

Zeitschrift: Bericht über das Geobotanische Forschungsinstitut Rübel in Zürich
Herausgeber: Geobotanisches Forschungsinstitut Zürich
Band: - (1951)

Artikel: Natürliche Vegetationsgliederung am Beispiel des Spanischen Rif
Autor: Schmid, Emil
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-377537>

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: 10.12.2025

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

- Über die Begrenzung von pflanzengeographischen Gebieten. Mem. Soc. fauna et flora fennica **15** 1939–1940.
 - Die Vegetationsverhältnisse der Halbinsel Kola. Repert. spec. nov. regni vegetabilis, Beih. **82** 1941.
 - Die Vegetation der Sandböden bei Kauen. Botan. Archiv **45** 1944.
 - Über einige bemerkenswertere Pflanzenvereine in Litauen. Österr. Botan. Zeitschr. **95** 1949.
 - Landschaft und Pflanzenverein. Geogr. Helvet. **4** 1949.
 - Pflanzensoziologische Streifzüge durch Litauen III. Botan. Jahrb. **75** 1951.
 - Zur Klimaänderung der Gegenwart. Experientia **7** 1952.
- Samuelsson, G.: Studien über die Vegetation der Hochgebirgsgegenden von Dalarne. Nova Acta Soc. Scient. Upsaliensis, Ser. 4 **48** 1917.
- Smith, H.: Vegetationen och dess utvecklingshistoria i det centralsvenska högfjällsområdet. Uppsala och Stockholm 1920.
- Soczawa, V.: Botanische Beschreibung der Wälder des Polar-Urals vom Flusse Nelka bis zum Flusse Hulga. Travaux Musée Botan. Acad. Sc. U.R.S.S. **21** 1929. Russisch, deutsche Zusammenf.
- La limite extrême des forêts dans la région du cours supérieur de la rivière Liapine (Oural du Nord). Travaux Musée Botan. Acad. Sc. U.R.S.S. Russisch.
- Soren, Ve.: Skog og treslag i Indre Sogn fra Laerdal til Fillefjell. Medd. Vestlandets forstliga försøksstation **23** Bergen 1940.
- Tüxen, R.: Eindrücke während der pflanzengeographischen Exkursionen durch Süd-Schweden. Vegetatio **3** 1950–1951.
- Walter, H. und Alechin, W. W.: Osnowy botanicheskoy geografii. Moskwa-Leningrad 1936. Russisch.
- Zinserling, G. D.: Die Geographie der Vegetationsdecke des Nordwestens des europäischen Teils der UdSSR, Leningrad 1932. Russisch, deutsche Zusammenf.
- Materialy po rustitelnosti sewero-wostoka Koljskogo polustrowa. Moskwa-Leningrad 1935. Russisch.

NATÜRLICHE VEGETATIONSGLIEDERUNG AM BEISPIEL DES SPANISCHEN RIF

Von *Emil Schmid*, Zürich

Als Vegetation wird die Lebewelt eines Gebietes bezeichnet, die Gesamtheit der Organismen, so wie sie sich an den Standorten zusammenfinden. Flora wird die Gesamtheit der in einem Gebiete spontan vorkommenden Pflanzenarten, Fauna diejenige der Tierarten, Biota diejenige beider, der Pflanzen und der Tiere genannt.

Eine Gliederung der Vegetation kommt zustande dadurch, daß irgendwelche äußere Hindernisse, Flüsse, Seen, Eismassen, offener Fels, Schutt, Kiesboden und anderes Abgrenzungen bilden, Abgrenzungen, welche nicht im Wesen der Vegetation begründet sind. Sie zerteilen

dieselbe in abrupter Weise in einzelne Abschnitte. Solche Segmente können ein und derselben Vegetationseinheit angehören. Oder aber sie kommt zustande durch langsame Veränderung der Umwelt, des Klimas, der Bodenverhältnisse oder durch bloßen Artenwechsel bei gleichbleibender Physiognomie in Gebieten, welche voneinander getrennt sind durch Isolierungen, welche die Verbreitungsschwelle der Arten überschreiten. Hier sind die Übergänge von einem Vegetationstypus zum andern gleitend. Artengarnitur und Struktur ändern sich allmählich, wenn auch in nicht artenreichen Vegetationen eine stark determinierende Art oft größere Strecken weit eine gewisse Einheitlichkeit erzwingt. Völlig gleiche Artenlisten lassen sich in der freien Natur nirgends aufstellen. Die Vegetation manifestiert sich nur als diffus (aus floristischen und ökologischen Gründen) sich verändernde heterotypische Artenkombination ohne ganzheitlichen Charakter. Deshalb können wir auch nicht eine Gliederung von einem einzigen Gesichtspunkte aus (*pars pro toto*) erreichen.

Die natürliche Gliederung der Vegetation

Für die natürliche Gliederung verfügen wir über zwei Gruppen von Erscheinungen: die Verbreitung der Arten (als durch Abstammungslinien verbundener Individuen) und das Zusammenvorkommen der Individuen verschiedener Arten am Standort. Beides sind konkrete Phänomene, deren Verwendung für die Gliederung der Vegetation völlig unbelastet mit Hypothesen ist. Die Fundortsliste gibt uns das Areal der Verbreitung einer Art und die Zusammenfassung ähnlicher Areale erlaubt es uns, einen Arealtypus zu bilden, welcher die kleinste Floreneinheit und damit auch eine Vegetationseinheit darstellt. In eine solche Floreneinheit werden auch die Vikarianten einbezogen und diejenigen Arten, deren Areal ganz innerhalb derselben liegt, auch wenn sie nur in einem Teile davon vorkommen. Durch diese Floreneinheiten – sie werden, da sie zugleich auch die Vegetation darstellen, Vegetationsgürtel genannt – ist die Vegetation der Erde gegliedert, bald in nur durch die Meere unterbrochene, den geographischen Breiten folgende Streifen, bald in durch die extremen Klimata in disjunkte Teilstücke aufgelöste Gürtel oder, alten Separationen mit selbständig gewordener Flora folgend, in isolierte, inselhafte Stücke.

Die Flora, bei Einbeziehung der Tiere die Biota, eignet sich für die Großgliederung der Vegetation. Für eine natürliche Kleingliederung

kommt sie nur in beschränktem Maße in Betracht, nämlich in kleinen Gebieten mit einheitlicher und armer Flora, denn die Organismen sind keine Phänomene, welche als Erzeugnisse der gegenwärtigen Lebensbedingungen aufzufassen sind, ja ihre Differenziertheit ist zu einem großen Teile konstitutionellen und nicht adaptierten Charakters. Das Zusammenvorkommen am Standort, das die Kleingliederung ausmacht, ist aber ein vorwiegend ökologisches Phänomen (Däniker, 1928).

Für die natürliche Kleingliederung müssen wir infolgedessen von der Ökologie unserer Arten ausgehen und mit ökologischen Typen arbeiten. Diese ökologischen Typen sind in der Vegetation der Erde gemäß den klimatischen Zonen verbreitet und könnten so auch eine natürliche Großgliederung ergeben, aber eine solche würde vielfach durchkreuzt durch die floristische Gliederung nach Vegetationsgürteln, denn, wie oben gesagt, die Organismen sind in erster Linie konstitutionelle Phänomene und ihre Verbreitung ist dazu eine eminent historische Erscheinung und Entwicklung und Geschichte der Lebensgemeinschaften können von der Ökologie allein her nicht verstanden werden.

Bei der Bildung der ökologischen Typen müssen wir der noch geringen und für unsere Zwecke ungenügenden physiologischen Kenntnisse Rechnung tragen. Wir besitzen als Grundlage noch nicht klar herausgearbeitete ökologische Merkmale, und wir müssen deshalb trotz dem abschätzigen Urteil der Physiologen auf die Physiognomie abstehen. Bezeichnend für diese Situation ist es, daß Brockmann und Rübel, als sie die Pflanzengesellschaften der Erde 1912 nach ökologisch-physiognomischen Gesichtspunkten einteilten, glaubten, sich entschuldigen zu müssen, daß sie die als unwissenschaftlich taxierte Physiognomik verwendeten. Unwissenschaftlich ist es, mit Hypothesen belastete ökologische Typen zu verwenden. Wissenschaftlich einwandfrei ist es jedoch, wenn das konkret vorliegende, jederzeit kontrollierbare, der Messung zugängliche Material in seinen ohne weitere Komplikationen konstatierbaren, als gesichert erkannten Eigenschaften typisiert wird.

Die Kleingliederung als vorwiegend ökologische Erscheinung wird von der Struktur und der Physiognomie der einzelnen Teilnehmer der Lebensgemeinschaften her begründet. Aus den physiognomischen Typen werden die Strukturen der Kleingliederungseinheiten aufgebaut. Diese Typen gelten für die ganzen Großgliederungseinheiten, aber die

einzelne Spezies kann an den verschiedenen Standorten, welche sie zu besiedeln vermag, verschiedenen Typen zugehören; sie kann zum Beispiel bald baumförmig, bald als Strauch auftreten, so daß ihre Zuteilung zu einem bestimmten Typus nur für eine bestimmte Vegetation gilt.

