

**Zeitschrift:** Bericht über das Geobotanische Forschungsinstitut Rübel in Zürich  
**Herausgeber:** Geobotanisches Forschungsinstitut Zürich  
**Band:** - (1944)

**Artikel:** Die "Atlantische" Flora, eine kritische Betrachtung  
**Autor:** Schmid, Emil  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-377497>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 25.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## DIE „ATLANTISCHE“ FLORA, EINE KRITISCHE BETRACHTUNG

Von *Emil Schmid*.

Die Abgrenzung des *Quercus Robur*-*Calluna*-Gürtels, des Gürtels der azidiphilen Eichen-Birken-Wälder, der Schwarzerlenbrüche, der Föhrenwälder mit Heidekrautunterwuchs, der *Calluna*-*Erica*-*Sarothamnus*-*Ulex*-Heiden, des *Corynephorretums* usw., ist verhältnismäßig leicht zu erkennen. Steigen wir zum Beispiel von dem fränkischen Jura-plateau aus dem Gebiet des Dolomit und des Plattenkalkes über die Dogger-, Lias- und Rät-Terrassen mit ihren kalkreichen Böden hinab in das mittelfränkische Keuperbecken mit seinem kalkfreien Sandboden, so erleben wir mit dem abrupten Wechsel der Unterlage einen ebenso plötzlichen Wechsel der Flora und Vegetation. Aus der Föhrenwaldsteppe mit östlicher Flora, aus Laubmischwaldfragmenten, aus dem Buchenwald kommen wir in den Hungerwald der Föhre mit *Calluna*- und *Sarothamnus*-Unterwuchs, in die *Corynephorus*-Bestände auf den Barchanen des Burgsandsteingebietes. Ganz Ähnliches erleben wir beim Verlassen der Kalkberge des Weserberglandes, des Deister, Süntel, des Teutoburger Waldes. Sobald wir auf die elektrolytarmen Böden des Diluviums gelangen, hören die Buchenwälder, der Laubmischwald auf, und wir haben nur noch Heiden, Eichen-Birken-, Eichen-Stechpalmen-Wald vor uns; oder wenn wir von den Lehm Böden der jungtertiären Unterlagen Südbraabants auf den Diluvialsand Nordbraabants mit seiner mageren *Calluna*-Heide übertreten oder von den fruchtbaren Böden des Silur am Westende der kantabrischen Cordillere bei Villafranca auf die armen Granitböden Galiciens mit ihren eintönigen *Erica*heiden. Auch da wo eine Verschiedenheit der Bodenunterlagen fehlt, aber das Klima rasch sich ändert wie beim Überschreiten der kantabrischen Cordillere etwa zwischen dem obersten Ebrotal und der Küste, wo wir aus dem trockenen Kontinentalklima in das feuchte, durch die Berge verstärkte Seeklima kommen, ist der rasche Wechsel in der Flora und Vegetation sehr auffällig. Flaumeichenwälder submediterranen Ge-

präges und Buchenwald wechseln auf kurze Distanz mit dem sauren Stiel-Eichenwald mit *Calluna* und *Sarothamnus*-Unterwuchs. Ganz ähnliche Verhältnisse treffen wir auch an in den Alpen, wo zum Beispiel im feuchten insubrischen Teil des Südalpenrandes die Grenze zwischen dem Buchen- und Eichenmischwald einerseits und den sauren Eichen-Birken-Kastanien-Wäldern bzw. den *Sarothamnus*-, *Calluna*- und *Pteridium*-Heiden andererseits sehr scharf gezogen werden kann. Selbst an der Ostgrenze, wo das Gürtelareal sich in edaphisch bedingte Fragmente auflöst, gelingt die Abgrenzung ohne weiteres. Am Ostalpenrande im Murtal unterhalb Graz liegen Buchen-Fichtenwald auf palaeolithischem Kalk und callunoser Föhrenwald auf Tertiärsand wie abgeschnitten nebeneinander. Das Gleiche beobachten wir in Kroatien, im Velebitgebirge, in der Oberpfalz, in Böhmen, in Polen, im Ostseeküstengebiet, während umgekehrt im Westen auf Kalkboden Buchen-Weißtannen- und Laubmischwald-Gürtel-Vegetation weit in das *Quercus Robur*-*Calluna*-Gürtel-Gebiet bis an die atlantische Küste eindringen und deutlich erkennbare Exklaven bilden. Weniger scharf sind die Grenzen gegen Norden, wo zunehmend subarktische und arktische Flora sich an den Lebensgemeinschaften des *Quercus Robur*-*Calluna*-Gürtels beteiligt; wir müssen die Abtrennung nach den Prozentsätzen der Gürtelbeteiligungen vornehmen. Auch gegen das Mediterrangebiet hin, besonders auf den Silikatgesteinsunterlagen des iberischen Westens, müssen wir nach den Prozentzahlen abgrenzen. Die Grenzen liegen da, wo einerseits die Arten mit Zwergstrauchtundra-Gürtel-Areal, andererseits diejenigen mit mediterranem Areal das Übergewicht erhalten. Die Heide der „Landes“ der beigemischten mediterranen Spezies wegen als „submediterrane Macchie“ zu bezeichnen (Werth, 1935) geht nicht an, denn abgesehen vom anderen Arealbild der Macchien-Arten ist diese im Gegensatz zur Heide immer eutroph.

Mit den subalpinen Calluneten der Urgesteinsalpen und Mittelgebirge kann keine Verwechslung eintreten, denn diese sind bei aller Ähnlichkeit des Bodens und trotz der durch die Dominanz der Determinanten hervorgerufenen Physiognomie durch den hohen Prozentsatz an Arten des Lärchen-Arven-Gürtels und des Zwergstrauch-Tundra-Gürtels deutlich verschieden.

Die Gürtelumgrenzung wird durch Klima und Boden sehr erleichtert; Troll (1925) weist darauf hin, daß die „atlantischen und westgermanischen Podsole“ auf Ramann's Bodenkarte sich mit der „at-

