

**Zeitschrift:** Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich  
**Herausgeber:** Geobotanisches Institut Rübel (Zürich)  
**Band:** 28 (1954)

**Artikel:** Die Arten der Bromus erectus-Wiesen des Schweizer Juras : ihre Herkunft und ihre Areale mit besonderer Berücksichtigung der Verbreitung in ursprünglicher Vegetation  
**Autor:** Zoller, Heinrich  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-307851>

### **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:** 30.11.2025

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

**Veröffentlichungen  
des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich**

**28. Heft**

---

---

**Die Arten  
der Bromus erectus-Wiesen  
des Schweizer Juras**

**ihre Herkunft und ihre Areale mit besonderer Berücksichtigung  
der Verbreitung in ursprünglicher Vegetation**

von  
**HEINRICH ZOLLER**  
Zürich



**Institut für spezielle Botanik  
der Eidgenössischen  
Technischen Hochschule  
Universitätstrasse 2  
Zürich 6**

**VERLAG HANS HUBER, BERN**  
1954

Gedruckt mit einem Beitrag  
der Gletschergartenstiftung Amrein-Troller, Luzern

Alle Rechte vorbehalten  
Copyright by Verlag Hans Huber, Bern 1954  
In der Schweiz gedruckt — Imprimé en Suisse — Printed in Switzerland  
Druck: Walter Fischer, Bern

## Inhaltsverzeichnis

	Seite
<i>Einleitung</i> . . . . .	7
<i>I. Abschnitt</i>	
Allgemeine Orientierung über das Untersuchungsgebiet, Begriffsbildung und Problemstellung . . . . .	11
A. Die physisch-geographische Natur des Untersuchungsgebietes, seine ursprüngliche Waldvegetation, die Entstehung der primären und sekundären Wiesen und der anthropogene Charakter der letzteren . . . . .	11
1. Begrenzung des Untersuchungsgebietes . . . . .	11
2. Geologie, Relief, Boden und Klima . . . . .	13
3. Die ursprüngliche Waldvegetation . . . . .	14
4. Die Entstehung der Wiesen . . . . .	18
5. Der anthropogene Charakter der sekundären Wiesen . . . . .	31
B. Die Problemstellung und die Methoden der vorliegenden Untersuchung . . . . .	39
1. Die wichtigsten Folgerungen aus der Diskussion über die Entstehung und den anthropogenen Charakter der sekundären Wiesen und die sich daraus ergebende Problemstellung . . . . .	39
2. Die Methoden der arealtypischen Analyse der Flora der jurassischen <i>Bromus erectus</i> -Wiesen . . . . .	41
a) Die Sippenentfaltung u. die historische Entwicklung des Areals . . . . .	44
b) Die geographisch-topographische Ausdehnung des Areals . . . . .	48
c) Die synökologische Amplitude . . . . .	49
d) Der Reaktionstyp gegenüber den anthropogenen Einflüssen . . . . .	63
<i>II. Abschnitt</i>	
Herkunft und Areale der in den <i>Bromus erectus</i> -Wiesen des Schweizer Juras verbreiteten Arten . . . . .	82
Gliederung der Arealtypen. Erläuterung der vergleichend chorologischen Analysen der einzelnen Spezies. Erklärung der Abkürzungen . . . . .	82
A. Die zonalen und bizonalen Arealtypen . . . . .	87
1. Arten der arktisch-alpinen Gürtelserie . . . . .	87
a) Rasenubiquisten . . . . .	87
b) Neutro- bis basiphile Trockenrasenarten des VL-G. . . . .	92
2. Bizonale Arten der arktisch-alpinen und boreal-subalpinen Gürtelserie . . . . .	95
a) Bizonale, azidiphile Rasenarten . . . . .	95
3. Arten der boreal-subalpinen Gürtelserie . . . . .	96
a) Bizonale Arten der Hochstauden- und Grasfluren der Nadelwald-G. . . . .	96
aa) Eurasiatisch-boreal-subalpine Arten . . . . .	97
bb) Süd-mitteleuropäisch-subalpine Arten . . . . .	99
*) Hochstauden . . . . .	99
**) Rasenbewohner . . . . .	103
3a. Sippenentwicklung, Einwanderung und Ausbreitung der Elemente der arktisch-alpinen und boreal-subalpinen Gürtelserie im Untersuchungsgebiet . . . . .	107