Diese Vegetationsskizze will keine monographische Bearbeitung sein, sondern nur den Weg zeigen zu einer natürlichen Gliederung, die ausreicht für die Staturierung der Groß- und Kleingliederungseinheiten. Sie soll zeigen, bis zu welchem Grade die Analyse getrieben werden muß, damit sie das Objekt wirklich faßt, damit sich die Teile zum Ganzen fügen.

Für eine registrierende Übersicht über die Vegetationseinheiten der Erde, etwa der Taxonomie der systematischen Sippen (ihrem Wesen nach völlig anders gearteten Erscheinungen!) entsprechend, müssen wir mindestens Bryophyten, Pteridophyten und Phanerogamen in die Analyse einbeziehen. Wir dürfen uns auch nicht mit der Analyse der dominierenden Arten begnügen, sondern es ist bei dem nicht ganzheitlichen Charakter der Lebensgemeinschaften notwendig, alle Teilnehmer zu bearbeiten. Die Bearbeitung beschränkt sich auf die für das vegetationsmäßige Auftreten wesentlichen Charaktere der Arten und umfaßt die folgenden Analysen:

A. FLORISTIK

I. Ausgangsmaterial

1. Individuum und Summe der Fundorte

II. Analyse

1. Taxonomie
2. Phylogenie
3. Genetik
4. Chorologie
5. Epiontologie

B. ÖKOLOGIE

I. Ausgangsmaterial

1. Individuum am Standort

II. Analyse

1. Achsensystem
2. Licht
3. Temperatur
4. Feuchtigkeit
5. Ernährung
6. Vermehrung
7. Ausbreitung
8. Spez. Korrelationen
9. Anthropogener Einfluß
10. Abiot. Milieu

C. BIOCÖNOLOGIE

I. Ausgangsmaterial

1. Individuum am Standort

II. Analyse

1. Kleinquadrataufnahme
2. Größenverhältnisse der Individuen
3. Großquadrataufnahmen bei Baumbeständen
4. Partizipationsstatistik

<i>III. Synthese</i>	<i>III. Synthese</i>	<i>III. Synthese</i>
1. Spezies, ssp., var. usw.	1. Speziesmodell	1. Artenzahl-Arealkurve
2. Arealtypus	2. Repräsentationstypus	2. Repräsentationstypen-zahl-Arealkurve
3. Floristisches Artmodell	3. Standortsstatistik	3. Spektren der floristi-schen und Repräsenta-tionstypen
4. Floristischer Typus		4. Phytocönosemodell
5. Vegetationsgürtel (Floreneinheit und Großgliederungseinh.)		
<i>IV. Darstellung</i>	<i>IV. Darstellung</i>	<i>IV. Darstellung</i>
1. Speziesmodell	1. Speziesmodell	1. Arten-Arealkurve
2. Typusmodell	2. Repräsentations-typenmodell	2. Repräsentationstypen-Arealkurve
3. Arealkarte der Spez.	3. Statistik der Standortsfaktoren	3. Teilnehmertabelle nach den Spektren geordnet
4. Karte der Vegetations-gürtel		4. Blockdiagramm
5. Vegetationskarte in kleinem Maßstab		5. Vegetationskarte in großem Maßstab (Kleingliederungseinh.)

Die große Zahl der Analysenpunkte garantiert auch beim Ausfallen der Antwort auf die eine oder andere der Fragen eine genügende Charakterisierung. Manchmal ergibt sich eine Vervollständigung auch aus dem Vergleich mit anderen, ähnlich sich verhaltenden Arten; wie überhaupt unvorhergesehene Aussagen nicht selten aus den sich einstellenden Querverbindungen zustandekommen. Einen großen Teil der Auskünfte erhalten wir aus den betreffenden Fachliteraturen; zudem müssen ja die Analysen für ein größeres Gebiet nur einmal gemacht werden. Zusammenfassungen derselben für mitteleuropäische Gebiete sind in Vorbereitung.

Aus den Befunden der floristischen Analyse schließen wir auf Herkunft, Abstammung, Geschichte und Zuteilung zu einer Großgliederungseinheit. Aus den Verhältniszahlen zwischen Genera, Spezies und Palaeo- und Neoendemismen lassen sich ebenfalls Aussagen über das Alter einer Vegetation ableiten. Je länger eine Vegetation in einem Gebiet siedelt, desto umfangreicher ist im allgemeinen ihre Arten-garnitur für regionale und spezielle Standorte und desto zahlreicher sind die Endemen.

Die ökologische Analyse stellt auf die Physiognomie ab und nur so weit gesicherte Resultate vorliegen, auf die Physiologie und Ökologie.

Sie liefert uns die für die Struktur der Lebensgemeinschaften so wichtige Repräsentationsform, das heißt die Form oder Tracht, in der eine Art in der Biocönose auftritt. Sie ist der Ausdruck des Standortes und der Rolle, welche die Art an demselben spielt. Die aus den Speciesmodellen gebildeten Typen haben zunächst nur für die Untersuchungsgebiete Geltung, wie weit sie verallgemeinert werden dürfen auf Vegetationsgürtel und Vegetationsgürtel-Serien, muß die Erfahrung lehren. Jedenfalls muß die übliche Aufstellung von „Lebensformen“, mit Geltung über große Teile der Erdoberfläche hin, als für biocönologische Zwecke untauglich abgelehnt werden. Eine Statistik der Standorte, an welchen eine Spezies gefunden wird, kontrolliert die Aussagen der ökologischen Analyse. Der Repräsentationstyp kann nicht durch den floristischen Typus und noch weniger durch die Artenliste einer Lebensgemeinschaft ersetzt werden, da er Wesentliches über die Biocönose aussagt, das der Artenaufzählung nicht zu entnehmen ist. Er spielt in den artenreichen Vegetationen der Subtropen und Tropen eine viel wichtigere Rolle als das floristisch-statistisch gewonnene Material mit seinen amphicönotischen oder auch gleichen Repräsentationstypen angehörenden Arten. Man wird einsehen müssen, daß floristische und ökologisch-biocönologische Phänomene sich nicht decken.

Die Bestimmung der Achsenverhältnisse ist für die approximative Bestimmung der Struktur der Biocönose, wie wir sie in den Vegetationskarten brauchen, von großer Bedeutung, denn sie erlaubt uns den ersten Eindruck von der Leistung einer Vegetation aus dem Kartenbild abzulesen (Abb. 1, Legende).

Die biocönologische Analyse

Die floristische Analyse hat uns mit den Teilnehmern der Lebensgemeinschaft bekannt gemacht, mit ihrer Herkunft, mit ihrer Zugehörigkeit zu einer bestimmten Floreneinheit, mit ihrer Geschichte; die Spieler, das Team sind uns vorgestellt. Die ökologisch-physiognomische Analyse hat uns gezeigt, was sie am Standort und in der Gemeinschaft leisten: die Rollen sind unter die Spieler verteilt. Die biocönologische Analyse belehrt uns über Standort und Struktur der Gemeinschaft. Der Spielplatz, die Spielregeln und das Spiel werden uns vorgeführt. Der ganze Vorgang bleibt labil. Die Biocönose ist auf den Standort ausgerichtet und die Leistungsmöglichkeiten ihrer Teilnehmer. Diese wechseln, ihre Rollen wechseln, das Zusammenleben verändert sich mit

dem sich ändernden Standort, ja der Standort selbst wird verändert von der Vegetationsdecke her. Dazu kommen die Einwirkungen der weiteren Faktorenkomplexe, des zonalen Klimas, der genetischen Evolutionen bei den Teilnehmern. Es ist unmöglich, dieses komplizierte Gebilde mit floristischer Statistik und Klassifikation erfassen zu wollen. „Omnis vera cognitio cognitione specierum innitatur“ (Linné). Die strukturelle Dynamik der Biocönosen, so weit sie zum Ausdruck kommt in der Ersetzung der alternden Teilnehmerindividuen durch junge, in Alterserscheinungen der ganzen Lebensgemeinschaft, zum Beispiel bei Humusanhäufung, in Katastrophen, wird von der statuierenden Biocönologie bearbeitet; die säkuläre Dynamik, welche in evolutiven Vorgängen sich auswirkt, zu bearbeiten, ist Sache der vergleichenden Biocönologie.

Für die Darstellung der Struktur auf Blockdiagrammen, Vegetationskarten wird ein approximatives Schema der Wuchsform der wichtigsten Determinanten und Strukturbildner verwendet (Abb. 1). Es soll nur eine erste Orientierung geben und keinen Ersatz für das Biocönosemodell bilden.

Die Assoziationsstabelle, wie sie von der floristisch-statistischen Methodik verlangt wird und bei ihr den Mittelpunkt der Vegetationsdarstellung bildet, erübrigt sich, da sie den Ansprüchen der biocönologischen Methodik nicht genügt.