lantischen Provinz“ Braun-Blanquet's decken. Aber auch die Flora und die Biocoenosen sind gut umschreibbar. Einige wenige Arten der Gattungen *Erica*, *Calluna*, *Sarothamnus*, *Genista*, *Ulex*, *Pteridium* u. a. dominieren in den Lebensgemeinschaften, andere wieder sind sehr selten und regressiv (das gilt übrigens auch für Arten ähnlicher Abstammung und Epiontologie, welche in benachbarten Gebieten vorkommen wie etwa *Bruckenthalia spiculifolia* und *Rhodothamnus Chamaecistus*). Eigene Bäume und größere Sträucher fehlen fast ganz. Das ist die Lage einer Inselflora, welche einem Klimawechsel unterworfen war, einer Vegetation, die sich aus einer reduzierten Flora regenerieren mußte, wie das beispielsweise gilt für das Quercus-Ilex-Gürtel-Segment Corsicas und Sardiniens. Es waren, wie für die mediterrane Flora dieser Inseln, die Eiszeiten, welche die Quercus Robur-Calluna-Gürtel-Flora verarmen ließen. Während derselben hatte das Refugium des Gürtels durchaus Inselcharakter. Die Ökologie der Gürtelflora ist gekennzeichnet durch die ausgesprochene Oligotrophie und die Abhängigkeit von einem feuchten und ziemlich kühlen Klima. Wo diese Voraussetzungen für das Vorkommen erfüllt sind und wo dasselbe auch florensgeschichtlich möglich ist, da finden wir Vertreter des Gürtels auch außerhalb desselben, so z. B. *Calluna vulgaris* Bestand bildend an der oberen Grenze des Baumwuchses der Alpen zusammen mit Arten des Lärchen-Arven- und des Zwergstrauch-Tundra-Gürtels oder in lokal feuchteren Stellen des Mediterrangebietes mit Arten des immergrünen Eichen-Gürtels, *Chrysosplenium oppositifolium*, *Polygala serpyllacea* am Alpenrand im Gebiet des Fichtengürtels. Im übrigen ist das Meeresklima an sich sehr wenig geeignet, spezielle Formen herauszubringen. Der gleichmäßige Temperatur- und Feuchtigkeitsgang, die Einheitlichkeit der Podsole wirken sich in Amplituden aus, welche von den Küsten über extrem elektrolytarme Gesteinsunterlagen in den mittleren Niveaus zu den Gebirgen reichen, andererseits aus den warm temperierten bis in die subarktischen Breiten, wo ja infolge des Temperatur-Feuchtigkeitsausgleiches die verschiedensten Elemente durcheinander vorkommen. Phylogenetisch und systematisch hat diese Flora den Charakter einer reliktschen, unter besonderen Bedingungen konservierten, alten, isolierten, endemischen. Vielfach ist die ganze oft spärliche Verwandtschaft ähnlich geartet; so sind nach Stojanow die verwandten *Jasione*-Arten der Gruppe *supina* als Hochgebirgs-Gewächse auf Silikatgesteinsunterlage des Balkans und Kleinasiens disjunkt

und haben jedenfalls schon vor dem Niederbrechen der Aegaeis diese Gebiete eingenommen.

Genügt nun diese Charakterisierung vollständig um Lebensgemeinschaften des *Quercus Robur*-*Calluna*-Gürtels als solche zu erkennen, so ist durch eine von der nur in horizontaler Richtung festgelegten Arealkonfiguration ausgehenden Zuteilung zum „atlantischen“ bzw. „ozeanischen“ Florengebiet ein heterogenes Gemisch zusammengekommen, das ein Arbeiten mit diesem Begriff verunmöglicht.

Aus dem Vorkommen im „atlantischen“ Gebiet allein darf nicht auf eine Zugehörigkeit zum *Quercus Robur*-*Calluna*-Gürtel geschlossen werden. Denn „atlantischen“ Verbreitungscharakter weisen zahlreiche Arten auf, welche gar keine Beziehungen zu diesem Gürtel haben. Da nun alles zusammengeworfen wird, was der bloßen Verbreitung nach hierhergehört, ist der Begriff atlantisch äußerst vieldeutig und unklar geworden. Es soll hier versucht werden, einige der nicht hierhergehörenden Elemente auszuscheiden.

Nicht „atlantisch“, d. h. nicht zur Artengarnitur des Gürtels zu rechnen sind jedenfalls, wie auch K. Troll 1925 zugibt, die Halophyten des Litorales wie *Crambe maritima*, *Eryngium maritimum*, *Artemisia maritima*, *Suaeda*-, *Salicornia*-, *Trigonella*-, *Matthiola*-Arten u. a. auch dann, wenn ihr Areal ganz und gar in dasjenige des Gürtels fällt, denn ihre Herkunft, ihre Verwandtschaft, ihr ökologisches und biocoenologisches Verhalten, ihre Epiontologie verweisen sie zur Littoralflora der Meeresküsten der Thetys bis hinein in das Zentralasien, wo sie mit den Halophyten des rezenten *Artemisia*-Halbwüstengürtels und des *Haloxylon*-Wüstengürtels eine solch enge Verbindung genetischer und ökologischer Art eingehen, daß sie wohl kaum von denselben abzutrennen sind (vgl. Karte von *Artemisia maritima*, Abb. 1).

Ebenso müssen aus der Artenliste des „atlantischen“ Gürtels ausgeschieden werden die Ephemerophyten wie *Damasonium*, mit Arten in allen Weltteilen, *Lindernia pyxidata* durch Eurasien bis Japan, *Coe-lanthus subtilis* auf der ganzen nördlichen Hemisphäre, *Myosurus minimus*, *Laurentia* spec., *Juncus capitatus*, *J. pygmaeus* usw. (vgl. Moor). Die meisten derselben haben eine weltweite Verbreitung oder sind doch in ihren nächsten Verwandten kosmopolitischen Areals. Auch ihre Ökologie weicht vom „atlantischen“ Typus ab. Sie sind nicht so ausgeprägt acidiphil. Es handelt sich um eine Gruppe von Spezialisten für

ganz bestimmte, besondere Standorte mit kurzer Vegetationszeit: trockengelegte Teichböden, Randzonen natürlicher Wasserbecken, nach den Frühjahrsregen austrocknende humose Mulden, sekundär auch Getreidefelder, Waldwege usw. Von westmediterranen oder atlantischen Arten und aus ihnen gebildeten Biocoenosen kann deshalb nicht gesprochen werden.

Nicht zum *Quercus-Robur-Calluna*-Gürtel gehören auch die kosmopolitischen Arten mit ozeanischen Klimaansprüchen, welche wir sowohl

