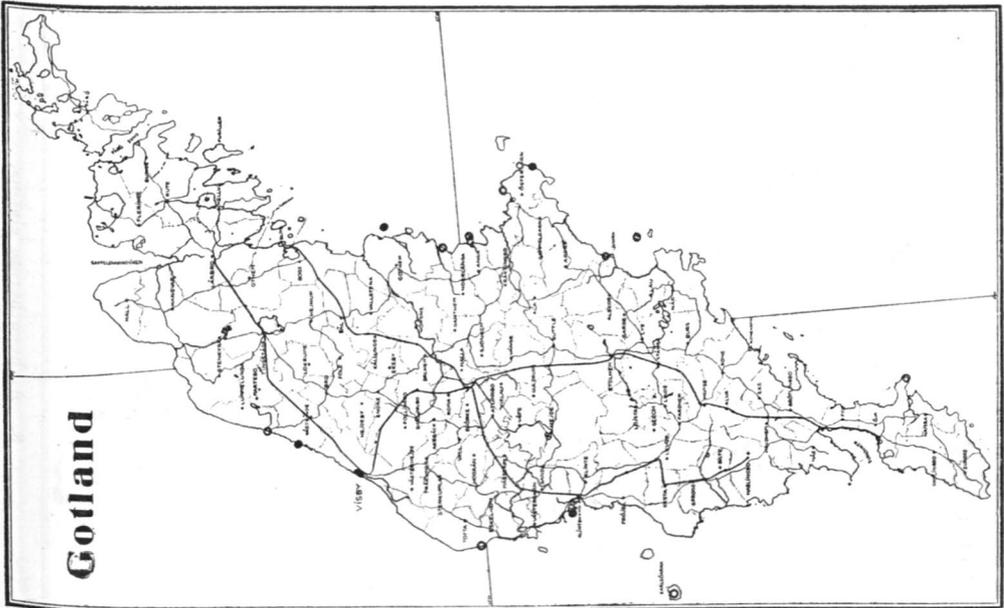
3. *Allium schoenoprasum*.



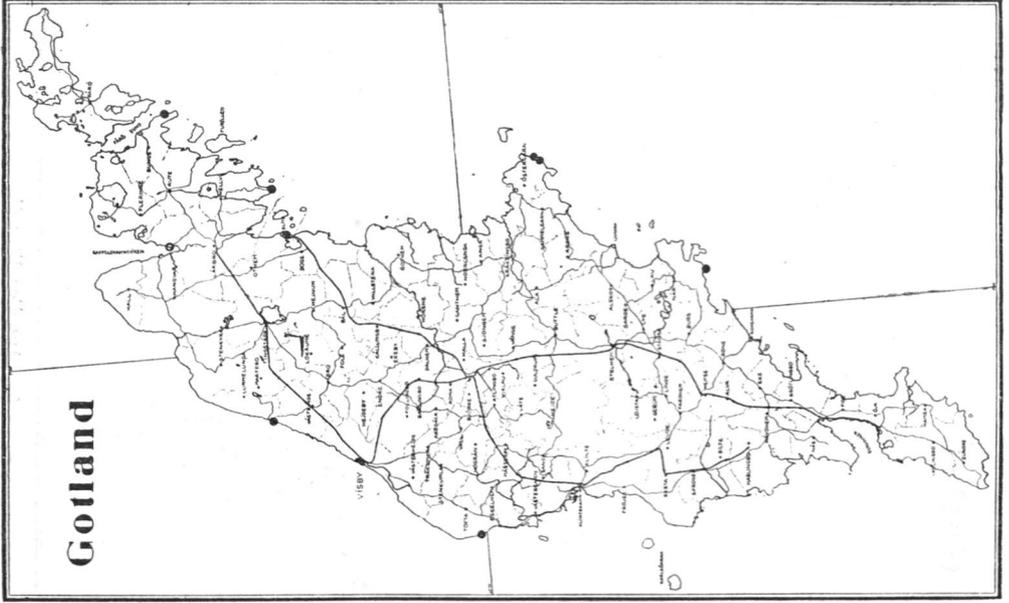
4. *Isatis tinctoria*.



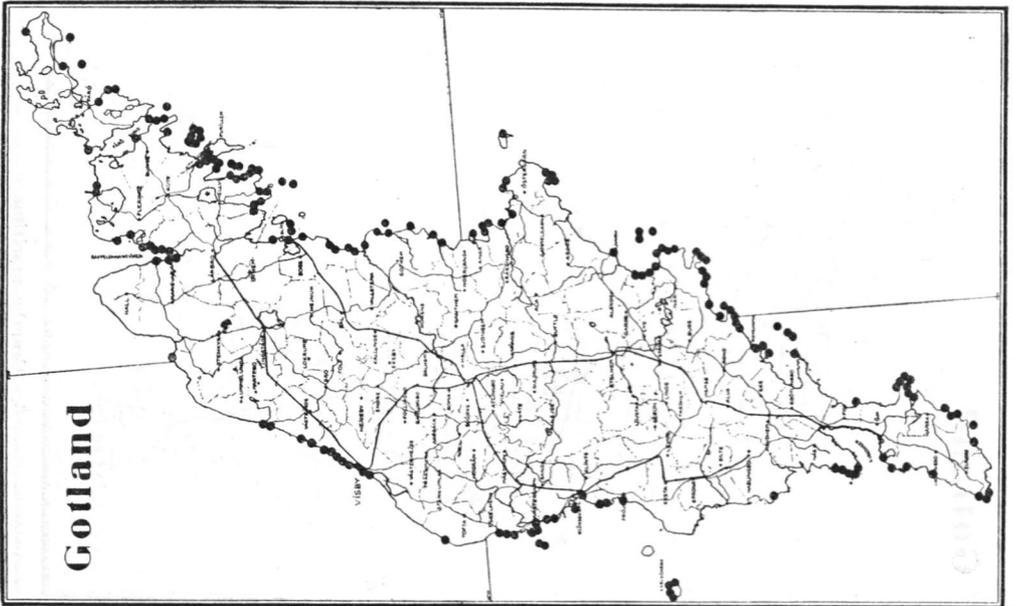
5. *Angelica litoralis*.



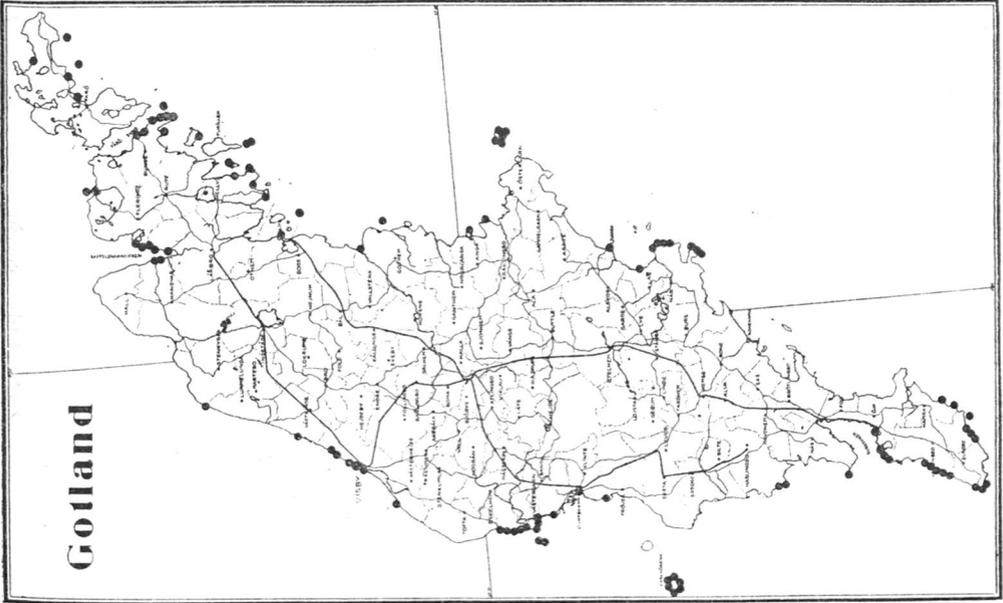
6. *Crambe maritima*.



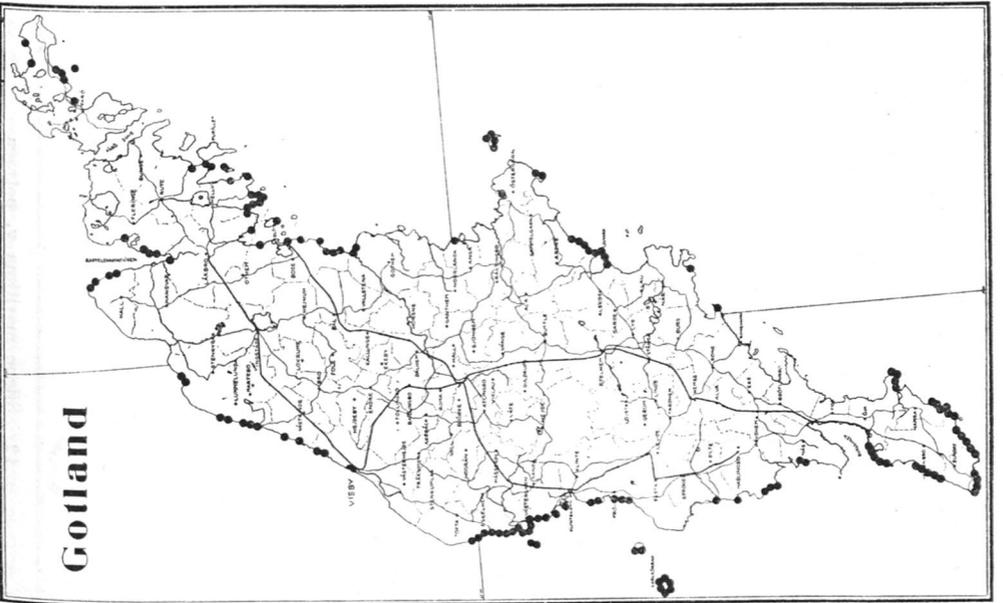
7. *Lathyrus maritimus*.



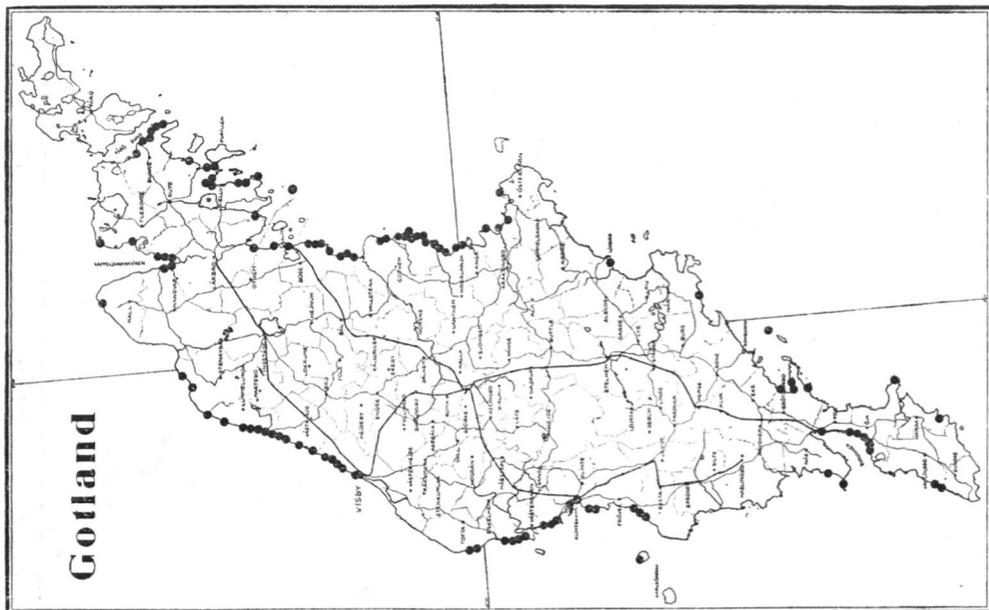
8. *Arrhenatherum elatius*.



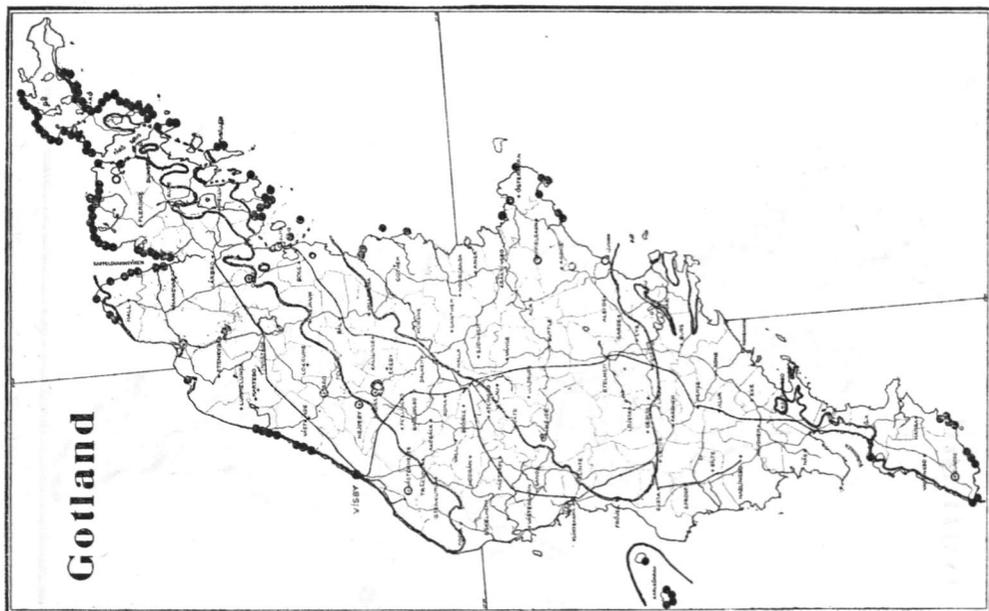
9. *Galium aparine*.



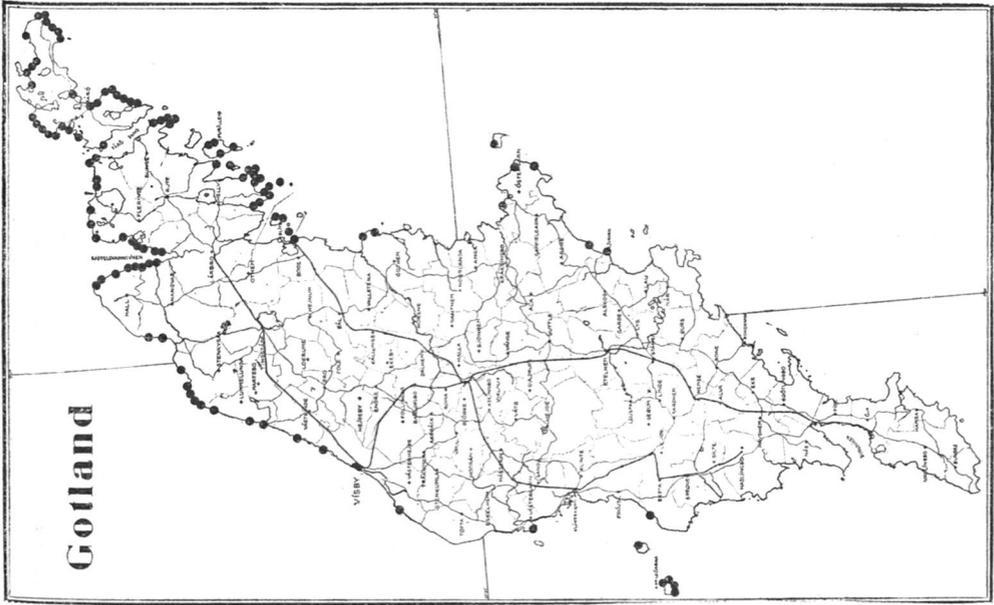
10. *Cynoglossum officinale*.



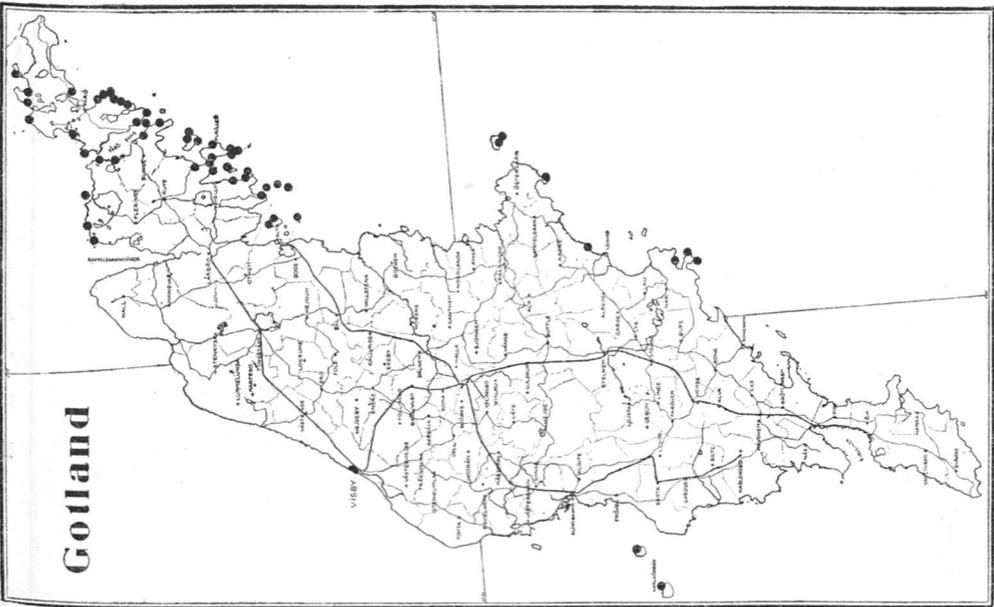
11. *Rubus caesius*.



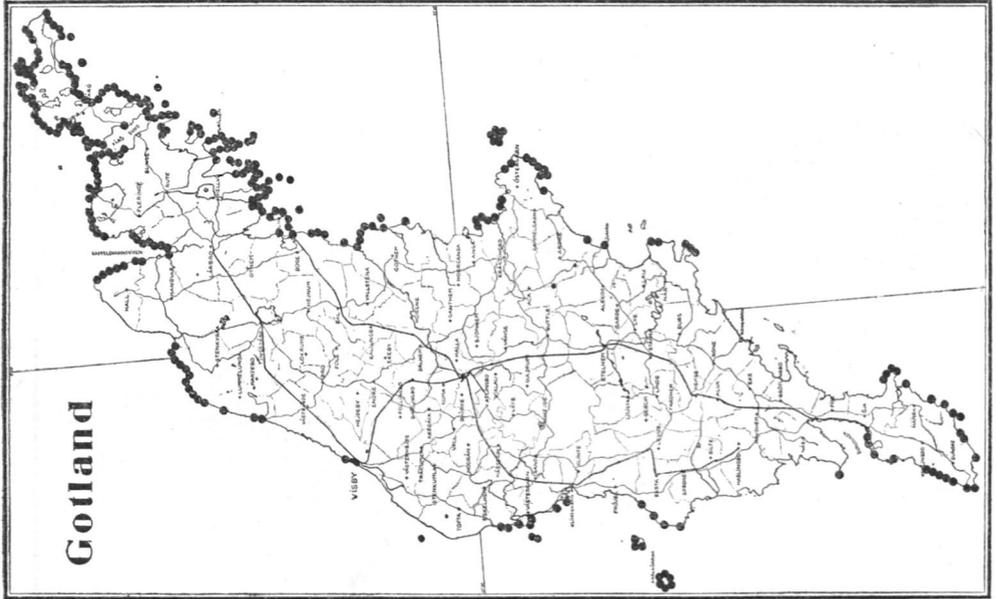
12. *Silene maritima* v. *petraea*.



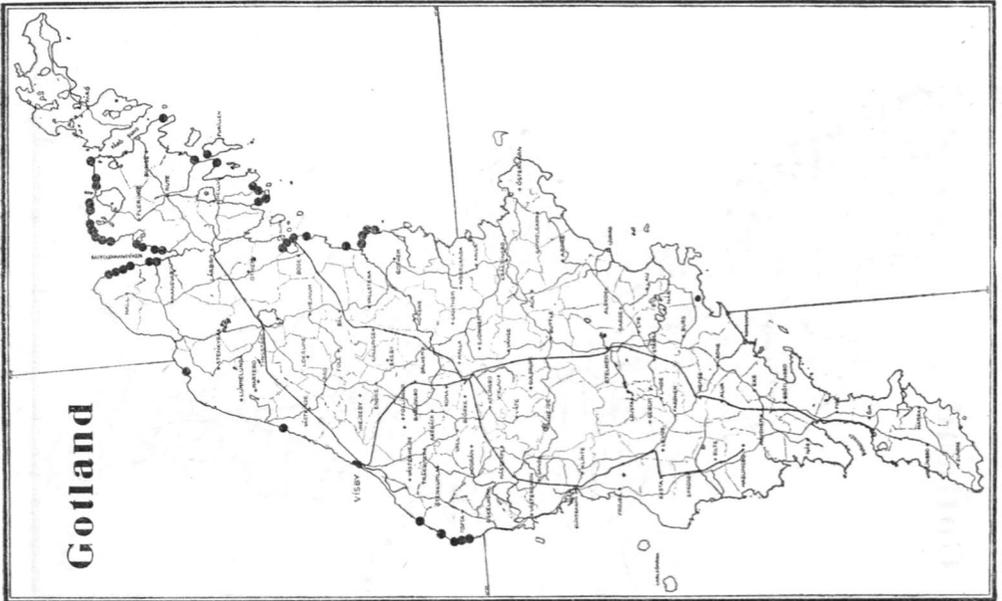
13. *Lactuca muralis*.



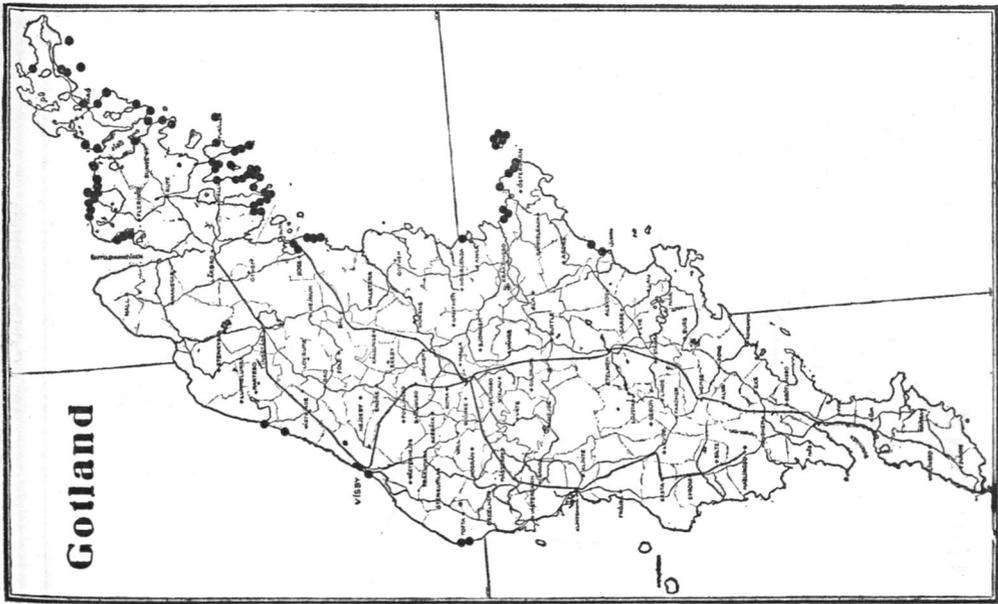
14. *Draba incana*.



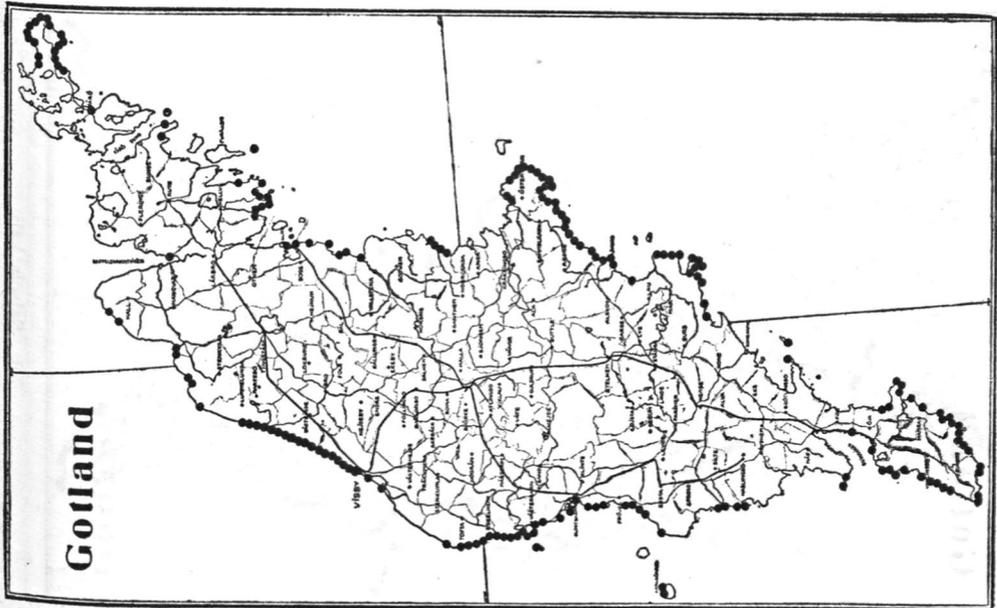
15. *Geranium robertianum*.



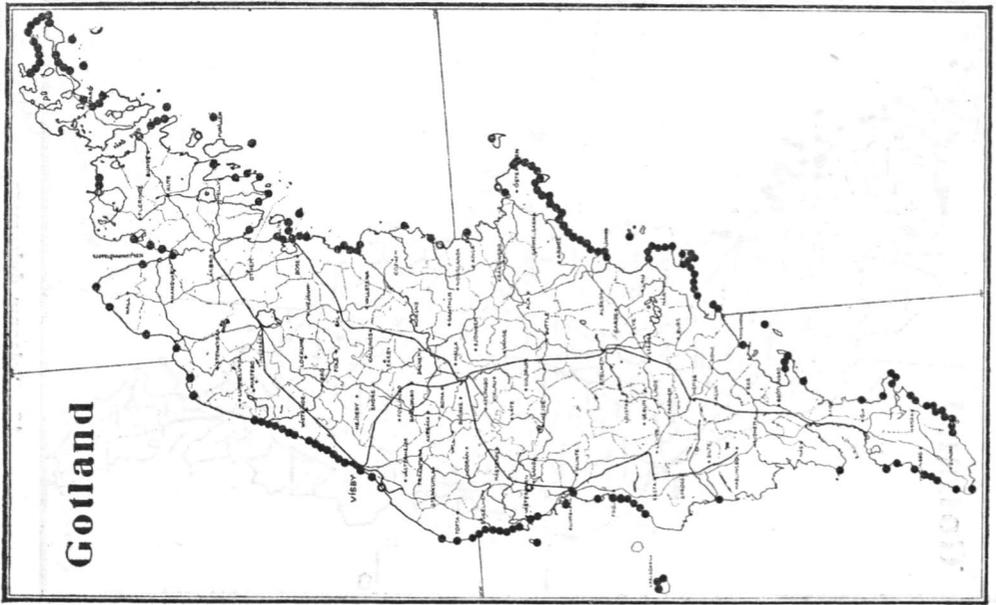
16. *Helleborine atropurpurea*.



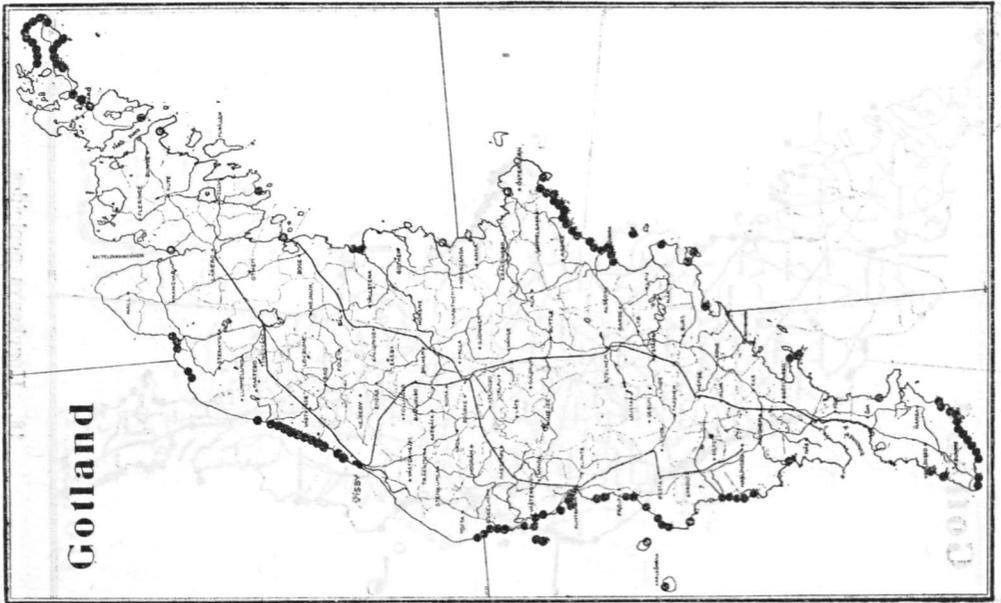
17. *Solanum dulcamara*.



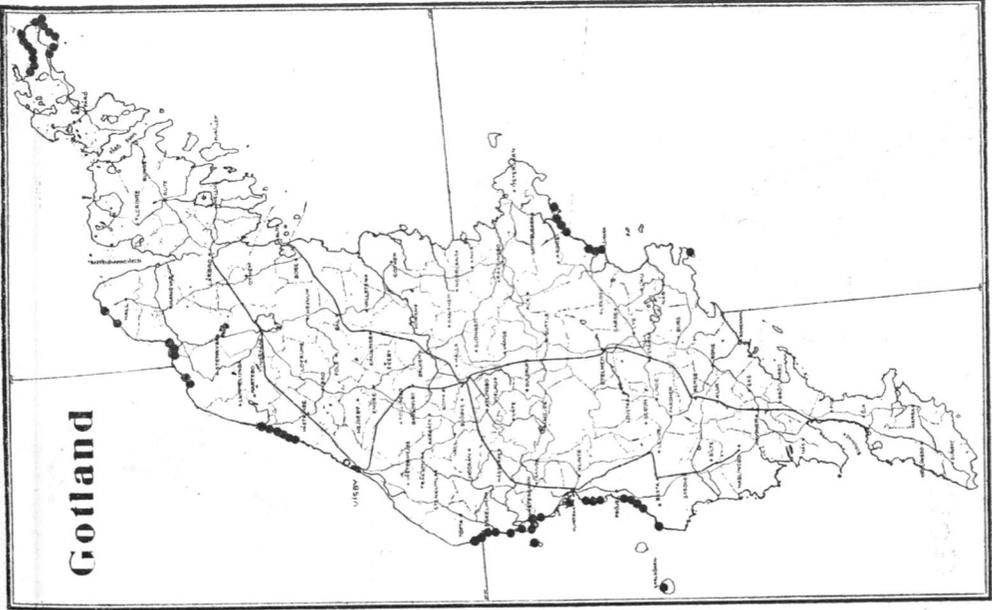
18. *Honckenya peploides*.



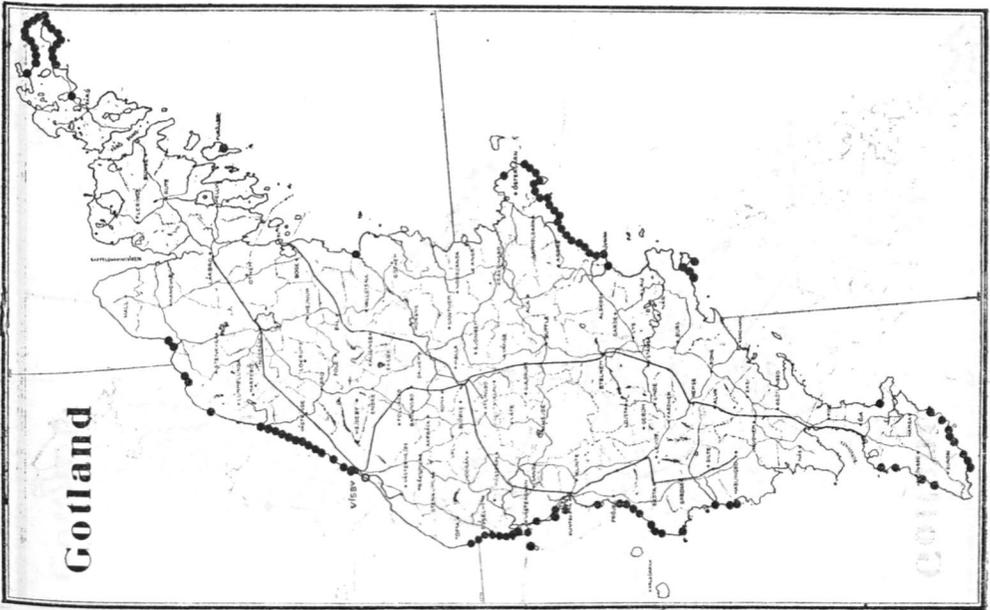
19. *Cakile maritima*.



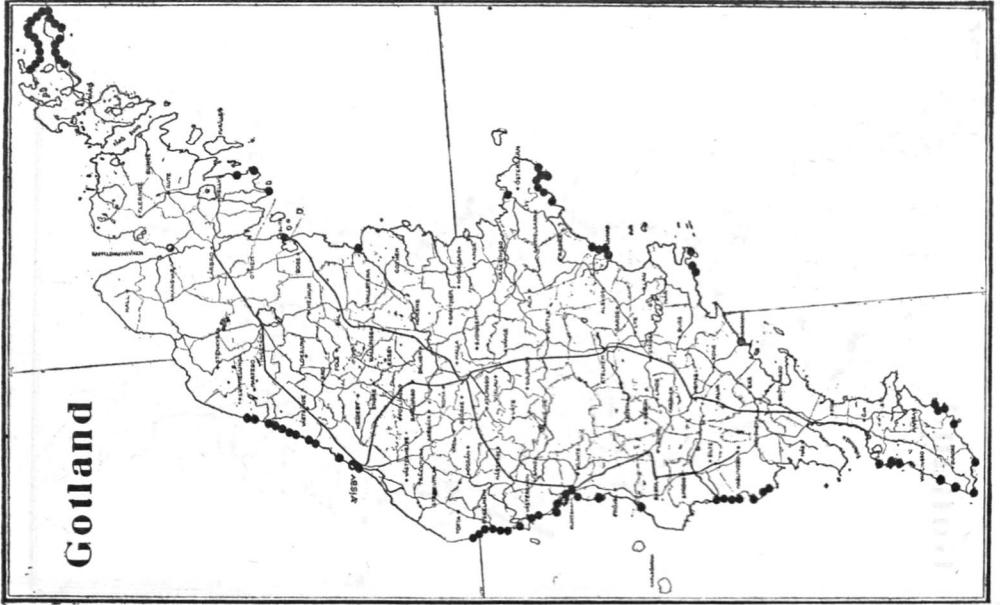
20. *Salsola kali*.



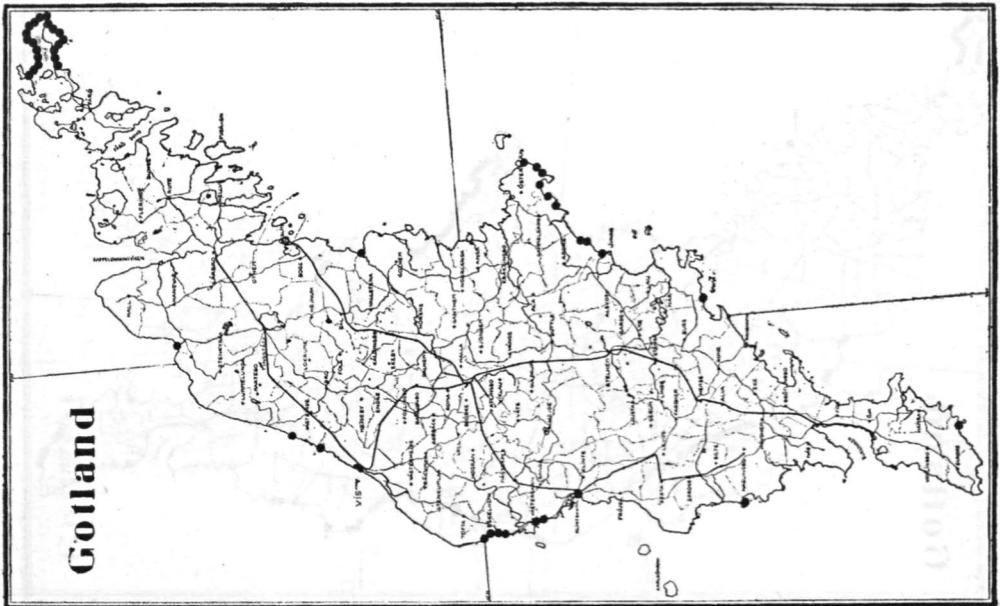
21. *Polygonum oxyspermum*.



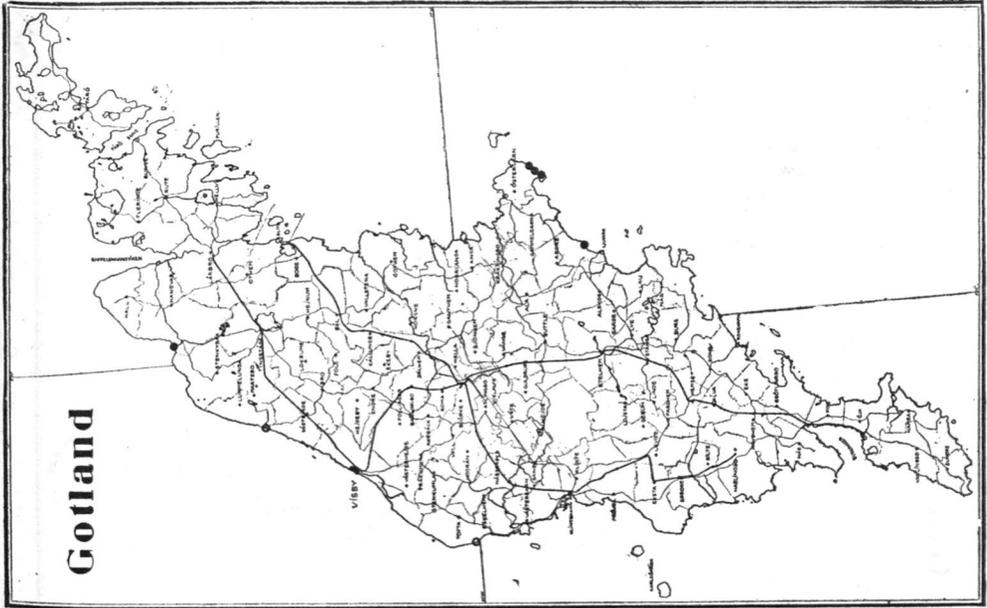
22. *Agropyron junceum*.