Der anthropogene Einfluß

Der quantitativ und qualitativ gewaltige Umfang des menschlichen Einflusses auf die Vegetation verlangt eine weitere Analyse. Wir haben zunächst nach dem Charakter dieses Einflusses zu unterscheiden zwischen: A. Kulturen, Rudera, Brachen; und B. Halbkulturen wie Fettwiesen, Kunstmärsche, Magerwiesen, Forstliche Monokulturen wie zum Beispiel *Eucalyptus*-, *Juniperus virginiana*-, *Populus*- und andere Pflanzungen; ferner C. Degenerationsphasen natürlicher, durch den Menschen veränderter Vegetationen und Wüstungen. Eine zweite Gliederung ergibt sich durch die verschiedene Intensität der Bewirkung je nach den soziologischen Phasen. Wir unterscheiden: 1. Natur- und Sammlerphase. Sie wirkt sich in der Flora nur sehr schwach aus durch eine geringe Verschleppung von Arten. Der Primitive merzt nicht aus, sondern schont die ihm nutzbaren Pflanzen und Tiere. Deutlicher ist der Einfluß auf die Ökologie durch lokale Nitratanreicherung

und Oligotrophierungen. Die biocönologischen Verhältnisse werden höchstens durch Auflockerung der Strukturen berührt. 2. Selbstversorgerphase. Die Flora wird verändert, Kulturpflanzen werden herbeigebracht, mit ihnen werden die spezifischen Begleiter eingeschleppt; unter denselben entstehen Neubildungen mit Kulturpflanzeneigenschaften (Thellung), auch nicht für bestimmte Kulturen spezialisierte Anthropochoren siedeln sich an und außerdem mehrt sich die Zahl der Apophyten. Das Zahlenspektrum dieser 4 Kategorien für eine bestimmte Kultur und ein bestimmtes Gebiet (zum Beispiel den Abschnitt eines Vegetationsgürtels) gibt uns ein wertvolles Hilfsmittel zur Bestimmung des Intensitätsgrades und damit auch des Alters des menschlichen Einflusses (Ja es ist sogar nach der Zahl der Kulturpflanzen durch Vergleich mit der gleichen Phase angehörenden anderen Abschnitten eine gewisse vergleichende Wertung der Agrikultur möglich). Die Selbstversorgerphase kann auch konservierend wirken, wenn zum Beispiel bei Klimaänderungen die durch den Menschen in der natürlichen Vegetationsdecke entstandenen Blößen mit ihren Resten spontaner Biocönosen vor der Konkurrenz der heranrückenden Folgevegetationen geschützt bleiben. In ökologischer Richtung konstatieren wir Nitratanreicherung, Eutrophierungen, auch Oligotrophierungen, Bewässerung, Entwässerung, Bioklimaveränderungen in genutzten Wäldern, Wirkungen von Mahd, Weide, Brand, Hacken, Pflügen und so weiter. Kulturen, Rudera, Halbkulturen, Wüstungen, Degenerationsphasen. 3. Die merkantile Phase. Die Einflüsse verstärken sich. Es kommt zu regionalen Ausmerzungen, Einschleppungen, zur Einfuhr neuer Kulturpflanzen, zu Veränderungen des Lokalklimas, des Bioklimas, des Bodens unter dem Einfluß des verbesserten und umfangreicheren Anbaus. Diese Phase ist charakterisiert durch einen Umfang des Anbaues, der zwar nicht über die Lebensbedürfnisse hinaus vorgetrieben wird, aber durch die Arbeitsteilung und den Zwang zum Tauschhandel vergrößert ist. 4. Die profitwirtschaftliche Phase. Sie arbeitet rationell mit Maschinen und neuen Energieformen, sie rafft zusammen über die Lebensnotwendigkeit hinaus; sie rottet aus, merzt aus, verschleppt, bringt neue Kulturen, verändert das Lokalklima, den Boden, kolmatiert, rigolt, treibt Raubbau bis zur Badland-Bildung, vernichtet Wälder, baut Bewässerungskanäle und macht Wüsten zu ertragreichem Kulturland.

VEGETATIONSGLIEDERUNG IM RIF

LEGENDE

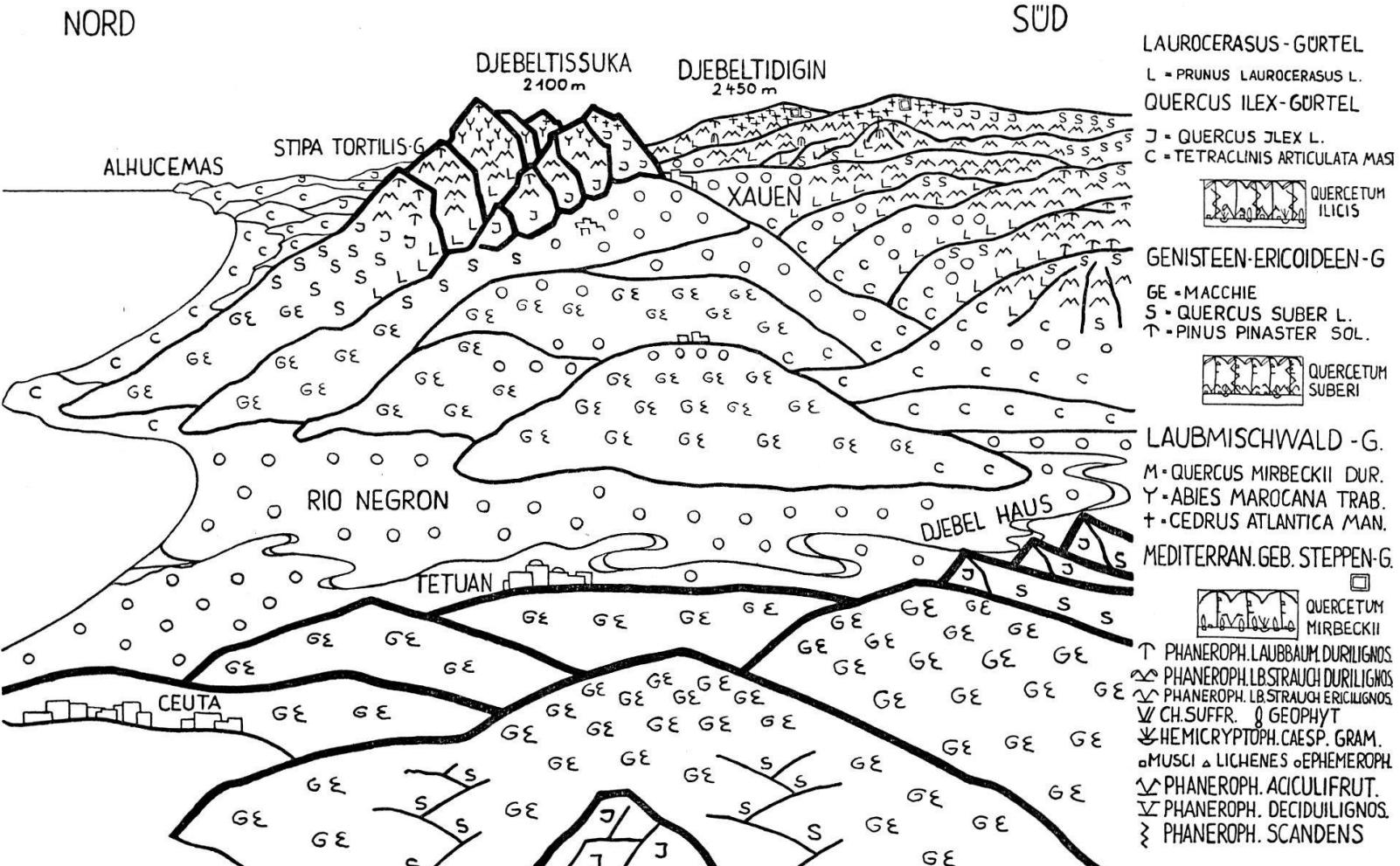


Abb. 1.

Das Spanische Rif

Eine Skizzierung der Vegetationsverhältnisse des Spanischen Rif soll die Anwendung der Methode auf ein sehr vielgestaltiges, in bezug auf das Milieu, auf die Geschichte der Vegetation und auf den menschlichen Einfluß kompliziertes Gebiet zeigen. Die eingehendere Beschreibung wird in einer Arbeit über die Eichenwälder des Atlas folgen¹.

Das Spanische Rif wird von dem Südschenkel eines Gebirgsbogens gebildet, der im westlichen Mittelmeergebiet die alpidische orogene Zone abschließt. Auf der Innenseite des Bogens, im Küstengebiet, finden sich paläozoische kristalline Gesteine; die Hauptmasse der Unterlage für die untersuchte Vegetation ist kalkarmer Flysch (älterer und jüngerer Flyschtröge oberjurassisches bis cretacischen Alters). Er bildet in der Südskette die höchsten Erhebungen und ist dort mit Sandsteinbänken durchsetzt. In der Nordskette sitzt ihm ein Block dolomitisierten Kalkes auf (Alpine Trias und Lias eines älteren Geosynklinaltroges). Klimatisch ist das Gebiet ebenfalls stark variiert. An der Küste sind wir noch in der frostfreien Zone; bei 2000 m sind die Winter streng und schneereich (Anfang April lag an den Nordhängen noch bis 2 m tief Schnee im Weißtannenwald). Das Küsteklima wechselt zum Gebirgsklima auf kürzeste Distanz und doch schiebt sich zwischen beide hinein noch eine trockenere Zone, welche dann landeinwärts und der Küste entlang gegen Osten sich rasch verstärkt. Das niederschlagreiche und luftfeuchte Gebiet, in welchem die mediterrane Sommertrockenzeit sich nicht auswirkt und wo die oligotrophen Böden des Flysch vorherrschen, wird vom Genisteen-Ericoiden-Gürtel beansprucht bis weit hinauf in die Flyschberge, auf Gräten und Kuppen bis 1400 m. An denselben Stellen wird er nach oben vom *Quercus Mirbeckii*-Wald abgelöst. Darüber folgt in den Nordhängen auf Kalk der *Abies*-Wald und darüber vorwiegend auf Flysch der *Cedrus*-Wald. Trockene, südexponierte Kalkhänge zeigen Fragmente des *Quercus Ilex*-Gürtels und die feuchten Schluchten auf allen Unterlagen sind erfüllt mit Laurocerasus-Gürtel-Vegetation. Die Trockengebiete in der Mulde des Oued Hajera und die östliche Küstenzone weisen bereits die thermo- und xerophile Fazies des *Quercus Ilex*-Gürtels auf, in welcher *Tetraclinis* waldbildend auftritt. (Vgl. Abb. 1.)