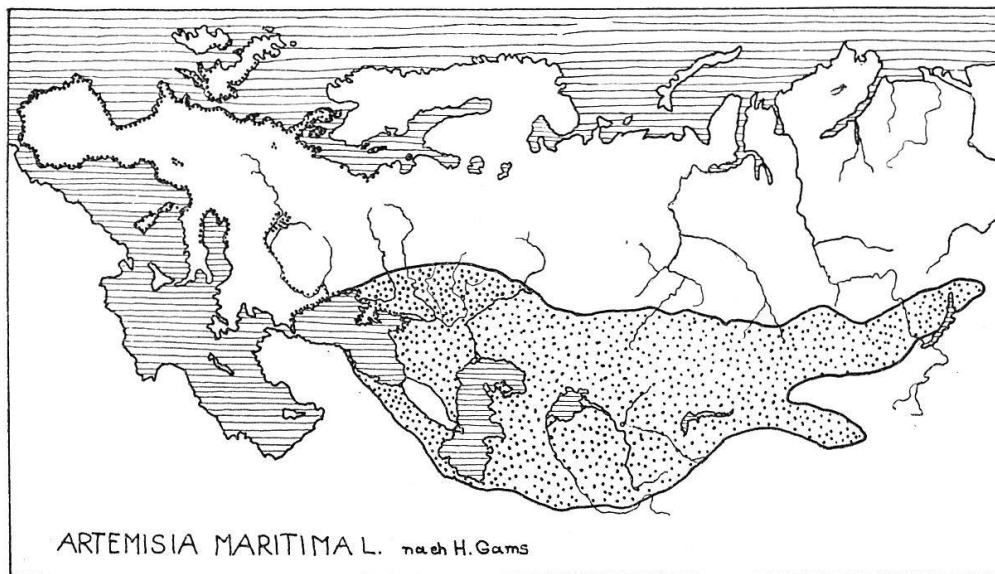


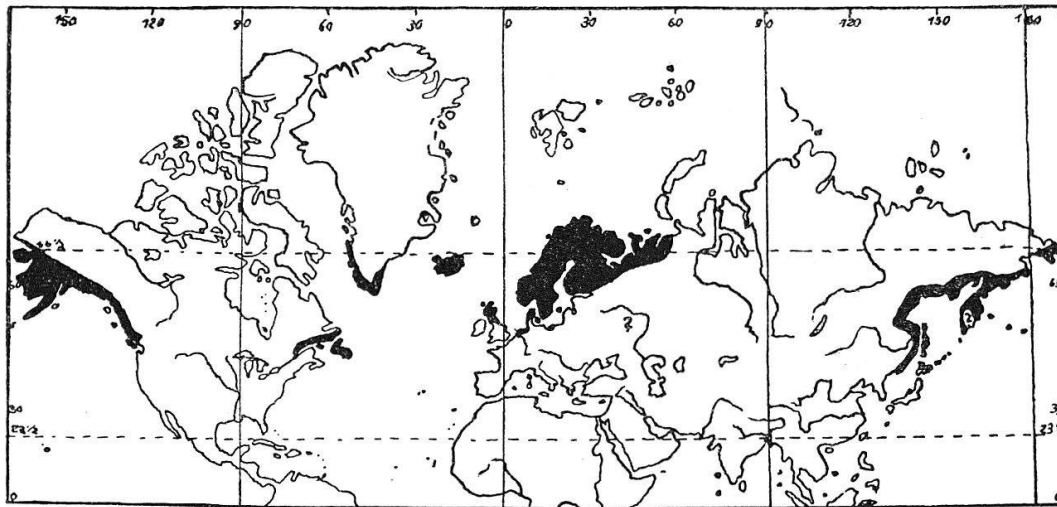
Abb. 1.

in den tropischen Gebirgen der ganzen Erde wie auch an ganz speziellen günstigen Standorten weit in das extratropische Gebiet vorstoßen sehen. Dazu gehören Moose verschiedener Gattungen wie *Breutelia*, *Fissidens*, *Hookeria*, *Schisma* (vgl. Gams 1931, mit Karte der Verbreitung der Gattung *Schisma*).

Verzichten müssen wir auch für unseren Gürtel auf die Arten, welche dem Lärchen-Arven-Gürtel zugehören und welche am Nordrande des atlantischen Gebietes nicht selten sogar bestandweise auftreten, aber durch ihr Areal genügend klar als subarktisch charakterisiert werden, so z. B. *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Nardus stricta*, *Cornus suecica* (vgl. Abb. 2; außerhalb Europas mit großer, das atlantische Gebiet weit überschreitender subarktisch circumpolarer Verbreitung), *Andromeda polifolia* u. a. Durch das Vorwiegen solcher

Arten ist eine Biocoenose eindeutig als zum subarktischen Waldgürtel gehörig gekennzeichnet.

Keine Schwierigkeiten macht auch die Abtrennung der sogenannten „atlantisch-mediterran-montanen“ Arten wie *Taxus baccata*, *Ilex aquifolium*, *Evonymus latifolius*, *Primula vulgaris* (vgl. Abb. 3), *Tamus communis*, *Daphne Laureola*, *Helleborus foetidus*; sie als „mediterrane“ zu bezeichnen geht nicht an, da diese Arten das sommertrockene Gebiet der mediterranen Flora und Vegetation meiden; ebenso falsch ist es,



**CORNUS SUECICA L.**

nach C. Regel

Abb. 2.

sie „atlantische“ zu nennen, da ihr Hauptareal im Gebiet des Lauro-cerasus-Gürtels, im feuchten Teil des Pontus und in den Gebirgen des Mittelmeergebietes liegt, von wo sie sich sekundär während der feuchten postglacialen atlantischen Klimaperiode in das westliche und mittlere, bis in das nördliche Europa ausgebreitet haben. Auch ökologisch und biocoenologisch gehören sie nicht zum Quercus Robur-Calluna-Gürtel; sie sind keineswegs oligotroph und meiden die extrem elektrolytarmen Böden; ja sie sind zum Teil recht ausschließlich auf Kalkboden daheim. Wenn Th. Herzog sagt, die Kaukasische Provinz längs der Schwarzmeerküste stelle „mutatis mutandis eine Rekapitulation des atlantischen Bezirks dar“, so gilt das eben nur für eine beschränkte Zahl von Arten, vor allem von Moosen, denn im allgemeinen sind die kolchischen Böden keine Podsole und kolchisches Areal ist nicht atlantisches Areal.

Die gleichen Argumente gelten für die westmediterranen Arten, welche von Troll als „südlich-ozeanische“ bezeichnet werden. *Acer Monspessulanum*, *Asplenium Ceterach*, *Luzula Forsteri* z. B. gehören ihrem Areal und ihren Klima- und Bodenansprüchen nach ganz eindeutig zu den mediterranen Laubwaldgürteln. Daß es Übergänge gibt, das zeigen uns die Papilionatae *Sarothamnus*, *Ulex*, *Genista*, *Cytisus* mit Erhaltungszentrum im feuchteren Westmediterrangebiet, in glei-

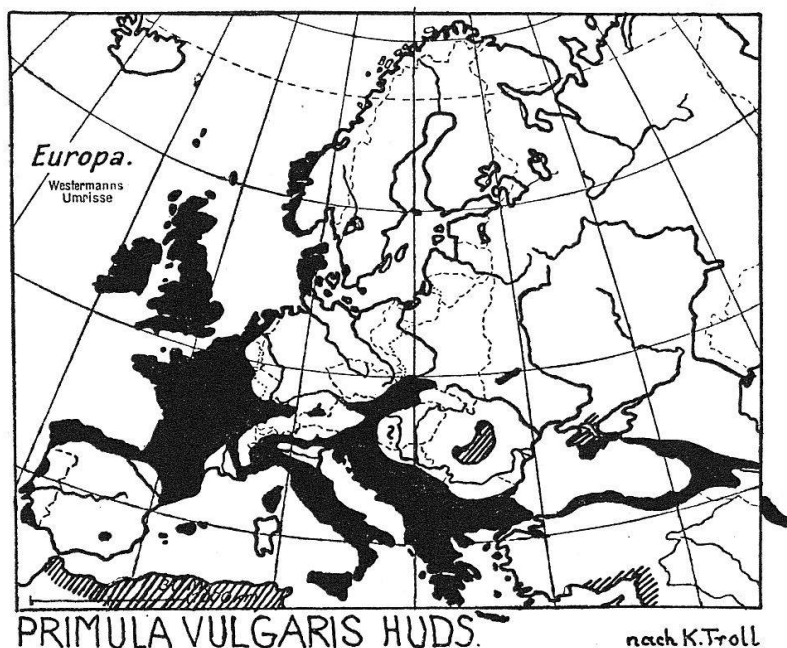


Abb. 3.

cher Art die Ericaceen, welche sowohl im mediterranen Quercus Ilex-Gürtel wie im „atlantischen“ Vegetationsgürtel vorkommen.