	Seite
4. Arten der boreomeridionalen Gürtelserie . . . . .	108
a) Bizonale, azidiphile Arten der atlantisch-subatlantischen Eichenwälder und Heiden . . . . .	108
aa) Bizonale Arten des QC-G. und Qp-G. . . . .	109
bb) Bizonale Arten des QC-G. und Pic-G. . . . .	111
cc) Bizonale Arten des QC-G., FA-G. und QTA-G. . . . .	113
b) Europäisch-mesophile Laubwaldarten des FA-G. und QTA-G. . . . .	115
aa) Bizonale Arten der regionalen Wälder des FA-G. und QTA-G. . . . .	115
bb) ± Zonale Arten des QTA-G. . . . .	116
cc) Bizonale Arten des FA-G. und QTA-G. mit Hauptverbreitung in lokalbedingten Auenwäldern . . . . .	119
dd) Weiter verbreitete, stark hemerophile Arten (mit ursprünglicher Hauptverbreitung in Auenwäldern des FA-G. und QTA-G.) . . . . .	120
c) Bizonale Arten der Trocken- und Steppenwälder des Qp-G., (QTA-G.) und PW-G. . . . .	123
aa) Eurosibirische Arten . . . . .	124
bb) Europäische Arten . . . . .	127
cc) Zentraleuropäische Arten . . . . .	129
d) Arten der kontinentalen Steppenwälder und Wiesensteppen des PW-G. . . . .	131
aa) Arten mit Hauptverbreitung in den regionalen Steppenwäldern des PW-G. . . . .	134
bb) Arten mit Hauptverbreitung in den regionalen Wiesensteppen des PW-G. . . . .	139
cc) Bizonale Arten der regionalen Steppenvegetation des PW-G. und St-G. . . . .	142
dd) Arten der Hügelsteppen . . . . .	147
ee) Arten der Sandsteppen . . . . .	149
ff) Im Bereich der mesophilen Laubwald-Gürtel stark hemerophile Wiesenarten . . . . .	149
4a. Sippenentwicklung, Einwanderung und Ausbreitung der Elemente der boreomeridionalen Gürtelserie im Untersuchungsgebiet . . . . .	153
5. Arten der submeridionalen und meridionalen Gürtelserie . . . . .	156
a) Arten der Gariden- und Trockenwälder des Qp-G. . . . .	156
aa) Arten lokalbedingter Vegetation des Qp-G., aber mit mehr oder weniger ausgesprochener Verbreitung auch in regionalen Trockenwäldern . . . . .	157
bb) Arten der Gariden (Shibljaks und Felsfluren) des Qp-G. . . . .	162
*) Arten der Gariden (Shibljaks und Felsfluren) des Qp-G., im Westen des Areals mit starker Verbreitung in den (Corynephorus)-Sandfluren des QC-G. . . . .	163
**) Arten der Gariden (Shibljaks und Felsfluren) des Qp-G. ohne stärkere Verbreitung außerhalb des Kerngebietes des Qp-G. . . . .	165
***) Arten der Gariden (Shibljaks und Felsfluren) des Qp-G., im Osten des Areals mit starker Verbreitung in der Steppenvegetation des PW-G. und St-G. . . . .	171
b) Bizonale Arten der Gariden des Qp-G. und Steppenrasen des St-G. . . . .	178
c) Arten des St-G. . . . .	184
d) Arten des MG-G. . . . .	188
5a. Sippenentwicklung, Einwanderung und Ausbreitung der Elemente der submeridionalen Gürtelserie im Untersuchungsgebiet . . . . .	191

	Seite
B. Die azonalen Arealtypen . . . . .	193
1. Azonale boreomeridional-montan-((boreal)-subalpine Waldarten . . . . .	194
2. Azonale Arten der boreal-boreomeridionalen Auen- und Sumpfv vegetation . . . . .	196
a) Flachmoorarten . . . . .	196
b) Alluvialarten mit großer Verbreitung auch in den boreal-sub alpinen Hochstaudenfluren . . . . .	197
c) Alluvialarten mit besonders stark hemerophiler Ausbreitung . . . . .	199
d) Alluvialarten mit $\pm$ starker Verbreitung auch in regionalen Steppenwäldern und Wiesensteppen des PW-G. sowie in Trok- kenwäldern des Qp-G. . . . .	201
3. Azonale Arten der azidiphilen, boreal-boreomeridionalen Heide- vegetation . . . . .	204
4. Azonale Arten der boreomeridionalen Sandflur- und Felsvegetation . . . . .	204
5. Azonale, südeuropäisch-montan-mittleuropäische Rasenarten . . . . .	207
a) Arten mit submediterran-mediterraner bzw. mediterran-oreo- philer Verwandtschaft und Ausbreitung . . . . .	208
aa) Arten mit starker Häufung in den Alpen und Nachbarge- birgen (Pyrenäen, Apennin, nördlicher Balkan) . . . . .	208
bb) Arten mit größerer Verbreitung . . . . .	212
b) Arten mit subalpin-alpiner Verwandtschaft und Ausbreitung . . . . .	216
aa) Arten mit starker Häufung in den Alpen und Nachbar- gebirgen (Pyrenäen, Apennin, nördlicher Balkan) . . . . .	216
bb) Arten mit größerer Verbreitung . . . . .	220
c) Arten mit kontinentaler Verwandtschaft und Ausbreitung . . . . .	224
d) Arten mit mediterran-submediterran-atlantischer Verwandt- schaft und Ausbreitung . . . . .	228
6. Azonale, allgemein europäische bis westasiatische Rasenarten . . . . .	232
a) Xerothermere Arten mit relativ großer Verbreitung im Qp-G. und PW-G. . . . .	232
b) Mesophilere Arten mit Hauptverbreitung in der boreal-boreo- meridionalen Waldregion . . . . .	235
7. Azonale Arten mit ubiquistischer und $\pm$ kosmopolitischer Ver- breitung . . . . .	237
8. Azonale Arten mit besonders starker Ausbreitung in intensiv kul- tivierter Vegetation . . . . .	240
a) Boreomeridional-kontinentale Arten . . . . .	240
b) Submediterran-mediterrane bzw. mediterran-oreophile Arten . . . . .	243
c) Boreomeridional-boreal-montan-subalpine Arten . . . . .	247
8a. Sippenentwicklung, Einwanderung und Ausbreitung der azona- len Elemente im Untersuchungsgebiet . . . . .	255
C. Übersicht über die Arealtypen der Arten der Bromus erectus-Wiesen und Zusammenfassung . . . . .	258
1. Knappe Übersicht über die einzelnen Arten . . . . .	258
2. Zusammenfassung . . . . .	268
<i>Literaturverzeichnis</i> . . . . .	276
<i>Erklärungen zu den Abb. 10—32</i> . . . . .	282
<i>Verzeichnis der Abkürzungen:</i>	
Vegetationsgürtel . . . . .	82
Vergleichend-chorologische Analysen . . . . .	86
Übersicht über die Arealtypen . . . . .	258