¹ Herrn Ing. forest. Rafael Benito Irigoyen, Chef der Forstverwaltung in Spanisch-Marokko verdanken wir wertvolle theoretische und praktische Beihilfe.

Auf südexponiertem Kalkfelsen finden wir vereinzelte älteste Relikte der südlichen Rossbreiten-Flora, welche jedoch nicht mehr vegetationsbildend auftreten.

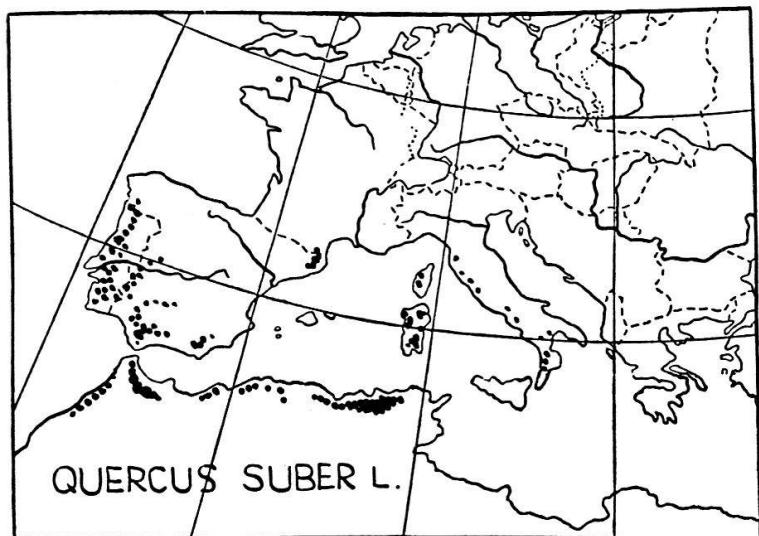
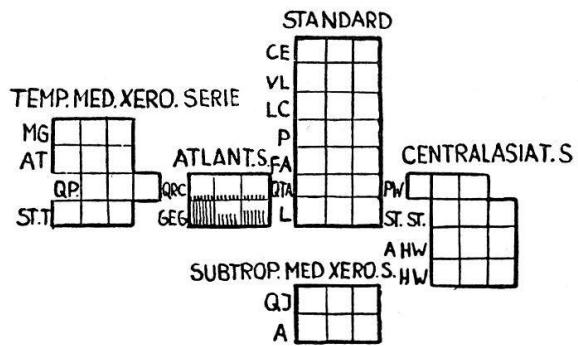


Abb. 2.

Der Genisteen-Ericoideen-Gürtel

Die Flora dieses Gürtel ist berühmt wegen ihrer Einzigartigkeit. Die taxonomische Analyse macht uns mit zahlreichen artenarmen Gattungen bekannt, mit Arten, deren Verwandtschaft auf die tropischen Gebirge und Südafrika hinweisen, mit Gattungen, welche in sekundärer Entwicklungsphase stehen; zur ersten Gruppe gehören zum Beispiel *Periballia laevis*, *P. minuta*, *Molineria laevis*, *Macrochloa arenaria*, *Arrhenatherum pallens*, *Lapiedra Martinezii*, *Gemmaria diphylla*, *Drosophyllum lusitanicum*, *Corema album*, *Cleonia lusitanica*, *Triguera ambrosiana*, *Laurentia tenella* und andere, zur zweiten Gruppe gehören unter anderen: *Woodwardia radicans*, *Davallia canariensis*, *Asplenium Hemionitis*, *Asplenium marinum*, *Adenocarpus* spec., zur dritten: *Nepa*, *Ulex*, *Sarothamnus*, *Pterospartum*, *Echinospartum*, *Cytisus*, *Lotononis*, *Argyrolobium*, *Genista*, *Erica* und andere. Die Zahl der euatlantischen Endemen ist groß. Es sei hier nur hingewiesen auf *Koeleria caudata*, *Catapodium loliaceum*, *Festuca elegans*, *F. montana*, *Agrostis gaditana*, *Agrostis Font-queri*, *Quercus fruticosa*, *Lythrum acutangulum*, *Lobelia urens*. Ganz auffallend ist die starke Abnahme der Artenzahlen gegen das mittlere und östliche Mitterrangebiet zum Beispiel in den Gattungen *Holcus*, *Narcissus*, *Adenocarpus*, *Genista*, *Pterospartum*,

PARTIZIPTIONS-STATISTIK



QUERCUS SUBER L.

Abb. 3.

Legende:

- CE = Carex-Elyna-Gürtel
- VL = Vaccinium uliginosum-Loiseleuria-Gürtel
- LC = Larix-Pinus Cembra-Gürtel
- P = Picea-Gürtel
- FA = Fagus-Abies-Gürtel
- QTA = Quercus-Tilia-Acer-Laubmischwald-Gürtel
- QI = Quercus Ilex-Gürtel
- A = Argania sideroxylon-Gürtel
- QRC = Quercus Robur-Calluna-Gürtel
- GEG = Genisteen-Ericoideen-Gürtel
- QP = Quercus pubescens-Gürtel
- STT = Stipa tortilis-Gürtel
- AT = Acantholimon-Astragalus Tragacantha-Gürtel
- MG = Mittelmeer Gebirgssteppen-Gürtel
- PW = Pulsatilla-Waldsteppengürtel
- STST = Stipa-Steppengürtel
- AHW = Artemisia-Halbwüstengürtel
- HW = Haloxylon-Wüstengürtel
- reg = regionale Biocoenosen
- loc = lokale Biocoenosen
- anthr = anthropogene Biocoenosen

Anthyllis, Ulex, Cistus, Tuberaria, Helianthemum, Thymelaea, Rosmarinus, Jasione, Anacyclus, Andryala, Cynara und andere.

Die phylogenetische Analyse weist eindeutig auf Zusammenhänge mit der Flora der Buschwaldschicht zwischen Wald und waldfreier Stufe der tropischen und subtropischen Gebirge, und mit der Flora der oligotrophen Böden des subtropischen Südafrika hin. Das gilt nicht nur für die Ericoideen (Sleumer, 1941) und Genisteen (Rothmaler, 1942), sondern auch für andere Gruppen wie *Lupinus*. Das südafrikanische Zentrum besitzt wohl eine große Artenfülle, aber die

westmediterranen Arten sind zum Teil älter. Nach P. Thomson (mdlch.) kann die heutige Genisteen-Ericoideen-Gürtelflora wohl mit der Oligocaen-Miocaen-Flora der mitteleuropäischen Braunkohlen verglichen werden. Auch dort waren Ericoideen mit *Pinus*, *Quercus*, *Myrica*, *Sabal*, *Orphanidesia* und so weiter bestandbildend.

Die chorologische Analyse zeigt ein Verhalten, welches uns aus dem *Quercus Robur*-*Calluna*-Gürtel bekannt ist: „atlantische“ Arten wie *Drosophyllum lusitanicum*, *Quercus fruticosa*, welche auf die Nähe des Ozeans beschränkt sind und „subatlantische“, welche kontinentwärts so weit vordringen als oligotrophe Böden und feuchtes Lokalklima vorhanden sind, bis zu dem Granitgebiet Kataloniens, Korsikas und Sardiniens und bis zu den Flyschböden der niederschlagsreichen algerisch-tunesischen Küstengebirge (vgl. Abb. 2). Hier hört der Bereich der Gürtelvegetation auf und weiter als bis Vorderasien dringen auch einzelne Arten nicht vor. Das Ausklingen vollzieht sich hier über Gebirgsstandorte. Die vertikale Verbreitung erstreckt sich über die tieferen subtropischen Lagen, im Rif bis etwa 1400 m. Die epiontologische Analyse ergibt deutliche Indizien für ein Zurückgehen der Bestände in der Zeit nach der atlantischen Periode. Der Gürtel selbst verdankt seine Entstehung einer im Schutze des maritimen Klimas entstandenen Schleppung aus der Vegetation der tropisch-subtropischen Ericaceen-reichen Schicht an der oberen Waldgrenze, ähnlich wie der *Quercus Robur*-*Calluna*-Gürtel. Er unterscheidet sich dadurch von den Erica-ceen-reichen Taiga- und Tundra-Gürteln, welche sich viel deutlicher von ihren Abstammungsfloren abheben.