Wenn es auch im chorologischen Sinne möglich ist, von westmediterran-atlantischen Arten zu sprechen, so doch nicht im ökologischen und epiontologischen, da nicht nur ökologische Unterschiede vorhanden sind, sondern auch historische, indem das westmediterrane Element ein jüngeres Alter besitzt und in seiner Harmose auf das Miocaen zurückgeht, soweit es xeromorph ist und nicht dem Laurocerasus-Gürtel angehört oder Cupresseen-Gürtel-Relikt ist, des Cupresseen-Gürtels, welcher der Coniferen-Gürtel-Serie der subtropischen Gebirge der nördlichen Hemisphäre angehört. Auf der südlichen Hemisphäre entspricht ihr die Araucarieen-Gürtel-Serie mit *Araucaria*, *Libocedrus*, *Callitris*, *Callitropsis*, *Widdringtonia*, *Diselma* u. a. Die Fragmente des

Cupresseen-Gürtels im Atlas enthalten nach Emberger (1939) „atlantische“ Arten wie *Digitalis purpurea*, *Sarothamnus megalanthus*, *Lonicera arborea*, *Deschampsia crassifolia* neben kolchischen und mediterranen. Fossile Funde beweisen das Vorkommen dieses Gürtels bis in die jüngste Tertiärzeit, so ist z. B. eine *Keteleeria*-Spezies im Pliocaen von Frankfurt a. M., *Sequoia Langsdorffii* im Pliocaen von Balerna (Pogebiet) gefunden worden. Nach Bertsch (1942) treffen in der

 **PEDICULARIS SILVATICA L.**  
 **COREMA ALBUM D. DON**  **C. CONRADI TORR.**  
 **SAXIFRAGA GEUM L.** nach Fernald

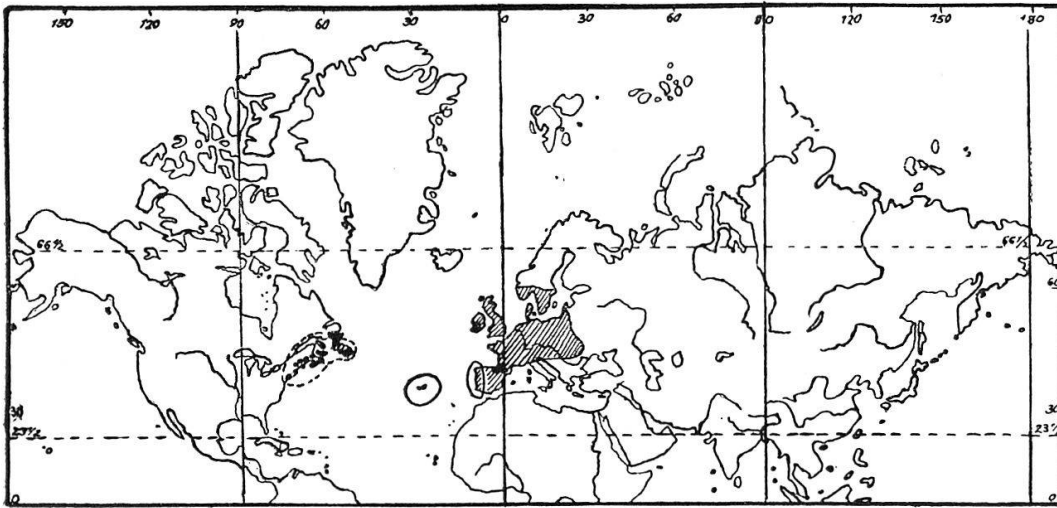


Abb. 4.

untermiocaenen Braunkohlenformation Europas auf 100 Nadelholzpollen 70 ungeflügelte Taxodienpollen, im Jungmiocaen ist das Verhältnis 50 zu 50, im unteren Pliocaen machen die ungeflügelten nur noch 10% aus, im jüngsten Pliocaen finden sich nur noch vereinzelte Körner.

Das atlantische Gebiet stellt ein in nordsüdlicher Richtung verlaufendes Sammelbecken dar für eine Kombination von Arten aus verschiedensten Herkünften. Es unterscheidet sich dadurch von den meisten Vegetationsgürteln der nördlichen Hemisphäre, welche westöstlich sich erstrecken und eine homogenere Artengarnitur aufweisen (s. Abb. 7). Auch nach Abtrennung derjenigen Arten, deren Hauptgebiet außerhalb dieses Refugiums gefunden wird, bleibt eine heterogene Artenmischung übrig. In dem durch die erdgeschichtlichen Vorgänge, Wanderung des Äquators im Verlaufe des Tertiärs, eiszeitliche Klima-

schwankungen verarmten Europa bildet neben der Kolchis die atlantische Küste das beste Erhaltungsgebiet. Eine ähnliche Situation haben wir im atlantischen Nordamerika vor uns; nur fehlt hier im Süden eine Unterbrechung der mesophilen Vegetation durch eine xerische Gürtelreihe wie das Mediterrangebiet. Der Anschluß an eiszeitliche Refugien ist erhalten geblieben; deshalb ist auch die Artenzahl der atlantischen Küstengebiete Nordamerikas größer als derjenigen Europas. Das nordwestamerikanische Äquivalent der europäischen atlantischen Flora und Vegetation zeigt so viele übereinstimmende Züge, daß wir es wohl als amerikanische Haupt-Coenose des Gürtels bezeichnen müssen. Aus gleichen Gattungen finden wir viele nahe Verwandte, z. B. *Hypericum* (Untergattung) *Helodes*, *Narthecium*, *Corema* (vgl. Abb. 4, M. L. Fernald, 1929). Ärmer an „ozeanischen“ Elementen ist wiederum das pazifische Nordamerika, wo das sonorische Trockengebiet eine ähnliche Rolle spielt wie das mediterrane in Europa, gleichwohl aber infolge der variierten Lebensbedingungen dieses Küstenlandes der Artenreichtum doch größer ist als in Europa. Weitaus die reichste Flora aber hat das ostasiatische Küstengebiet, wo in ununterbrochener und ungestörter Folge von Nord nach Süd die ganze Serie der mesophilen Vegetationsgürtel entwickelt ist mit einem Artenreichtum, welcher alle entsprechenden Gebiete der Erde übertrifft (vgl. Abb. 7 und Abb. 6, welche am Beispiel der Podocarpaceae die Auflockerung und Verarmung des Hauptstörungsgebietes Europa-Afrika zeigt.)