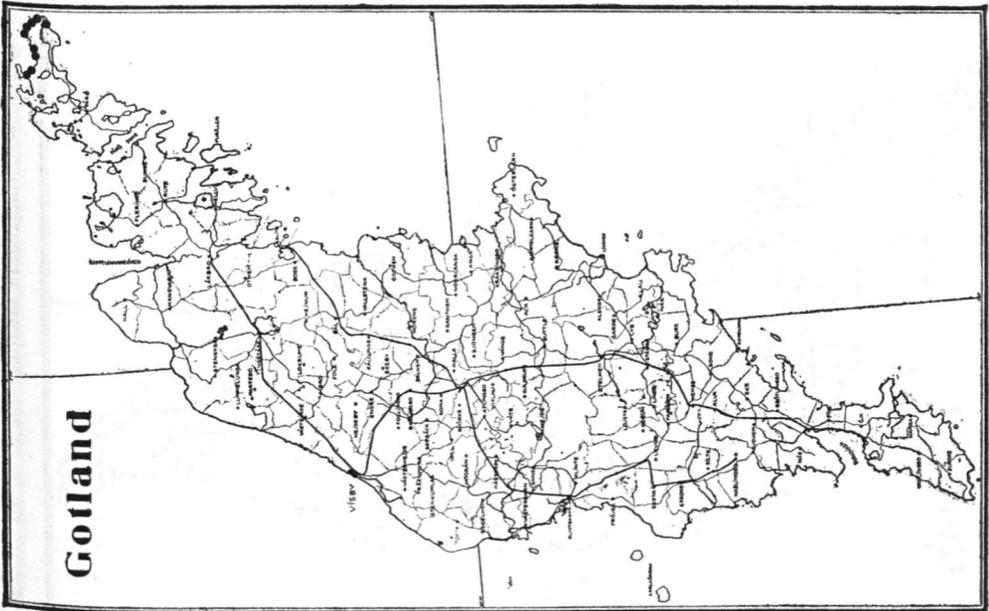
23. *Elymus arenarius*.



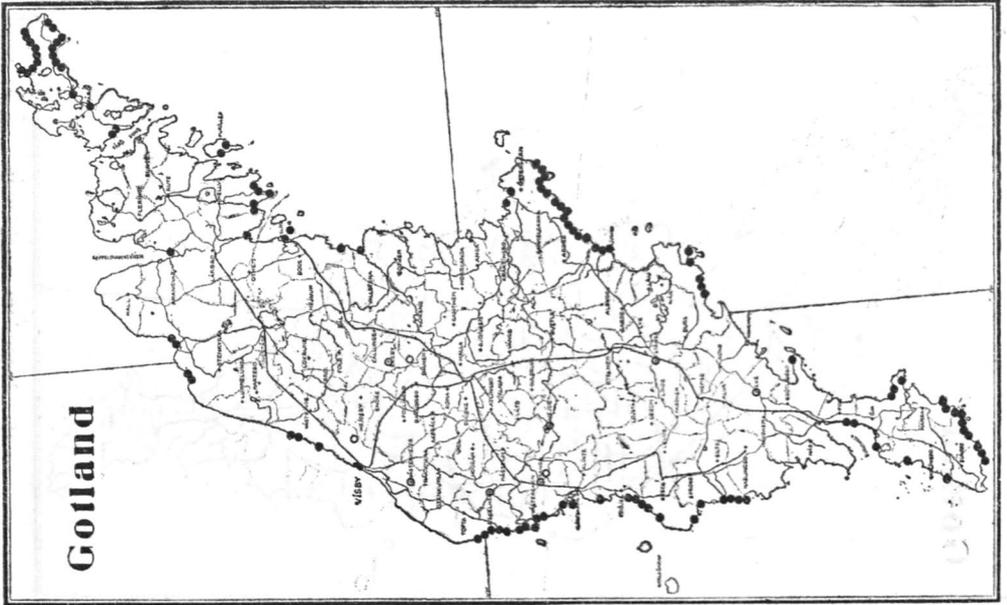
24. *Ammophila arenaria*.



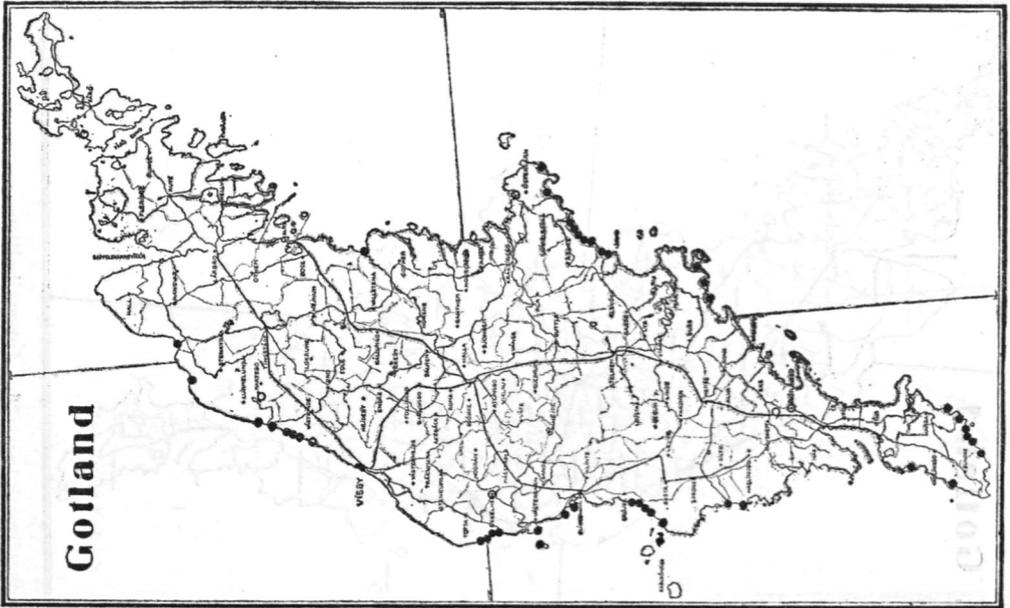
25. *Eryngium maritimum*.



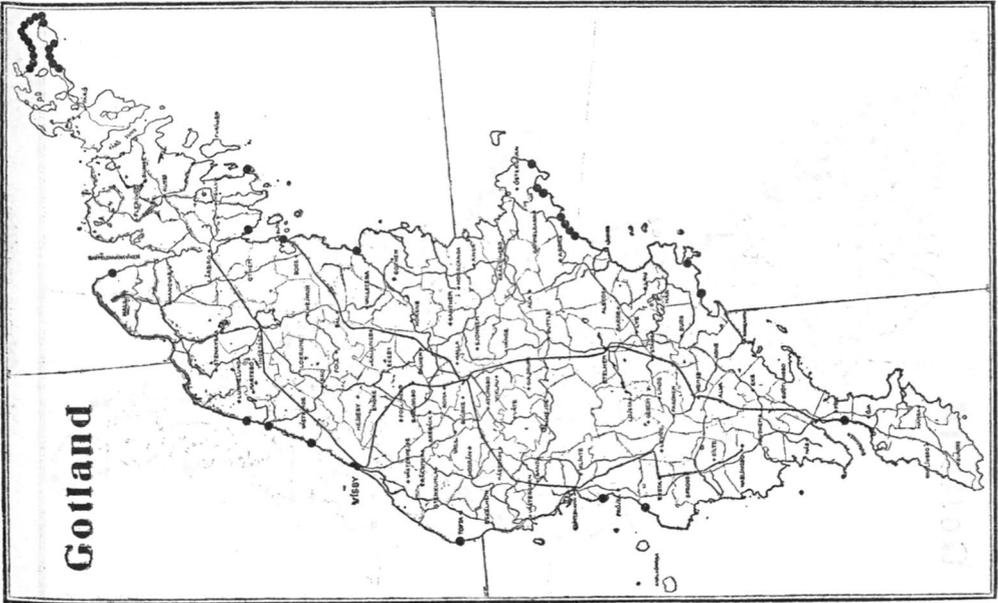
26. *Juncus balticus*.



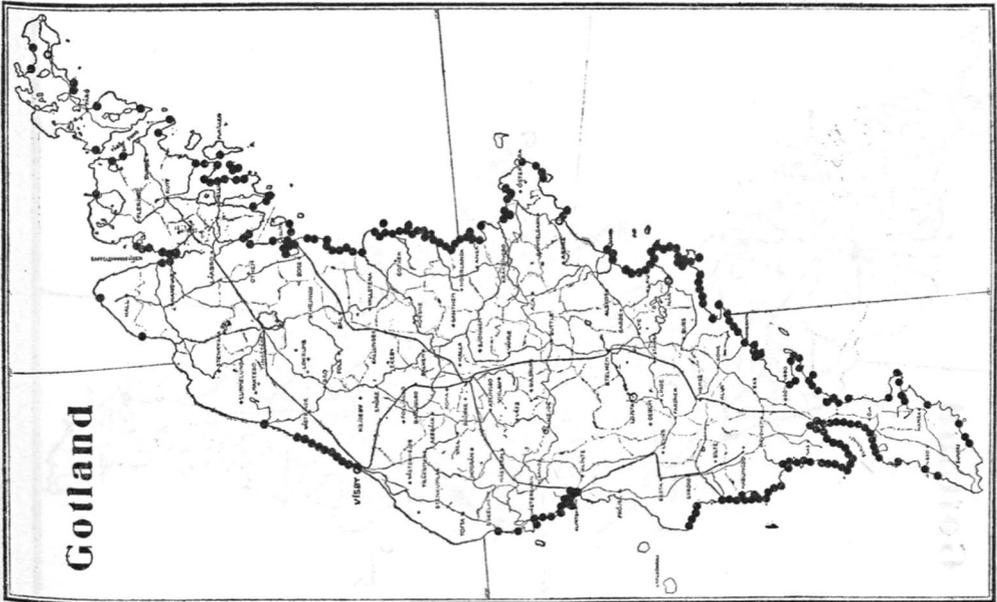
27. *Carex arenaria*.



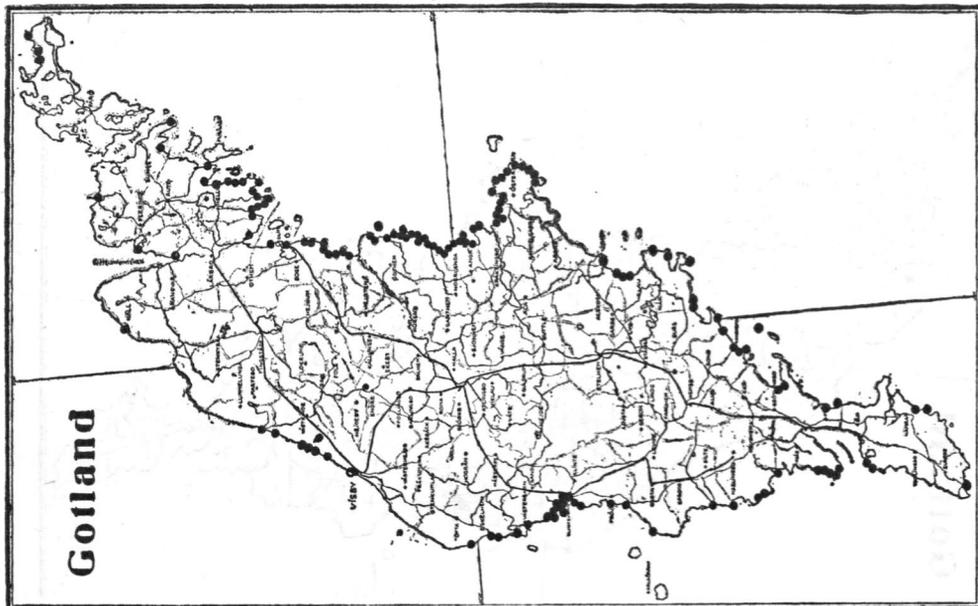
28. *Phleum arenarium*.



29. *Hieracium umbellatum*.



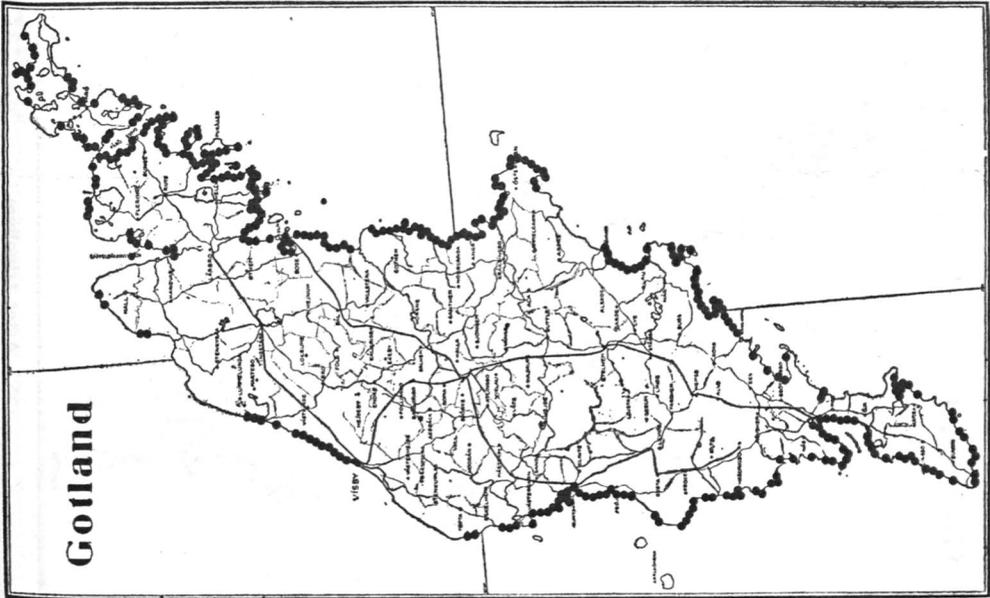
30. *Scirpus Tabernaemontani*.



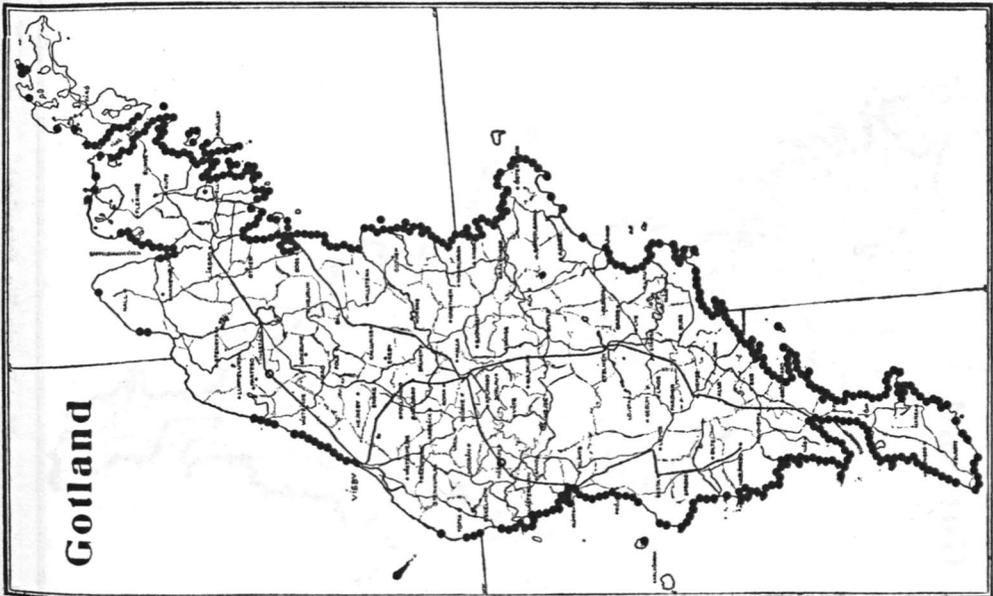
31. *Scirpus maritimus*.



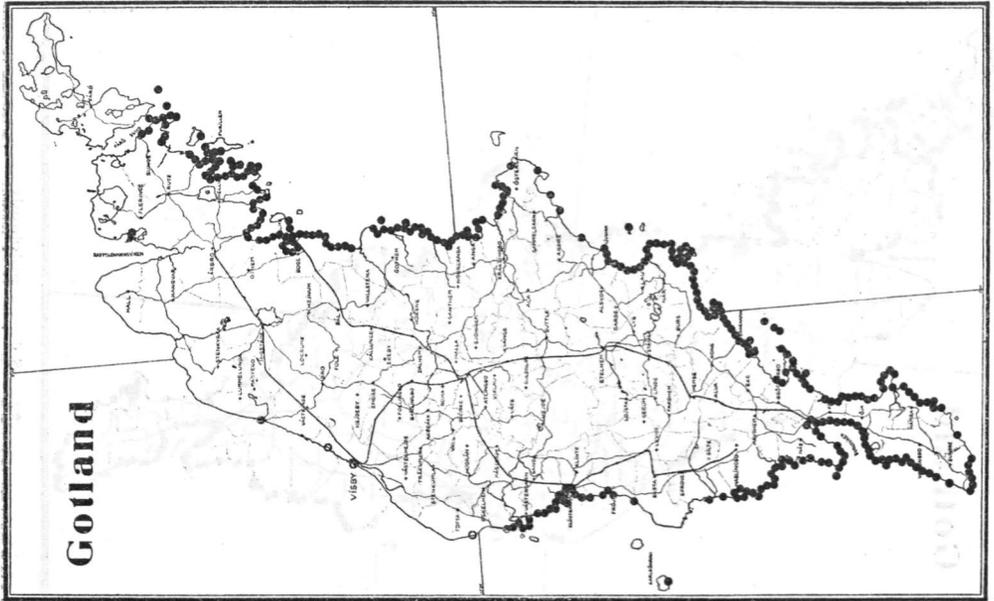
32. *Phragmites communis*.



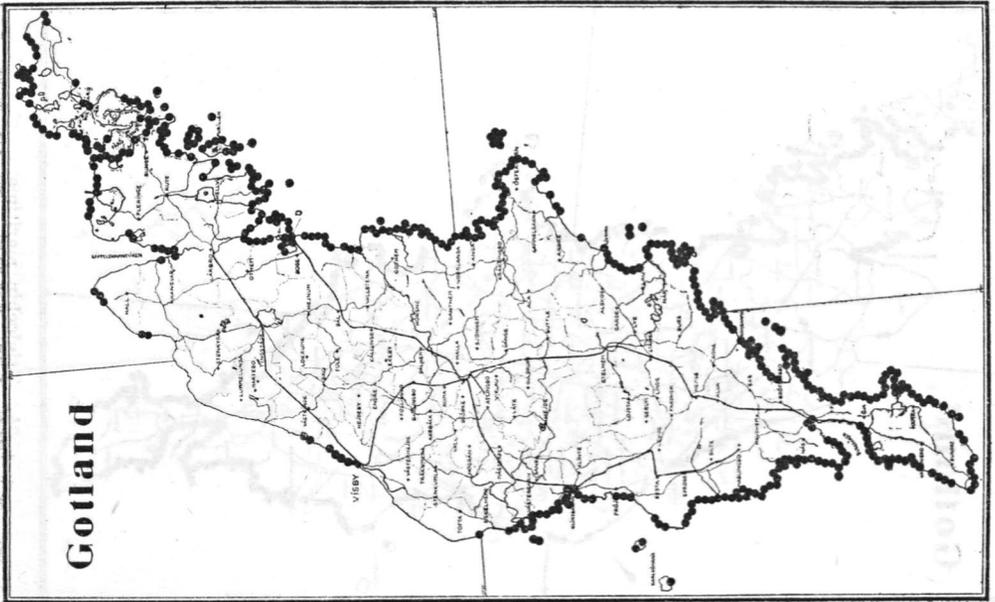
33. *Scirpus uniglumis*.



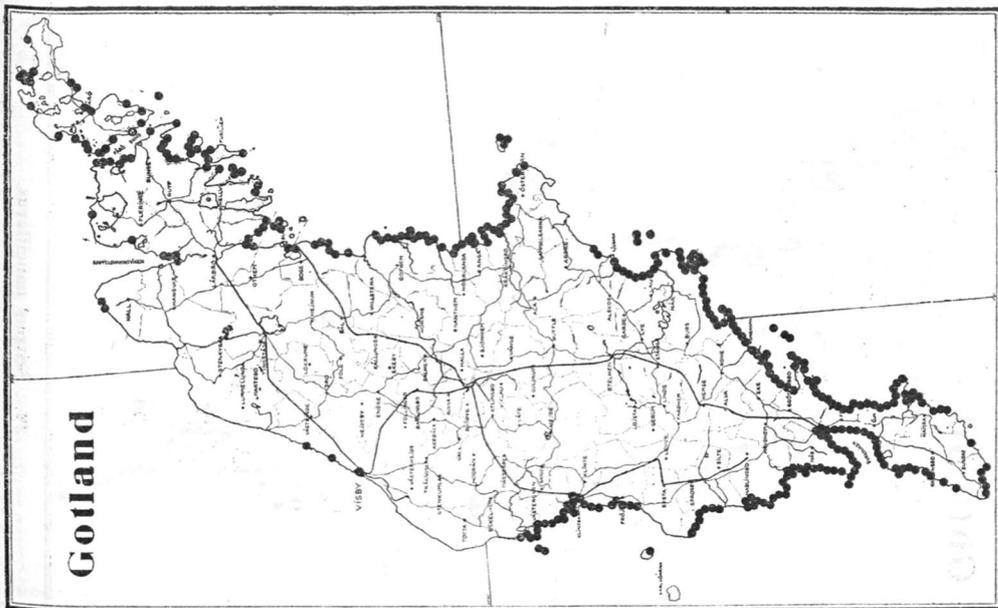
34. *Triglochin maritima*.



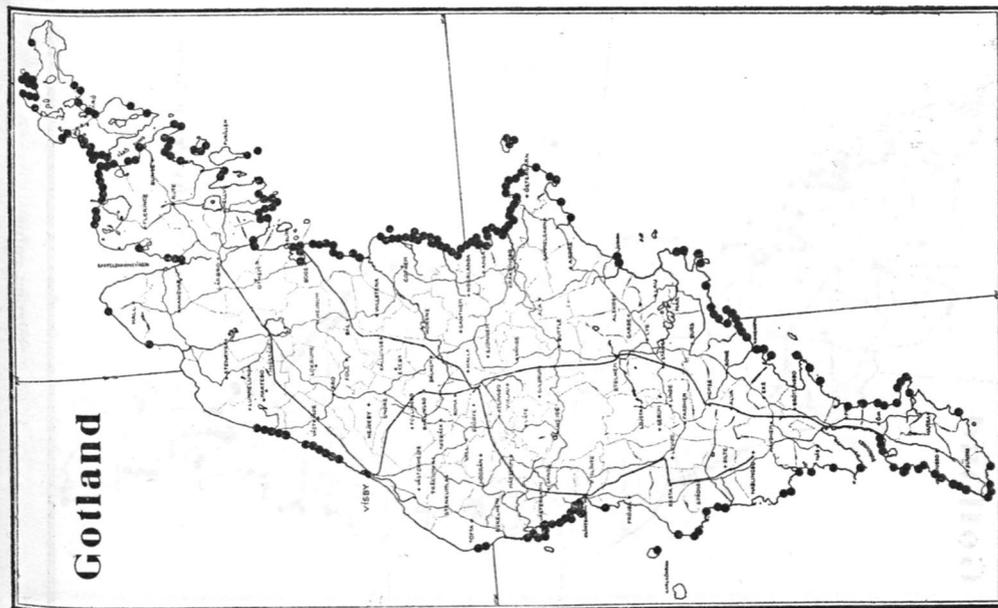
35. *Aster tripolium*.



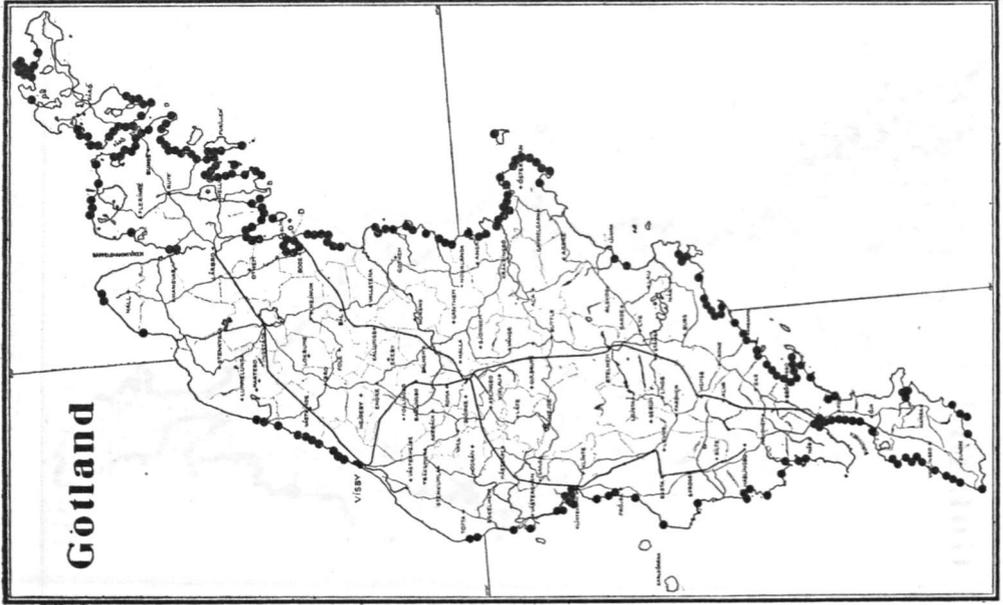
36. *Puccinellia retroflexa*.



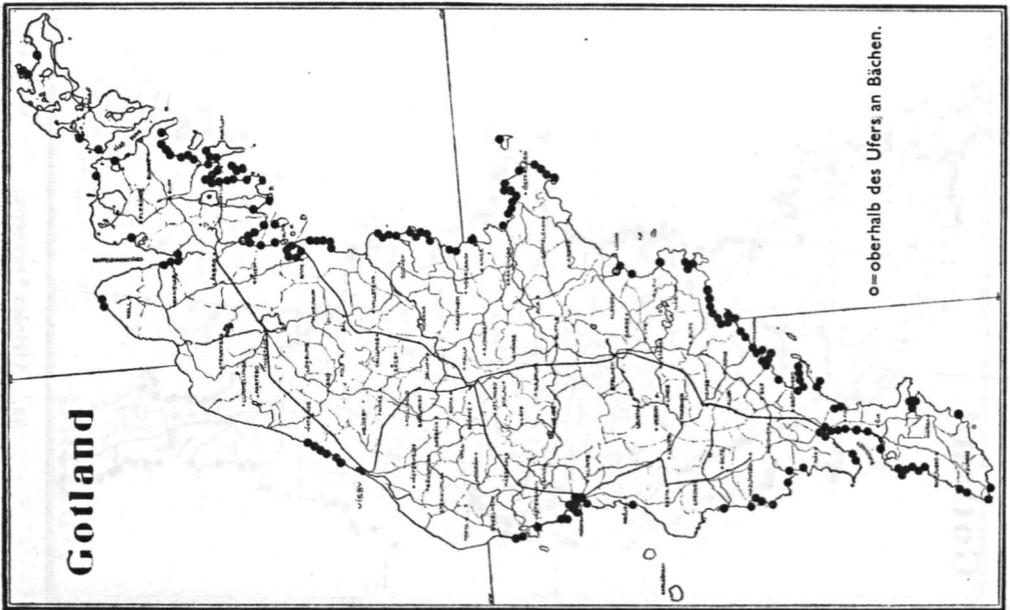
37. *Spergularia salina*.



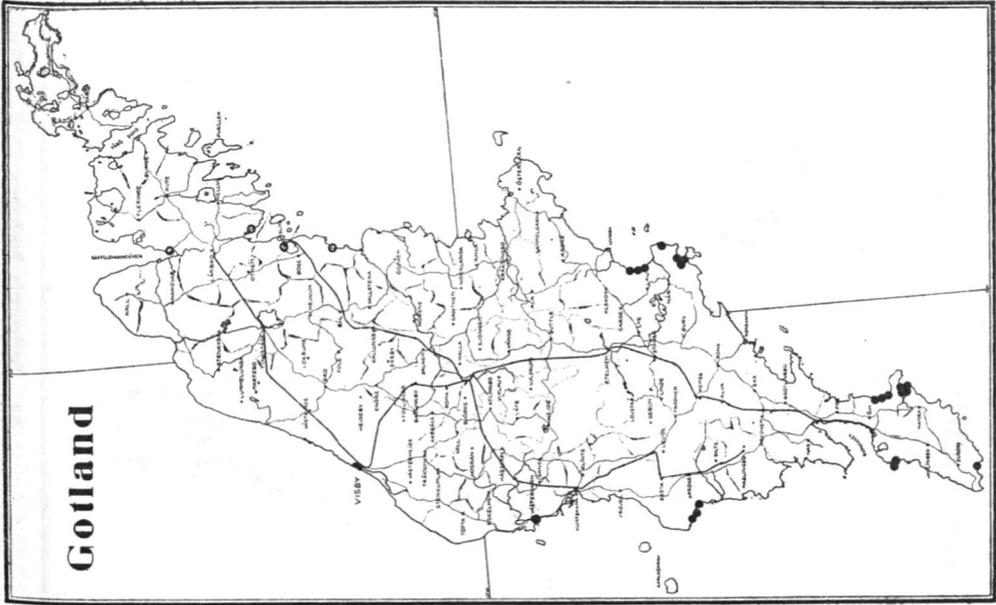
38. *Atriplex \* praecox*.



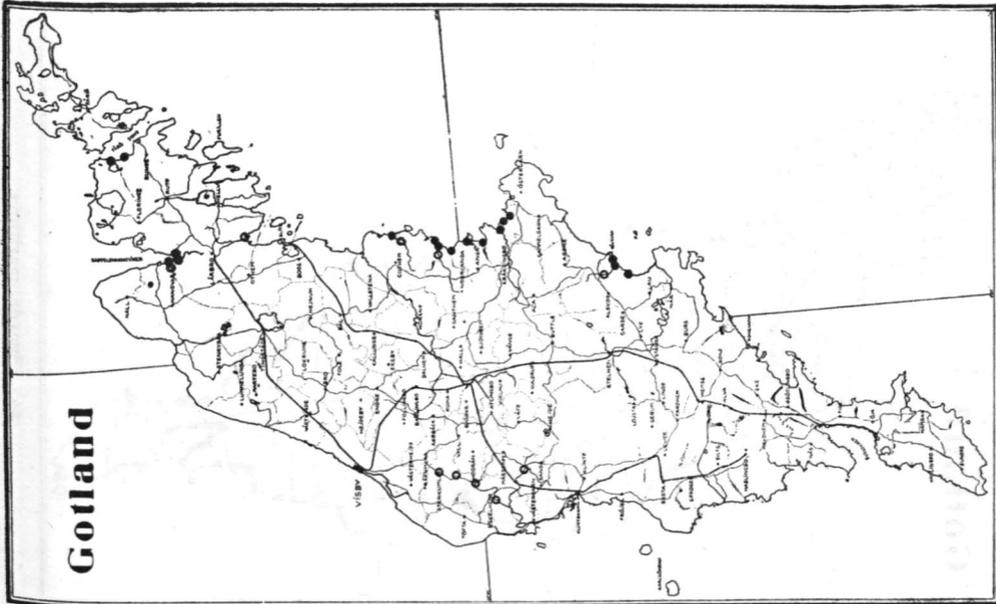
39. *Scirpus pauciflorus*.



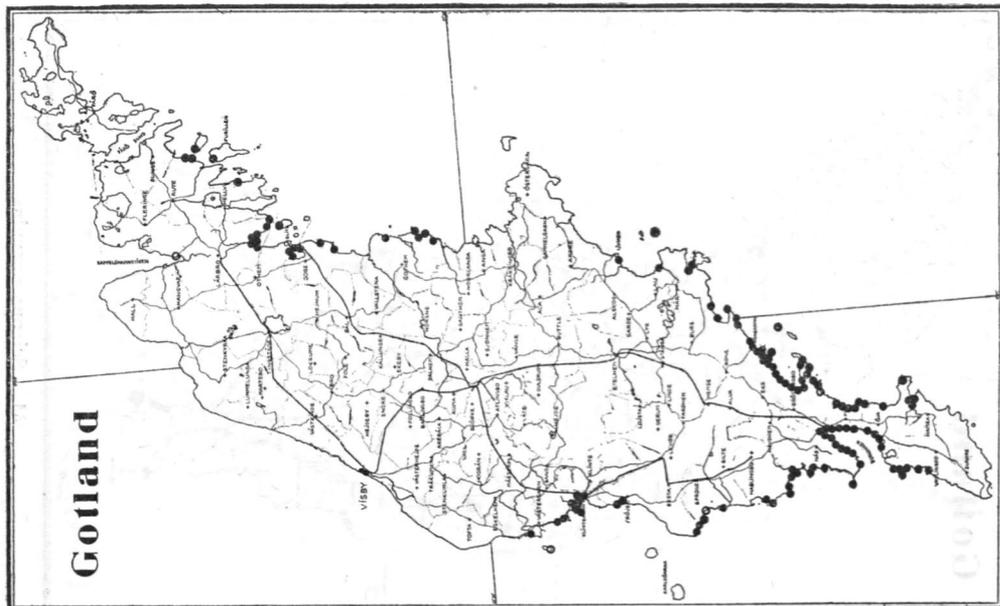
40. *Scirpus rufus*.



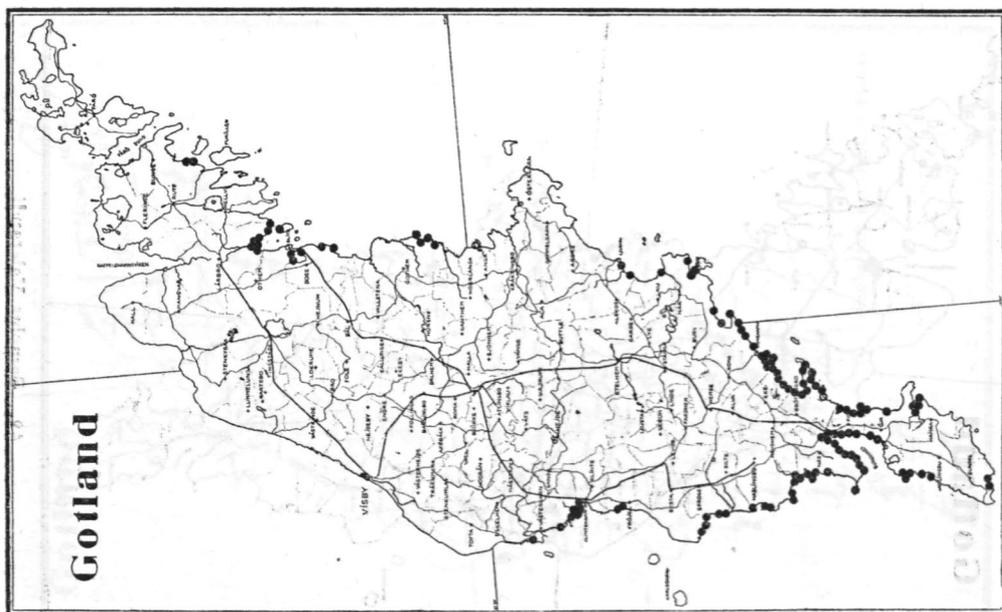
41. *Scirpus parvulus*.



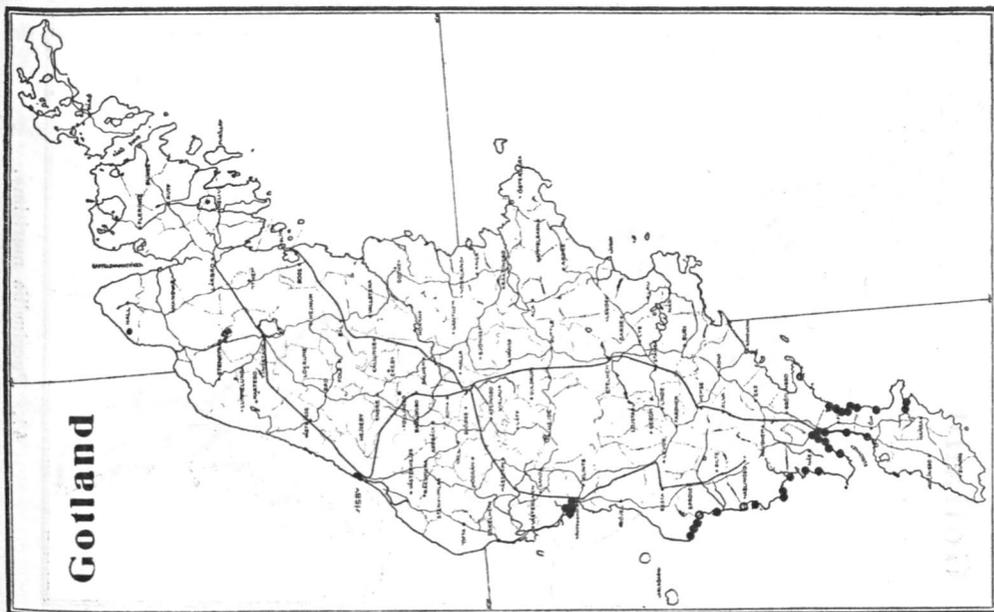
42. *Samolus Valerandi*.