Die ökologische Analyse. Nanophanerophyten und Chamaephyten dominieren; erstaunlich gering ist die Zahl der Bäume. Als Waldbildner kommen nur *Quercus Suber* und *Pinus pinaster* in Betracht. Auch der Lichtgenuss spielt im Genisteen-Ericoideen-Gürtel eine auffallende Rolle. Die dominierenden Arten stehen in den Macchien in vollem Licht, die gleichen Arten bilden aber auch den Unterwuchs der Wälder. Die thermischen Verhältnisse werden von dem maritimen Klima der bereits den Subtropen zuzurechnenden Breitenlage diktiert, das gleiche gilt von den Feuchtigkeitsverhältnissen, insbesondere von der Luftfeuchtigkeit. Es erscheint paradox, daß der verbreitetste Blatttypus, das ericoide Blatt statt einen mesophilen einen durchaus xerophytischen Charakter zu haben scheint. Die Aufklärung hat E. Steemann Nielsen 1940 gebracht, indem er nachwies, daß wir es mit

Reduktionen der assimilierenden Organe zu tun haben: Verdickung der Kutikula, kutinisierten Außenwänden, Wachsschicht, Haarbedeckung, Schleimpolster auf den Wänden der Epidermiszellen, Anthocyanfärbung, Verkleinerung der Palisadenzellen, verlängerter Lebensdauer der Laubblätter. Diese Xeromorphie der Pflanzen oligotropher Böden ist nach Steemann Nielsen nur eine scheinbare und röhrt von der Lichtempfindlichkeit der unter Stickstoffmangel leidenden Gewächse her. Das Chlorophyll von Stickstoffmangelpflanzen wird durch intensive Belichtung geschädigt (Stickstoff-Licht-Balance-Theorie). Übrigens besitzen die Ericaceen, welche nach Sleumer 1941 von tropischen und subtropischen Gebirgstypen abzuleiten sind, keinen einzigen echten ariden Typ. Diese besondere Ökologie der Genisteen-Ericoideen-Gürtelflora ist es auch, die uns wie beim Quercus Robur-Calluna-Gürtel die Abgrenzung gegen die eutrophe Böden bewohnenden benachbarten Gürtel, besonders gegen den Quercus Ilex-Gürtel erleichtert. Wo innerhalb des Genisteen-Ericoideen-Gürtels eutrophe Böden auftreten, Kalke, Alluvionen von Flüssen mit kalkreichem Einzugsgebiet und so weiter, finden wir immer Quercus Ilex-Gürtel-Vegetation vor. Andererseits sind die Böden unseres Gürtels die elektrolytärmsten des Mittelmeergebietes und die einzigen, unter denen starke Podsolierungen vorhanden sind. So haben wir sie auf den Flyschsandsteinen bei Bab Tafreifa (1000 m) südwestlich von Xauen beobachtet. Bezeichnend ist das häufige Vorkommen von Mykorrhizen und Bakterienknöllchen-Symbiosen, die Carnivorie bei *Drosophyllum*, das Fehlen von Biocönosen mit breitlaubigen, üppig entwickelten Arten. Die regionalen Biocönosen werden von *Quercus Suber* oder *Pinus pinaster* dominiert. Der Unterwuchs ist ein dichtes Genisteen-Ericoideen-Cistus-Gesträuch, das aber auch als Macchie selbständig auftritt. Mit zunehmenden Elektrolyten der Böden sehen wir die Genisteen-Ericoideen-Gürtel-Arten abnehmen; sie werden durch Quercus Ilex-Gürtel-Arten ersetzt, abrupter bei Ge steinswechsel, allmählich unter dem Einfluß des Klimawechsels gegen Osten und gegen das Landesinnere. Einen intermediären Charakter haben zum Beispiel die von Emberger 1939 beschriebenen Kork-eichenwälder der Ebenen im Westen des südlichen Rif (Forêt de la Mamora und Larache) auf neutralem bis schwach saurem Sandboden.

Beispiel für die Artmodelle der floristischen, ökologisch-physiognomischen und biocönologischen Analyse des Genisteen-Ericoideen-Gürtels (Abb. 2 und 3):

Florist. A.	<i>Erica arborea</i>	<i>Quercus Suber</i>	<i>Drosophyllum lusitanicum</i>
Taxonomie	isoliert, wenig variabel	isoliert, wenig variabel	isoliert, nicht variabel
Phylogenie u. Genetik	alt, erstarrt	alt, erstarrt	alt, erstarrt
Chorologie	makoronesisch-mediterran afrikan. Hochgebirge bis 4000 m, disjunkt	Gürtelareal, subatlantisch klein-disjunkt, bis 1200 m in Nordafrika.	Gürtelareal, euatlantisch, kleindisjunkt bis 700 m in SW-Iberien
Epiontologie	miocän, refugial	miocän, refugial, regressiv seit der atlantischen Zeit, anthropogen progressiv	refugial, regressiv
Synthese	Genist.-Eric. Gürteltyp	Genist.-Ericoid. Gürteltyp	Genist.-Ericoid. Gürteltyp
Achsentytypus	Phanerophyt, Strauch, (Baum bis 20 m)	Phanerophyt, Baum bis 15 m, bis 200jährig	Chamaephyt, Halbstrauch, bis 40 (50) cm
Licht	heliophil	heliophil	heliophil
Wärme	Persistent subtropisch thermophil	Persistent subtropisch thermophil	ganzjahrgreen subtropisch thermophil
Feuchtigkeit	Leptophyll, ericoid, maritim. und Oroklima	Mikrophyll Sklerophyll maritimes u. Oroklima	Nanophyll, mesophil maritimes Klima
Ernährung	Oligotrophboden N-Mangel	Oligotrophboden N-Mangel	Oligotrophboden N-Mangel
Vermehrung	zwitterig, II-IV, entomophil bis anemophil	monözisch IV-V, anemophil	zwitterig, IV, entomophil
Ausbreitung	autochor	zoochor	autochor
Spez. Korrelationen	Mykorrhiza	Mykorrhiza	Carnivorie
Anthropogener Einfluß	Hemerophil	Hemerophil	Hemerophob
Spez. abiot. Milieu	SSS, auch Fels	SSS	SSS, Fels und Sand
Repräsentationstypus	Ericoideentypus	Quercus Subertypus	Drosophyllumtypus
Soziabilität	gregarius	gregarius	solitarius
Determinanz	moderiert determinant	moderiert determinant	Helot

Der anthropogene Einfluß. Der Genisteen-Ericoideen-Gürtel ist schon in vorhistorischer Zeit vom Menschen stark verändert worden (vgl. Strabo). Jede Nutzung wirkt sich auf seinen armen Böden besonders nachteilig aus und macht Regenerationen unmöglich; die Wälder sind in Macchien verwandelt worden. Ihre Struktur ist ja eine

adendrokratische, das heißt der Unterwuchs gedeiht in gleicher Zusammensetzung ohne die Baumschicht. Das gilt auch für *Quercus fruticosa*, welche im südlichen Portugal auf sandig-humosem Boden heidelbeergestrüppartig weite, öde Strecken bedeckt, Unterholz in *Pinus pinaster*-Beständen bildet und an günstigeren Orten baumförmig auftreten kann. In natürlicher Verteilung dürfte wohl die Macchie sich auf die felsigen Stellen der Küsten und Berge beschränkt haben und war wohl durch Bestände zwerghaftkümmerlichen Baumwuchses mit dem Hochwald verbunden. Im Rif hat die intensive Beanspruchung durch den Menschen viel später begonnen als in Numidien. In den Berglagen finden wir heute noch Reste der merkantilen Phase mit *Quercus Suber*- und *Pinus pinaster*-Beständen; in den meernahen Lagen von 900–1000 m abwärts ist der Wald zerstört. H. Christ sah vor 67 Jahren auf der Fahrt von Ceuta nach Tanger eine „erhabene Gebirgslandschaft dicht bewaldet von Korkeichen und Zwergpalmen“. Die Anthropochoren spielen auch im stark vom Menschen beeinflußten Teil des Gürtels keine große Rolle, denn es handelt sich bei ihnen ja meist um eutrophe Arten. Bezeichnenderweise können sich azidiphile Arten wie *Cryptostemma calendulaceum* vom Cap rasch ausbreiten. Die tieferen Lagen sind heute bereits von der profitwirtschaftlichen Phase erfaßt. Siedlungen mit Gärten und Rudera, Verkehrswege und umfangreiche Weiden, Kulturen beanspruchen den größten Teil des Gürtelareales.

Zusammenfassend kann über den Genisteen-Ericoideen-Gürtel gesagt werden, daß er relativ artenarm ist, daß taxonomisch isolierte, wenig variable, alte, aus tropisch-subtropischen Gebirgsfloren abstammende, erstarrte oder in sekundärer Entwicklung sich befindende Arten dominieren, daß es sich um atlantische und subatlantische, bis in das mittlere Mediterrangebiet disjunkt vorhandene Refugien einer Flora handelt, welche im mittleren Tertiär in Mitteleuropa vorhanden war, daß diese Flora sich heute aus einer größeren postglazialen Verbreitung während der atlantischen Periode zurückzieht, daß es sich um Spezialisten für oligotrophe Böden handelt, woran sie im Gelände unschwer erkannt wird. Im Rif bedeckt diese Vegetation einen großen Teil des besuchten Gebietes, doch sind keine vom Menschen unberührten Biocönosen konstatiert worden. Sie ist auf die meernahen und gebirgigen Teile auf oligotrophen Böden angewiesen. Die regionalen Biocönosen sind in den tieferen Lagen von *Quercus Suber*, in den höheren von *Pinus pinaster* beherrschte Wälder.