Eine Parallele zum atlantischen Konservierungsgebiet bilden die europäischen Gebirge, soweit sie nicht durch glazialzeitliche Eisdecken alteriert worden sind. Unter ihren Relikten sind die gleichen Arten z. B. *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum* oder nahe verwandte wie *Bruckenthalia* neben solchen, welche dem gleichen epiontologischen Typus angehören, Arten subtropisch-tropischer Herkunft wie diejenigen des *Ramondia*-Typus oder aus subtropisch-tropischer Gebirgstufe stammen wie die Arten des Cupresseen-Gürtels, zu welchen z. B. *Cedrus atlantica* gehören, alles phylogenetisch alte, noch aus der Zeit vor der miocaenen Austrocknung stammende, isolierte, disjunkt verbreitete, wenig migrationsfähige, biocoenologisch indifferente, d. h. an keine Lebensgemeinschaft gebundene, aber oft auf ganz spezielle Lokale angewiesene Arten. Ihre Verwandtschaft im Standardgebiet Ostasiens und in den Subtropen und Tropen ist viel artenreicher und kontinual verbreitet.

Die „atlantischen“ Lebensbedingungen, geringer Temperaturwechsel, gleichmäßige genügende Feuchtigkeitsverhältnisse wirken in konservierendem, weniger in auswählendem Sinne; deshalb sind auch viele „atlantischen“ Arten weitgehend euryöcisch und amphicoenotisch. Ein und dieselbe Spezies kommt an den verschiedensten Standorten vor, auf Fels wie auf Rohhumuslagen, auf nassem und auf trockenem Boden, in verschiedenen Expositionen, im Tiefland wie im Gebirge wie etwa *Drosera rotundifolia*, *Pinguicula vulgaris*, *Nardus stricta*, *Calluna vulgaris*.

Wie arm das „atlantische“ Gebiet ist, geht aus den auffallenden Garniturlücken hervor, aus dem Fehlen wichtiger Determinanten, gürtel eigener Bäume, welche Klimaxwälder bilden könnten. Die hierher gehörenden Coniferen sind bereits am Ende der Tertiärzeit ausgemerzt worden. In der übrigen nördlichen Hemisphäre verbreitete und gut vertretene Formen fehlen ganz oder fast ganz. So ist z. B. die Familie der Eriocaulaceae mit der Gattung *Eriocaulon*, welche in Nordamerika mit 21, in Asien mit 68 Arten auftritt, in Europa (Irland, Hebriden, Schottland) nur durch eine Art: *E. septangulare* vertreten, welches Vorkommen nach dem Monographen Ruhland nicht einmal spontan, sondern nur verschleppt sein soll.

Das Spektrum der chronologischen Typen, nach Abstammung, Herkunft, Verbreitungscharakter, aus denen die Garnitur des Quercus-Robur-Calluna-Gürtels besteht, weicht von demjenigen der übrigen in Mitteleuropa vorkommenden Vegetationsgürtel ab. Während es bei diesen hochprozentig aus einheitlichen, im engsten Sinne gürtel eigenen Arten zusammengesetzt ist, welche aus den Breitengraden parallel verlaufenden Zonen stammen, ist es beim Quercus Robur-Calluna-Gürtel heterogen. Es besteht aus alten, reliktschen, disjunkt verbreiteten, isolierten Arten, welche gürtel eigen sind und im Gebiet zerstreut bis häufig vorkommen wie *Hypericum Helodes*, *Myrica gale*, *Daboecia poliiifolia*, *Narthecium ossifragum*, *Sibthorpia europaea*, *Ornithopus roseus*, *Lobelia urens*, *L. Dortmanna* oder aber kontinuierlich und weitverbreitet sind, in großer Monotonie große Teile des Gürtels bedecken, und in den Biocoenosen die Rolle von Determinanten spielen, wie *Calluna vulgaris* (*Calluna* ist in Island und Nordnorwegen steril, was auf südliche Herkunft deutet, wie auch ihr Vegetationsrhythmus; sie blüht im Herbst wie *Hedera helix* und andere Arten südlicher tropisch-subtropischer Abstammung), *Erica Tetralix* (Abb. 5), *Sarothamnus sco-*

*parius*, aus letzten Vorposten anderer Vegetationsgürtel, welche sich an besonders geeigneten Stellen gerade noch halten können, z. B. *Hymenophyllum tunbridgense*, aus zahlreichen Arten, welche spättertiär bis postglazial aus mehreren Gürteln infiltriert sind, noch keine oder nur geringe Umbildung erfahren haben und kontinual weit verbreitet sind.

So erweist sich der *Quercus Robur-Calluna*-Gürtel als seiner Flora nach weniger einheitlich als der Ökologie nach. Die Oligotrophie dieser