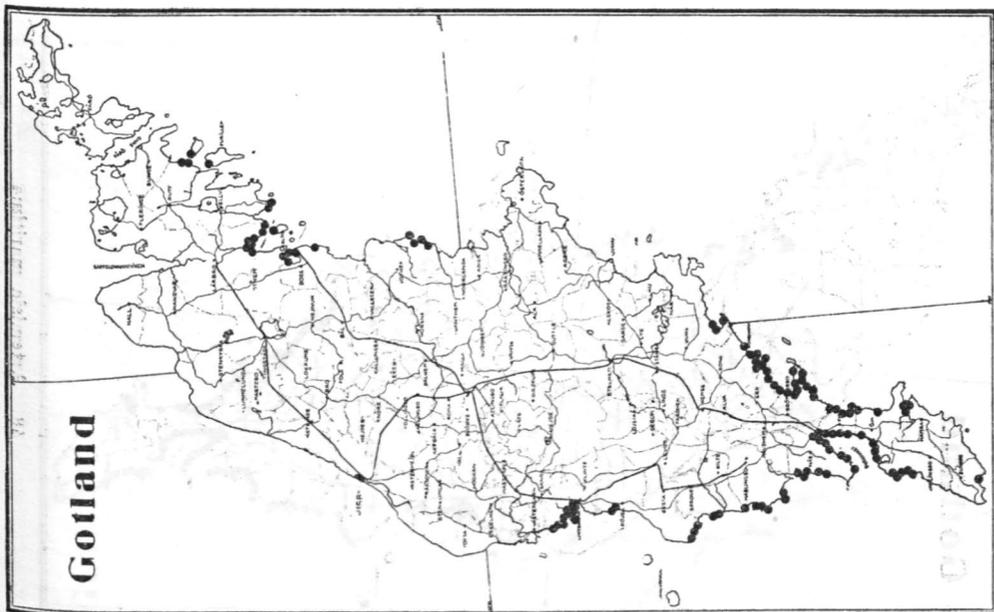
43. *Salicornia herbacea*.



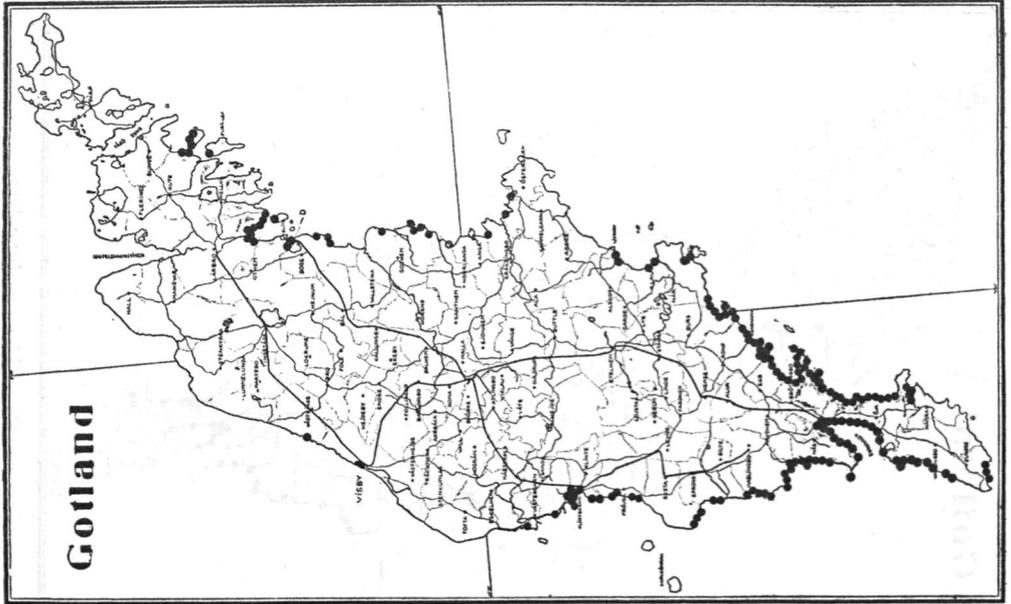
44. *Suaeda maritima*.



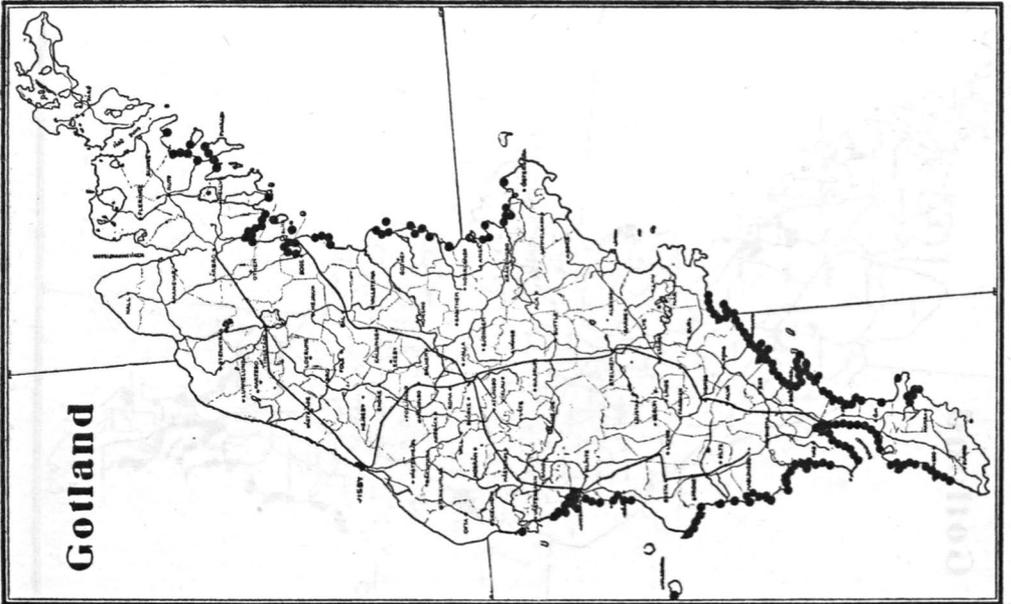
45. *Obione pedunculata*.



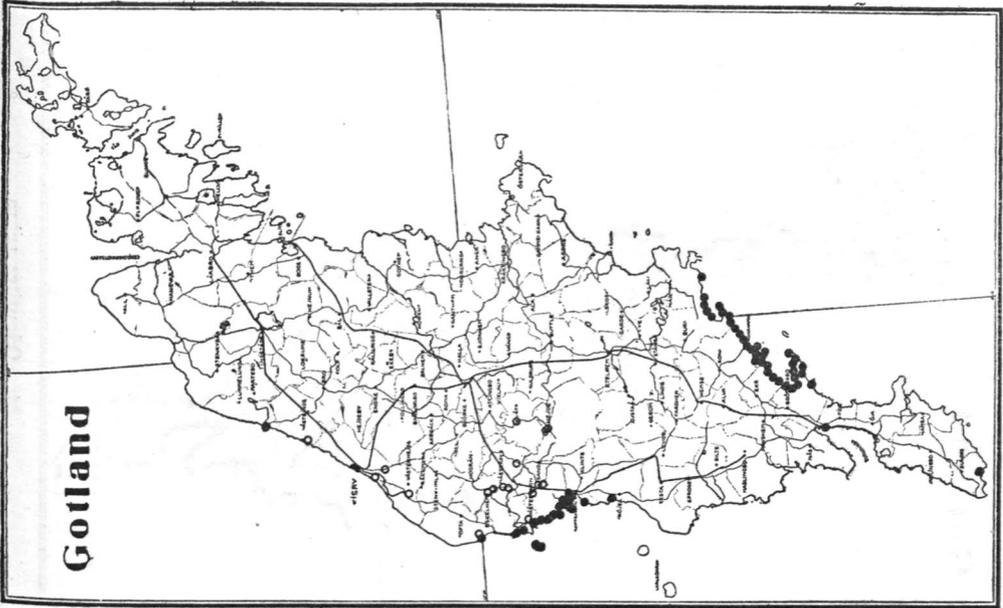
46. *Spargularia marginata*.



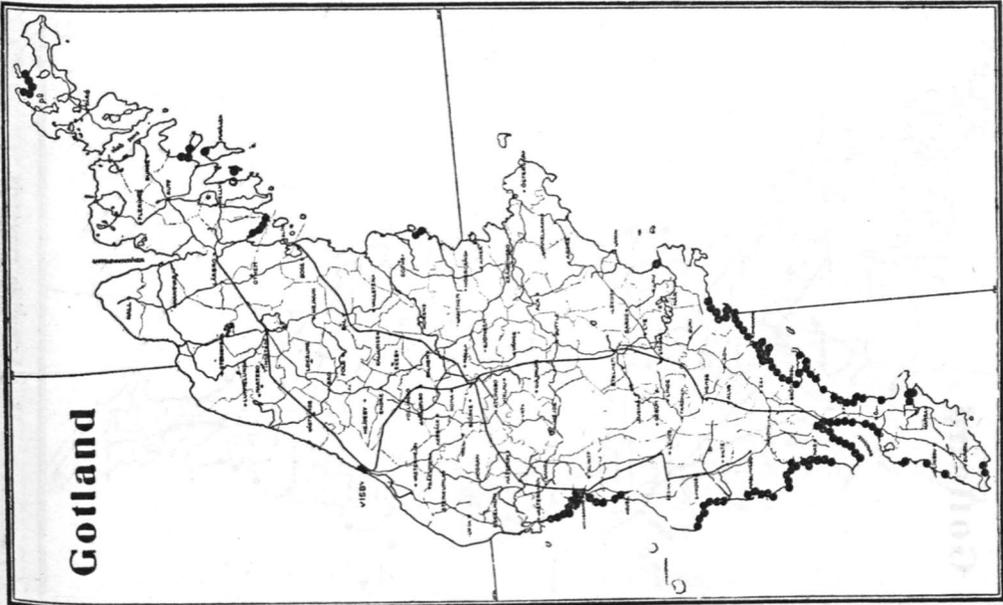
47. *Puccinellia maritima*.



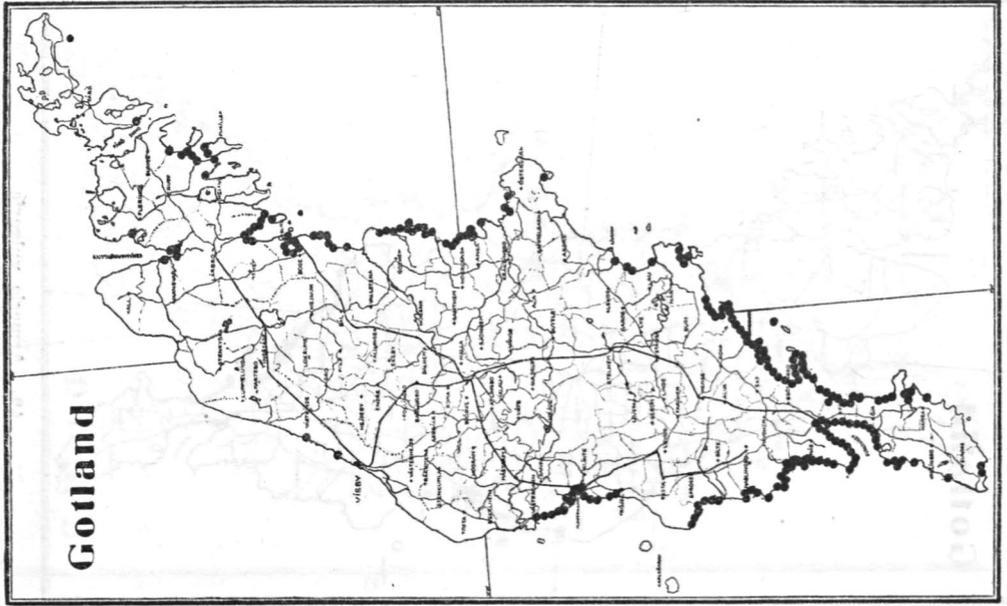
48. *Artemisia maritima*.



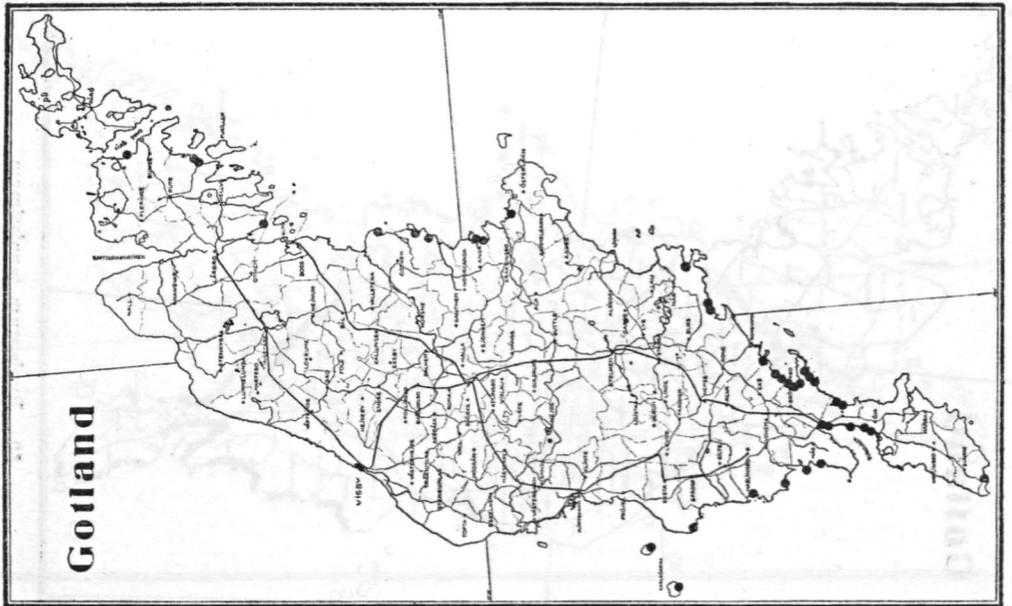
49. *Armeria vulgaris*.



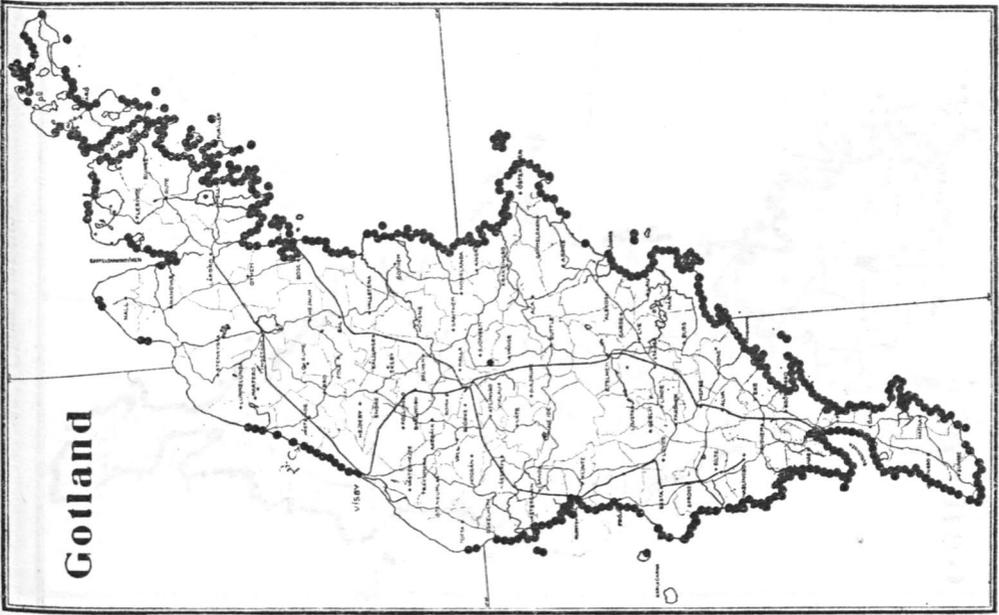
50. *Bupleurum tenuissimum*.



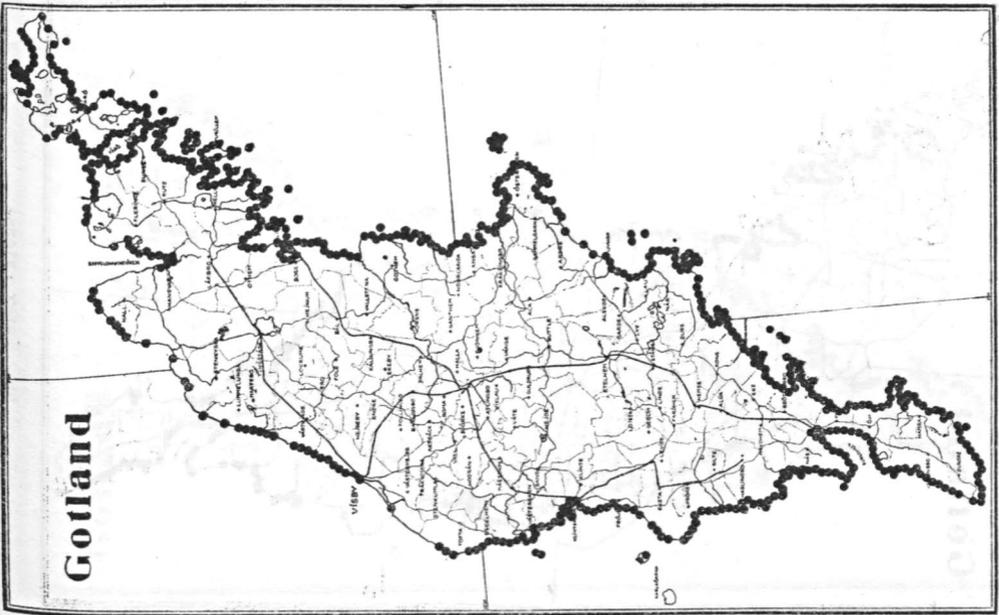
51. *Odontites rubra*.



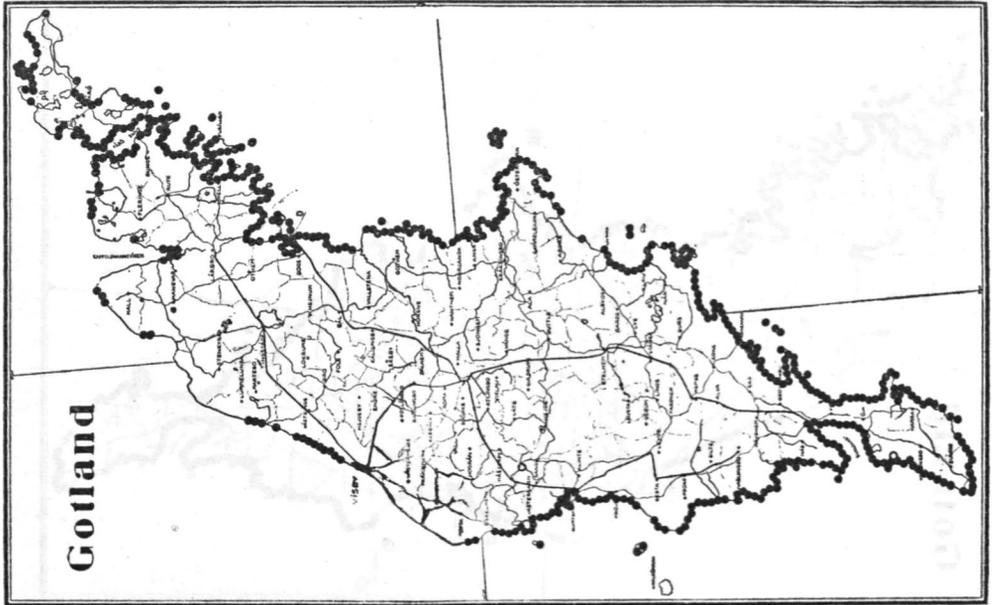
52. *Artemisia rupestris*.



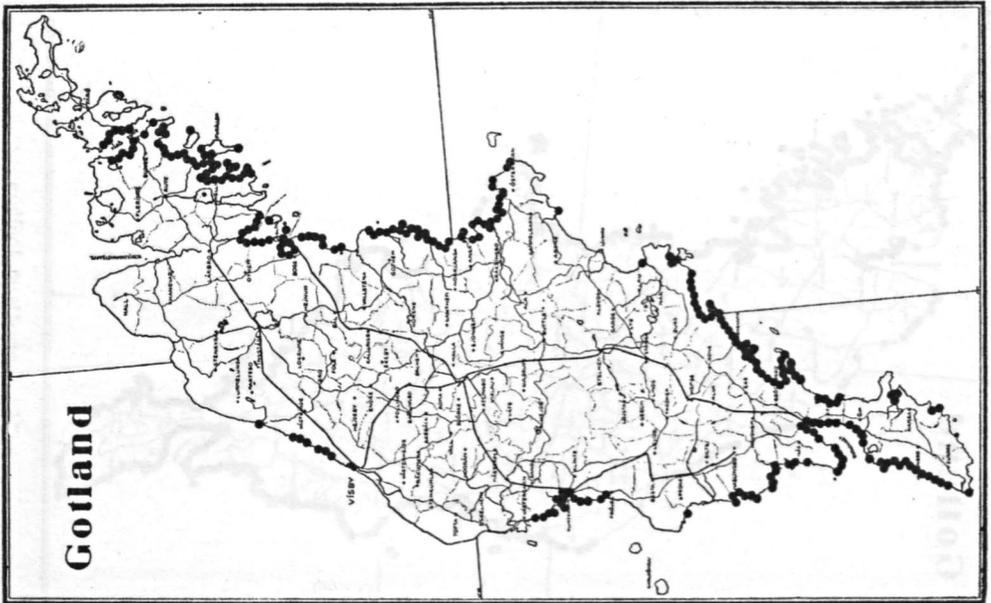
53. *Juncus Gerardi*.



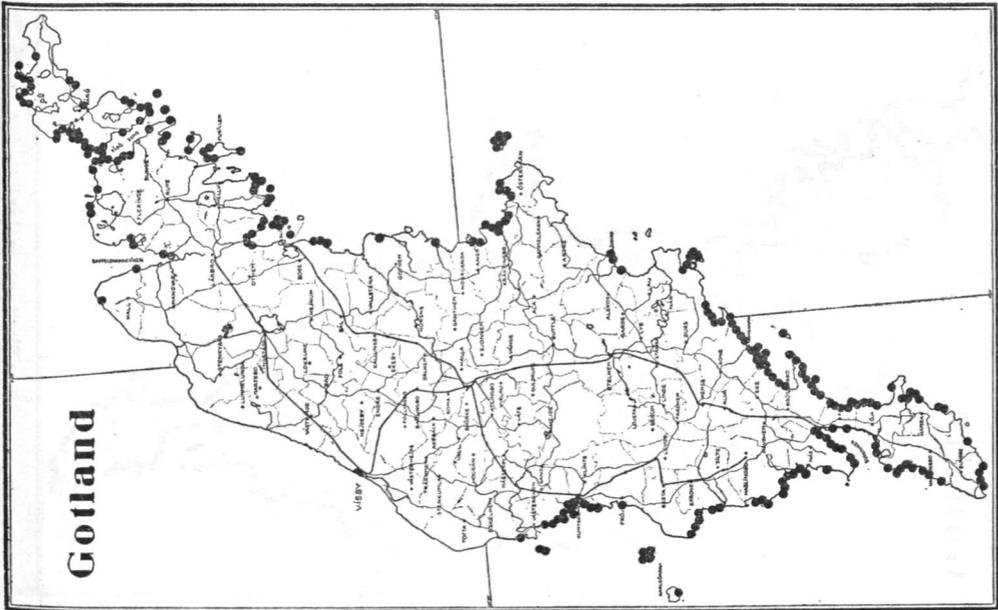
54. *Agrostis stolonifera*.



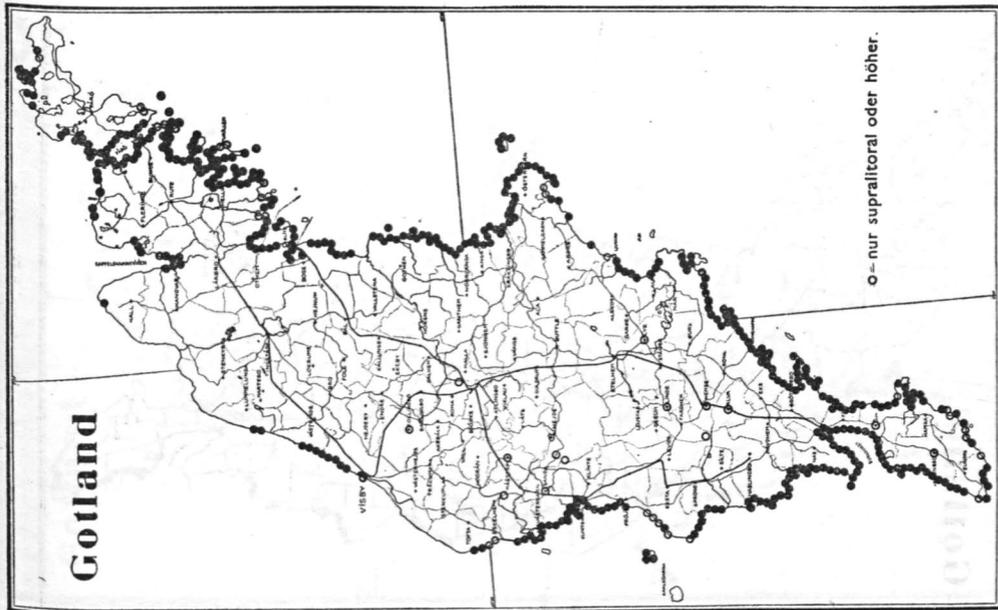
55. *Glaux maritima*.



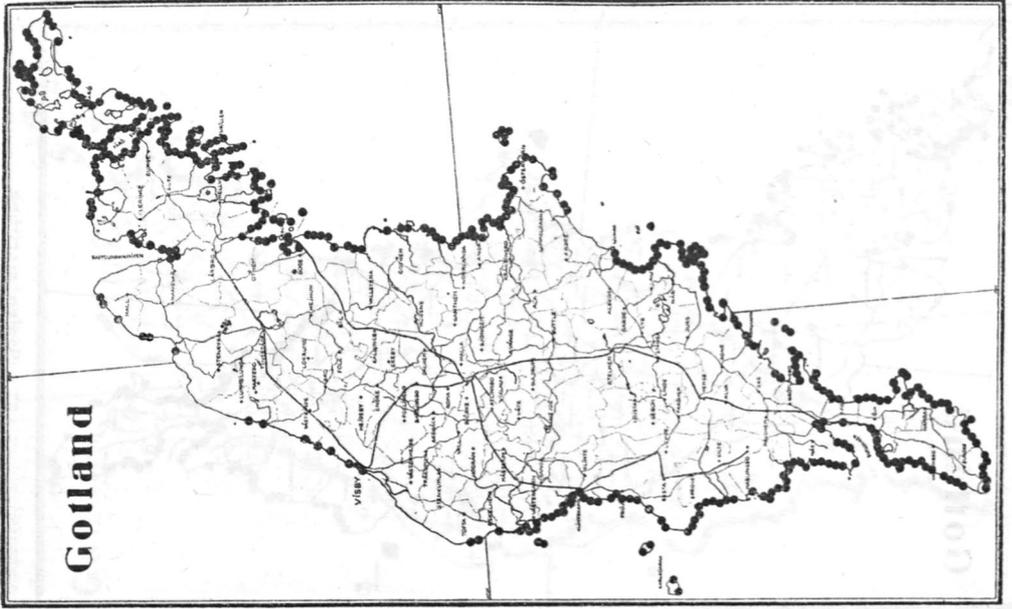
56. *Carex extensa*.



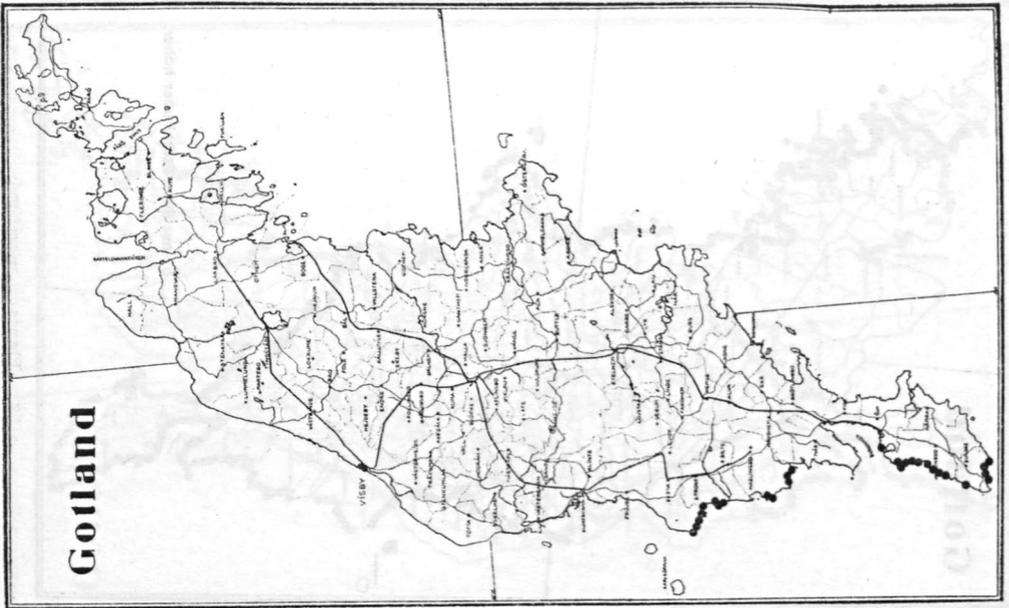
57. *Sagina maritima*.



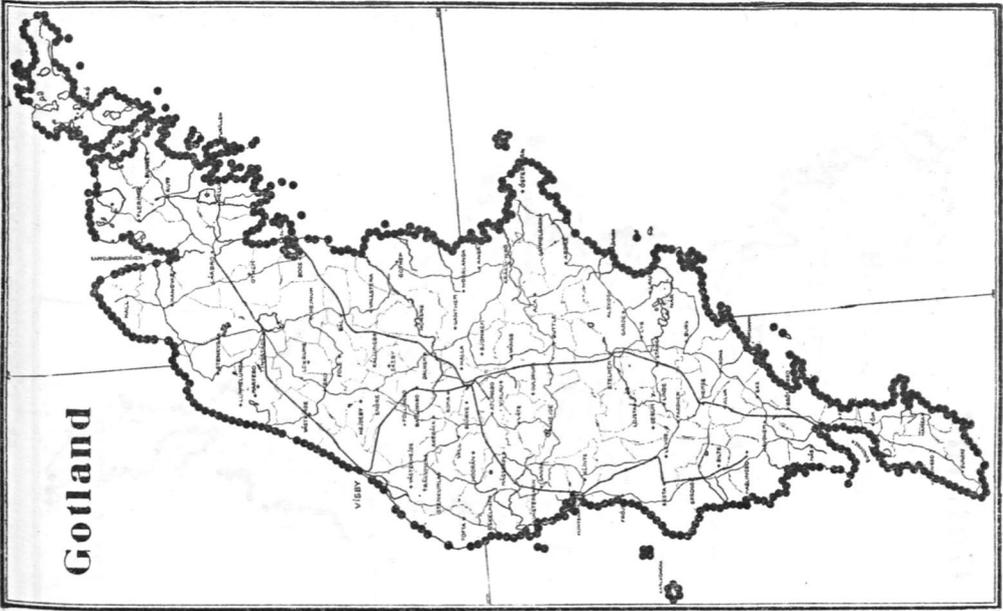
58. *Plantago maritima*.



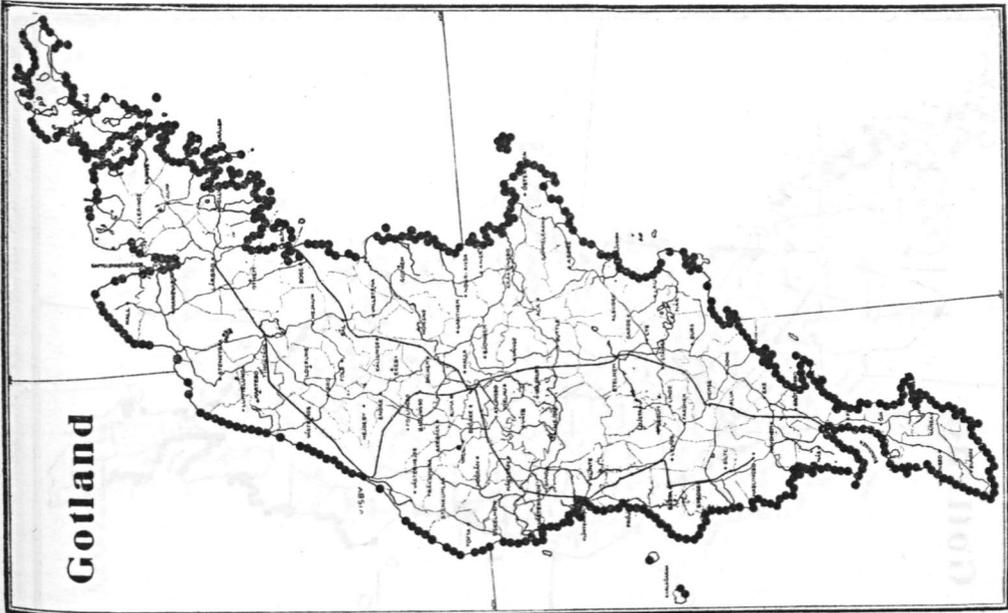
59. *Plantago major*.



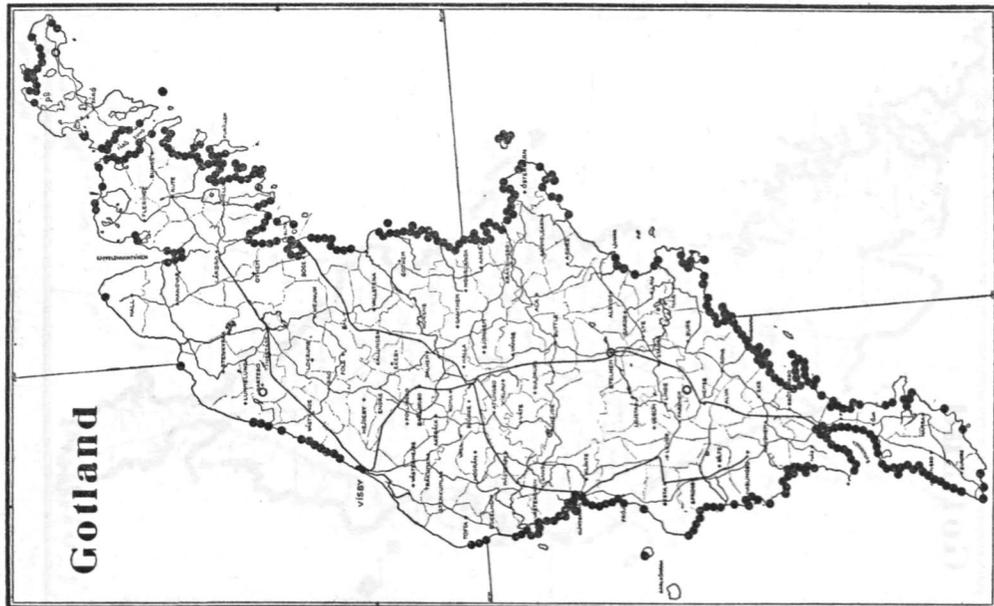
60. *Plantago coronopus*.



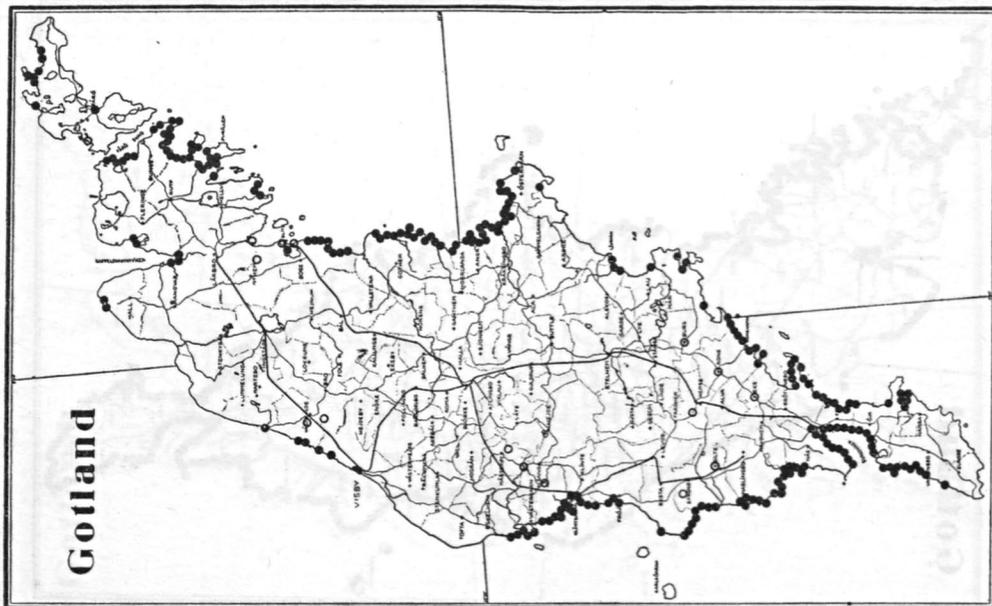
61. *Festuca rubra*.



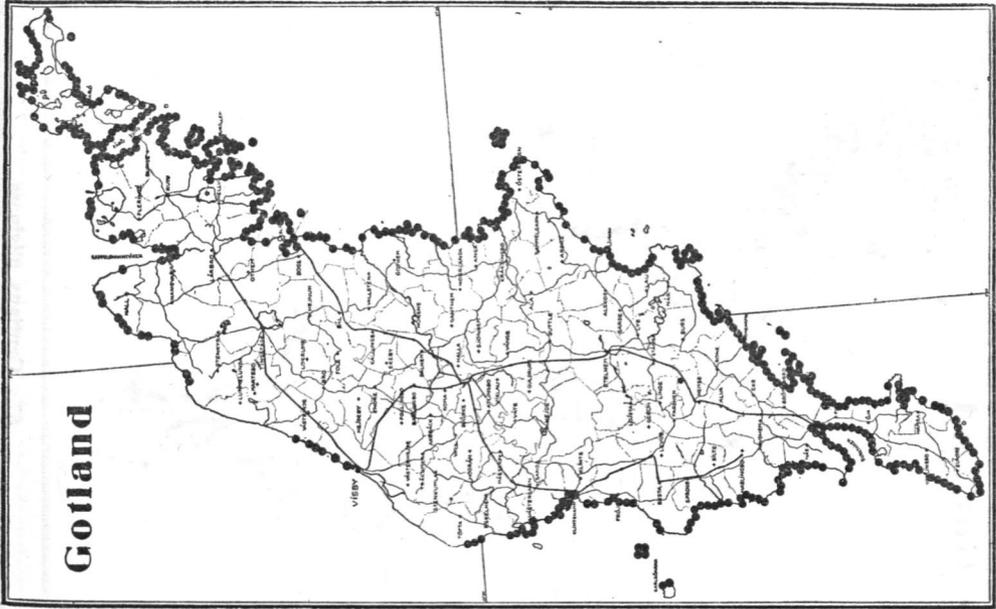
62. *Leontodon autumnalis*.