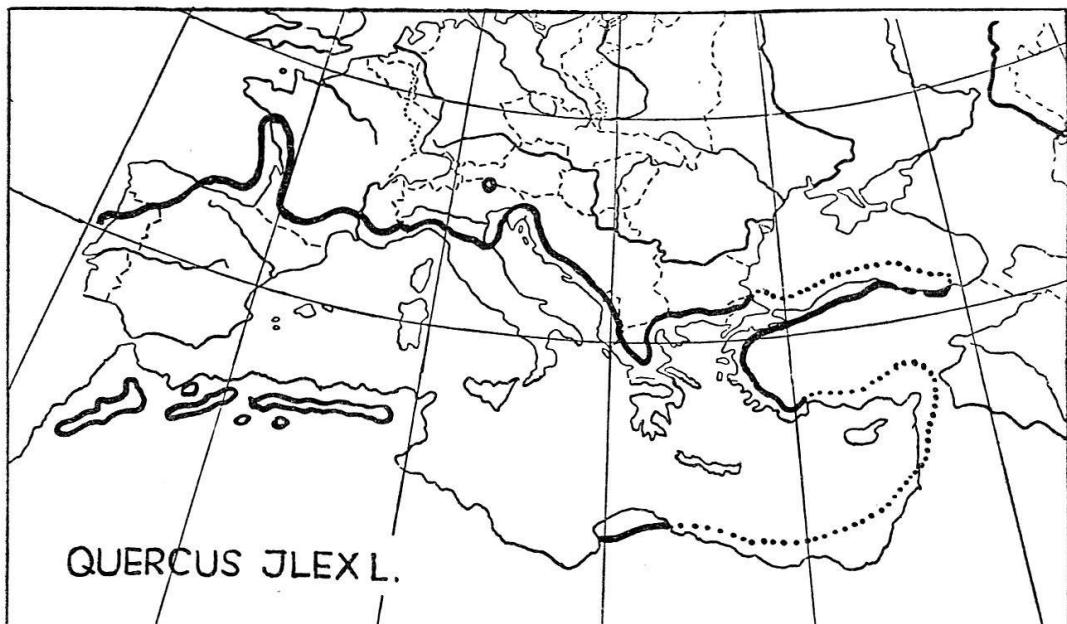
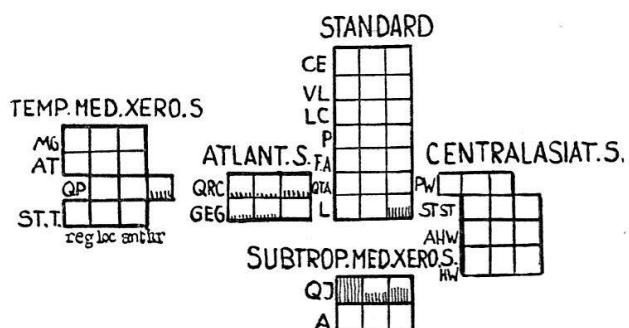


Abb. 4.

PARTIZIPATIONS - STATISTIK



QUERCUS ILEX L.

Abb. 5.

Der Quercus Ilex-Gürtel

Der *Quercus Ilex*-Gürtel tritt im westlichen Teil des Rifes bis zum Djebel Tidigin sehr spärlich auf, spärlicher als der Karte von Emberger 1939 zu entnehmen ist. Fragmente finden sich auf dem Kalk der Nordkette in Südexposition mit *Quercus Ilex* und *Pinus halepensis* und als ehemaliger, heute durch den Menschen völlig ruinierter *Tetraclinis*-Wald in den trockenen Talmulden und auf den Küstenstrichen östlich des Rio Martine. Die floristische Analyse zeigt sofort die Unterschiede

zum Genisteen-Ericoideen-Gürtel. Neben isolierten und nicht variablen, autochthonen Arten von hohem Alter und Abstammung aus dem südlichen Teil der subtropischen Floren, besitzt der Quercus Ilex-Gürtel viele temperierte Elemente, welche mit der Klimazonenverschiebung im jüngeren Tertiär in das Mittelmeergebiet gelangten, sich mit den Resten der Subtropenfloren mischten und heute sekundäre und sehr artenreiche Entwicklungszentren aufweisen. Auch die Chorologie und die Epiontologie ist verschieden. Die alten Arten sind meist durch das ganze Mediterrangebiet verbreitet, die jungen Gattungen besiedeln daselbe in zahlreichen Vikarianten. Zahlreiche lokale Endemen beweisen das relativ hohe Alter auch des jüngeren Anteiles der Flora, zum Beispiel: *Festuca rifana* Lit. et Maire, *Silene Vidaliana* Pau et Font-Quer, *S. Ibosii* Emb. et Maire, *Arabis pubescens* (Desf.) Poir. In den trockeneren postatlantischen Perioden und unter dem Einfluß des Menschen hat der Gürtel zuungunsten des Genisteen-Ericoideen- und des Quercus pubescens-Gürtels an Boden gewonnen. Die Physiognomie der Vegetation wird nicht mehr von den düstergrünen ericilignosen und genistoiden Nanophanerophyten beherrscht, die Sklerophyllen-Microphanerophyten werden häufiger, besonders aber die xerophilen Hemikryptophyten und noch mehr die Geophyten, Arten, welche die lange Sommer trockenheit ertragen, aber höhere Ansprüche machen an den Elektrolytgehalt des Bodens. Auch in dieser Vegetation gibt es wenig Baumarten. Die Waldstrukturen werden durch einige wenige Eichen, *Pinus halepensis*, und in den trockensten Teilen des Gürtels durch *Juniperus*-Arten und *Tetraclinis* determiniert, wobei diese Determinanz viel weiter geht als bei den *Quercus Suber*-Wäldern. Es handelt sich um wirkliche Dendrokratien mit einem abhängigen Unterwuchs, besonders von heliophoben Geophyten. Trotz der großen Mannigfaltigkeit der Strukturen und Garnituren, welche mit zunehmender Trockenheit des Klimas und zunehmender Eutrophierung des Bodens in gleitender Reihe vom Genisteen-Ericoideen-Gürtel zum Quercus Ilex-Gürtel führen, sind doch die Grenzen zwischen beiden nach den Prozenten der Artengarnituren der Biocönosen ohne Schwierigkeiten zu bestimmen. So gehören zum Beispiel die anthropogenen *Pinus Pinea*-Bestände der sublitoralen eutrophen Sandböden der westlichen Provinz Cadiz ganz entschieden zum Quercus Ilex-Gürtel. Mit diesem Argument teilen wir auch die unterste Vegetationsstufe mit *Tetraclinis articulata*, welche häufig Oleo-Ceratonionklimax-Gebiet genannt wird, und eine anthro-

pogen starkveränderte Vegetation aufweist, mit eindeutig von *Quercus Ilex*-Gürtel-Typen dominierter Flora dem *Quercus Ilex*-Gürtel zu. Der menschliche Einfluß hat hier in der profitwirtschaftlichen Phase das Vegetationsbild zerstört und die Flora mit umfangreichen Ausmerzungen und Einführungen und Einschleppungen völlig verändert. Im Rif ist auch in den höheren Lagen des Gürtels der menschliche Einfluß im Sinne der merkantilen Phase sehr stark gewesen durch Weide und Getreidekulturen, so daß natürliche Aspekte vollständig fehlen.

Beispiele für floristische und ökologisch-physiognomische Artenmodelle des *Quercus Ilex*-Gürtels (Abb. 4 und 5).

Florist. A.	<i>Quercus Ilex</i>	<i>Phillyrea media</i>	<i>Cyclamen repandum</i>
Taxonomie	isoliert variabel	kleiner Verwandtschaftskreis, wenig variabel	kleiner Verwandtschaftskreis, nicht variabel
Phylogenie u. Genetik	miocän, erstarrt	Plaisantien, erstarrt	alt
Chorologie	omnimediterran bis 2900 m	omnimediterran <i>Quercus Ilex</i> -Gürtel-Stufe	mittleres und östliches Mediterrangebiet <i>Quercus Ilex</i> -Gürtel-Stufe
Epiontologie	refugial, anthropogen progressiv	refugial, anthropogen progressiv	refugial
Synthese	<i>Quercus Ilex</i> -Gürteltypus	<i>Quercus Ilex</i> -Gürteltypus	<i>Quercus Ilex</i> -Gürteltypus
Achsensystem	Mesophanerophyt bis 15 m	Microphanerophyt Strauch	Rosetten-Stamknollen, Geophyt bis 25 cm
Licht	heliophil	heliophil	heliophil
Wärme	subtropisch	subtropisch	subtropisch
	thermophil	thermophil	thermophil
Feuchtigkeit	Mikrophyll	Nanophyll	Mesophyll, mesophil, saisongrün
	Sklerophyll	Sklerophyll	
Ernährung	eutropher Boden	eutropher Boden	eutropher Boden
	CC SS	CC SS	CC
Vermehrung	einhäusig, IV–V	zwitterig, IV–V	zwitterig, III–VIII
	anemophil	entomophil	entomophil
Ausbreitung	zoochor	zoochor	autochor, myrmekochor
Spez. Korrelationen	Mykorrhiza	—	Myrmekochorie
Anthropogener Einfluß	hemerophil	hemerophil	hemerophob
Repräsentationstyp	Persistenter	Sklerophyller	Cyclamentypus
Soziabilität	<i>Quercus</i> typus	Strauchtypus	
Determinanz	gregarius	solitarius	solitarius
	Determinant	Helot	Helot
	Dendrokratie		