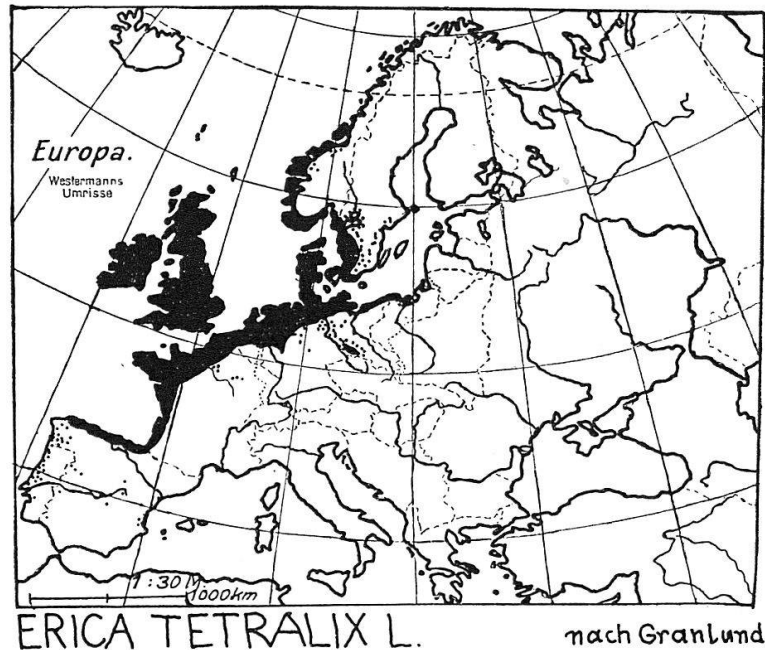
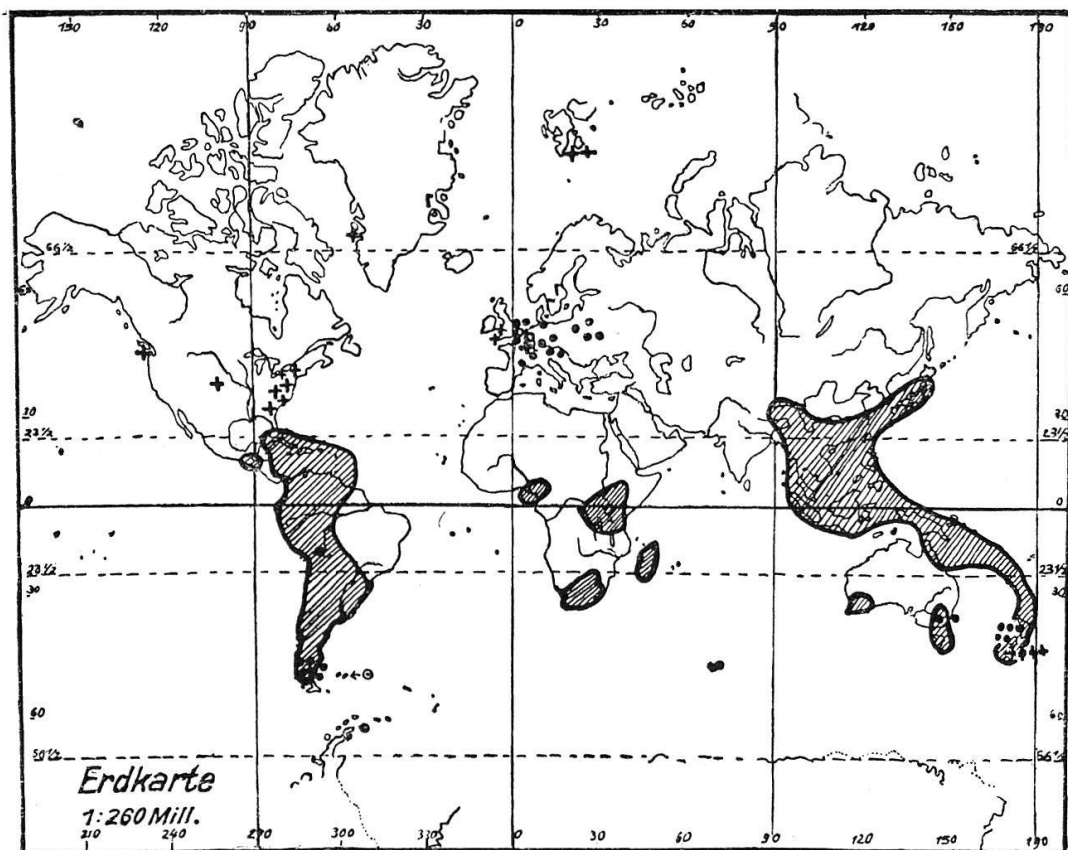


Abb. 5.

Arten und damit auch der aus ihr gebildeten Biocoenosen ermöglicht eine recht gute Umgrenzung, die kombiniert mit chorologischen, phylogenetisch-taxonomischen und epiontologischen Verhältnissen durchaus genügt.

Durch die Art der tertiären Florenstauchungen und Schleppungen im Hauptstörungsgebiet Europa–Afrika wird auch der eigenartige Mischcharakter der atlantischen, mediterranen, abessinischen, ost- und südafrikanischen Flora verständlich, der so sehr abweicht von demjenigen im Standardbereich Ostasiens (vgl. Abb. 6). Durch die Verschiebung des Äquators von der spätkretazischen Lage in Europa bis zur heutigen Lage in Afrika wurden einerseits extratropische, südlich hemisphärische Elemente, welche bis in den Bereich der ostafrikanischen Gebirge hereinreichten, nach Süden verschoben, während nördlich hemisphärische weit in Gebirge der niederen Breiten vorrückten.



PODOCARPACEAE r Rhät ° Jura + Kreide • Tertiär  
 ° Diluvium schraffiert Gegenwart nach W. Studt

Abb. 6.

Das gleiche gilt ebenso von den subtropischen und tropischen Gebirgsfloraen. Sind nun, wie bei den Umbelliferen und anderen Familien angenommen wird, die extratropischen Formen und auch die Formen der Tropengebirge von tropischen und subtropischen Niederungsformen abzuleiten (Abstammung von den Araliaceae bei den Umbelliferae), so wird auch der auffallende floristisch heterogene Charakter Europa-Afrikas einer Erklärung zugänglich und damit die viel diskutierte Frage des „altafrikanischen“ Elementes in Süd- und Mitteleuropa. Wir haben einerseits im atlantischen Refugium und in den europäischen und nordafrikanischen Gebirgen, andererseits in Mittel- und Südafrika abgeleitete extratropische Formen, im Norden z. B. von Ericoideae *Erica*, *Calluna*, *Bruckenthalia*, von Umbelliferen Hydrocotyloideae, Saniculoideae und reliktsche, alte, isolierte Apioideae wie *Pterocoptis*, *De-thawia tenuifolia*, *Xathardia pyrenaica*, *Endressia pyrenaica*, *Molo-*

*pospermum peloponesiacum*, im Süden Ericoideae wie *Erica* (mit sekundärer explosionsartiger Artenbildung), *Blaeria*, von Umbelliferen Hydrocotyloideae mit 20 Hydrocotyle- und 5 Hermas-Arten, von Saniculoideae 1 *Alepidea*-, 1 *Arctopus*-Art, von Apioideae 2 *Polemannia*-, 2 *Pituranthos*-, 10 *Annesorhiza*-Arten, während in Abessinien beide Gruppen vertreten sind. Ähnliches Verhalten konstatieren wir in der Familie der Polygalaceae, Primulaceae, Myrsinaceae, ferner bei den Lobeliaceen, Myricaceen, bei *Argyrolobium*, *Thesium* u. a. Wir dürfen uns wohl vorstellen, daß das Stammgebiet dieser Familien in den tropischen Gebirgen zu suchen ist, daß von hier aus sowohl nach Norden wie nach Süden extratropische Formen sich herausbildeten, daß mit dem Verschieben des tropischen Stammgebietes während des Tertiärs im verlassenen Gebiet Reste erhalten blieben, etwa im europäisch-mediterranen-makaronesischen Gebiet *Erica arborea*, *Pentapera sicula*, *Bruckenthalia spiculifolia*, *Clethra* u. a. (vgl. Sleumer, 1941 und Nordhagen, 1938).

Interessant ist auch die Ökologie dieser vikariierenden Arten-Gruppen; sowohl die borealen wie die australen Ericoideae sind acidiphil und rücken nur auf kalkärmsten Unterlagen, Quarzsand, Serpentin, in trockenere Gebiete vor. Die extratropischen Lentibulariaceen (*Utricularia*) sind Wasserformen, die feuchttropischen Landformen. Ihre Konservierung vollzog sich im Klima der Gebirge oder an den Küsten oder auf speziellen Substraten.