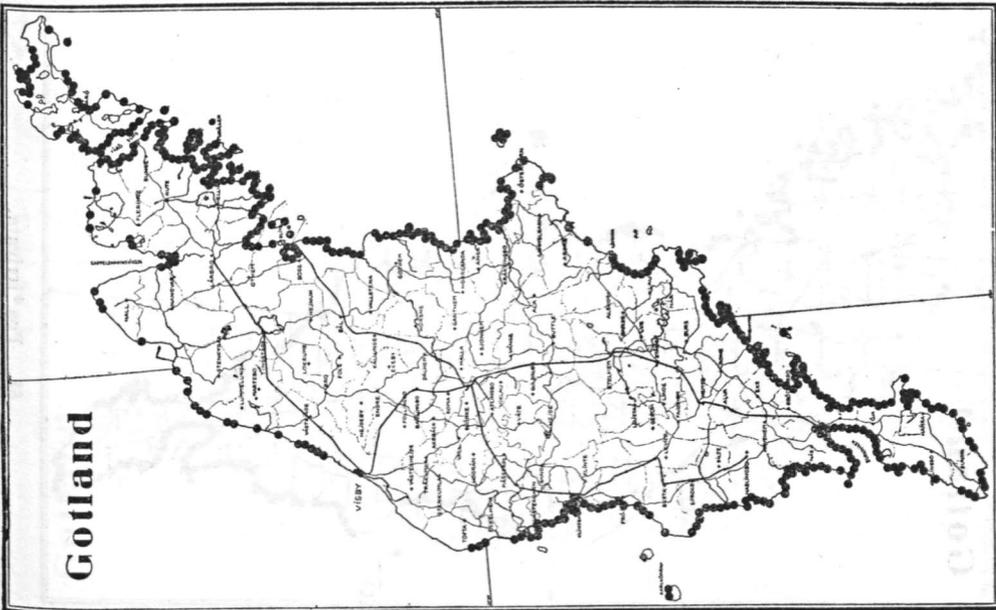
63. *Centaurium erythraea*.



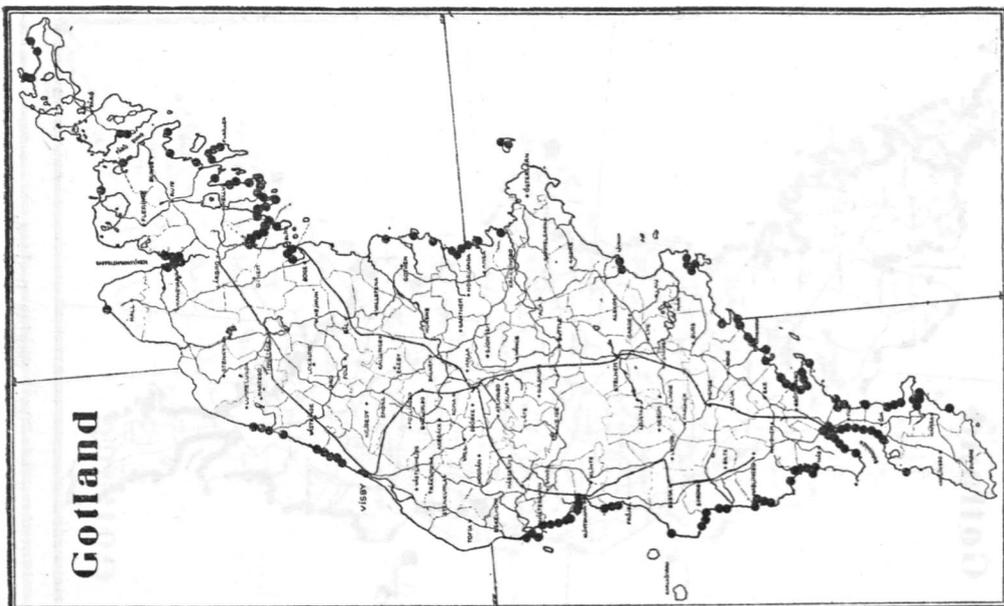
64. *Centaurium pulchellum*.



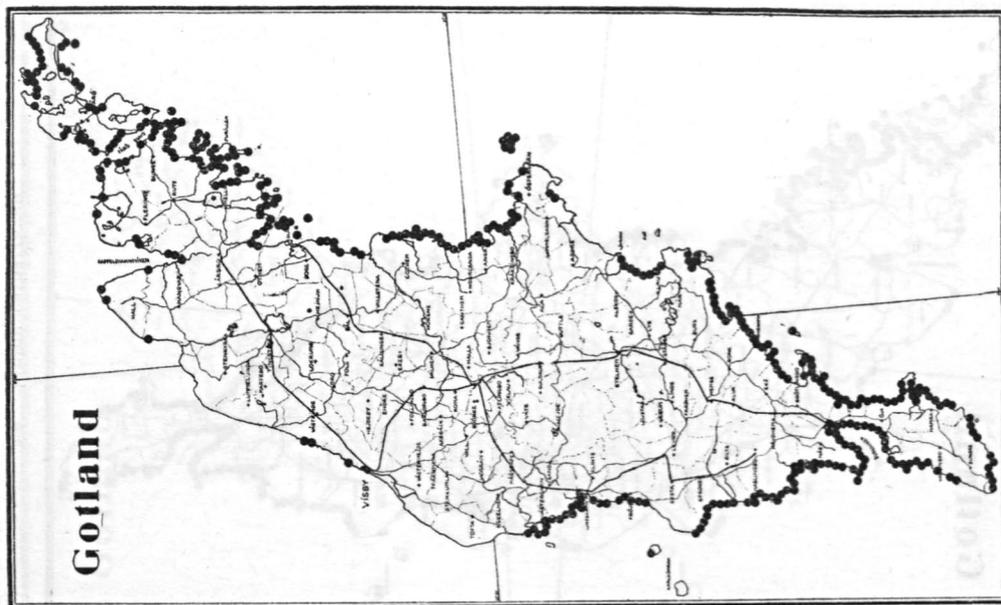
65. *Sagina nodosa*.



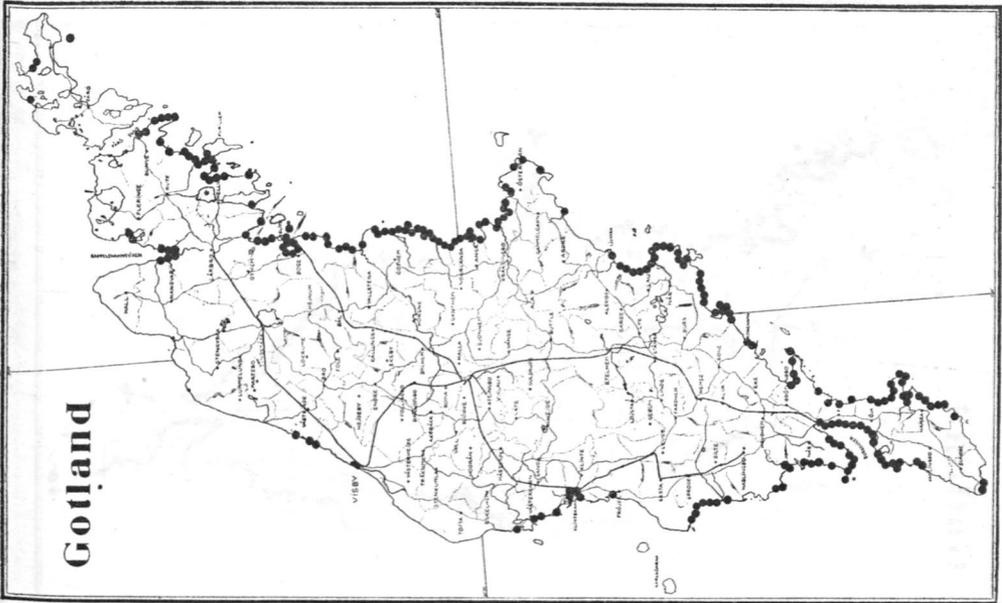
66. *Linum catharticum*.



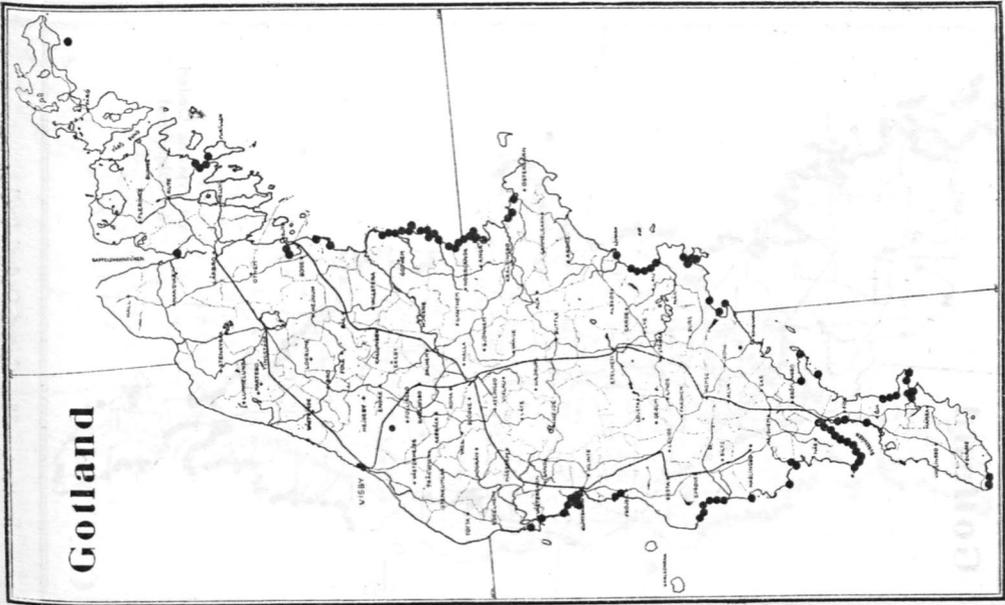
67. *Gentiana uliginosa*.



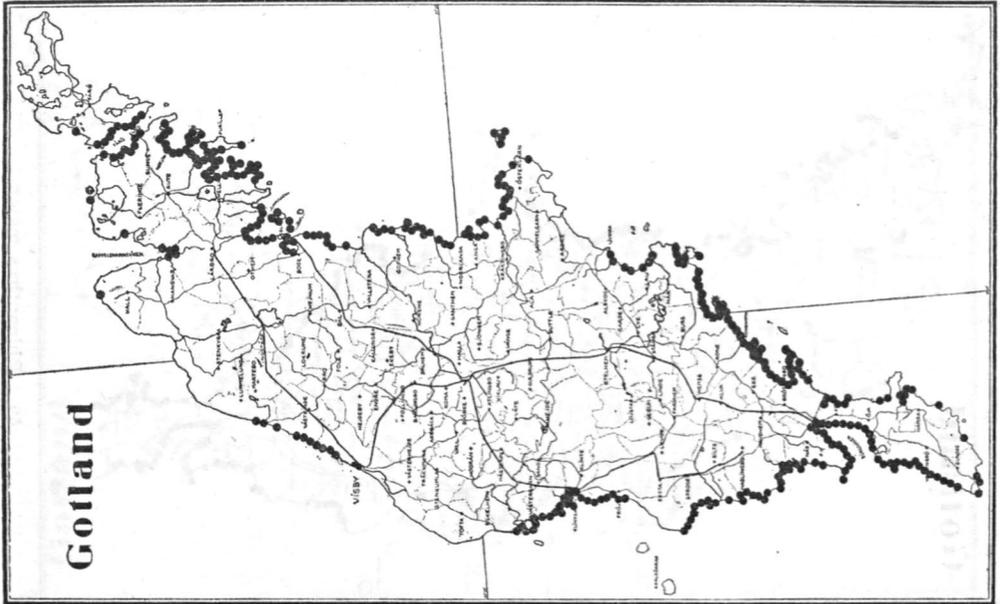
68. *Poa irrigata*.



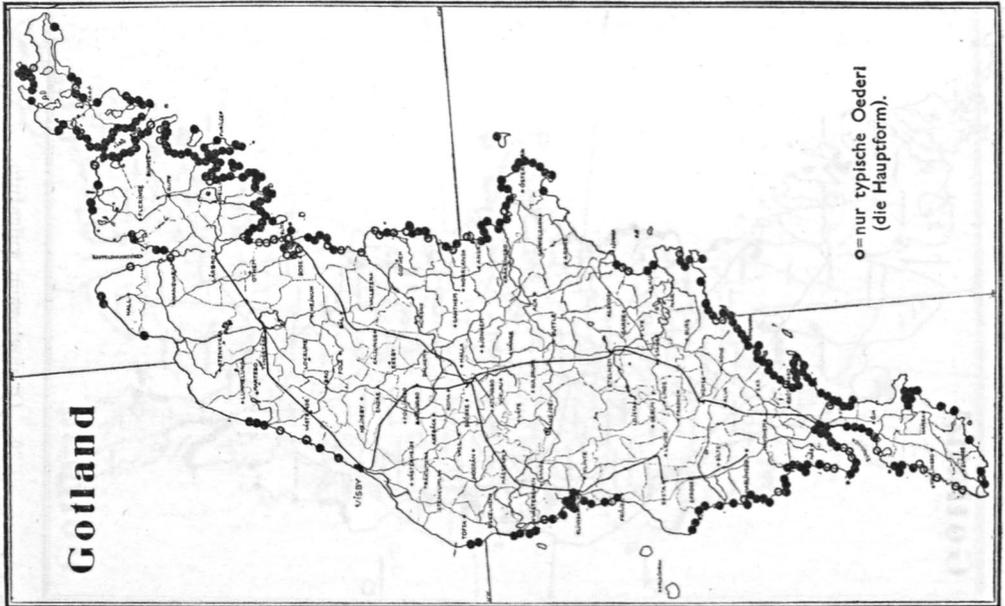
69. *Rhinanthus major*.



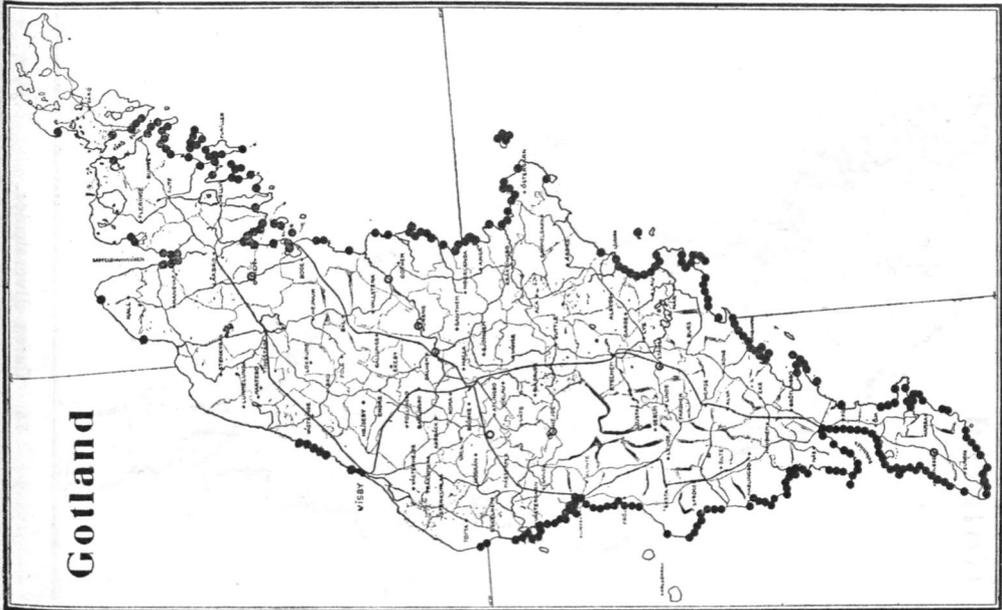
70. *Ophioglossum vulgatum*.



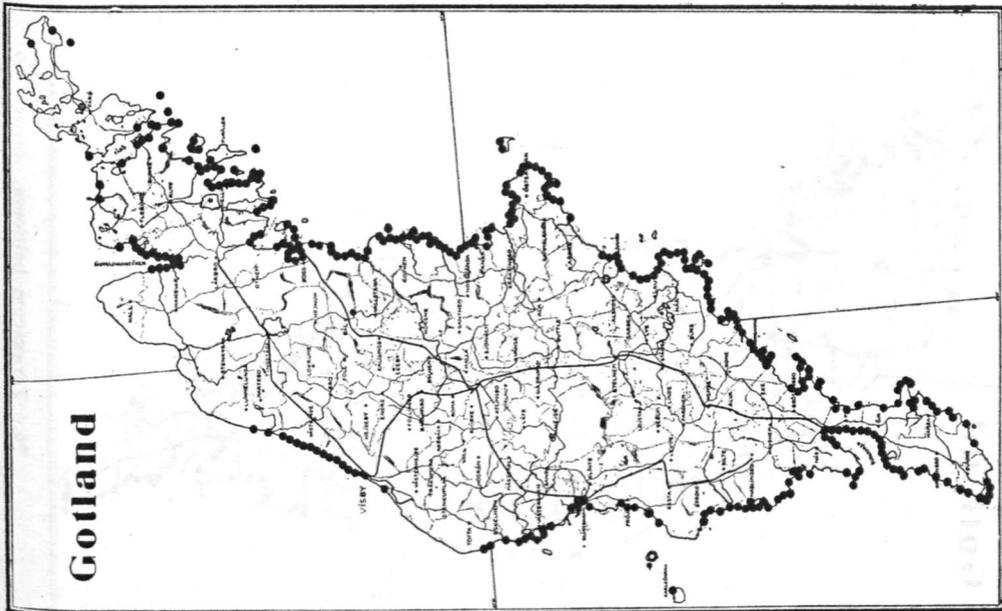
71. Carex distans.



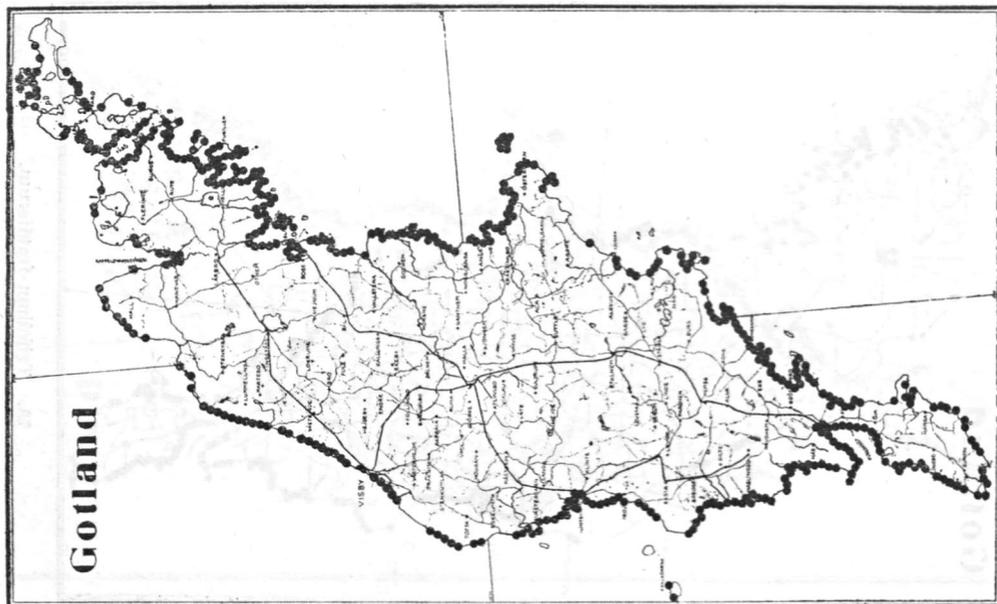
72. Carex Oederi (coll.).



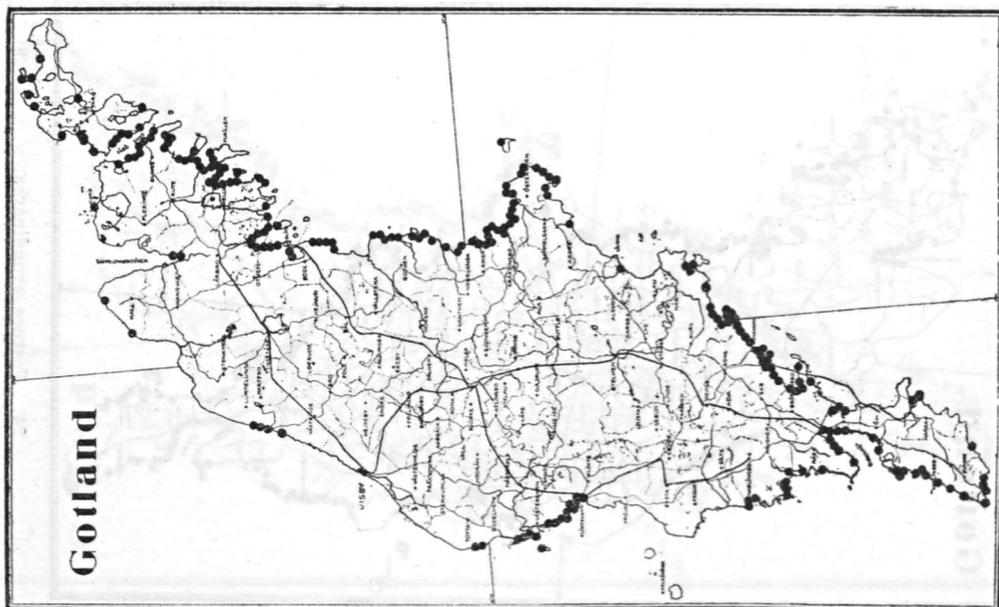
73. *Trifolium fragiferum*.



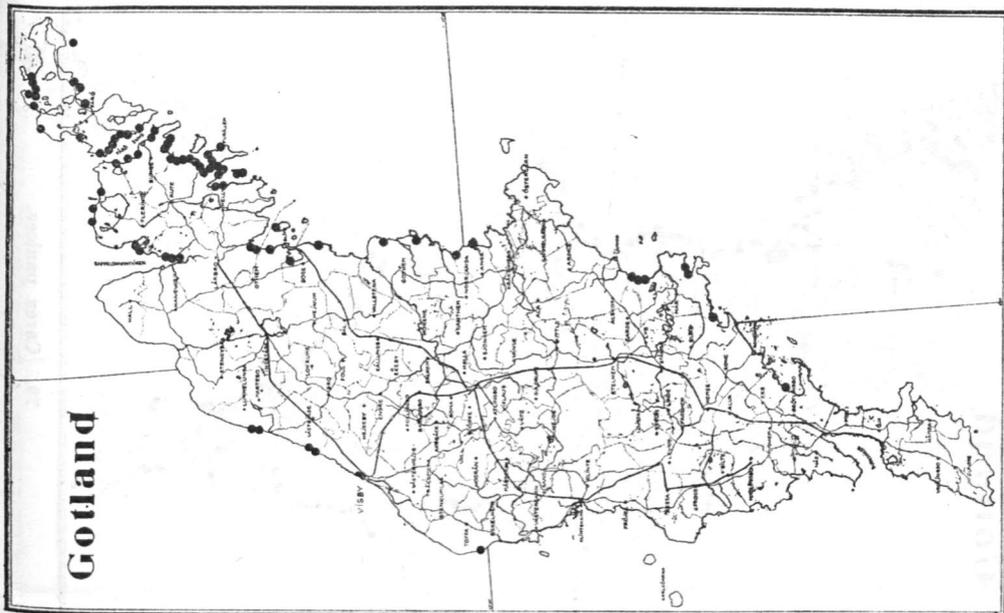
74. *Festuca arundinacea*.



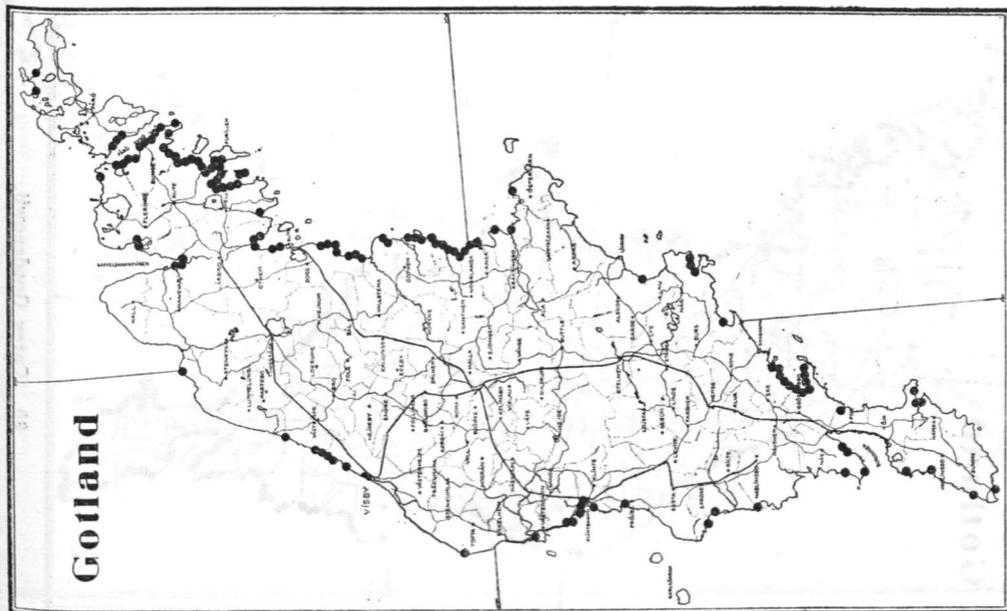
75. *Carex diversicolor*.



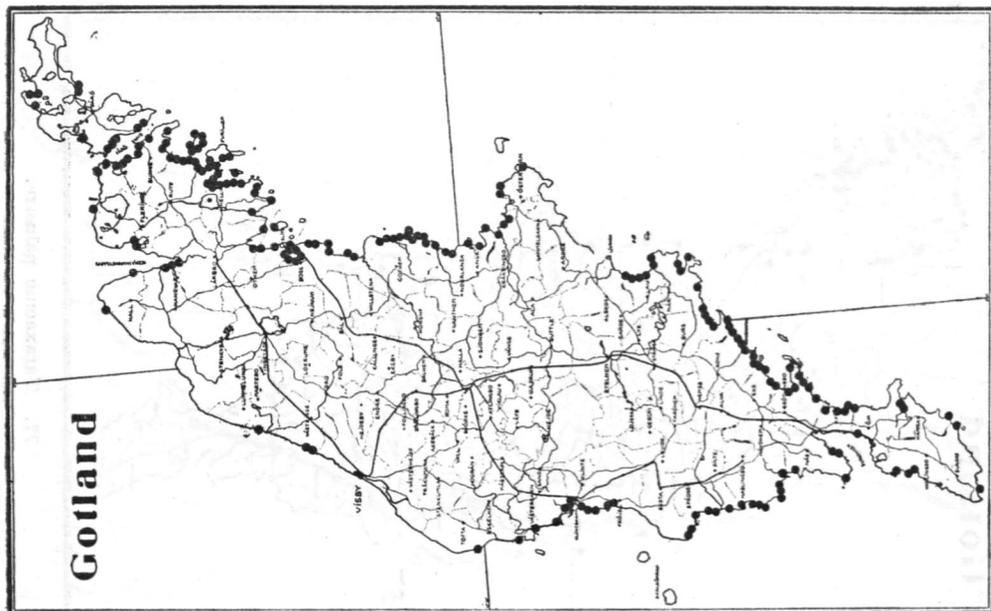
76. *Taraxacum balticum*.



77. *Taraxacum palustre*.



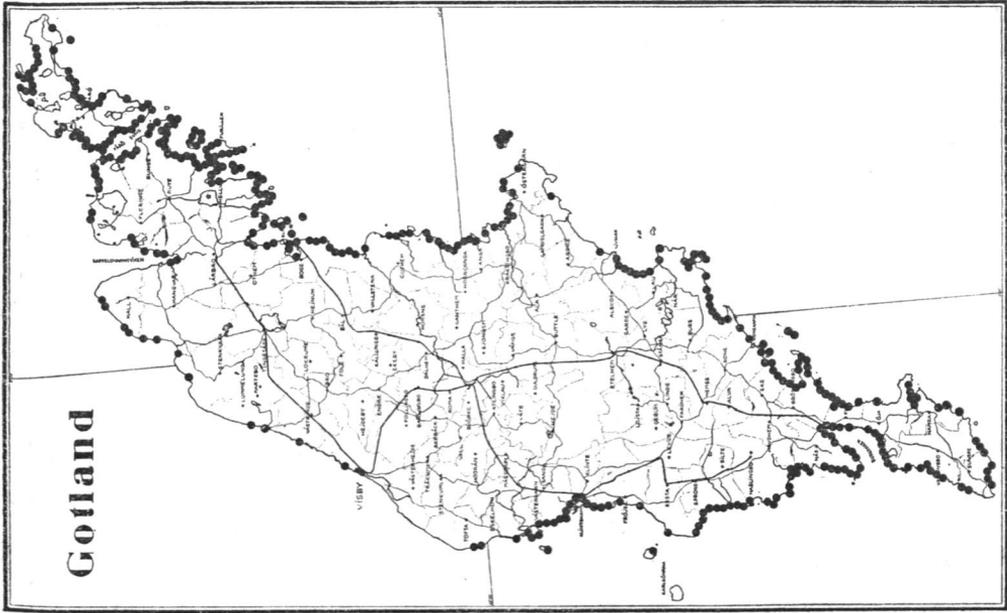
78. *Molinia coerulea*.



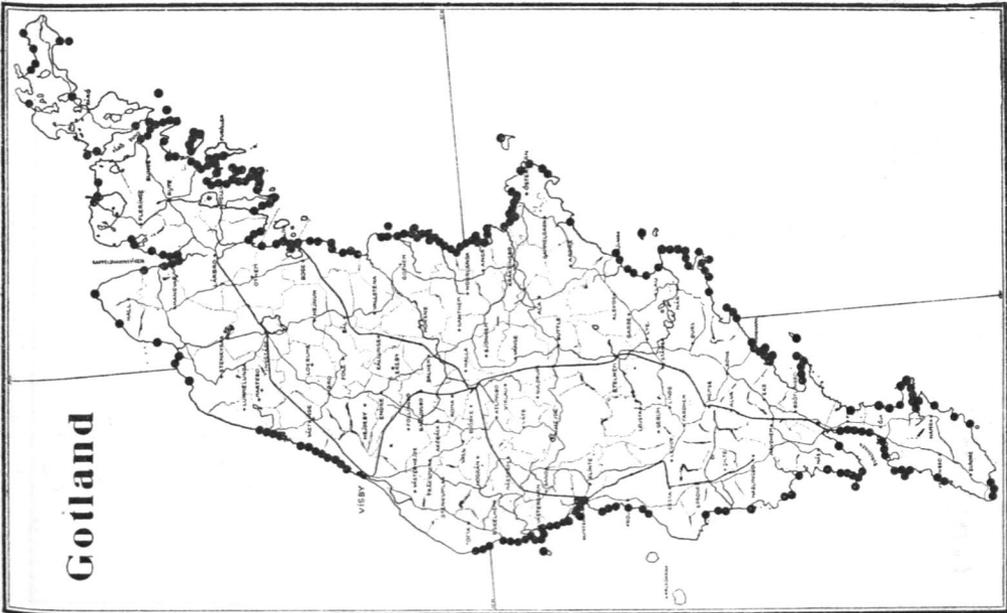
79. *Carex panicea*.



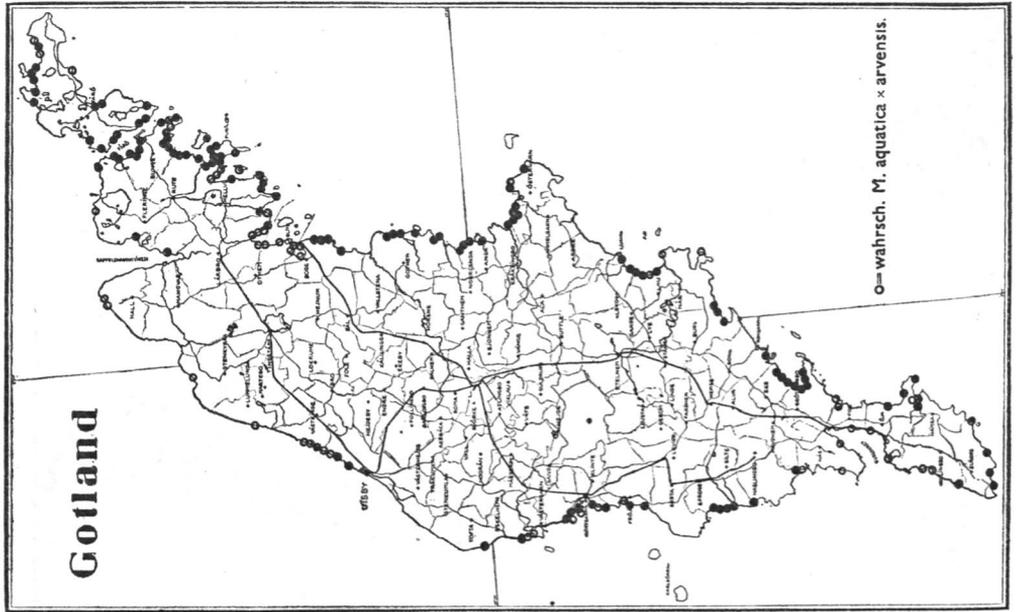
80. *Carex Goodenowii*.



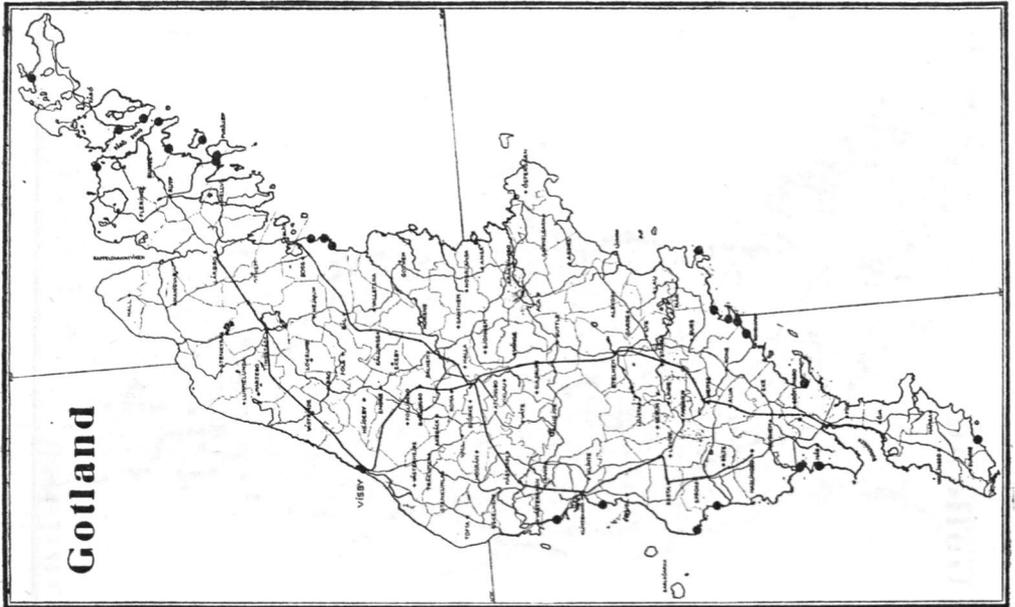
81. *Galium palustre*.



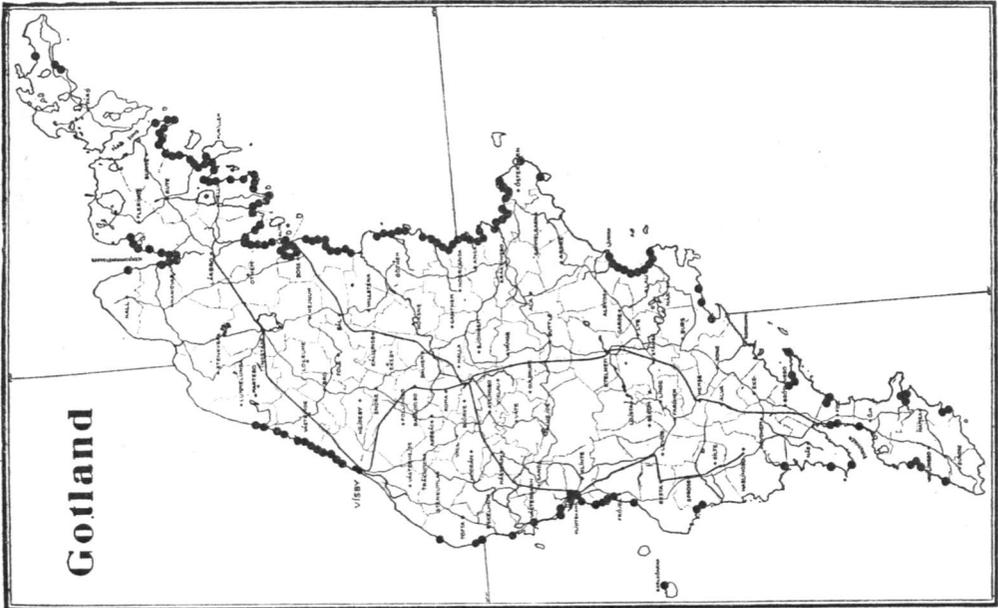
82. *Vicia cracca*.