Der Laurocerasus-Gürtel

Die Flora des Laurocerasus-Gürtels stammt aus der Waldstufe am Nordrand der Subtropenzone. Es sind meist isolierte, wenig variable Arten, welche ihn bilden, von hohem tertiärem Alter und geringer Mutabilität. Der über die ganze Nordhemisphäre sich erstreckende Standardgürtel ist in Nordafrika auf die feuchteren Standorte beschränkt und findet sich im Rif nur in den nordexponierten Schluchten der Berglagen auf Flysch und auf Kalk. Einzelne Arten wagen sich noch in die feuchten *Quercus Mirbeckii*- und *Abies*-Wälder. Die epiontologische Analyse lässt aus dem disjunkten Vorkommen der in lokal-endemischen Formen auftretenden Arten (zum Beispiel *Prunus lusitanica*, *Hedera canariensis*, *Smilax mauretanica* Poir., *Primula vulgaris* var. *atlantica* Maire et Wilczek, *Laurus nobilis* L. var. *rotundifolia* Emb. et Maire, *Daphne Laureola* L. var. *latifolia* Cosson, *Paeonia corallina* Retz. ssp. *coriacea* [Boiss.] Maire var. *maroccana* Pau et F.-Q. und andere) auf eine alte, langdauernde Regression schließen. Die ökologisch-physiognomische Analyse zeigt eine reiche Garnitur von üppigen, lauroidblättrigen, determinierenden Bäumen, Unterwuchsbäumen, Sträuchern, Halbsträuchern und Stauden. Auf eutrophe Böden beschränkt finden wir die spärlichen Fragmente dieser Vegetation in der Nähe des Wassers der Bachschluchten (siehe Abb. 1), nach unten schon bei ca. 800 m endigend, nach oben in die von Laubmischwald- und von *Quercus Robur*-*Calluna*-Gürtel-Typen beherrschten Vegetationen übergehend. Doch halten diese Fragmente keinen Vergleich aus mit den feuchten üppigen Wäldern der „Rhododendron-Formation“ auf der granadinschen Terrasse, auf der Sierra de Gallina, S. de Aljibe, im Gebiet des Guadarranque und an anderen Orten SW-Spaniens. Hier sehen wir mit den höhersteigenden Arten des Gürtels deutlich den Anschluß an die temperierten Laubwälder, an den *Quercus Robur*-*Calluna*-Gürtel, mit Arten wie *Ilex aquifolium*, *Taxus baccata*, *Daphne Laureola*, *Erythronium latifolium*, *Vitis vinifera*, *Hedera helix*, *Rhamnus Frangula*, *Alnus glutinosa*, *Carex pendula*, *Primula vulgaris* und so weiter, welche auf eutropher Unterlage weit vordringen in die westeuropäischen temperierten Gebiete mit maritimem oder Gebirgsklima oder unter den speziellen Bedingungen der Flußufer, des Bioklimas der Buchen-, Linden- und Erlenwälder.

Der Laurocerasus-Gürtel ist im Rif nur noch vertreten durch eine Spezialisten-Gesellschaft blockerfüllter, mit kleinen Alluvionsflecken

durchsetzter, feuchter Gebirgsschluchten. Er ist ohne Weiterentwicklungsmöglichkeiten und vermag nur einzelne Vertreter über die Kanten der Schluchthänge vorzuschicken.

Der Laubmischwald-Gürtel

Bei etwa 1000 m treten wir an den Nordhängen in die temperierte Zone ein. Flora und Vegetation ändern sich rasch. Statt vorwiegend den gleichen Gürteln angehörenden Artengarnituren beginnen hier Biocönosen aufzutreten mit Arten ganz verschiedener Zuteilung. Kein Vegetationsgürtel bringt eine komplette Garnitur auf für eine Biocönose. Während im subtropischen Gebiet die Flora gekennzeichnet ist durch eine im Verhältnis zu den Arten große Zahl von Gattungen mit relativ vielen alten Endemismen (eine Ausnahme bilden die artenreichen Gattungen *Ophrys*, *Silene*, *Genista*, *Cytisus*, *Ononis*, *Euphorbia*, *Cistus*, *Helianthemum*, *Statice*, *Limonium*, *Teucrium*, *Stachys*, *Galium*, *Carduus*, *Centaurea* und andere), besitzt das temperierte Gebiet wohl ein ähnliches Verhältnis zwischen Artenzahl und der Zahl der Gattungen, aber die Endemen fehlen oder es handelt sich um ganz junge und geringfügige Abweichungen vom Typus, und Gattungen mit vielen Arten fehlen vollständig. Gerade umgekehrt wie in den Alpen, wo die alten Endemen in den höheren Lagen häufiger sind als in den tieferen, erst nacheiszeitlich besiedelten Tälern. Die Flora der subtropischen Gebiete Nordafrikas ist eine alte, durch die Eiszeiten stark dezimierte und, was besonders ihren temperierten Anteil betrifft, durch sekundäre Entwicklung wiederum bereicherte. Die Flora der temperierten Gebiete Nordafrikas ist eine junge, während der Eiszeiten eingewanderte, durch Zwischeneiszeiten und Nacheiszeit stark reduzierte, welche noch keine sekundären Entwicklungszentren, ja nicht einmal Neoendemismen bilden konnte. Wir haben hier ganz einzigartige Artenmischungen aus dem Laubmischwaldgürtel, dem *Fagus*-*Abies*-, dem *Quercus Robur*-*Calluna*, dem *Quercus pubescens*-Gürtel, dem mediterranen Gebirgssteppen-Gürtel, ja sogar aus Arten der subalpinen und alpinen Floren-einheiten mit Arten aus den subtropischen Gürteln. So können wir die temperierte Vegetation des Rif nur auf Grund der höchsten Prozentzahlen gliedern. Dafür ist aber die Struktur der Biocönosen eine viel straffere, geschlossenere. Das gilt besonders für die regionale Biocönose des Laubmischwaldgürtels, den *Quercus Mirbeckii*-Wald, der sich vom Rif mit Unterbrechungen bis in die Kroumirie erstreckt. Was den

Spezialistengürteln, dem oligotrophen Genisteen-Ericoideen-Gürtel und dem xerischen Quercus Ilex-Gürtel nicht möglich war, eine völlig dendrokrate Waldbiocönose zu bilden, das ist dem Artengemisch der glazialen Einwanderer gelungen. *Quercus Mirbeckii* hat eine ähnliche Determinanzkraft wie die Buche. Sie erzeugt ein Bioklima, welches nur bestimmte Repräsentationstypen zuläßt, einige wenige Bäume wie *Prunus avium*, *Sorbus torminalis*, wenige mesophile Fallaubsträucher wie *Crataegus monogyna*, *Berberis hispanica*, *Cytisus Battandieri*, Hemikryptophyten-Stauden wie *Paeonia corallina*, *Hypericum montanum*, *Potentilla micrantha*, *Geum silvaticum*, Geophyten wie *Allium*- und *Scilla*-Arten und andere, eine Dendrokratie, welche wohl die ausgeprägteste aller nordafrikanischen Wälder ist. Auch im *Abies Pinsapo*-Wald, der bei etwa 1450 m den Laubwald ablöst, ist der Laubmischwald-Gürtel mit der höchsten Artenzahl vertreten; er ist auf feuchtere, vor allem luftfeuchtere Standorte angewiesen und führt ebenfalls noch Laurocerasus-Gürtel-Arten mit sich, wie *Daphne Laureola*, *Viburnum Tinus*, *Smilax mauretanica*, *Prunus lusitanica*, ferner Hemikryptophyten und Geophyten aus mehreren Gürteln. In Südexposition, in den höheren Lagen von etwa 1900 m an, auf oligotrophen Böden muß er dem Cedernwald weichen. Die Wälder von *Cedrus atlantica* sind sehr ausgedehnt, in bezug auf Gürteltypen, heterogen, wobei wiederum der Laubmischwaldgürtel am stärksten beteiligt ist.

Der Quercus Robur-Calluna-Gürtel

Die obersten Enden der Schluchten weisen noch einzelne Arten auf aus dem Quercus Robur-Calluna-Gürtel: *Sieglingia decumbens*, *Coryne-phorus canescens*, *Betula verrucosa*, *Alnus glutinosa*, *Digitalis purpurea* L. var. *mauretanica*. Der Gürtel, der in den Bergen im mittleren Portugal noch gut entwickelt ist, findet sich hier im Rif nur noch in Fragmenten. Auf die große Ähnlichkeit im Auftreten des Quercus Robur-Calluna-Gürtels mit dem Genisteen-Ericoideen-Gürtel wurde bereits hingewiesen; beide gehören der gleichen Schleppung subtropischer Vegetation im maritimen Klima an, sie sind aus gleichem Stammaterial gebildet, ihre Floren sind spezialisiert auf oligotrophe Böden und neigen zur Bildung von Heiden beziehungsweise Macchien, sie besitzen keine determinanten Bäume und keine Spezialisten für Waldstrukturen. Sie unterscheiden sich lediglich durch die thermischen Ansprüche und ihre Abgrenzung ist dementsprechend recht wenig scharf.