Mit dieser Betrachtungsweise erledigt sich auch die Frage der Wanderungen südafrikanischer Elemente in das Mediterrangebiet und umgekehrt mediterraner nach Südafrika (monoboreale Relikthypothese im Sinne von Ettinghausen). Stammgebiet ist nicht entweder Afrika oder das europäische Mediterrangebiet (wie Nordhagen, 1938, annimmt; darin, daß das Mittelmeergebiet ein altes Ericoideen-Zentrum, nicht aber ein spättertiärer Anfang der Ericoideen-Flora Afrikas ist, muß ihm jedoch zugestimmt werden), sondern ein tropisch-subtropisches Gebirgsklimagebiet, welches sich von der oberen Kreide bis in das Diluvium von Mitteleuropa bis Mittelafrika bewegte. Von ihm aus sind zu verschiedenen Zeiten Ausstrahlungen in die extratropischen Gebiete sowohl der nördlichen wie auch der südlichen Hemisphäre ausgegangen.

Die phytopalaeontologischen Befunde unterstützen die Vorstellungen von der Nordsüdbewegung der Klimazonen und der Stauchung

und Schleppung der Floren im Bereich Europas und Nordamerikas. So sind im Laufe des Tertiärs die zahlreichen tropisch-subtropischen Gebirgsconiferen: *Torreya*, *Tsuga*, *Taxus*, sukzessive aus Westeuropa verschwunden und haben denjenigen der temperierten und subarktischen Zone Platz machen müssen, der *Fichte*, *Tanne*, *Föhre*. Eine ähnliche Bewegung ist im nordamerikanischen Westen konstatiert worden (vgl. Hirmer, 1942), wo die subtropischen alttertiären Floren deutlich von Norden nach Süden verschoben wurden und eine Schleppung in dem Sinne erfolgte, daß die eocaene temperierte Gebirgsflora Oregons und Kaliforniens mehr oder weniger mit derjenigen des Flachlandes des eocaenen Alaska übereinstimmt und in beträchtlichem Gegensatz zum subtropischen Flachlande steht, um dann mit den im Miocaen einsetzenden Klimaänderungen in das Flachland herunterzuziehen, wo sie bis heute als Redwood-Wälder (mit *Sequoia sempervirens*, *S. Langsdorfii* u. a.) sich erhielten. In Europa sind die letzten Reste derselben während der Eiszeiten ausgemerzt worden. Wenn in Europa und Nordamerika die Wanderung der alttertiären Flora nördlicher Breiten bzw. der Gebirge südlicher Breiten nach Süden in erster Linie der Verschiebung der Klimazonen zuzuschreiben ist, so erfolgte die ähnliche Florenmigration in Ostasien später und in viel schwächerem Maße infolge der Abkühlung der Glazialzeiten, so daß hier die Konservierung der subtropischen Gebirgsconiferen viel vollständiger ist. Daß im Anschluß an die Glazialzeiten eine junge, nordische Invasion von geringem Umfang auch in Ostasien stattgefunden hat, darauf deuten die reliktschen Arten hin, welche heute bis Assam, Oberburma, West-Yünnan südlich vorkommen in durch inter- und postglaziale Isolation bewirkten Rassen, wie z. B. das mit *Vaccinium uliginosum* verwandte *Vaccinium modestum*.

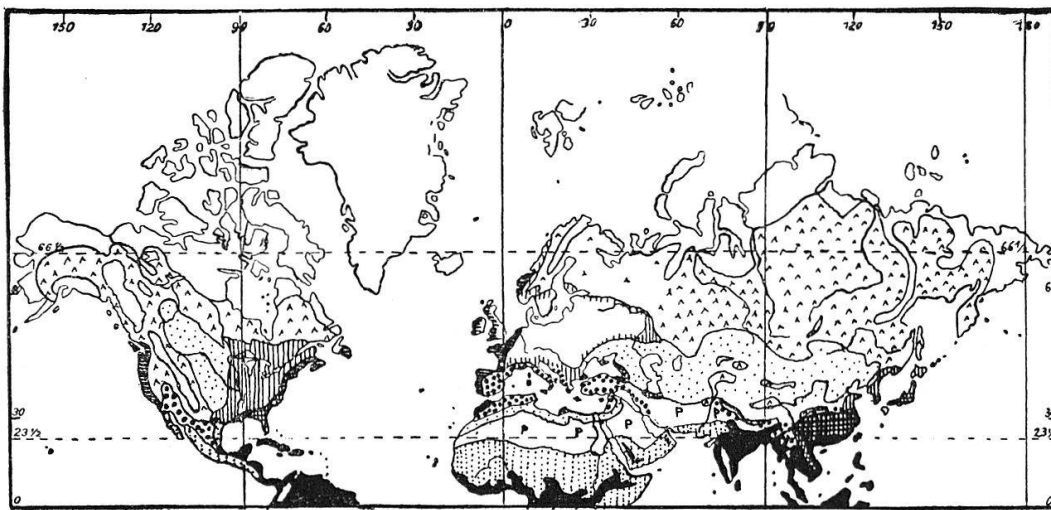
Mit den subtropischen Gebirgs-Coniferen sind in Europa auch die meisten übrigen subtropisch-tropischen Gebirgsfloren-Typen verschwunden und haben nur als Fossilien Spuren hinterlassen. So finden wir aus der fossil im europäischen Bernstein nachgewiesenen Gattung *Clethra* nur noch eine Spezies *Cl. arborea* auf Madeira, mehrere Arten aber in den reicheren Refugien Ostasiens und des atlantischen Nordamerika. Ähnliche Verhältnisse liegen bei den Myricaceae, Epacridaceae, Centrolepidaceae, Stylidiaceae, Corraciaceae, Elaeocarpaceae, Tremandraceae, Chloranthaceae u. a. vor, welche fossil in Europa häufig und verbreitet gefunden wurden, rezent nur in einer einzigen Art,

während sie in den weniger oder nicht gestörten Gebieten Amerikas und Asiens viel besser vertreten sind. Den wenigen *Ramondia*- und *Haberlea*-Arten steht der viel größere Reichtum Ostasiens gegenüber mit *Corallodiscus*, *Petrocosmea*, *Oreocharis*, *Dasydesmus*, *Tremacron*, *Didissandra*, *Aeschynanthus* u. a.

Das Aequivalent zu den Ericoideen bilden im Standardgebiet Ostasiens die Vaccinioideae, welche schon im Frühtertiär die Gebirgswälder bewohnten, so mit *Eococcus*-, *Galeopetalum*-, *Euepigynium*-Arten. Nach Sleumer sind die tropischen Philippinen, welche von Erica-Arsace abstammen, älter als die südafrikanischen *Erica*- und *Blaeria*-Arten; sie gehen ja auch noch auf die Inseln (*Mitrastylus* auf Madagaskar). *Bruckenthalia*, nach Nordhagen ebenfalls von Erica-Arsace abstammend, bildet ein nördlich hemisphärisches Seitenstück zu *Philippia*.