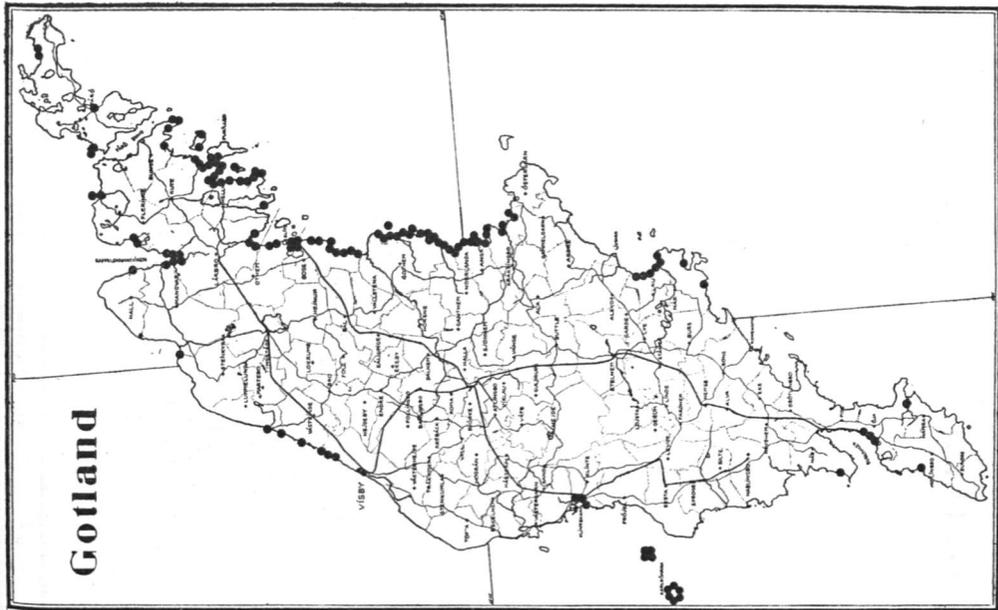
83. *Mentha arvensis*.



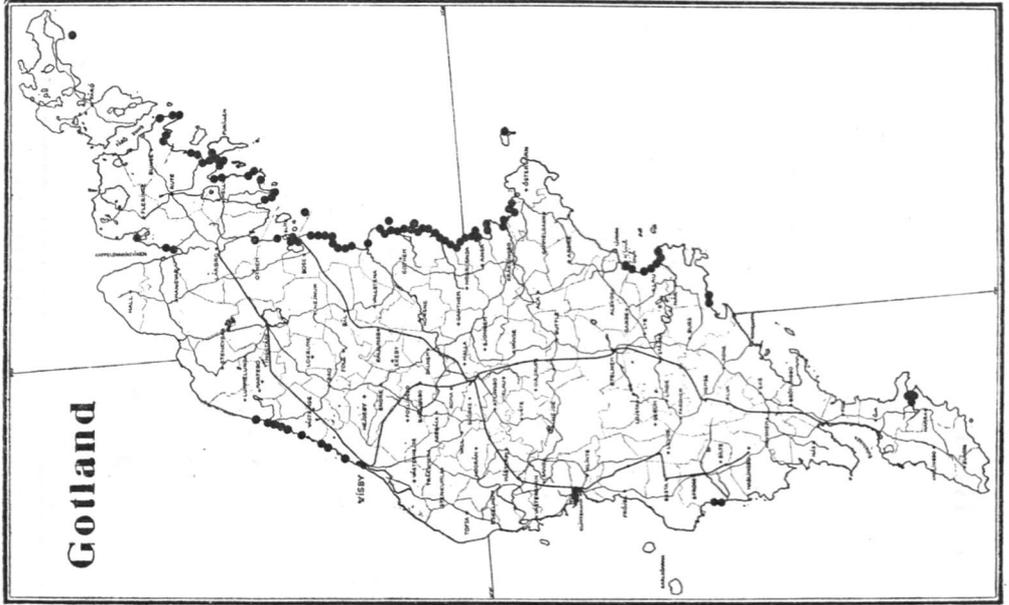
84. *Teucrium scordium*.



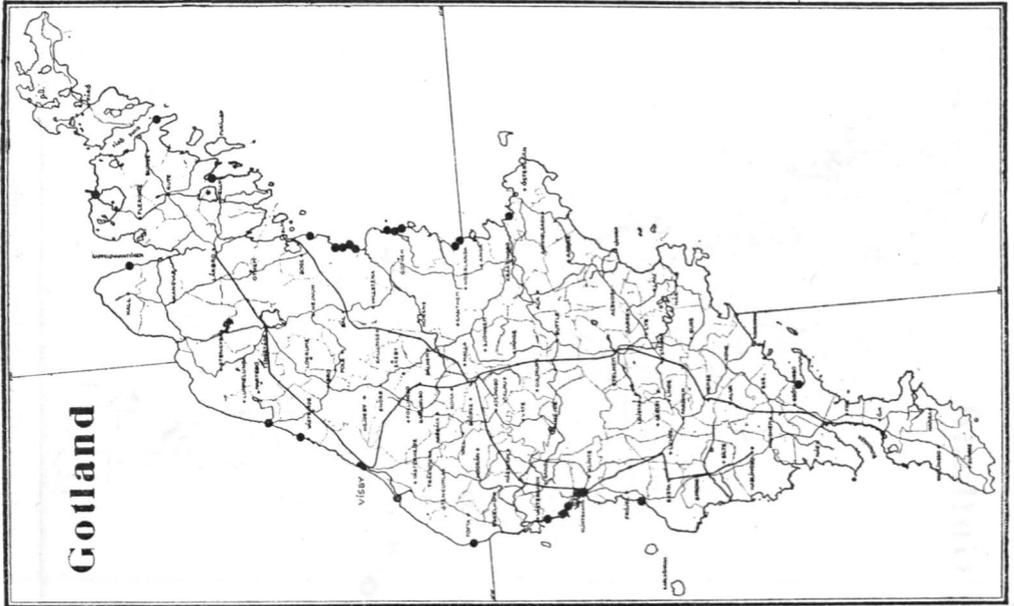
85. *Filipendula ulmaria*.



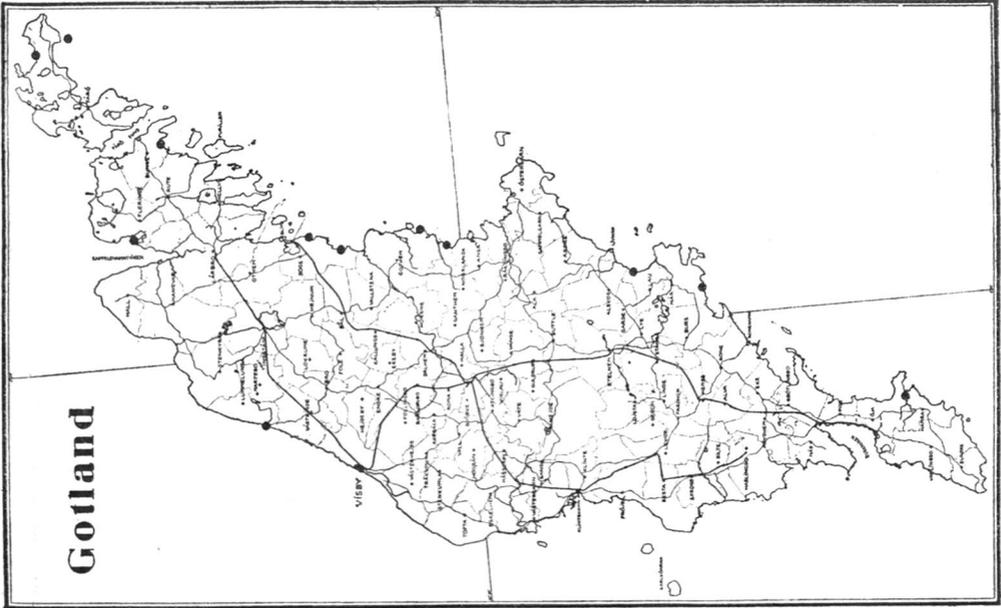
86. *Valeriana officinalis*.



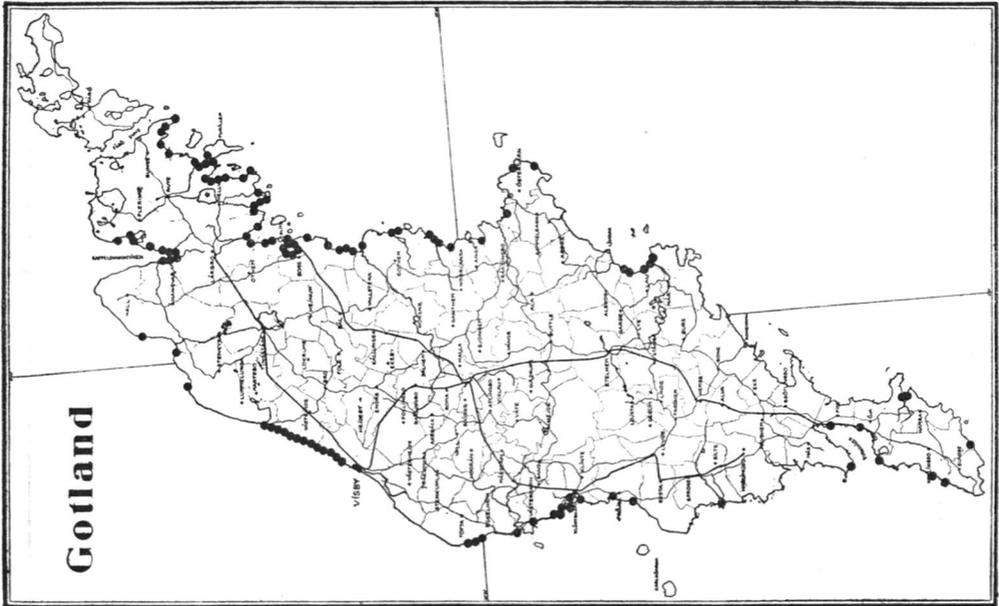
87. *Thalictum flavum*.



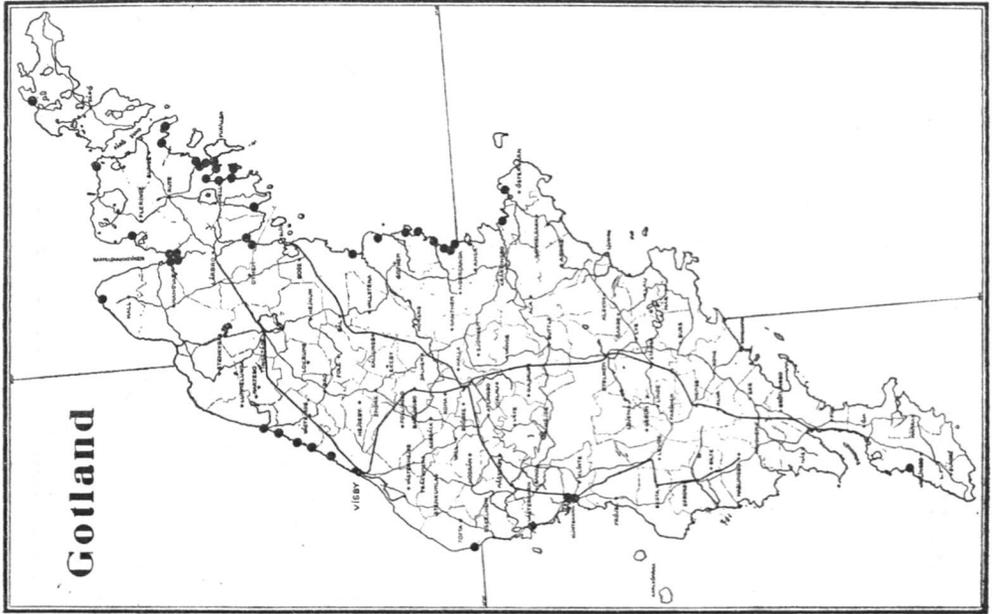
88. *Lythrum salicaria*.



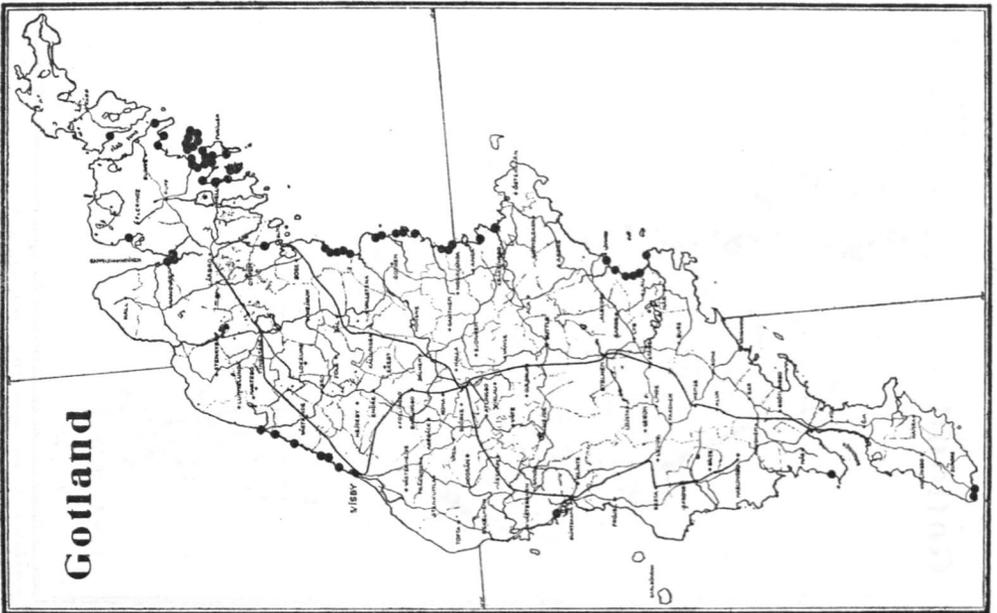
89. *Lysimachia vulgaris*.



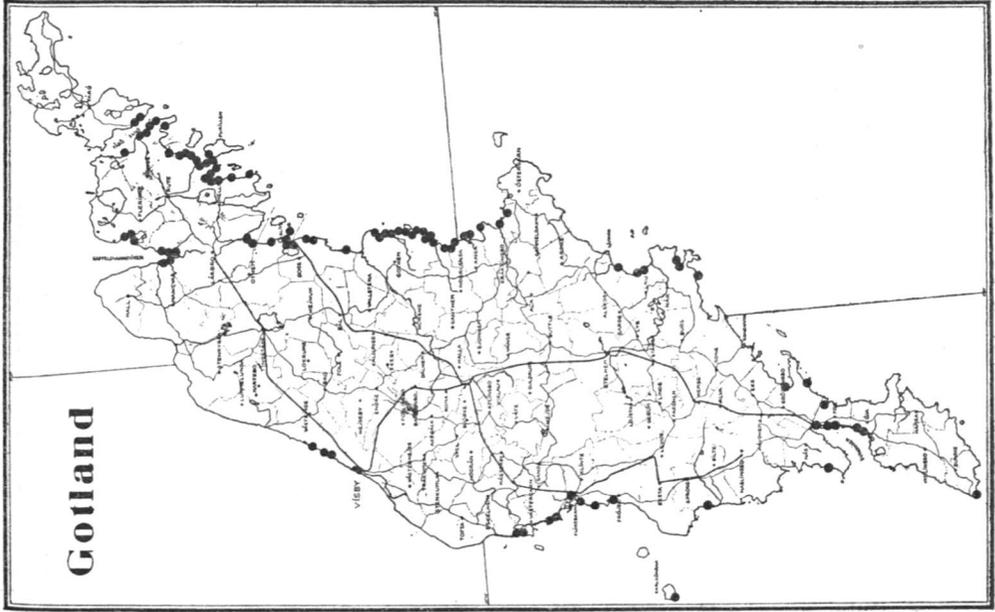
90. *Angelica silvestris*.



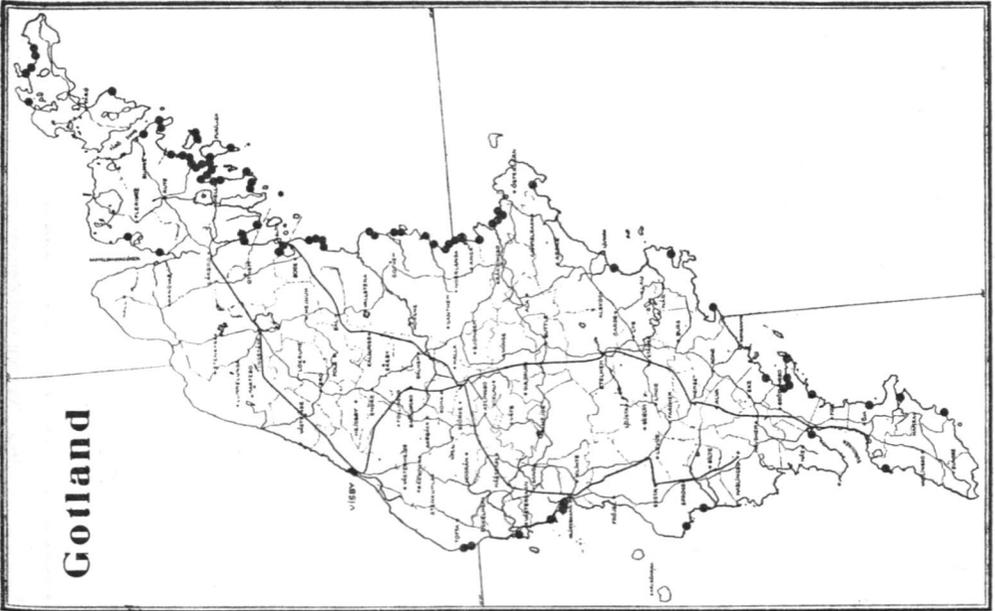
91. *Caltha palustris*.



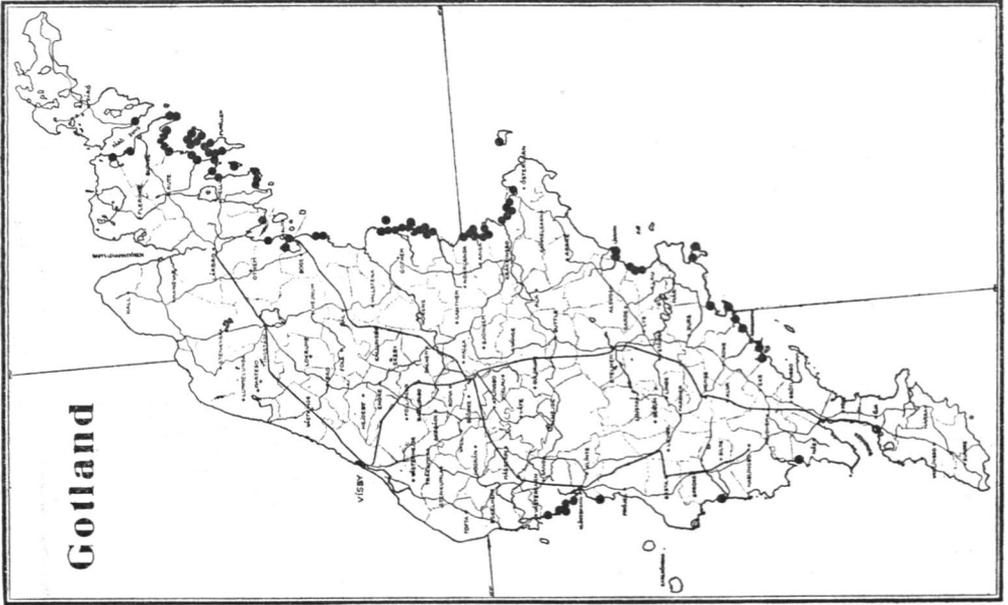
92. *Carex disticha*.



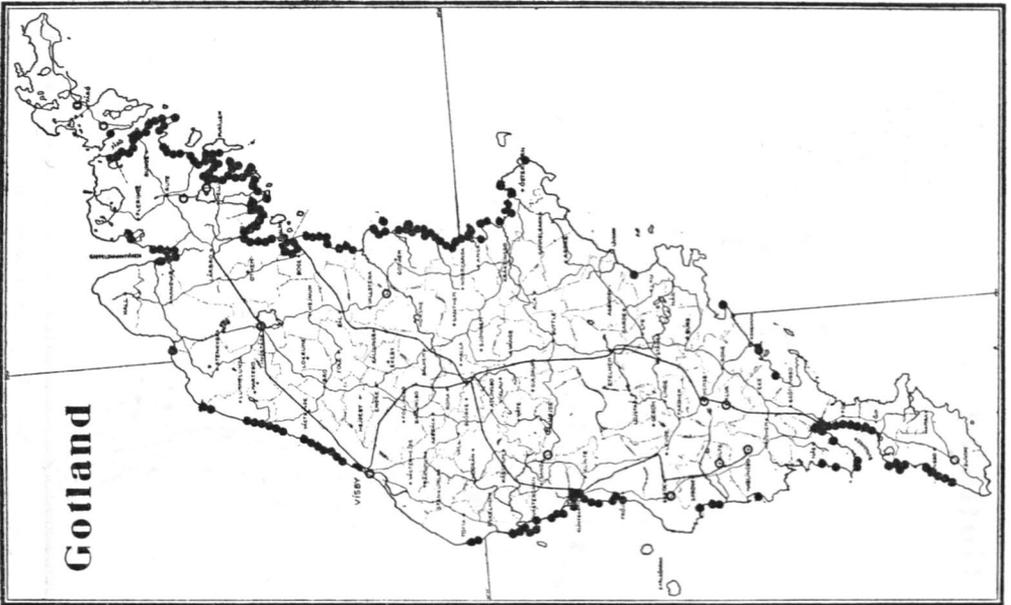
93. *Inula salicina*.



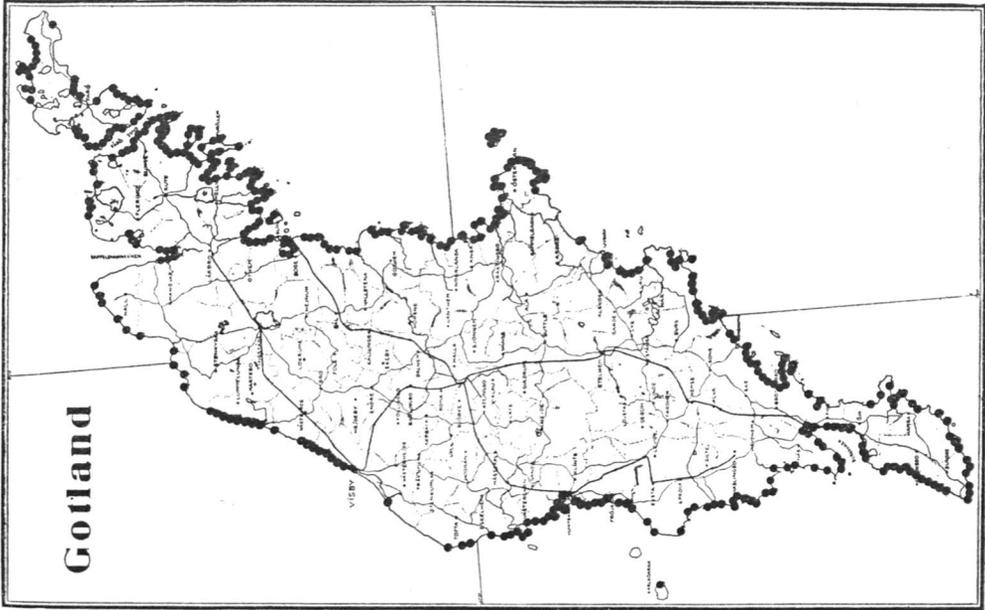
94. *Polygala anarellum*.



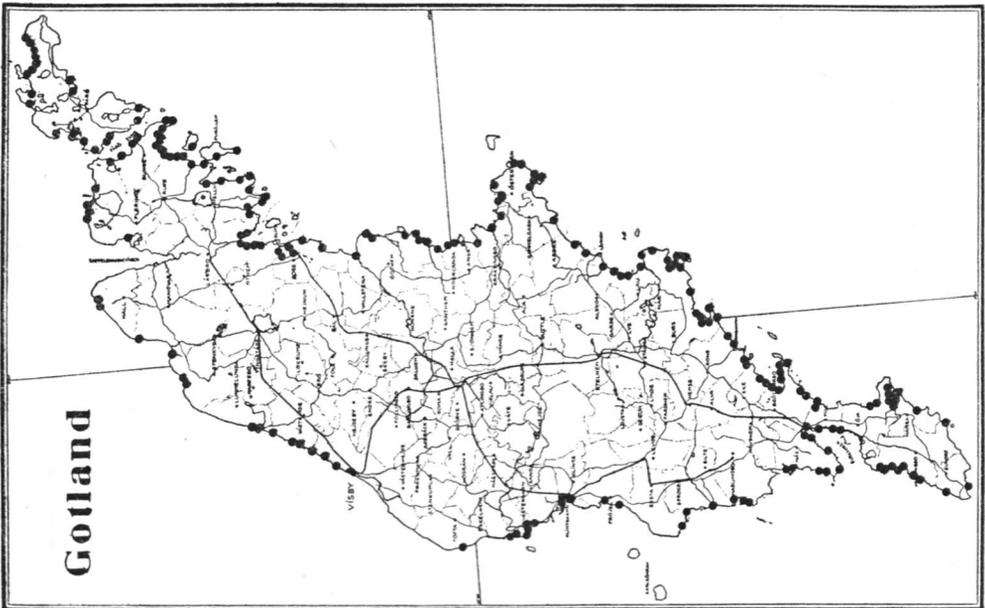
95. *Scutellaria hastifolia*.



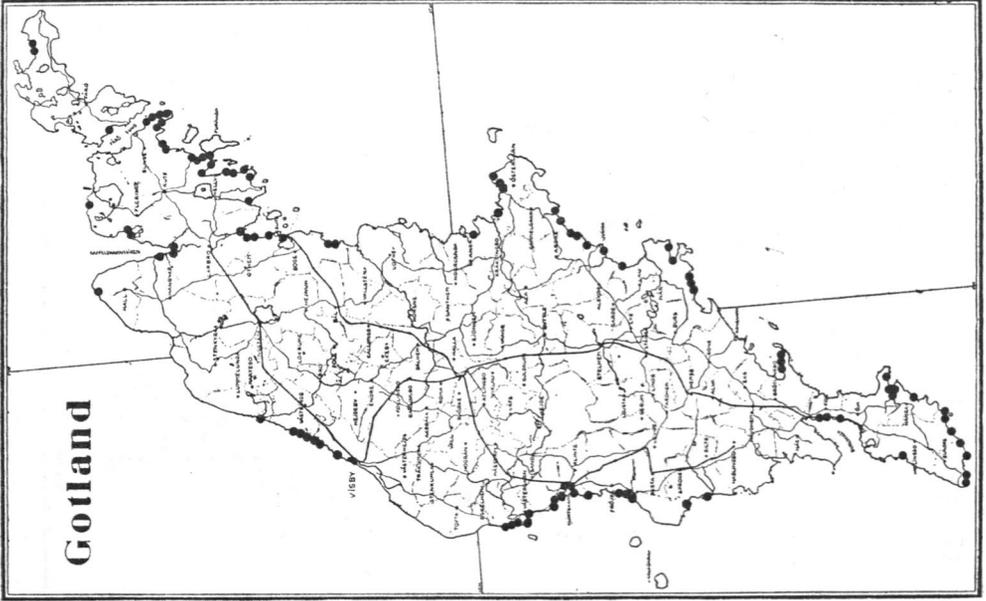
96. *Tetragonolobus siliquosus*.



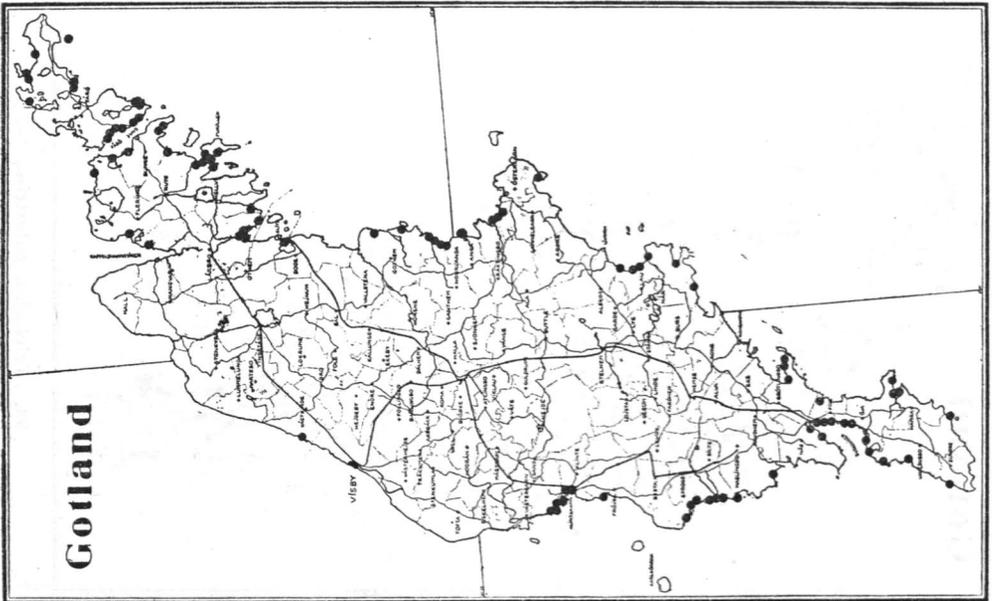
97. *Juncus lamprocarpus*.



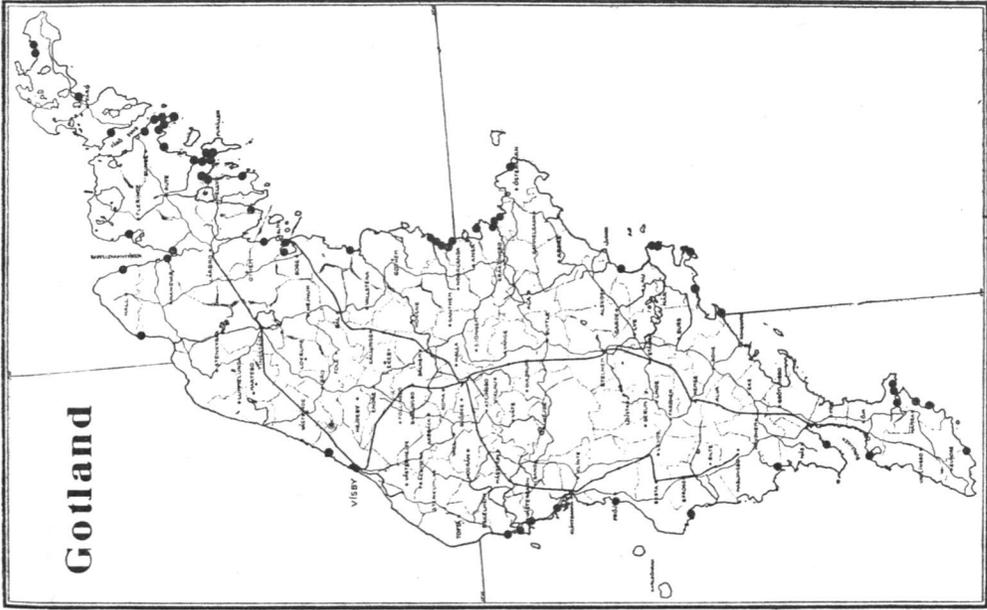
98. *Triglochin palustris*.



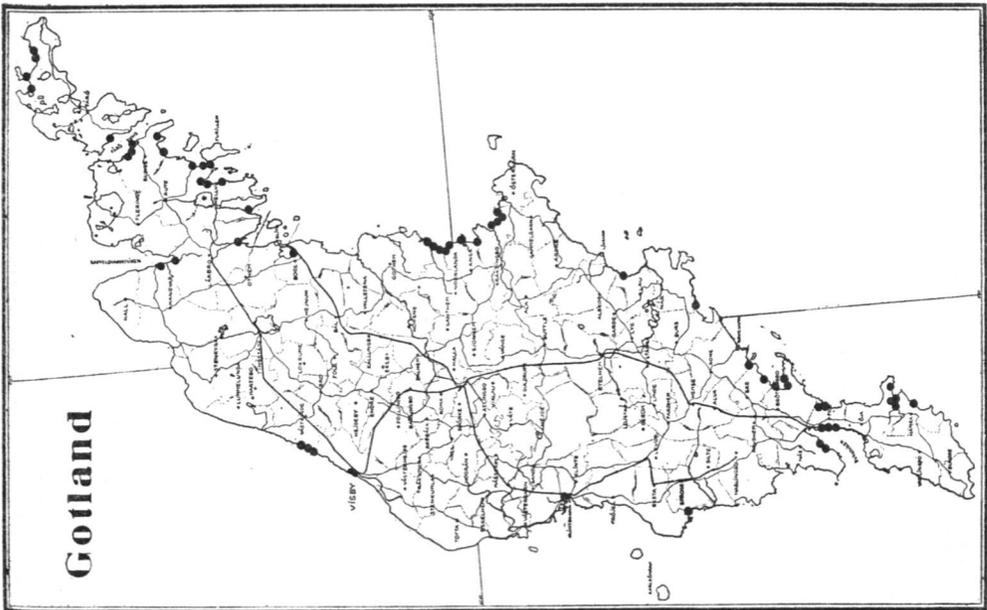
99. *Scirpus compressus*.



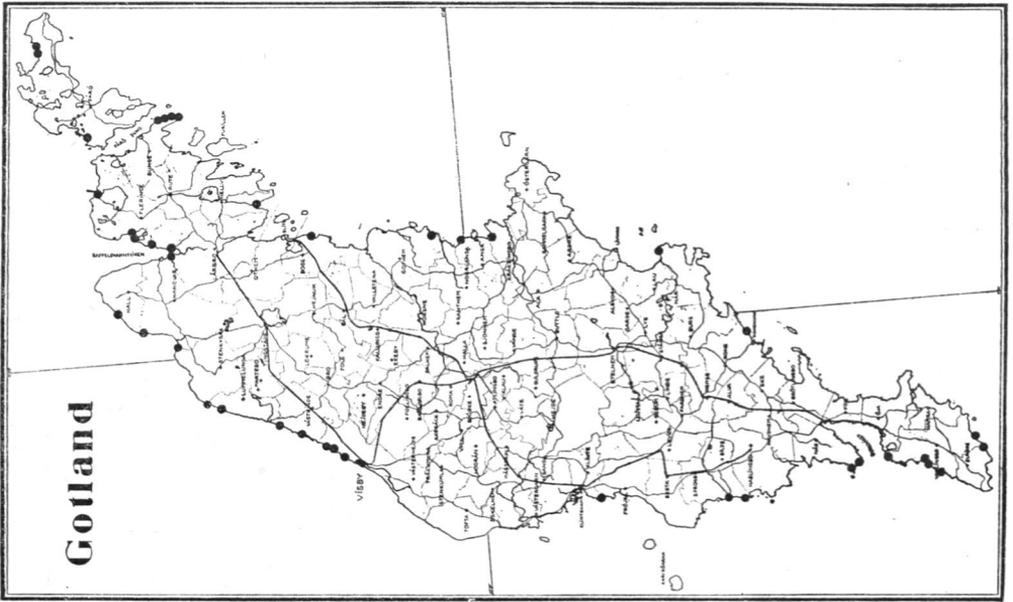
100. *Hydrocotyle vulgaris*.



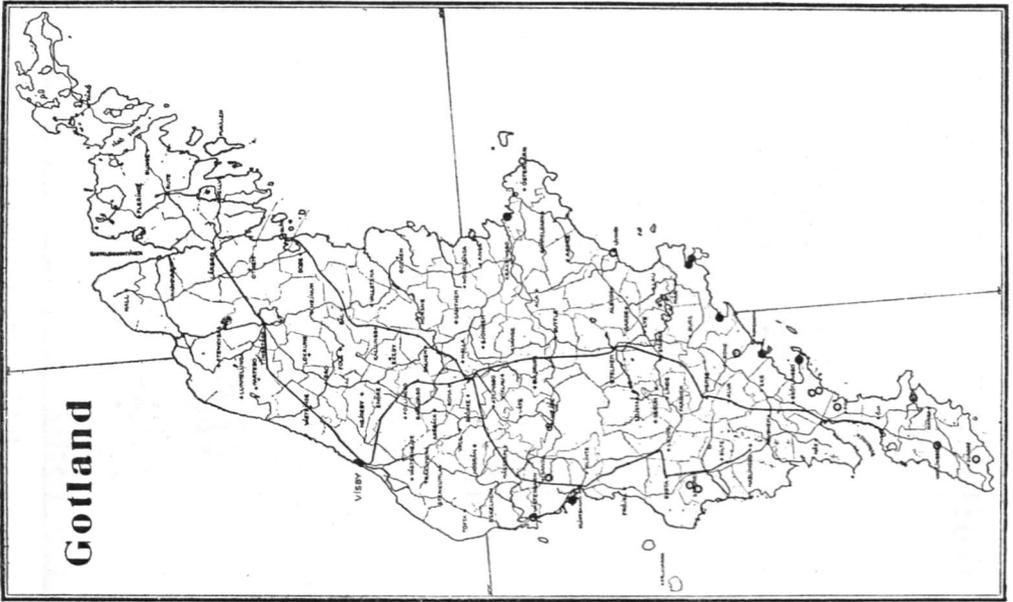
101. *Galium uliginosum*.



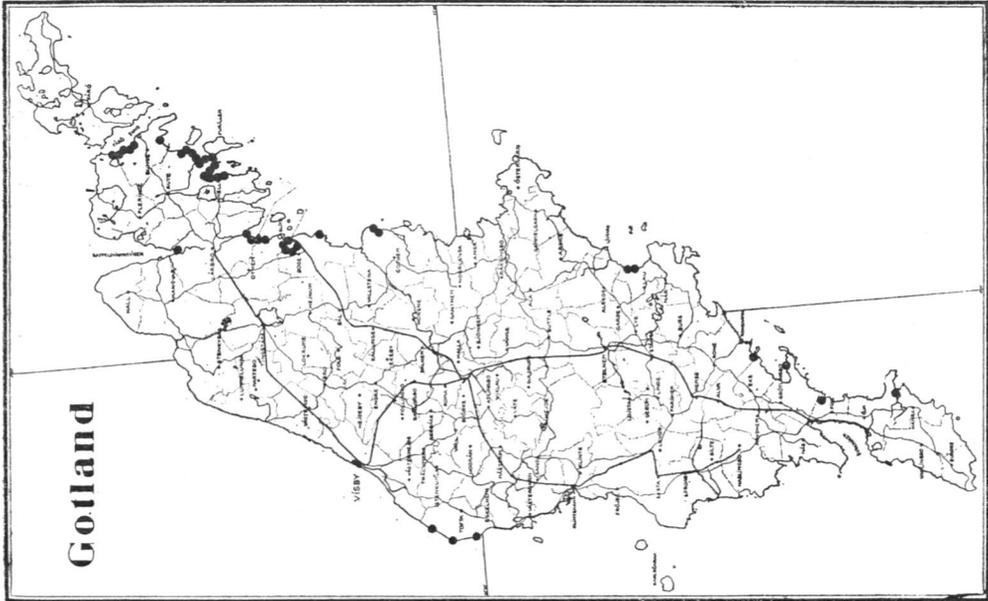
102. *Parnassia palustris*.