Nur mehr durch einzelne Arten sind im Rif ferner vertreten der *Quercus pubescens*-Gürtel, dessen schwache Repräsentation in Nordafrika gegen das feuchte westliche Rif hin ganz aufhört, der *Fagus*-*Abies*-Gürtel, welcher im Atlas noch *Asperula odorata*, *Circaea lutetiana*, *Mercurialis perennis*, *Veronica montana* und andere aufweist, bildet auch im Rif keine Biocönosen mehr; der Weißtannenwald hat viel zu wenig Gürteltypen, um noch als gürteleigene Biocönose zu gelten; nur einzelne Spezies sind aus der glazialen Zeit zurückgeblieben, so etwa *Aposeris foetida*, *Epipactis latifolia*, *Platanthera bifolia*, *Prunus avium*, *Moehringia trinervia*; alle ohne Lokalrassen zu bilden und deshalb einer jungen Immigration zugehörig, wie beim *Quercus Robur*-*Calluna*-Gürtel und bei den aus noch höheren Vegetationsschichten Europas eingewanderten Arten wie: *Nardus stricta*, *Triglochin palustre*, *Sedum villosum*, *Carex fusca*, *Hieracium Pilosella* und anderen. Auch der mediterrane Gebirgssteppen-Gürtel meidet das feuchte Rif und beginnt erst vom Djebel Tidigin ostwärts einzusetzen mit *Festuca varia*, *Biscutella laevigata*, *Alyssum spec.*, *Viola Munbyana* und anderen Arten. Der *Stipa tortilis*-Gürtel fehlt noch, wie überhaupt die xerischen Elemente in den Berglagen recht spärlich sind, spärlicher noch als in den tieferen Lagen, wo sehr alte, aus den einst hier sich auswirkenden südlichen Rossbreiten stammende Relikte an südexponierten Felsen sich finden wie *Caralluma maroccana*, *C. hesperidum*, *Mesembryanthemum nodiflorum*, *Thapsia*, *Succowia*, *Carrichtera*, *Urginea*, *Thapeinanthus spec.*

Die allgemeine, durch Klimawechsel bewirkte Tendenz in der Vegetationsdynamik des Rif zeigt ein Zurückgehen der an Feuchtigkeit größere Ansprüche machenden Pflanzenwelt. Der Genisteen-Ericoideen-Gürtel, der Laurocerasus-, der *Quercus Robur*-*Calluna*-, der Laubmischwald- und der *Fagus*-*Abies*-Gürtel treten zurück und machen Platz dem *Quercus Ilex*- und dem *Quercus pubescens*-Gürtel.

Der anthropogene Einfluß im temperierten Gebiet wirkt sich nach der Art der Selbstversorgerphase aus. Die Berbersiedlungen sind umgeben von Terrassen mit Weizenäckern, von Weiden, von Waldweide. Die Anthropochorenflora ist fast ganz auf Ackerunkräuter, *Papaver hybridum*, *Agrostemma Githago*, *Alchemilla arvensis*, *Adonis aestivalis* und andere beschränkt; die für die Verkehrswege typischen Adventiven fehlen fast ganz, ja in den dichten *Abies*-Beständen finden sich ganz unberührte Stellen, welche der Natur-Sammlerphase zugeteilt werden.

dürfen. Die Cedernbestände sind stärker verändert, da das Cedernholz stark begehrt ist; sie sind ausgelichtet und die Struktur ist infolgedessen nicht mehr natürlich. Fremde Elemente wie diejenigen der Mittleren Gebirgssteppe (*Viola Munbyana*) sind eingedrungen und in der Nähe der Straße und der Pflanzungen gibt es auch Adventive. Die *Quercus Mirbeckii*-Wälder des Flyschgebietes liegen noch im Einflußbereich der merkantilen, ja sogar der profitwirtschaftlichen Phase. Sie sind überweidet, es fehlt der natürliche Nachwuchs und die Struktur ist auch schon durch Holznutzung verändert.

Die isolierte, inselhafte Lage des Gebietes im Zusammenhang mit dem Klimawechsel von Eiszeiten und Zwischeneiszeiten und mit den nur während der Eiszeiten möglichen Einwanderungsmöglichkeiten aus den temperierten europäischen Gebieten hat so ein einzigartiges Florengemisch und eine einzigartige Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften zustande gebracht. Zum Verständnis einer solchen Vegetation können wir nur kommen durch die wohl mühsame, aber dafür auch dankbare dreifache Analyse nach floristischen, ökologisch-physiognomischen und biocönologischen Gesichtspunkten. Sie erst erfaßt die Zusammenhänge.

Literaturverzeichnis

- Brockmann-Jerosch, H. und Rübel, E.: Die Einteilung der Pflanzen- gesellschaften. Leipzig 1912.
- Céballos L. y Bolaños, M. M.: Estudioa sobre la vegetación forestal de la provincia de Cadiz. Madrid 1930.
- Christ, H.: Eine Frühlingsfahrt nach den Canarischen Inseln. Basel, Genf, Lyon 1886.
- Cózar, S. S.: El Abies del Tazaot. Revista de la Real Acad. de Cienc. de Madrid **40** 1946.
- Däniker, A. U.: Die Grundlagen zur ökologischen Untersuchung der Pflanzen- gesellschaften. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich **73** 1928.
- Emberger, L.: Aperçu général sur la végétation du Maroc. Veröffent. Geobot. Inst. Rübel in Zürich **14** 1939.
- Emberger, L., Font-Quer, P. et Maire, R.: La végétation de l'Atlas rifain occidental. Compte rendu sommaire des sciences de la société de Biogéographie **42** 1923.
- Hansen, I.: Die europäischen Arten der Gattung *Erica*. Bot. Jahrb. **75** 1950.
- Rothmaler, W.: Revision der Genisteen. Engl. Bot. Jahrb. **72** 1941.
– Die Gliederung der Gattung *Cytisus* L. Fedde Rep. **53** 1944.
- Schmidt Thomé, P.: Sedimentation und Tektonik im Rif-Atlas. Geolog. Rundschau **33** Stuttgart 1942.
- Solms-Laubach: Tentamen bryo-geographiae Algarviae, regni Lusitani provinciae. Halle 1868.

- Steemann Nielsen, E.: Über die Bedeutung der sogenannten xeromorphen Struktur im Blattbau der Pflanzen auf nährstoffarmem Boden. *Danske Botanisk Arkiv* **10** 1940.
- Strabo's Erdbeschreibung, übersetzt von A. Forbiger, 1858.
- Werth, E.: Makkie, Heide und Tundra in den atlantischen Küstenländern Europas. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 1936.
- White, H. L.: The interactions of factors in the growth of *Lemna*. The interaction of nitrogen and light intensity in reaction to growth and assimilation. *Annals of Botany N.S.* **1** 1937.
- Wissmann, H. v.: Pflanzenklimatische Grenzen der warmen Tropen. *Erdkunde* **2**, 1948 (81–92).

DAS PLEISTOZÄN (QUARTÄR) DES NÖRDLICHEN OSTBALTIKUMS (ESTLAND)

Von Paul W. Thomson, Krefeld-Bonn

Im nördlichen Teil der Ostseeländer haben wir es mit dem Vorherrschen der quartären Erosion zu tun, die erst nach Süden zu in die Zone der Akkumulation übergeht. Maßgebend für alle spät- und postglazialen (holozänen) Bildungen ist die Landhebung, die im Nordwesten stärker ist als im Südosten. Dadurch sind die Strandwälle der einzelnen Stadien des Ostseebeckens verschieden hoch über den heutigen Meeresspiegel gehoben und überschneiden sich vielfach im südlichen Teil. Gleichzeitig sind Seen neu entstanden – wie der Peipussee – oder verschwunden. Im Gebiet der Verschiebung der Wasserscheide zwischen dem Finnischen Meerbusen einerseits und dem Rigaschen Meerbusen und Peipus andererseits, wie auch in den Ufergebieten des ansteigenden Peipussees haben Niedermoorbildungen von beträchtlichen Ausmaßen stattgefunden. Hochmoore sind weit verbreitet, die im Westen einen anderen Typus zeigen als im Osten (im Westen *Sphagnum molluscum* und *Trichophorum caespitosum* auf den Hochflächen und *Myrica gale* in der Laggzone, – im Osten Vorherrschen von *Sphagnum fuscum* und *Sphagnum balticum* auf der Hochfläche und *Lyonia (Cassandra) calyculata* in dem Randgehänge).

Die durch die Pollenanalyse festgestellte Waldgeschichte stimmt grundsätzlich mit der Mittelschwedens überein. Einer der wichtigsten Unterschiede ist das frühere Auftreten der Fichte und die große Rolle, die die Flatterulme (*Ulmus laevis [effusa]*) während der Wärmezeit