### Zusammenfassung

Das atlantische Florenelement ist keine Einheit, weder chorologisch, noch ökologisch, noch biocoenologisch, noch genetisch. Selbst wenn wir aus dieser Artenkombination alles herausnehmen, was an deren floristischen Einheiten zuzurechnen ist, bleibt doch ein floristisch heterogenes Gebilde zurück, das seiner Chorologie und Ökologie (Oligotrophie) gemäß eine wohl umgrenzbare, floristisch-biocoenologische Einheit, den Quercus Robur-Calluna-Gürtel, umschreibt, einen Gürtel „atlantisch-oligotropher“ Prägung, der von den anderen Vegetationsgürteln durch seine typisch refugiale Umgrenzung und Nordsüderstreckung sich unterscheidet. Er ist nur zu verstehen im Zusammenhang mit den großen Charakterzügen der Verbreitungen über die ganze Erdoberfläche hin, als ein Fragment gebildet aus den Resten der während der Zeit vom Alttertiär bis heute über das Gebiet hinweggewanderten Floren und Vegetationen. Wie in Abb. 7 gezeigt wird, ergeben sich verwandte Situationen auch für die übrigen extratropischen Küstengebiete. Das Frageschema, mit dem diese Situation erfaßt werden kann, muß enthalten in bezug auf die Arten: Areal (vertikal und horizontal: kontinuierlich oder disjunkt), Migrationsfähigkeit, systematische Stellung, phylogenetische Verhältnisse, Verwandtschaften, Phytopalaeontologie, Epiontologie, biocoenologisches und ökologisches Verhalten; in bezug auf das Milieu: Angaben über die Klimazonierungen und Land-



**STANDARDSERIEN:** ■ Tropische Wald-Gürtel-Serien ■ Laurocerasus-G.-Serie ■ Fallaub-Gürtel-Serie ▲ Subarktische Taiga-Serie □ Arktische-G.-Serie **METAMORPHOSEN-SERIEN:** ■ Tropische xerische Gürtel-Serien □ Palaeoaridis-Gürtel-Serie ■ Zentralasiatisch-nordamerikanische spättertiäre Xeromorphosen. ■ Miocaene Tethys-Xeromorphosen ■ Maritime Relikt-Gürtel-Serien.

Abb. 7.

verteilung in den verschiedenen Erdperioden, über Gebirgsbildung und damit verbundene Klimaänderungen, über die absoluten Wärmeschwankungen.

Erst wenn wir alle diese Charaktere von einer Art zusammengestellt haben, können wir vergleichen und Typen bilden, mit denen sich arbeiten läßt. Es genügt nicht, allein von der Chorologie und der Klimazonenökologie auszugehen, wie dies K. Troll (1925) versuchte. Die Befunde über das Areal können wir nur unter Kontrolle der übrigen verwenden; denn der Florist, welcher nur das Areal, und zwar nur in horizontaler Ausdehnung verwendet, wirft völlig Heterogenes zusammen, Laurocerasus-Gürtel-Typen mit Zwergstrauch-Tundra-Gürtel-Typen, mit Halophyten-Gürtel-Typen usw., der nach florensgeschichtlichen Gesichtspunkten allein Gruppierende riskiert die durch Einbau ursprünglich fremder Florentypen in die Lebensgemeinschaften eines Gürtels veränderte Situation zu unterschätzen, mit der ökologisch-physiognomischen Methode laufen wir ebenfalls Gefahr, biocoenolo-

gisch Zusammengehörendes auseinander zu reißen; denn im Quercus Robur-Calluna-Gürtel sind ganz verschiedene Typen beieinander, ericoide, lauroide, xerische usw. Der ökologisch Betrachtende überschätzt leicht die klimatischen Faktoren, verbindet „atlantische“, „ozeanische“, „kolchische“, wo doch gerade das feuchte maritime und Gebirgsklima dafür bekannt sind, daß in seinem Schutze verschiedenartige Elemente zusammentreffen. Der floristisch-statistisch Arbeitende, welcher auf einer präsumptiven Standardliste für seine Assoziationen aufbaut, hat Schwierigkeiten mit den Abgrenzungen in der Nähe der Gürtelgrenzen und bei der Zuteilung ganzer Gesellschaften wie z. B. bei den Ephe-merophyten, da sie die größeren Ordnungsgesichtspunkte vermissen läßt und schlußendlich nur auf ein floristisches Problem hinausläuft.

#### Literatur

- Bertsch, Karl, Lehrbuch der Pollenanalyse, Stuttgart 1942.  
 Diels, L., „Formationen und Florenelemente im nordwestlichen Kapland“, Engler, Bot. Jahrb. **44** 1909.  
 Emberger, Louis, „Aperçu général sur la végétation du Maroc“. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich **14** 1939.  
 Fernald, M. L., „Some Relationships of the Floras of the Northern Hemisphere“. Proceedings of the international Congress of Plant Sciences **2** 1929.  
 Gams, H., „Das ozeanische Element in der Flora der Alpen“. Jahrb. Ver. z. Schutz der Alpenpflanzen **3** 1931.  
 Hirmer, Max, „Die Forschungsergebnisse der Palaeobotanik auf dem Gebiete der Känophytischen Floren“. Englers Bot. Jahrb. **72** 1942.  
 Kirchheimer, Fr., „Ein neuer Beitrag z. Kenntn. d. Fr.- u. Samen-Fossilien aus d. Braunkohlenschichten Sachsens u. Thüringens“. Bot. Arch. **41** 1940.  
 Moor, Max, „Zur Soziologie der Isoetetalia“. Beitr. Geobot. Landesaufn. d. Schweiz **20** 1936.  
 Nordhagen, R., „Studien über die monotypische Gattung Calluna Salisb.“. Bergens Mus. Arbok **1937**, Naturvidenskapelig rekke **4** 1938.  
 Rübel, Eduard, „The Killarney Woods“. New Phytologist **11** 1912.  
 Sleumer, H., „Vaccinoideen-Studien“ in Englers Bot. Jahrb. **71** 1941.  
 Stojanow, „Über den Formenkreis von Jasione supina (Sieb.) DC.“. Notizblatt Bot. Gart. u. Mus. Berlin-Dahlem **9** 1926.  
 Studt, W., „Die heutige Verbreitung der Koniferen und die Geschichte ihrer Arealgestaltung“. Mitt. aus d. Inst. f. allg. Bot. in Hamburg **6** 1926.  
 Troll, K., „Ozeanische Züge im Pflanzenkleid Mitteleuropas“. Freie Wege vergl. Erdkunde, Drygalski-Festschrift 1923.  
 Werth, E., „Makkie, Heide und Tundra in den atlantischen Küstenländern Europas“. Berichte Deutsche Bot. Ges. **53** 1935.