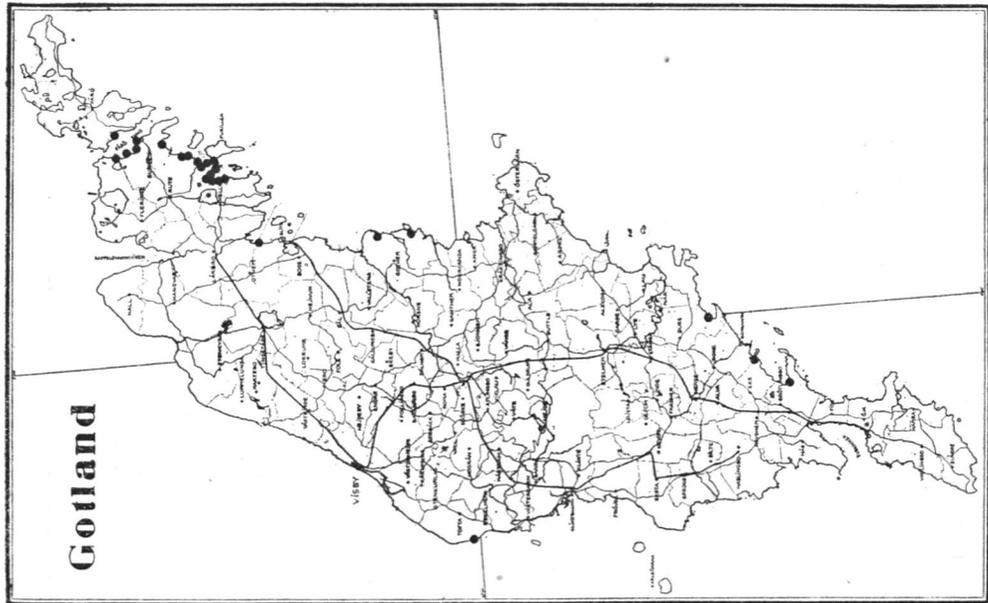
103. *Scutellaria galericulata*.



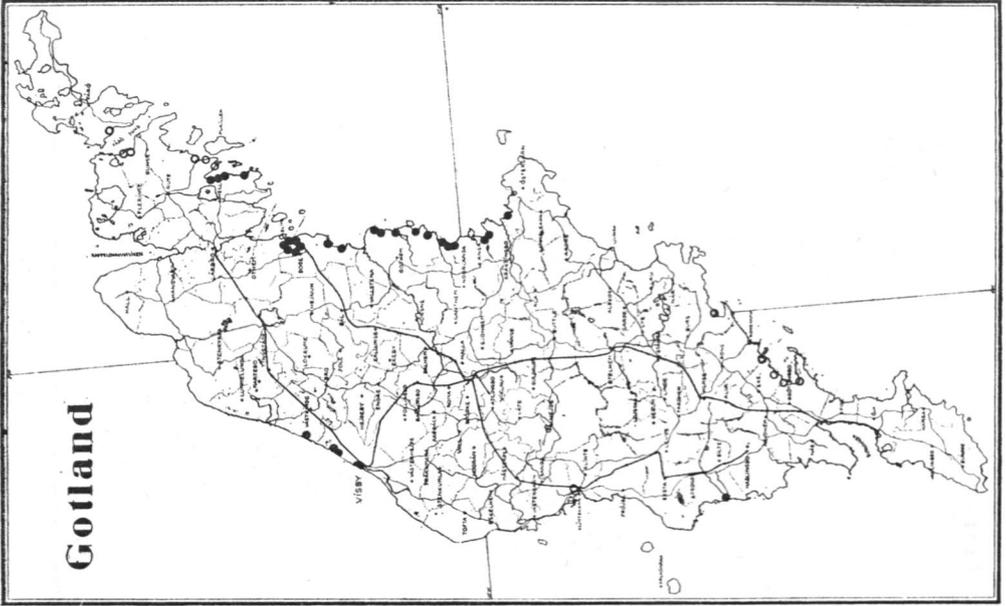
104. *Centunculus minimus*.



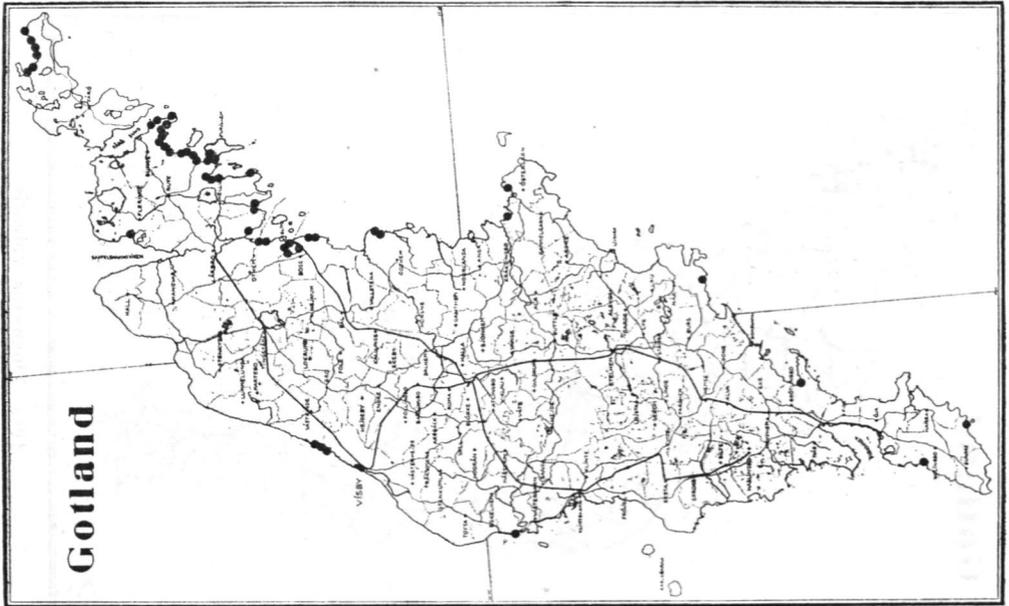
105. *Primula farinosa*.



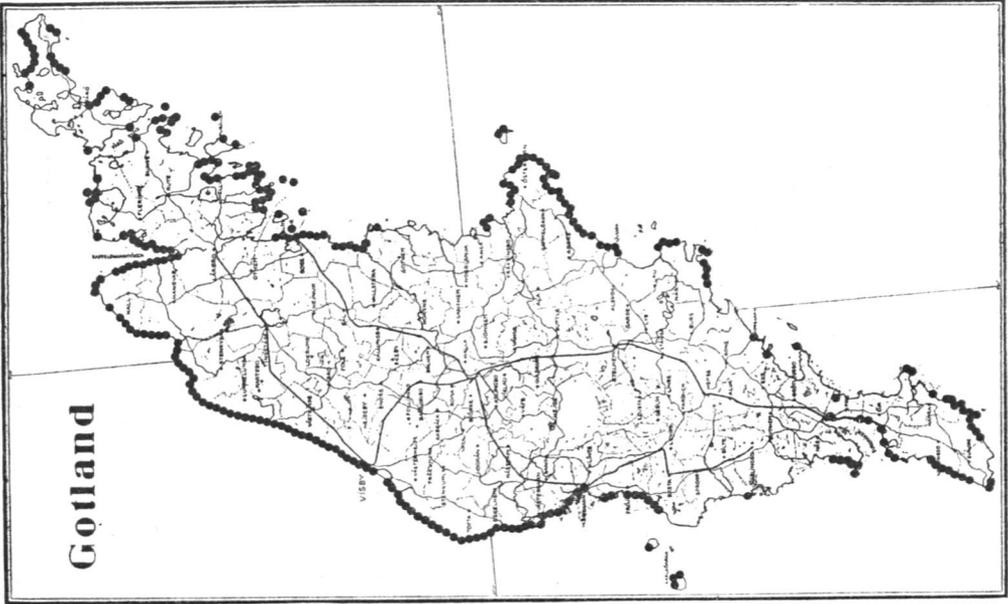
106. *Pinguicula vulgaris*.



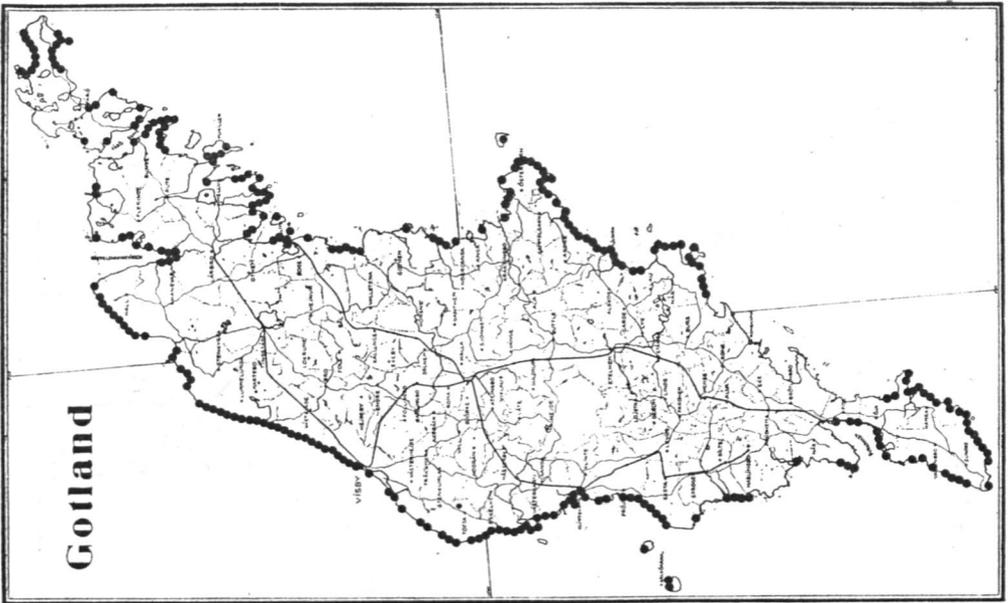
107. ○ *Schoenus ferrugineus*. ● *Schoenus nigricans*.  
◎ Beide Arten.



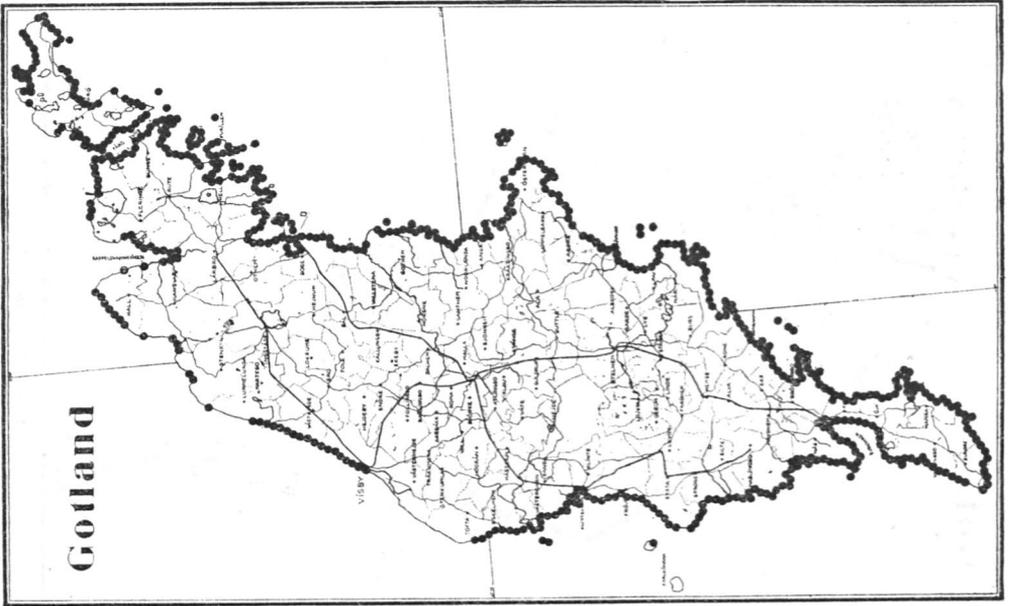
108. *Herminium monorchis*.



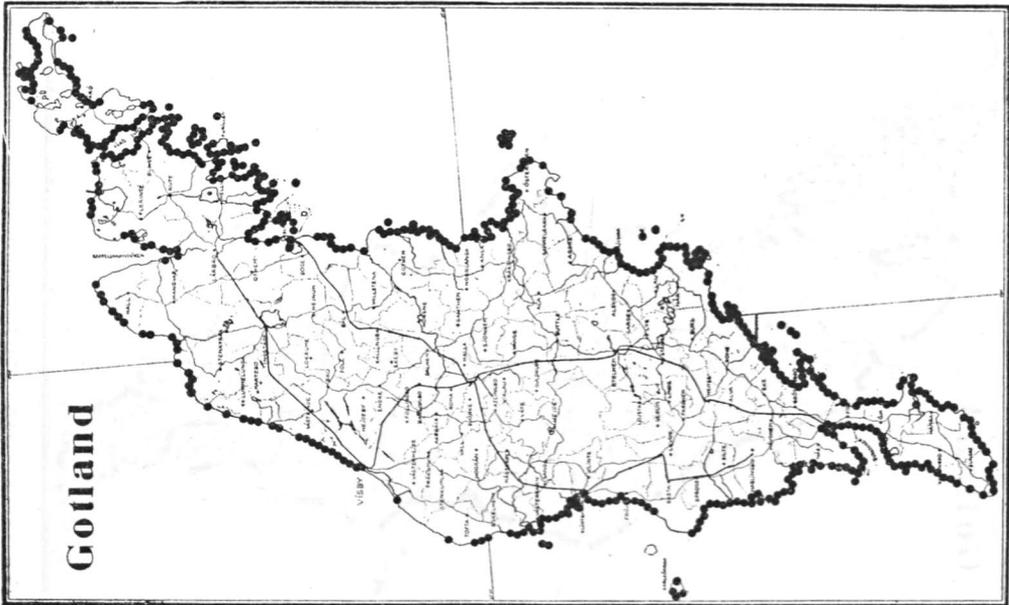
109. *Tussilago farfara*.



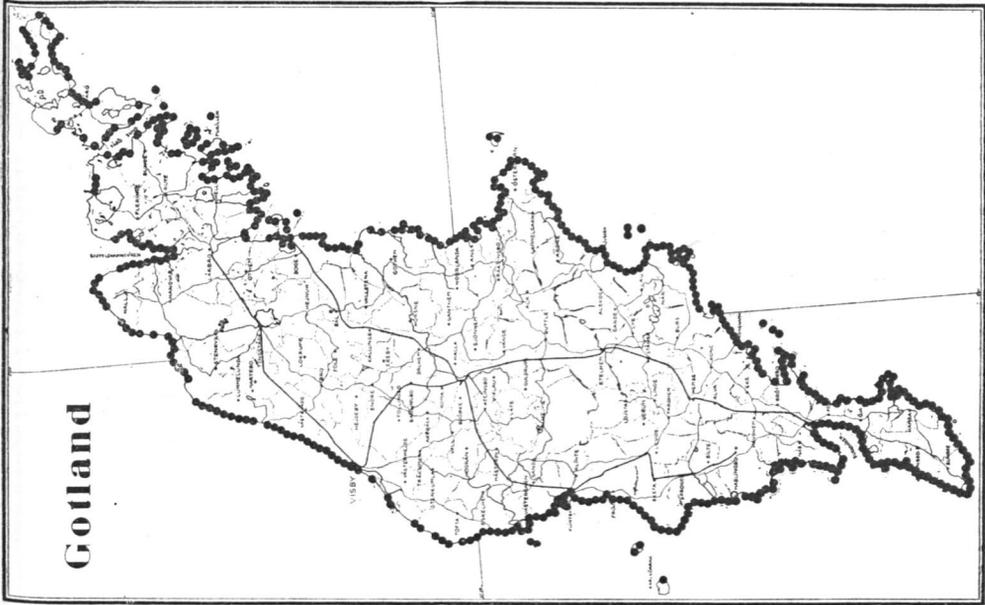
110. *Equisetum arvense*.



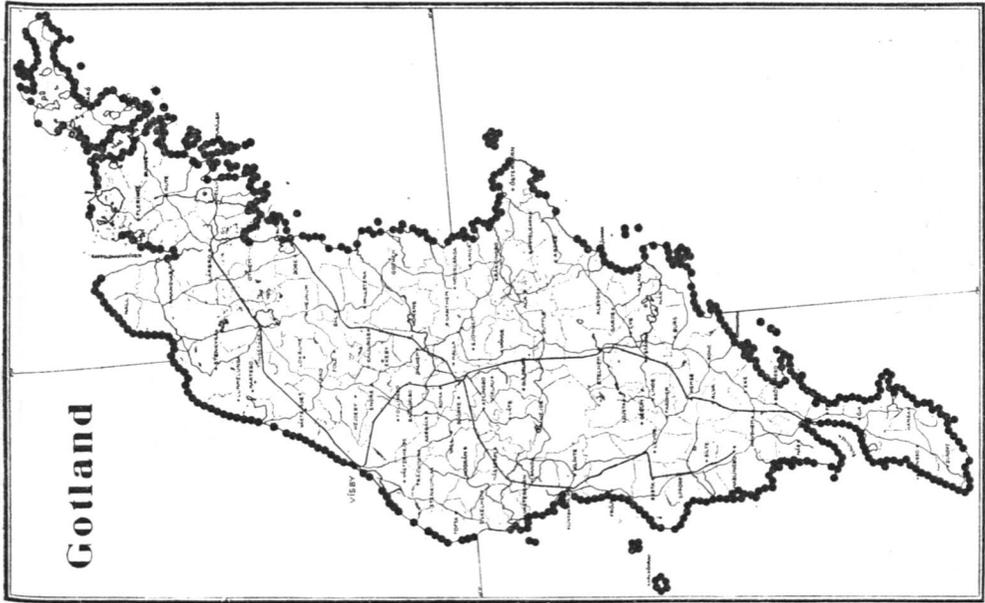
111. *Potentilla anserina*.



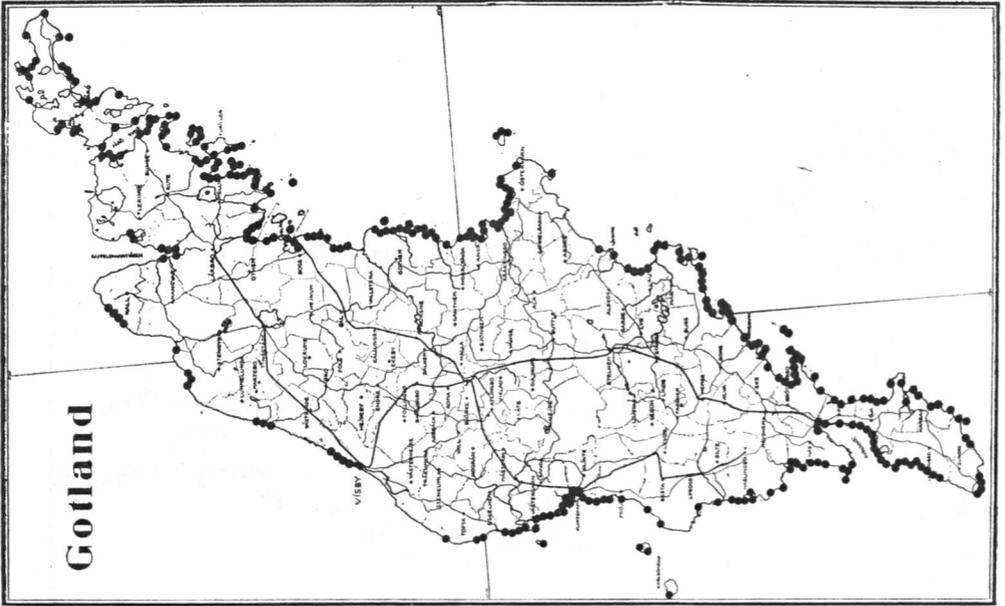
112. *Potentilla reptans*.



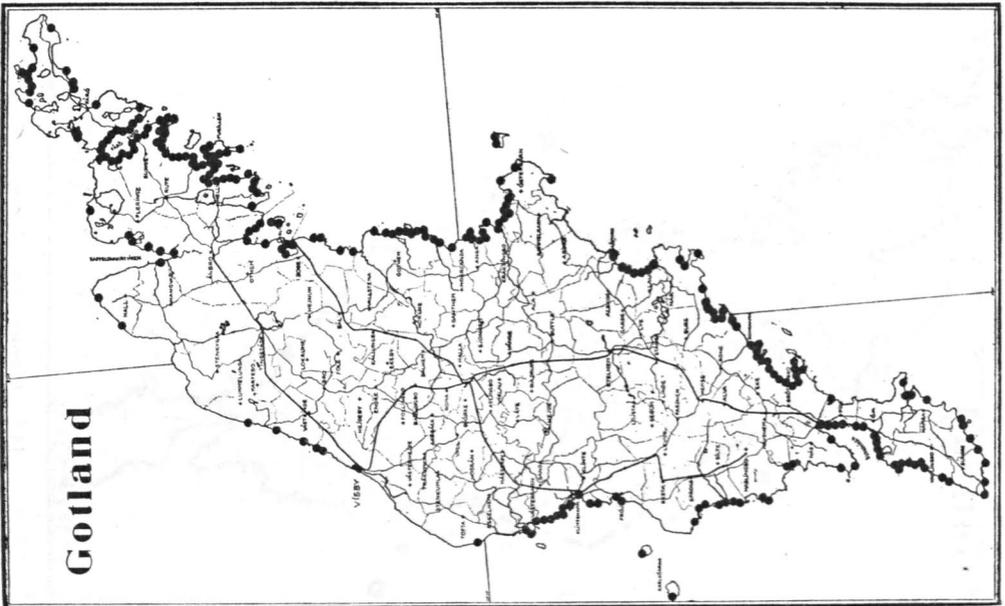
113. *Cirsium arvense*.



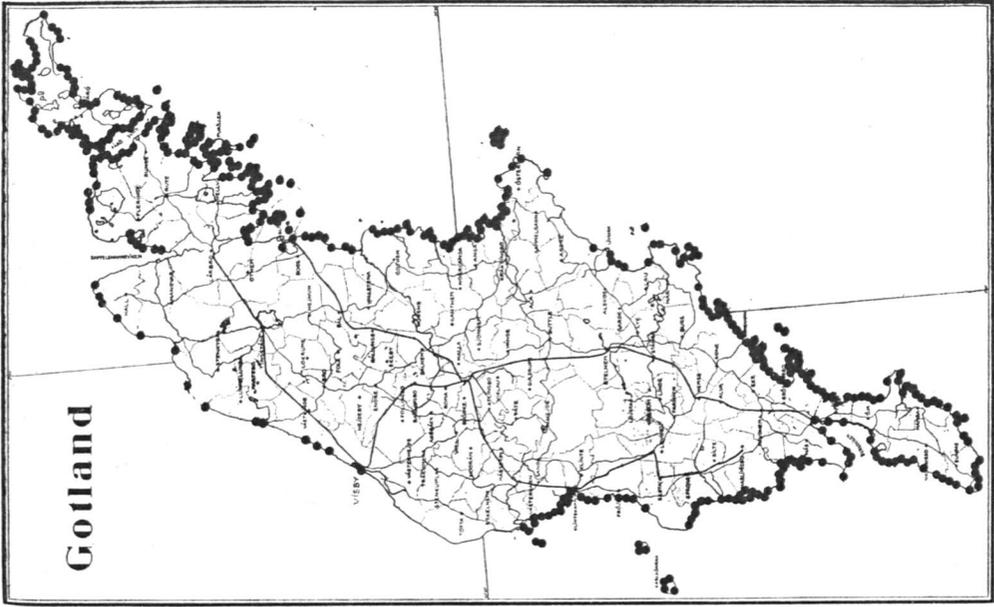
114. *Cirsium lanceolatum*.



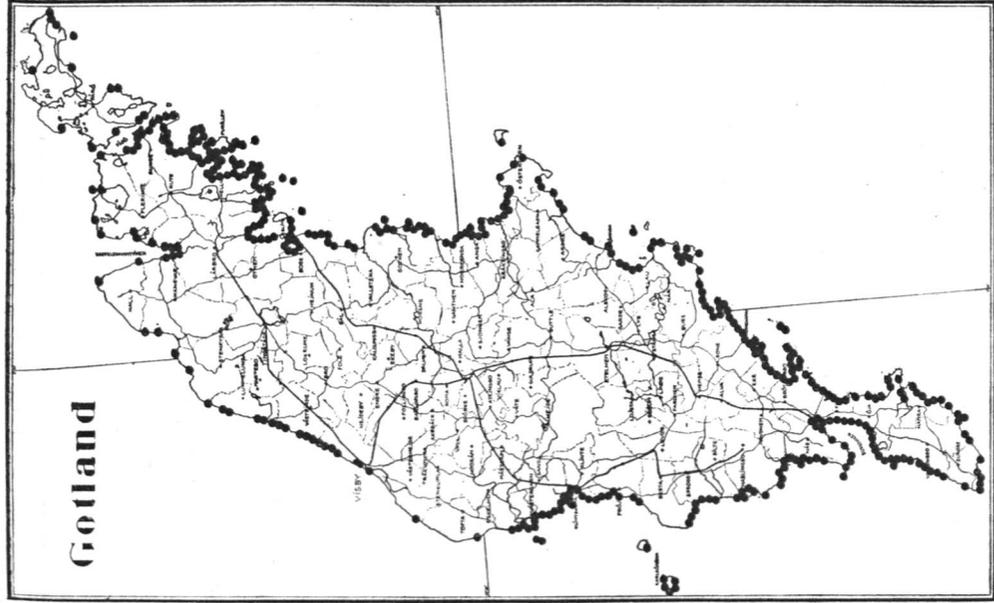
115. *Medicago lupulina*.



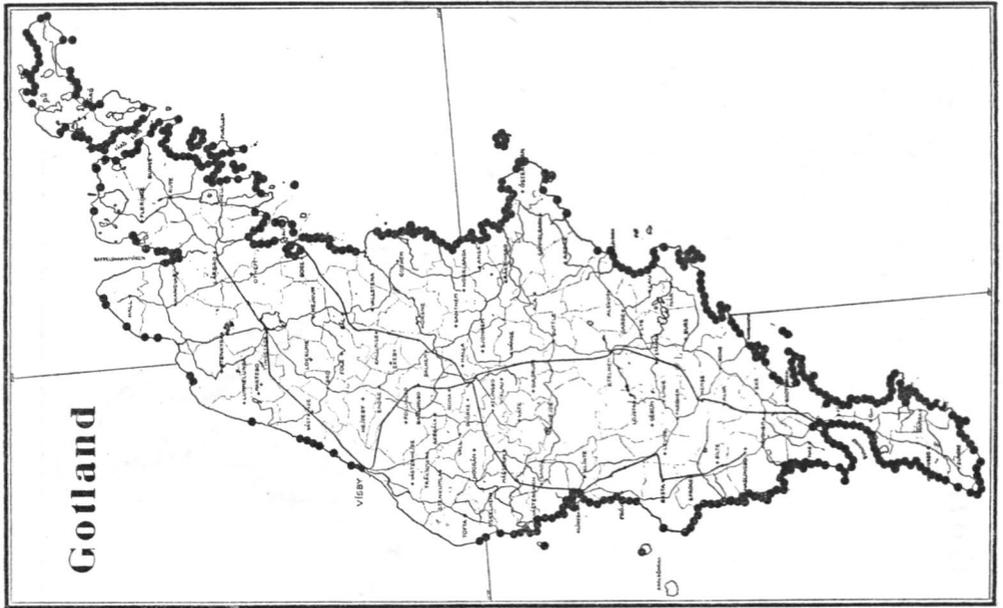
116. *Prunella vulgaris*.



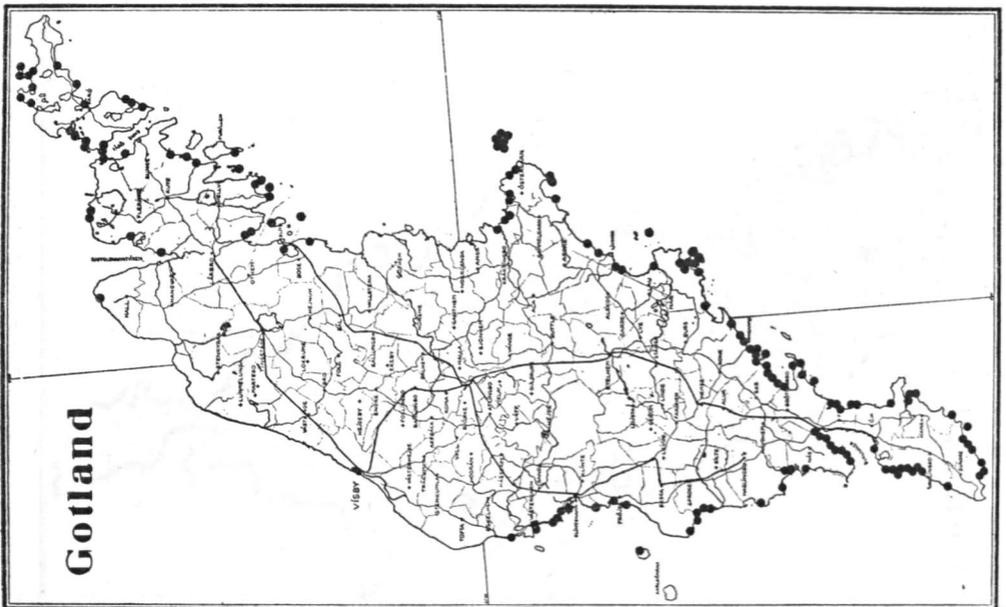
117. *Cerastium caespitosum*.



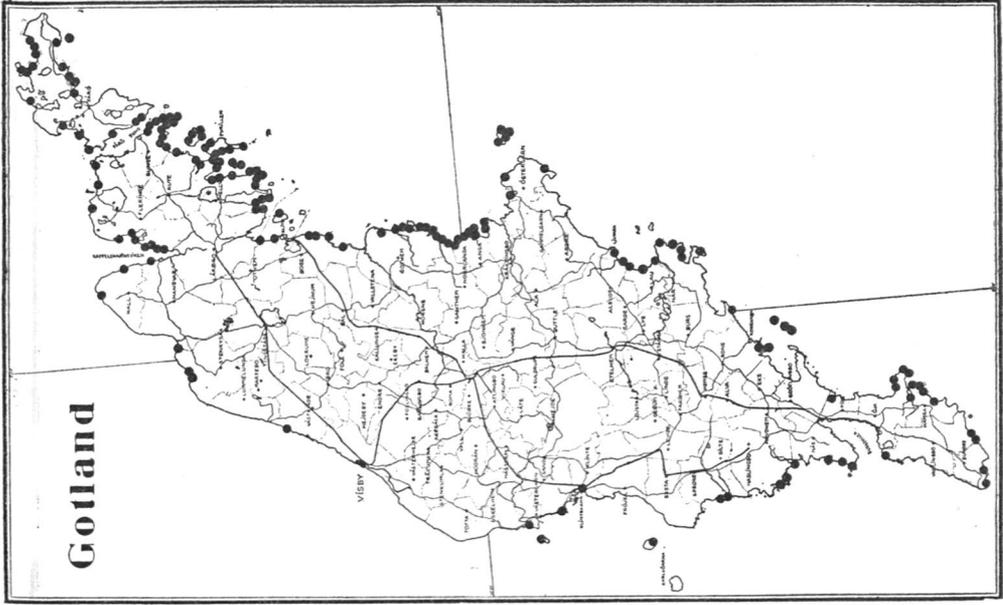
118. *Lotus corniculatus*.



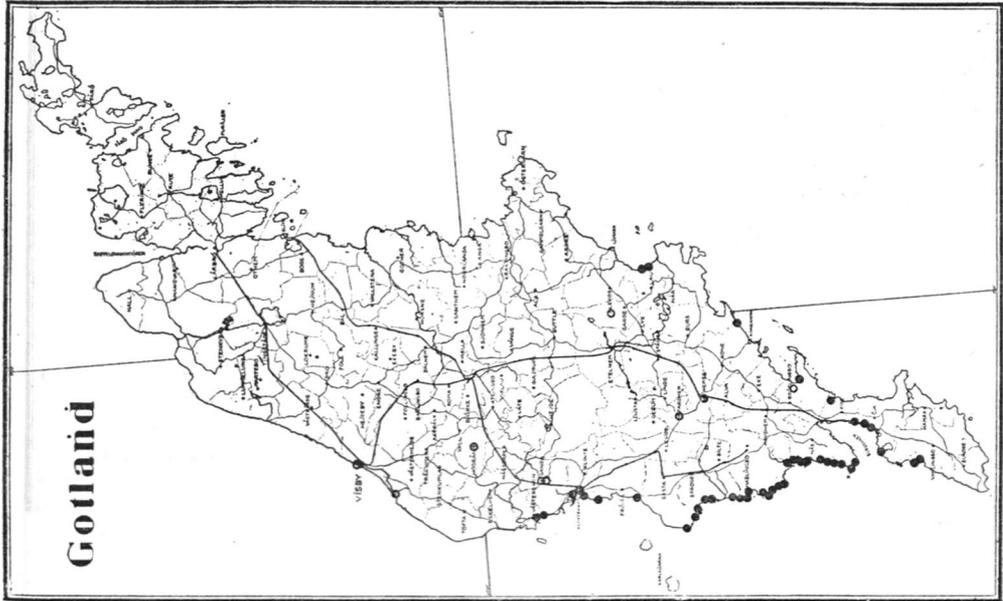
119. *Trifolium repens*.



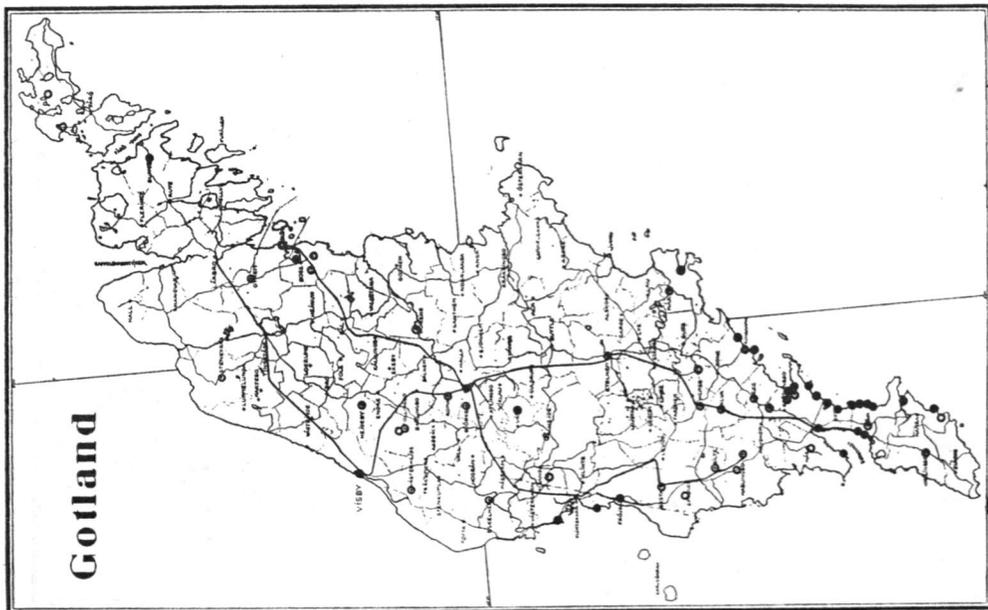
120. *Sagina procumbens*.



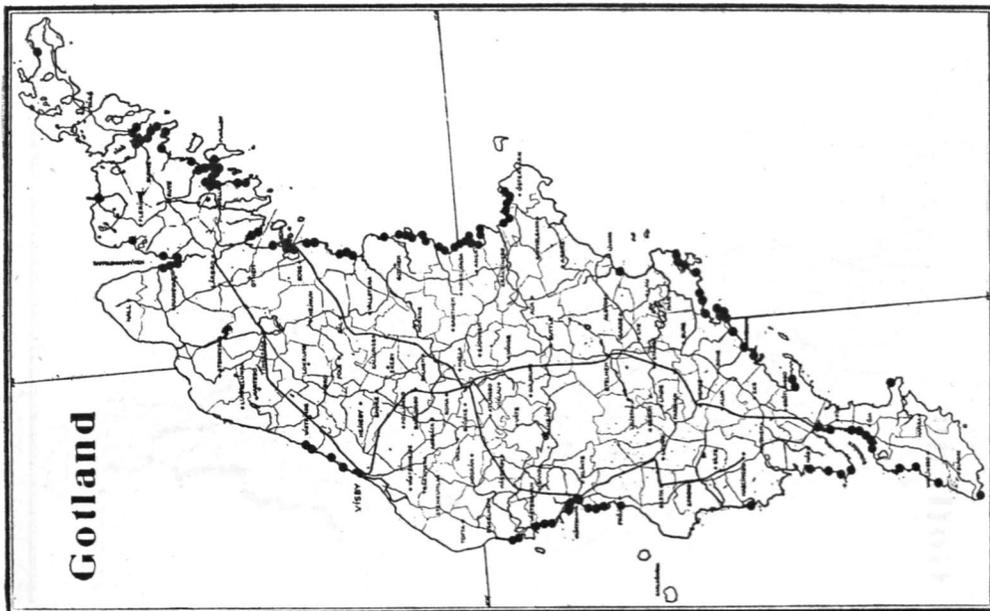
121. *Ranunculus repens*.



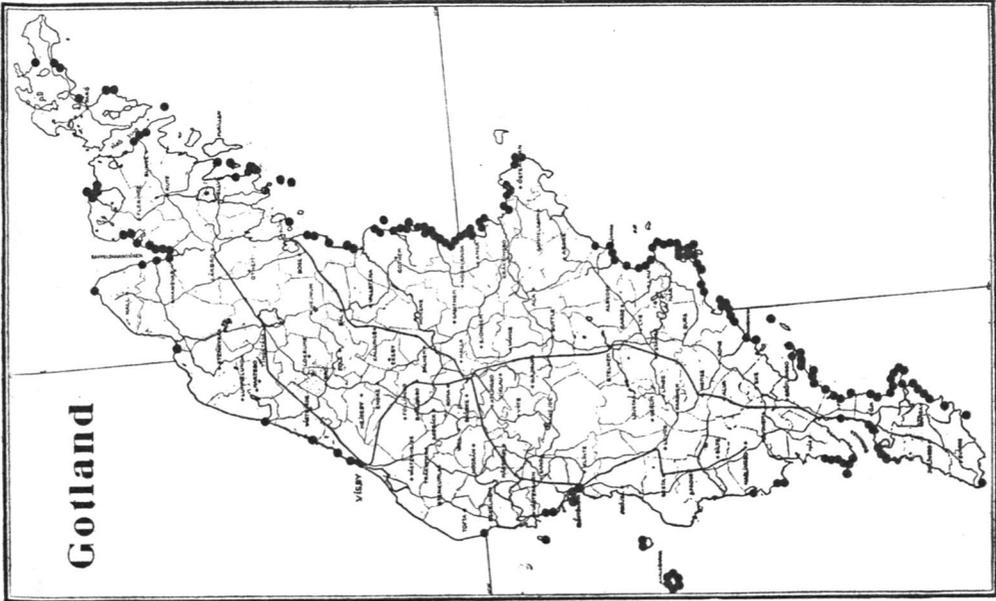
122. *Carex nemorosa*.



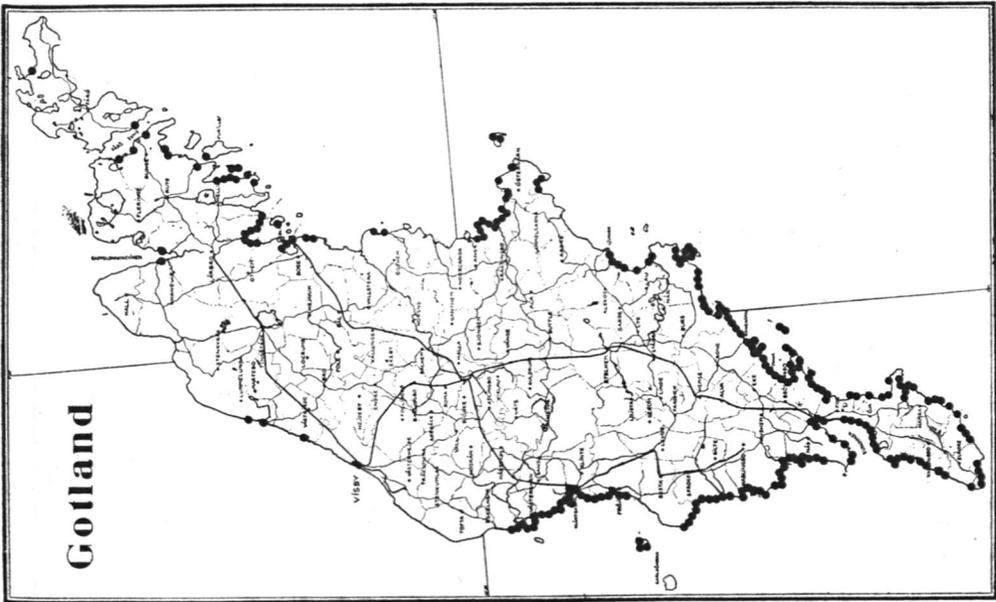
123. *Inula britannica*.



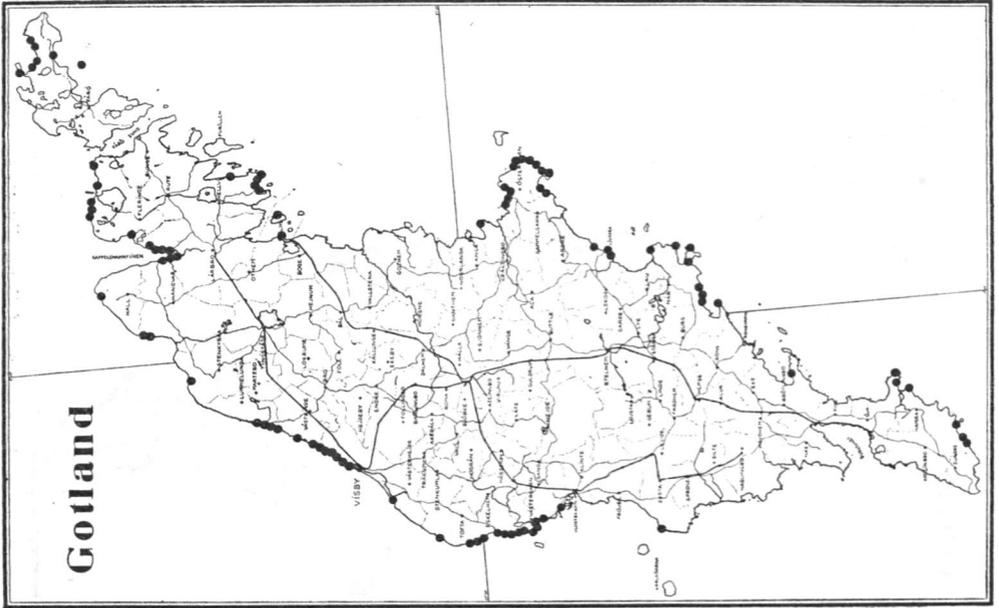
124. *Carum carvi*.



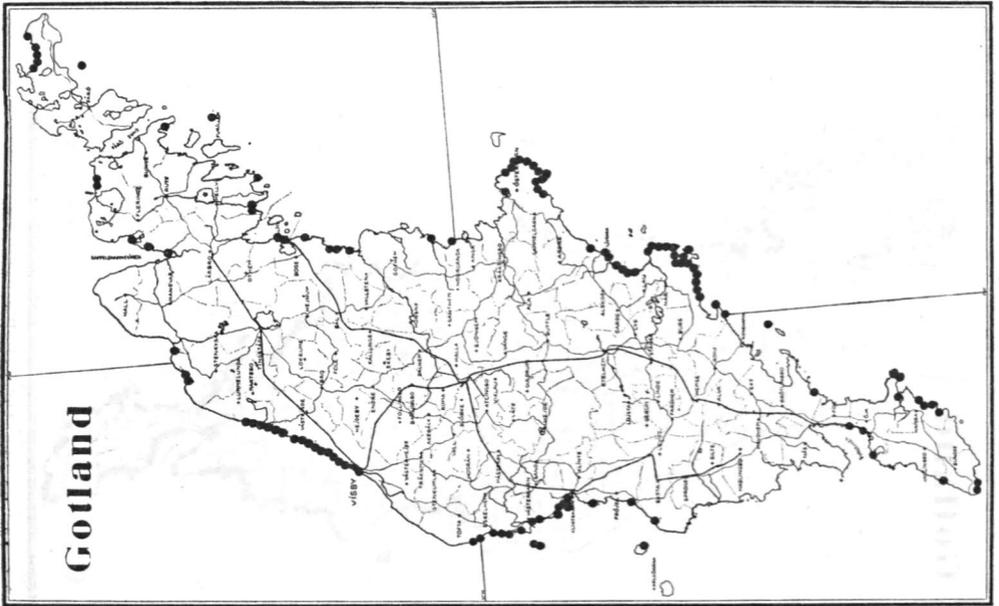
125. *Chaerophyllum silvestre*.



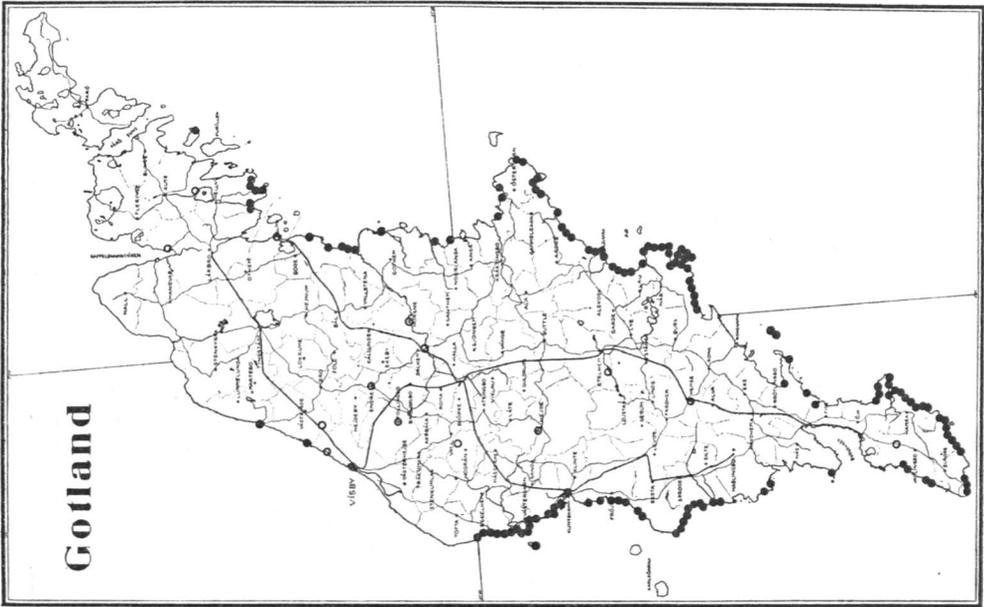
126. *Bellis perennis*.



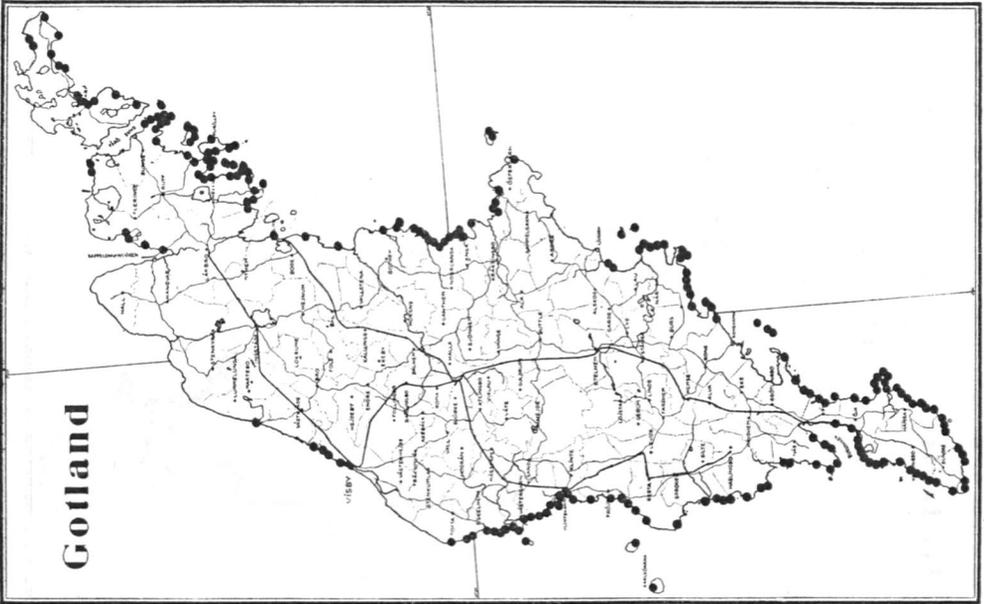
127. *Polygonum persicaria*.



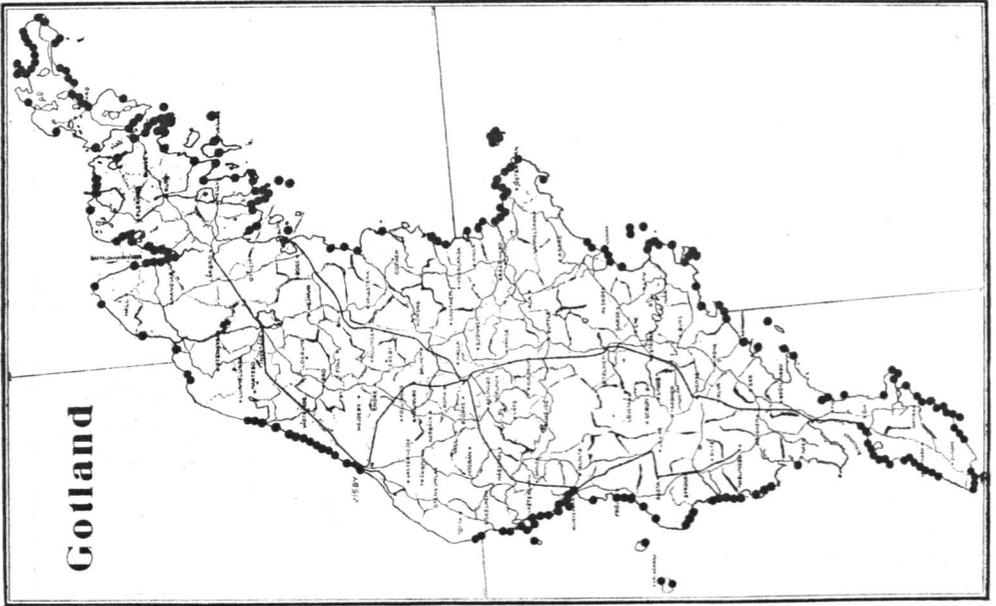
128. *Polygonum lapathifolium*.



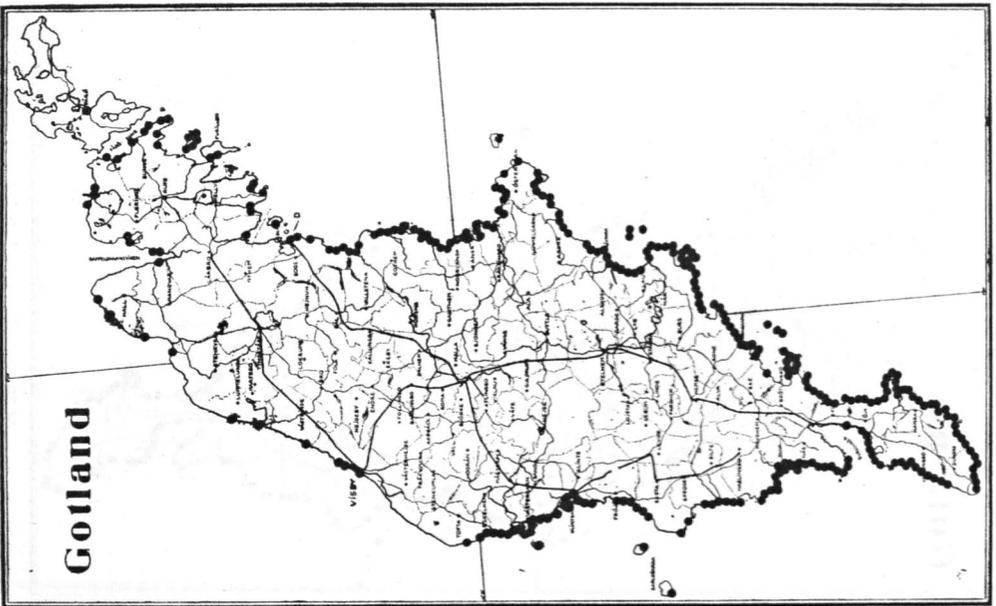
129. *Chenopodium rubrum*.



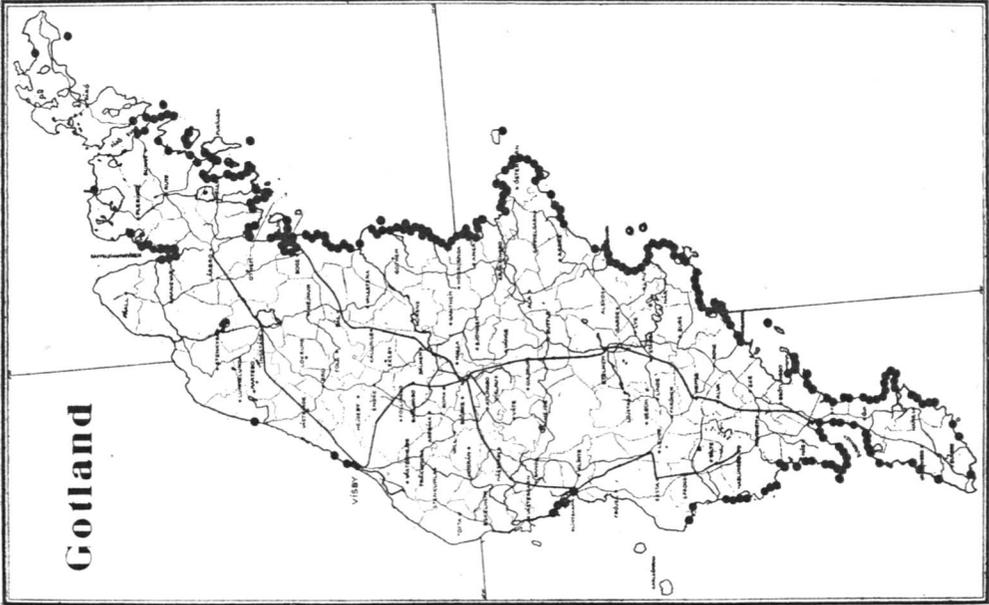
130. *Galeopsis bifida*.



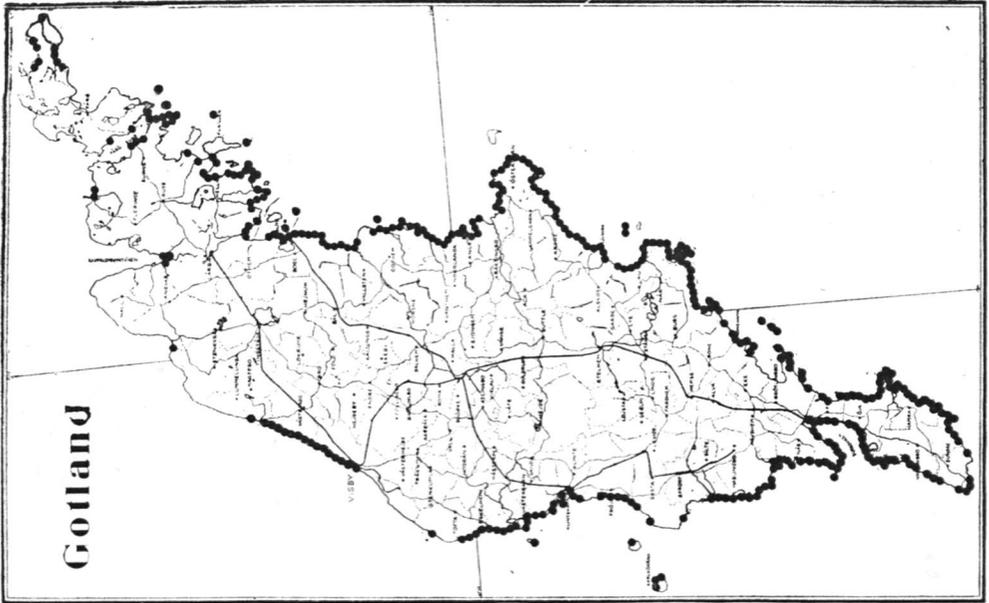
131. *Senecio vulgaris*.



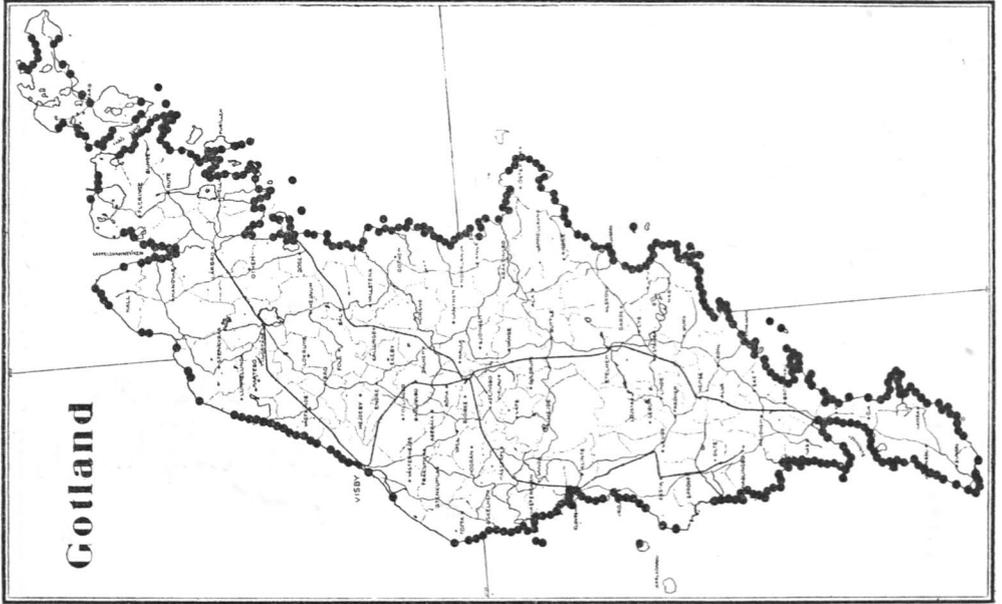
132. *Matricaria \*maritima\**.



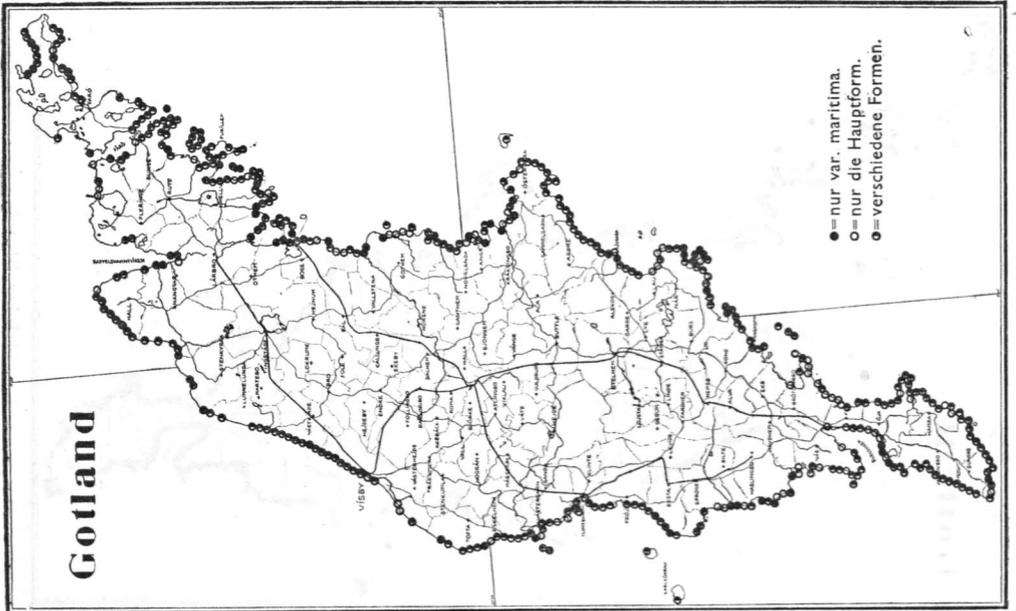
133. *Alopecurus ventricosus*.



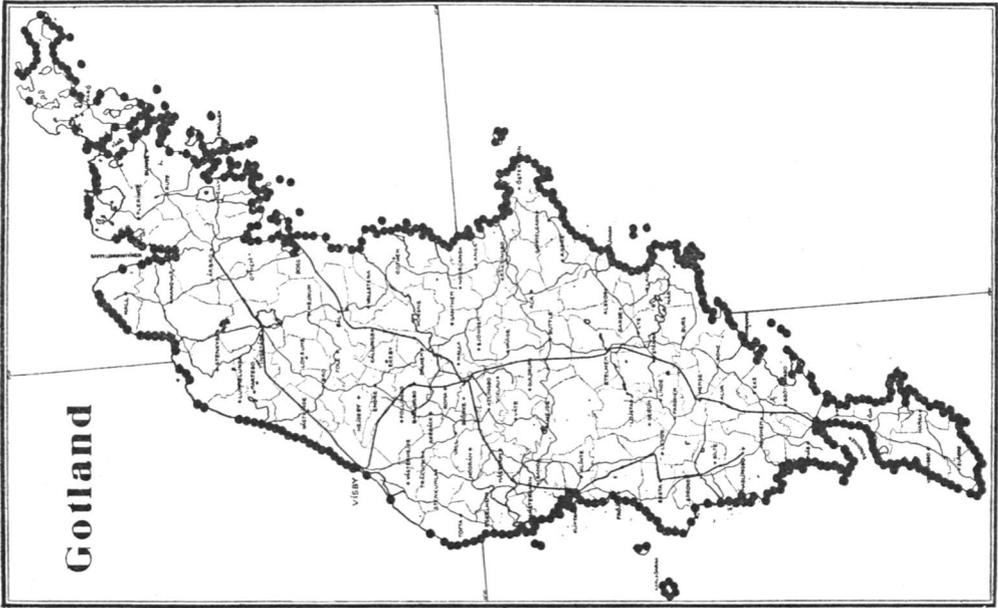
134. *Atriplex litorale*.



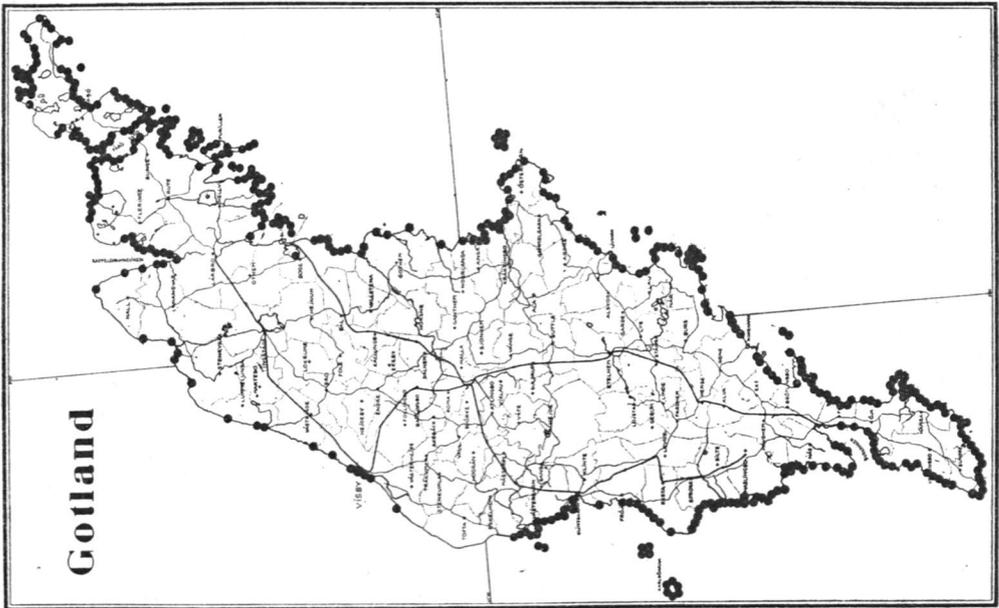
135. *Sonchus arvensis*.



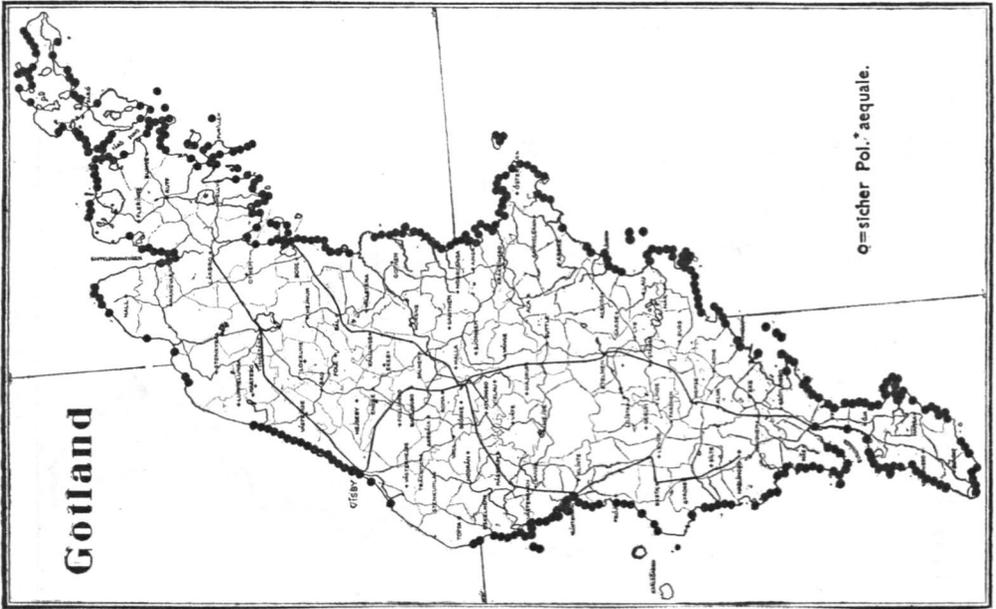
136. *Agropyron repens*.



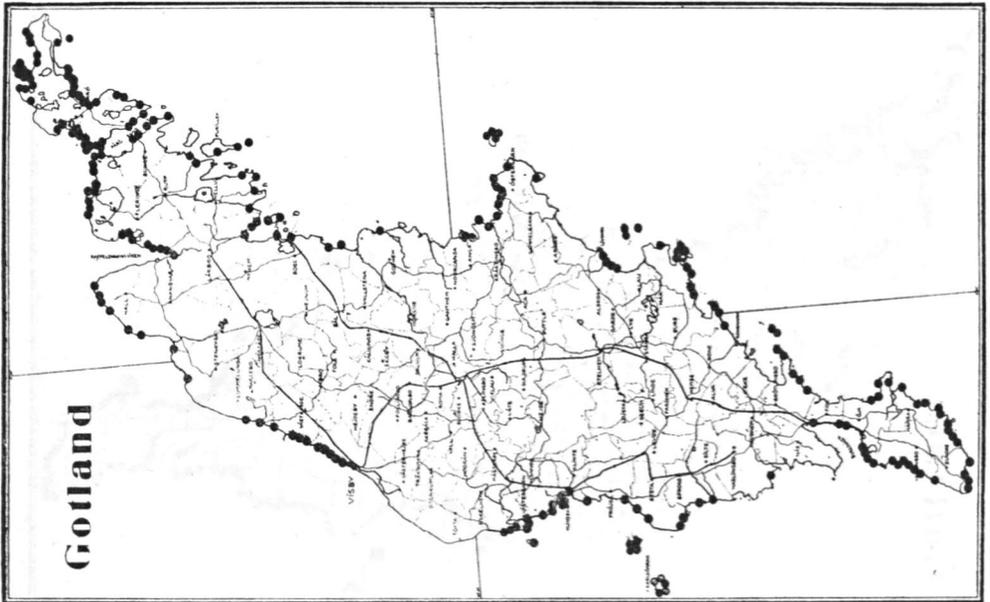
137. *Rumex crispus*.



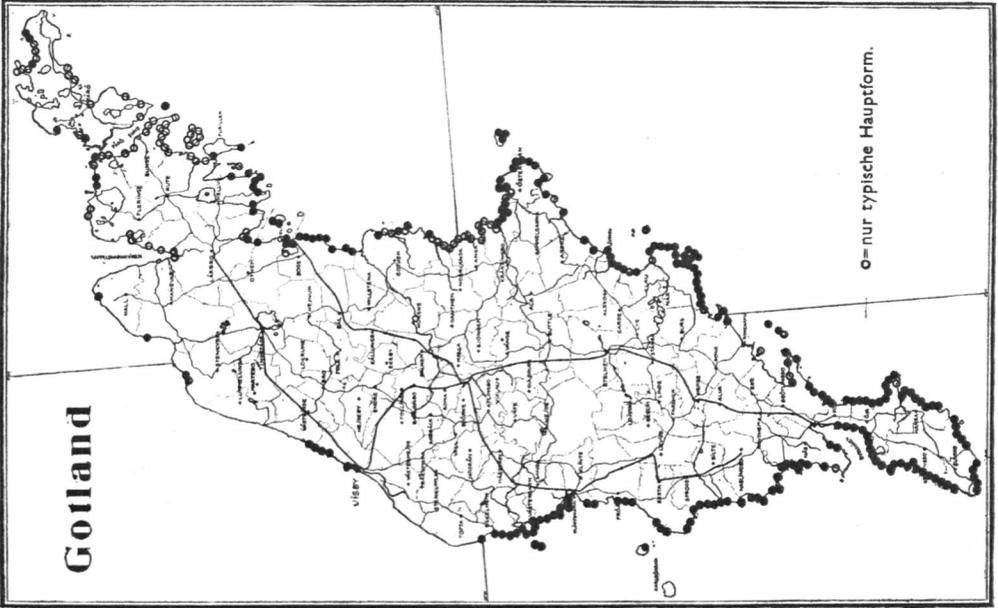
138. *Urtica dioeca*.



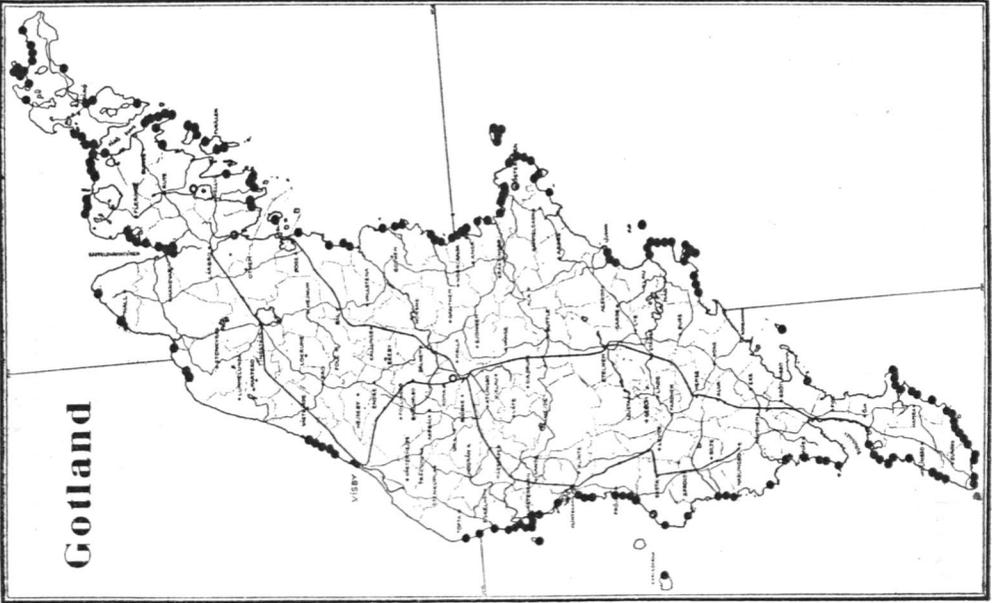
139. *Polygonum aviculare* (coll.).



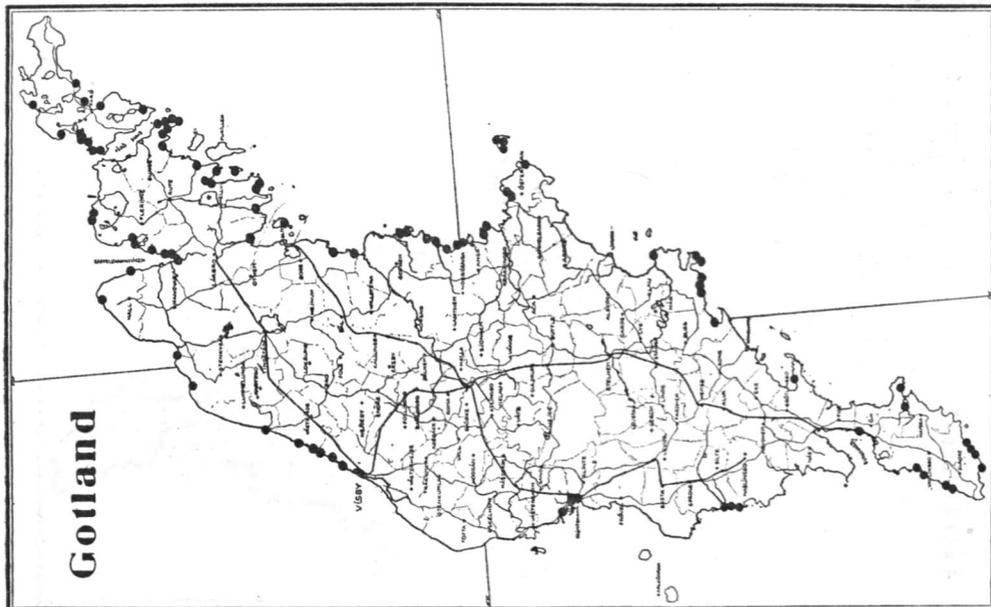
140. *Stellaria media* (incl. \* *apetala*).



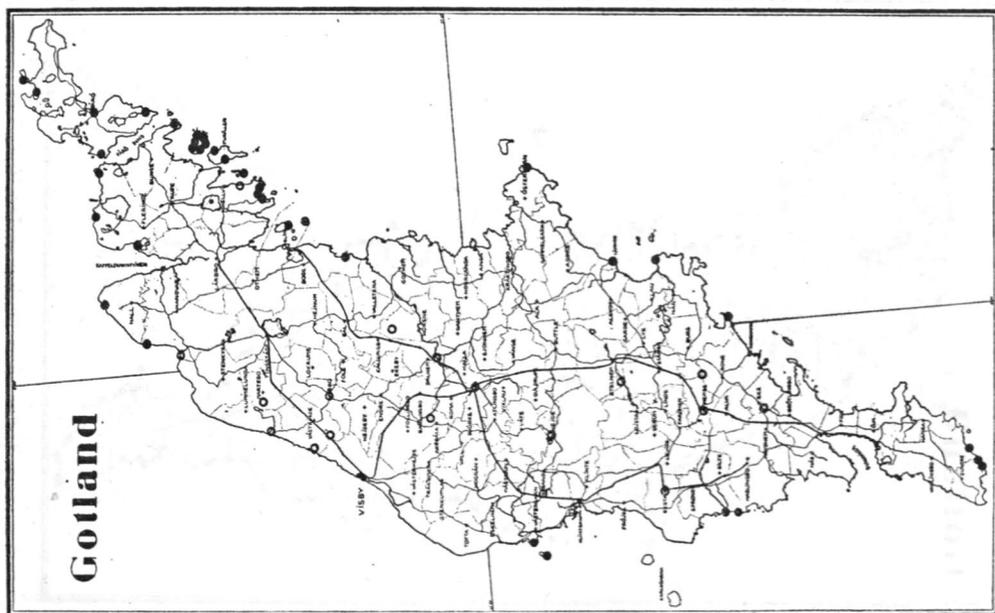
141. *Juncus bufonius* (coll.).



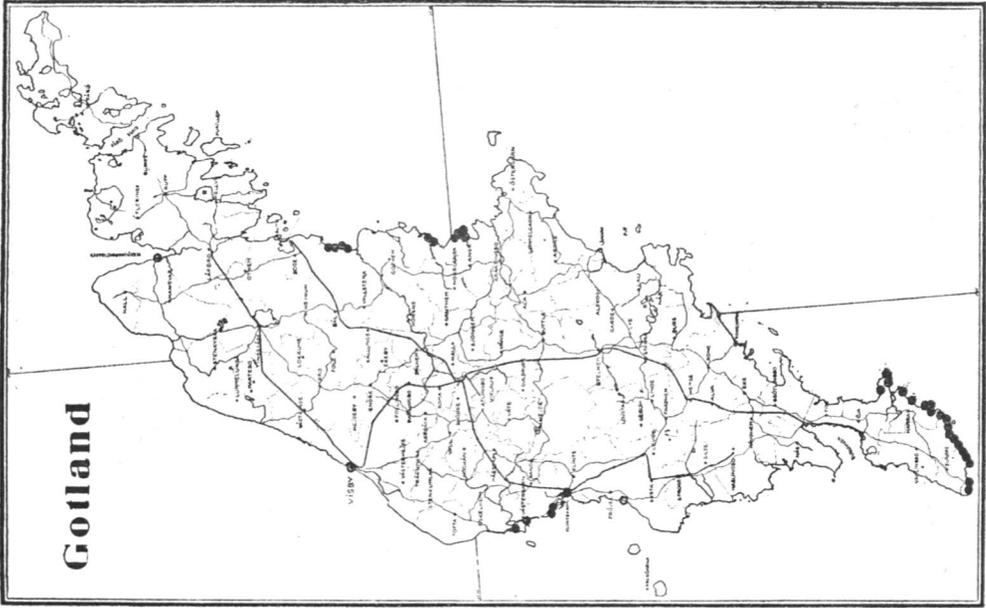
142. *Ranunculus sceleratus*.



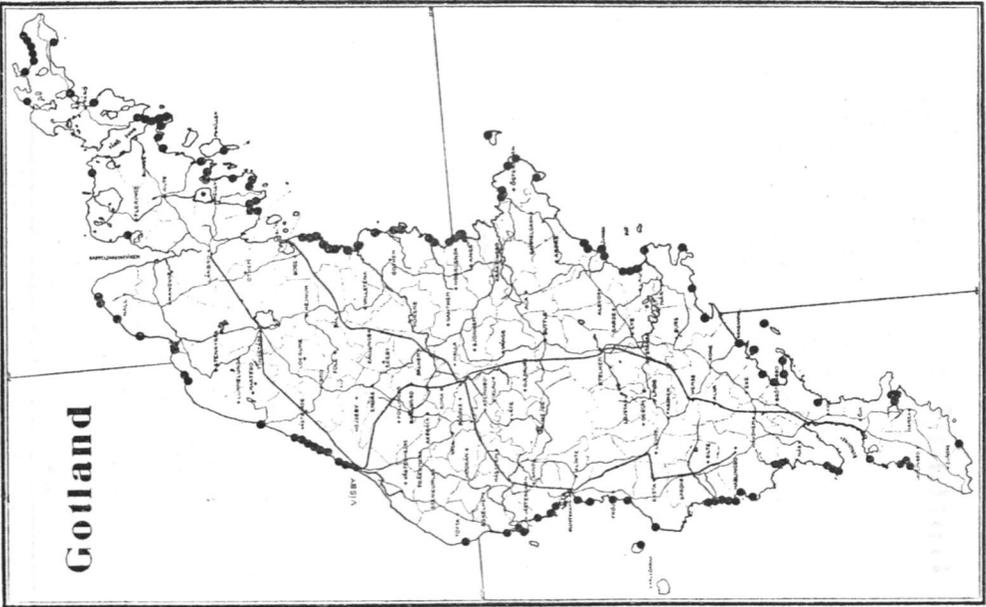
143. *Myosotis caespitosa*.



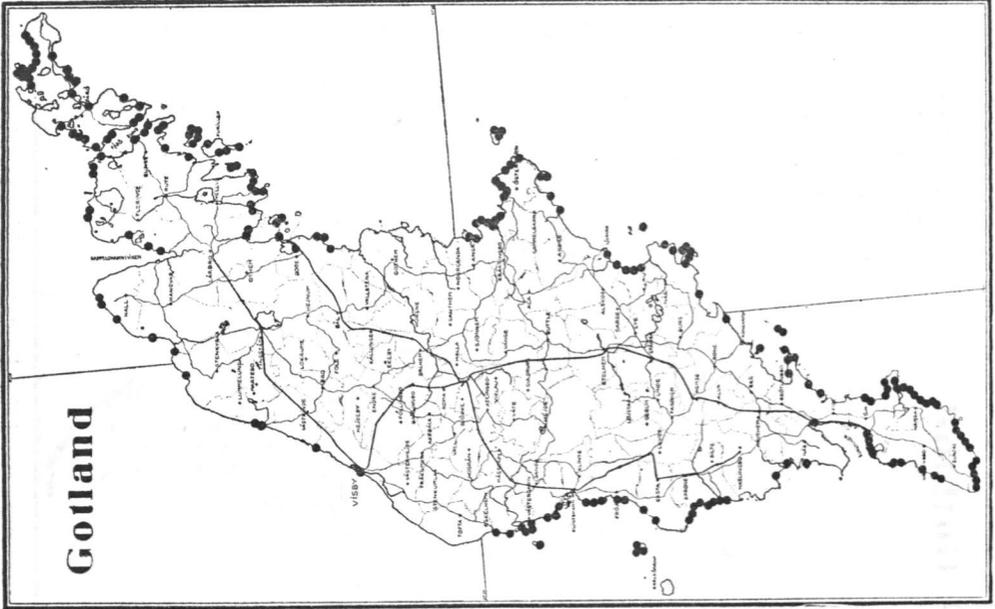
144. *Radicula palustris*.



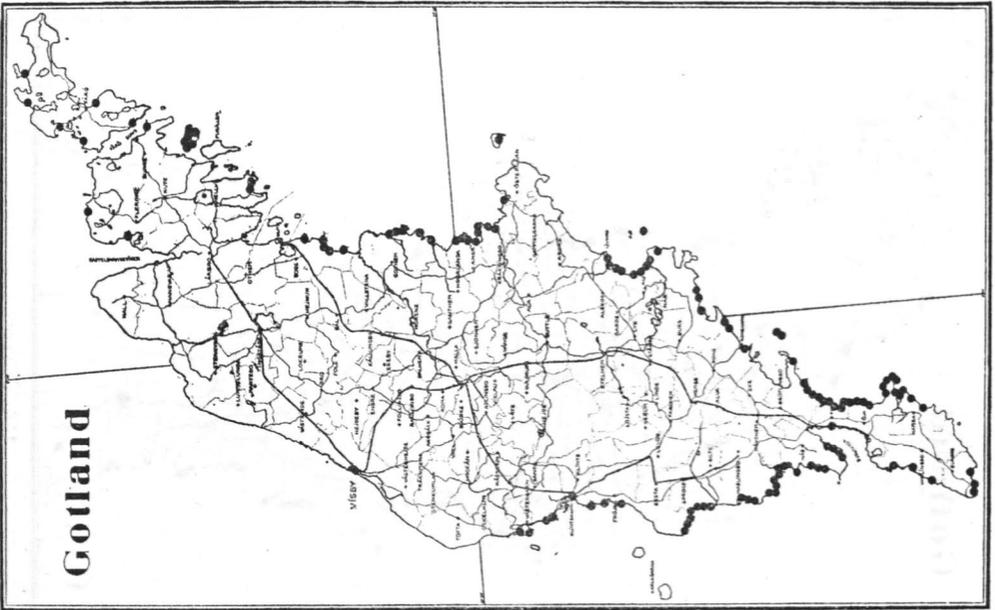
145. *Rumex maritimus*.



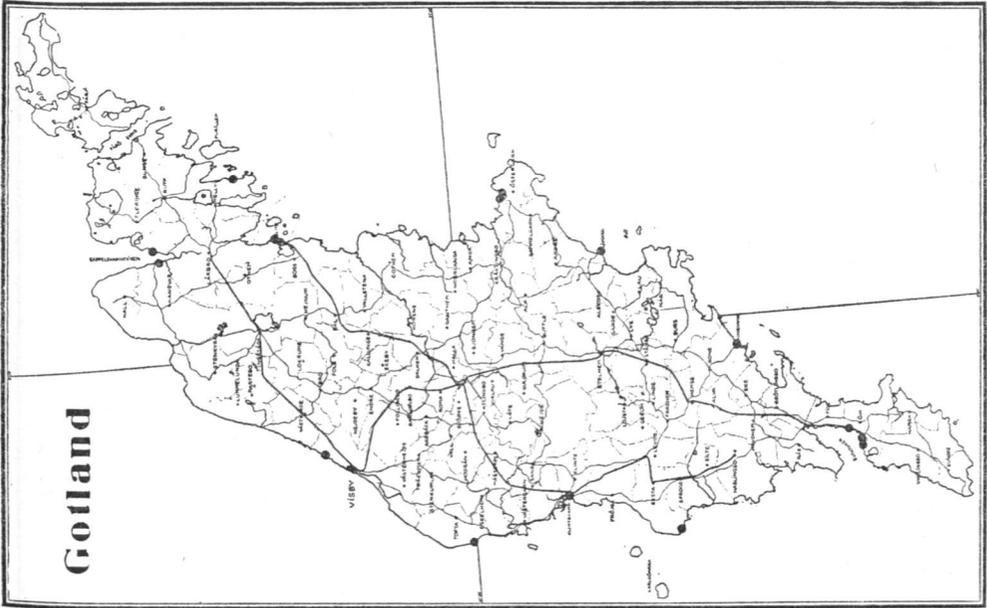
146. *Lycopodium europaeus*.



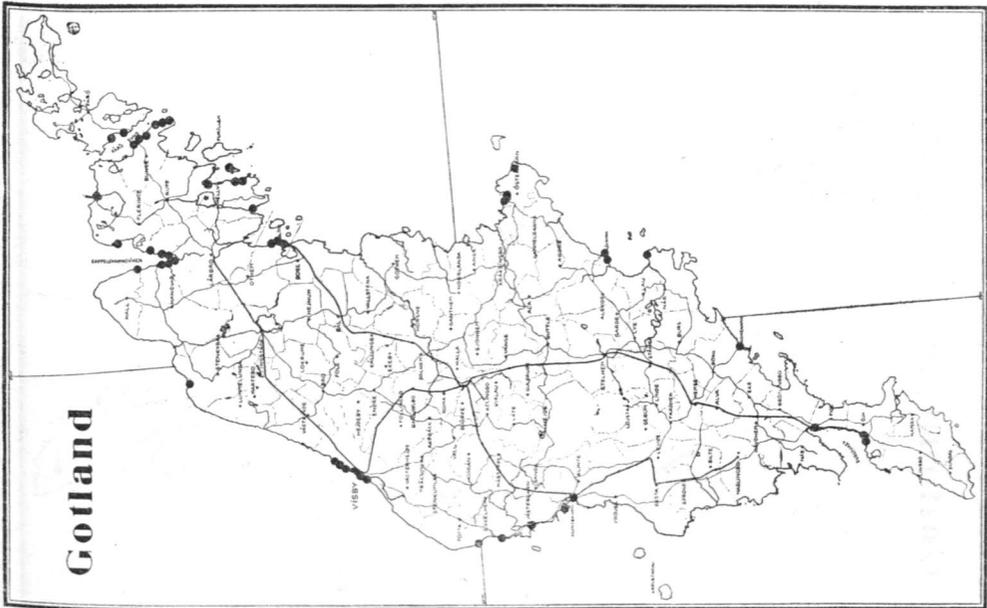
147. *Poa annua*.



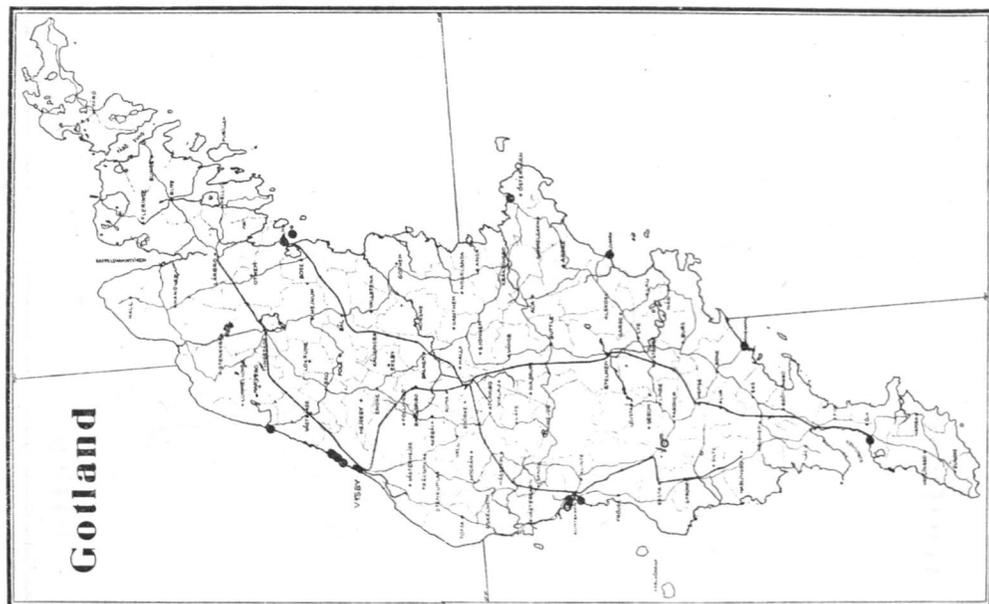
148. *Alopecurus geniculatus*.



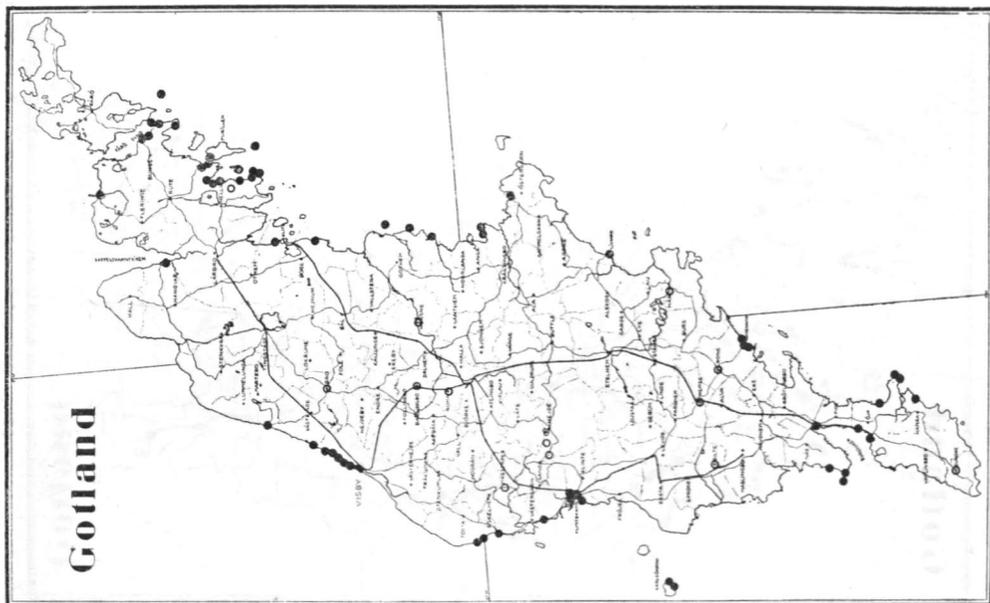
149. *Tanacetum vulgare*.



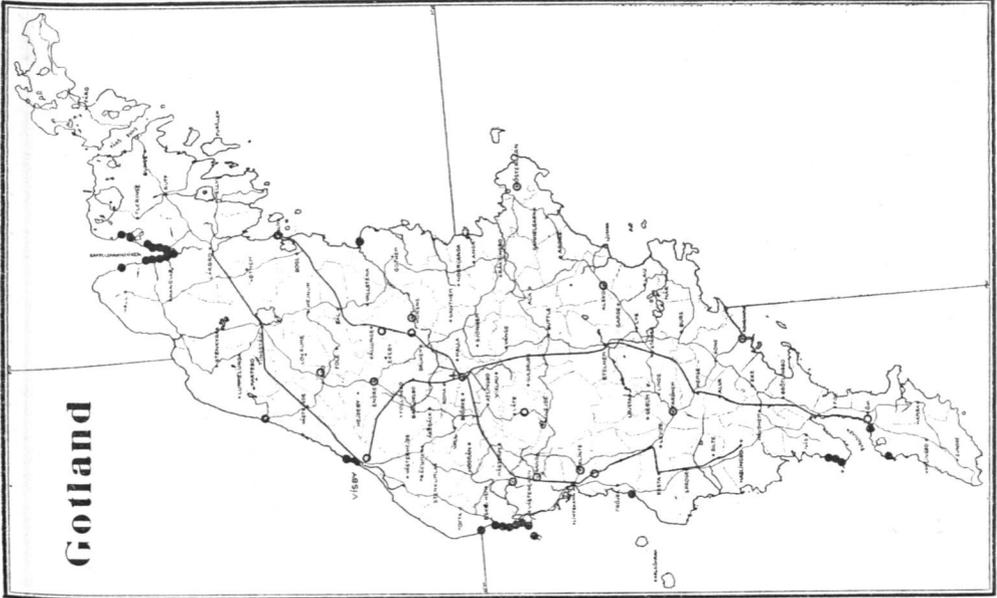
150. *Artemisia vulgaris*.



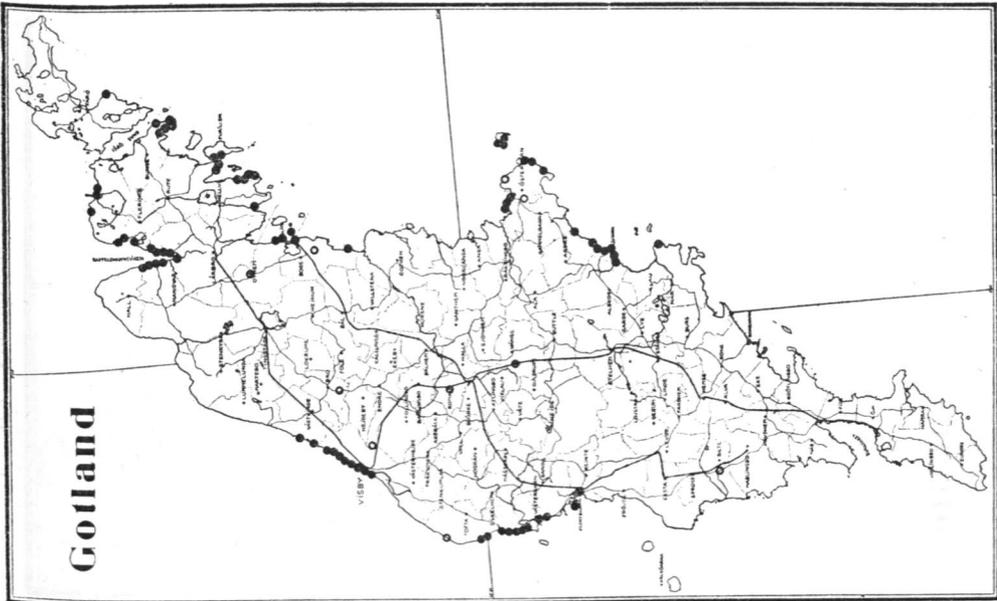
151. *Asparagus officinalis*.



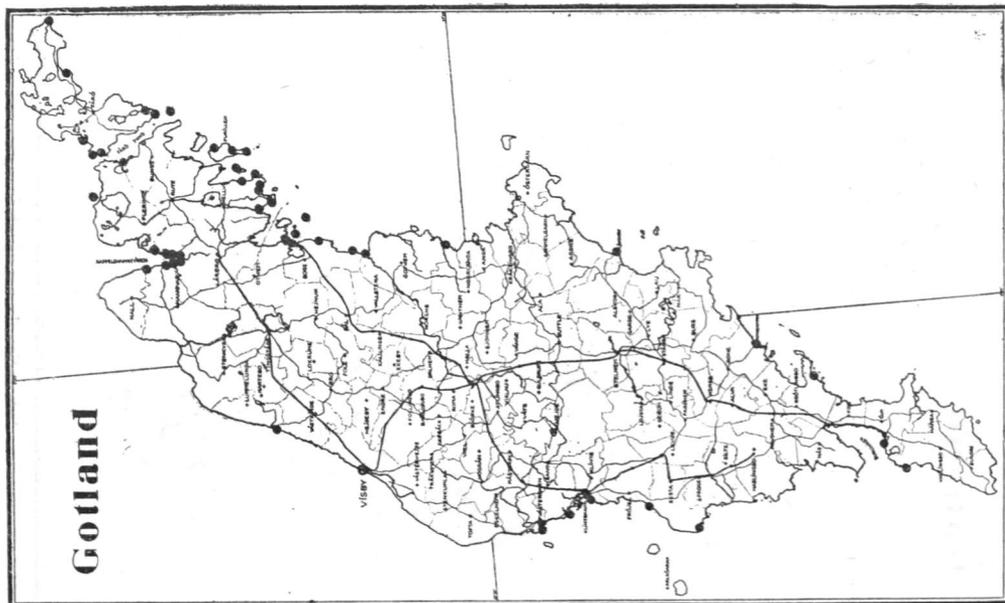
152. *Melilotus altissimus*.



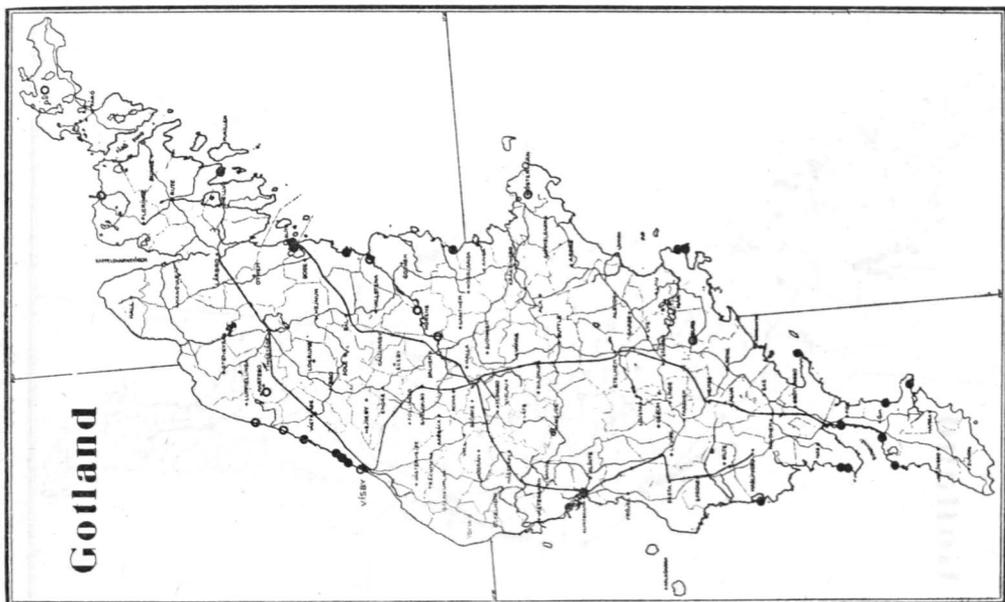
153. *Stachys palustris*.



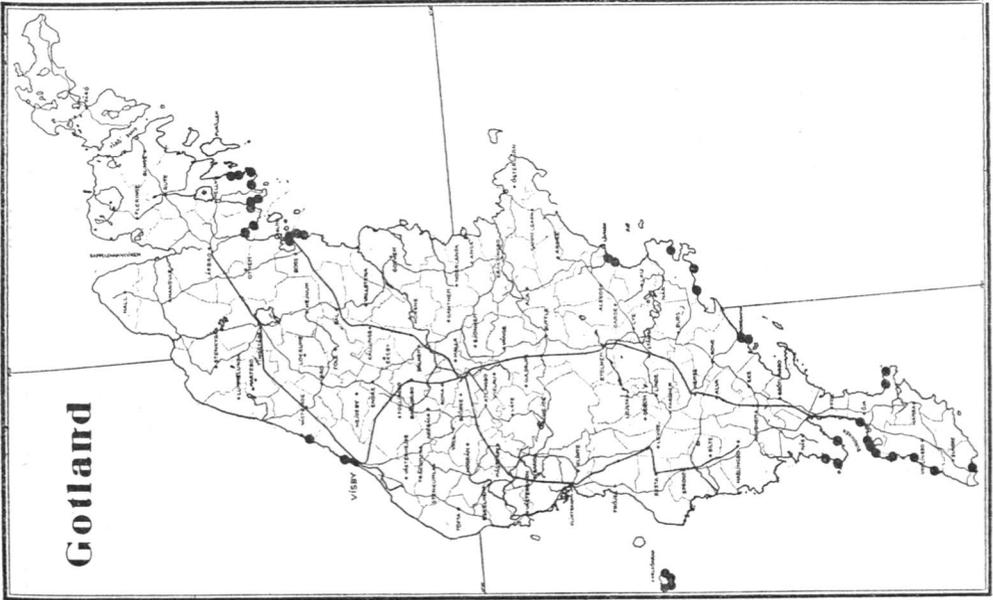
154. *Senecio viscosus*.



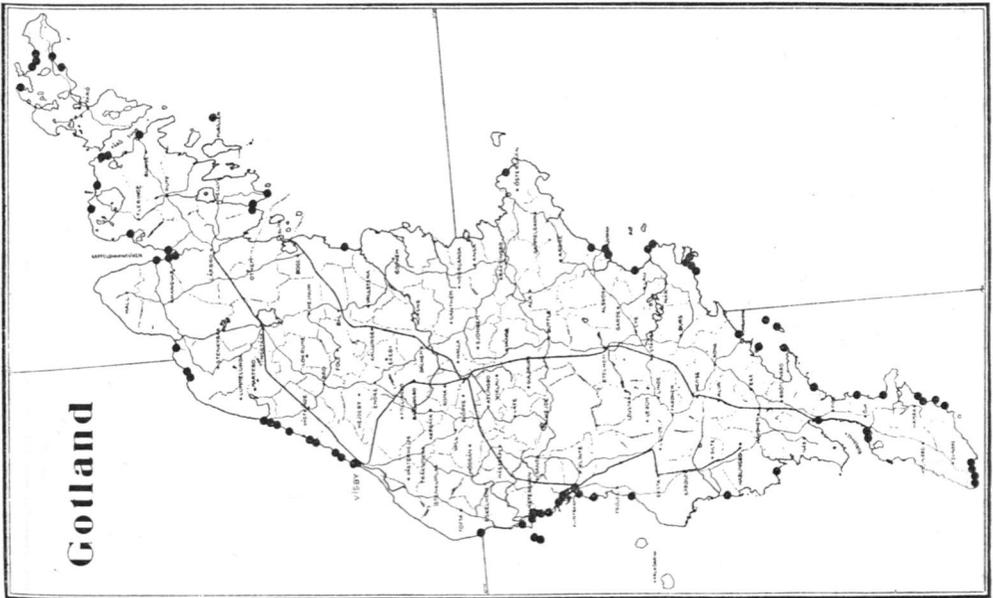
155. *Linaria vulgaris*.



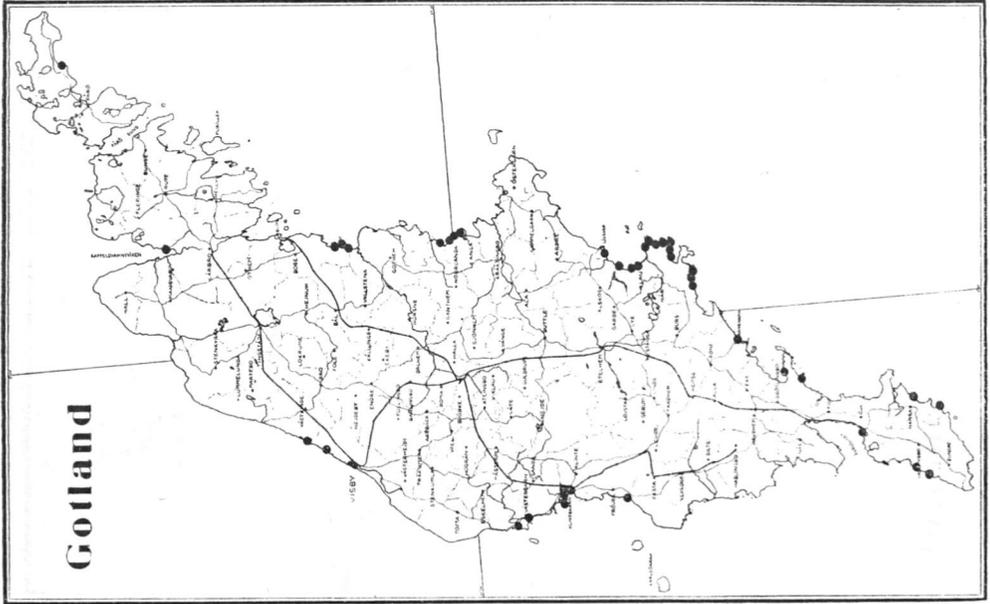
156. *Convolvulus sepium*.



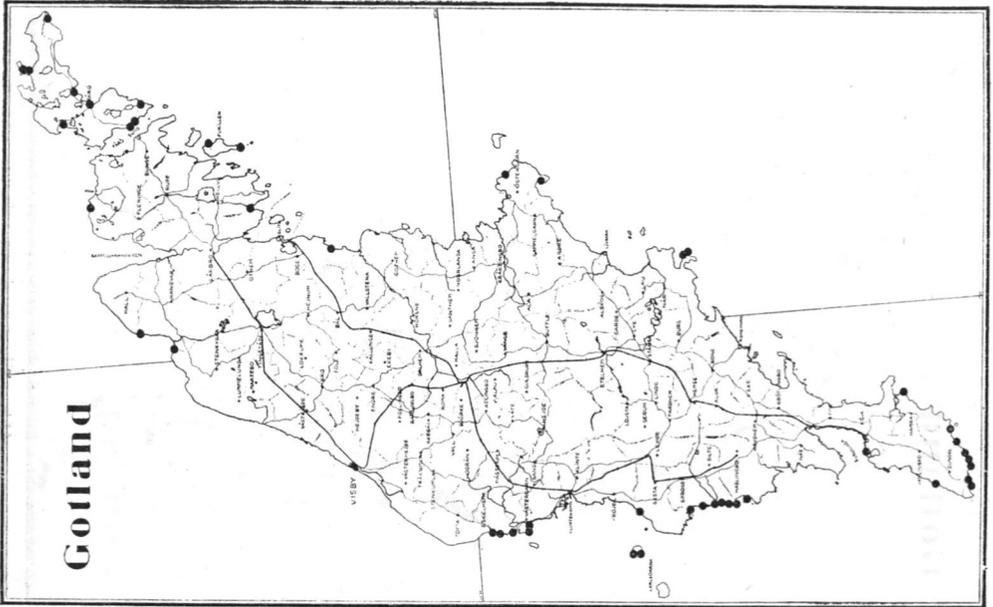
157. *Atriplex patulum*.



158. *Chenopodium album*.



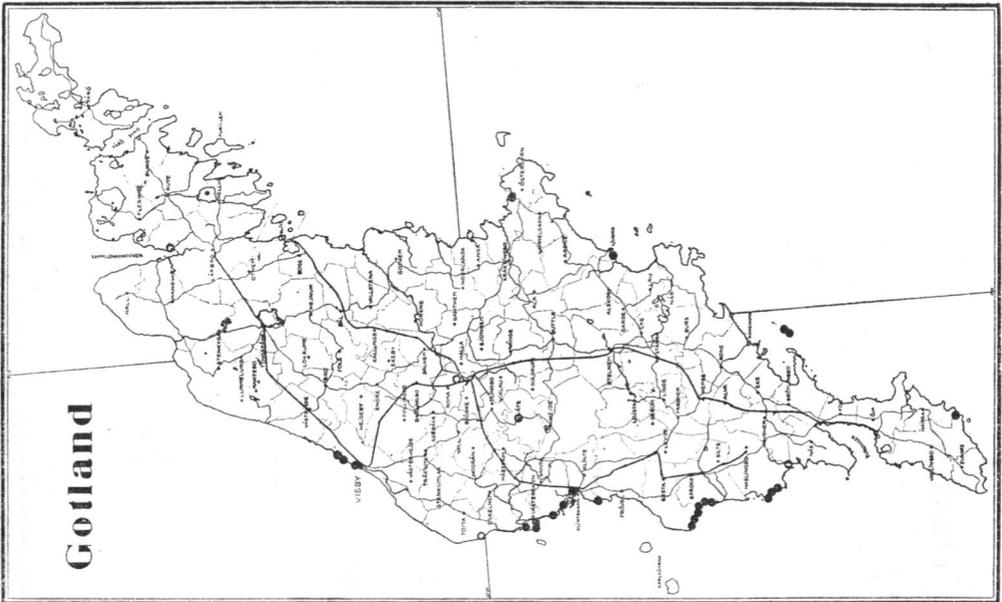
159. *Heracleum sibiricum*.



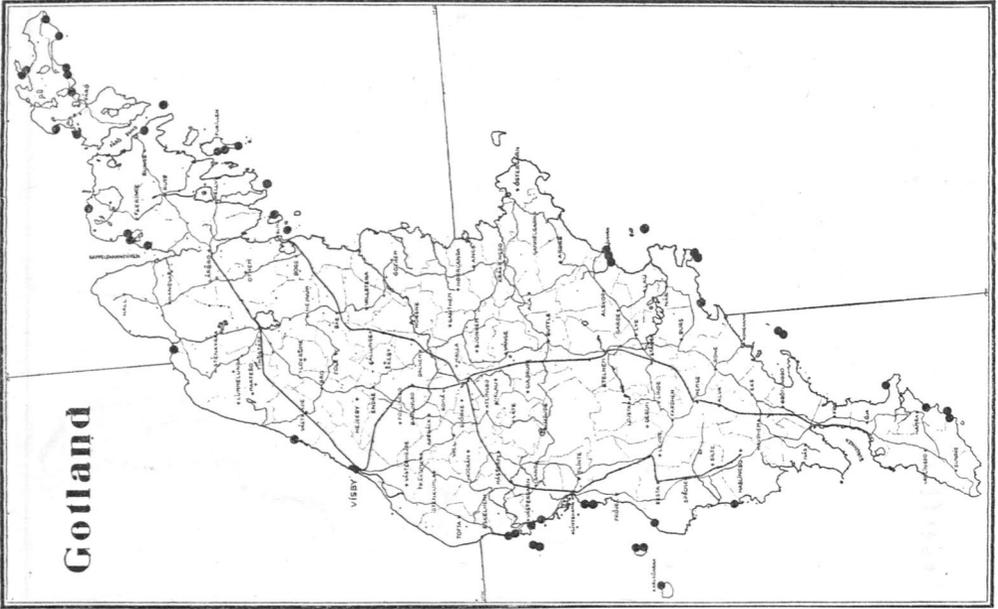
160. *Urtica urens*.



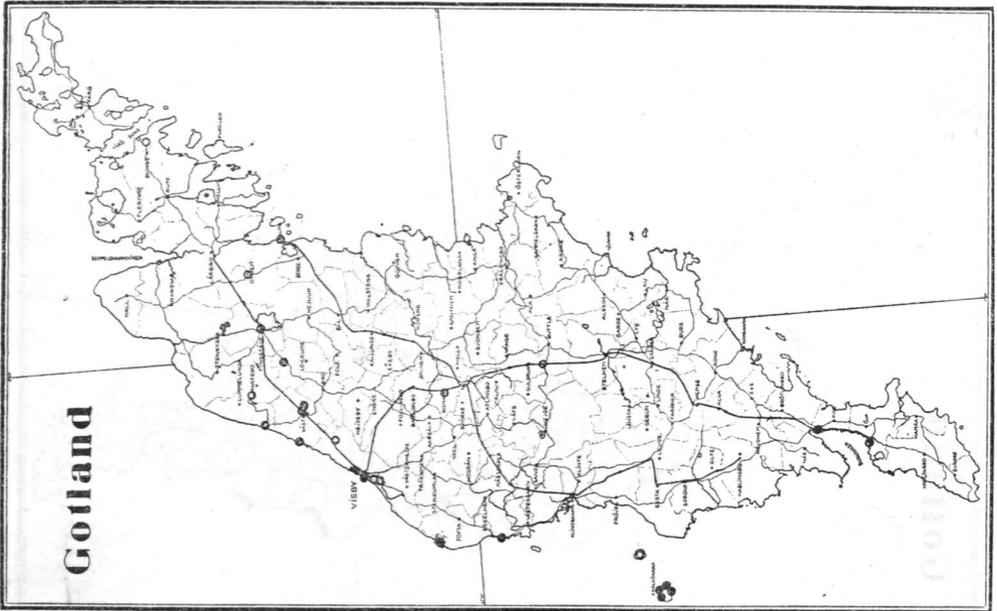
161. *Solanum nigrum*.



162. *Chenopodium glaucum*.



163. *Capsella bursa pastoris*.



164. *Erysimum hieracifolium*.

# Gotland

Skala 1:400 000