## Einleitung

Im Jahre 1946 setzte ich mir zum Ziele, die *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras einer eingehenden, vegetationskundlichen Studie zu unterziehen. Im Laufe der Feldarbeit, welche sich über die Jahre 1946—1950 erstreckte, kam mir mehr und mehr zum Bewußtsein, daß die Unterscheidung von primärer, ursprünglicher Vegetation und sekundärer, menschlich beeinflusster Vegetation für die Erforschung und Gliederung wiesenartiger Halbkultur-Pflanzenassoziationen von ganz zentraler Bedeutung ist. Die grundlegende Tatsache, daß die betreffenden Wiesentypen, ja unsere Wiesen überhaupt zum größten Teil anthropogenen Ursprungs sind, war schon den Pflanzengeographen des letzten Jahrhunderts bekannt (vgl. z. B. S e n d t n e r , 1854, und E. H. L. K r a u s e , 1892). Etwa gleichzeitig wie Krause haben auch S t e b l e r und S c h r ö t e r (1892) in erster Linie in ihrer Einteilung unterschieden zwischen Naturwiesen (unberührte Wiesen, Urwiesen) und Kulturrasen (durch irgendeine Kulturmaßnahme beeinflusste Wiesen, Sekundärwiesen). Später haben auch B r o c k m a n n - J e r o s c h , ferner K e l h o f e r (1915) sehr scharf betont, daß sozusagen alle Wiesen anthropogener Entstehung sind. Dazu lieferten obendrein die eingehenden Sukzessionsstudien verschiedener Autoren (vgl. z. B. L ü d i , 1921) zahlreiche schlüssige Beweise, daß nur ein ganz verschwindend kleiner Teil der Wiesen wirklich ursprünglich ist.

Es ist deshalb höchst eigenartig, wie wenig diese Tatsache in Mitteleuropa bisher studiert und wie wenig konsequent sie in den pflanzengeographischen Arbeitsmethoden berücksichtigt worden ist. In seiner Arbeit über den Einfluß der Kultur auf die Flora urteilt L i n k o l a (1916) ganz richtig, wenn er den Grund dafür in den besonderen Schwierigkeiten erblickt, die sich in den alten Kulturländern wie im Mittelmeergebiet oder in Zentraleuropa der Lösung dieses Fragenkomplexes entgegenstellen. Schon ein flüchtiger Blick in die Literatur, welche die Frage nach der Ursprünglichkeit verschiedener Arten und Assoziationen berücksichtigt, zeigt uns nach L i n k o l a , daß vor allem das Verhältnis der Wiesen in dieser Hinsicht besonders umstritten und äußerst unklar gewesen ist. So ist es zwar widerspruchsvoll, aber nach dem oben

Gesagten nicht verwunderlich, wenn in einer großen Zahl der pflanzengeographischen und vegetationskundlichen Arbeiten sekundäre Halbkulturpflanzengesellschaften wie die Wiesen den primären wie z. B. den ursprünglichen Wäldern einfach gleichgesetzt werden. Meist betrifft dies nicht nur die Aufnahmemethodik, sondern auch die Auswertung der Pflanzenlisten und selbst die Bildung der pflanzengeographischen, bzw. soziologischen Einheiten. Deshalb erwies sich bei der Untersuchung der jurassischen *Bromus erectus*-Wiesen eine eingehende Berücksichtigung dieser Probleme als besonders dringlich.

Bei der Durchführung dieser Studie war ich mir von vornherein bewußt, daß unter den heutigen Verhältnissen eine klare, saubere Unterscheidung zwischen ursprünglicher und kulturbedingter Vegetation in vielen Fällen nicht nur sehr schwierig, sondern nahezu unmöglich ist. Andererseits ist aber eine solche Unterscheidung für das tiefere Verständnis der floristischen Zusammensetzung der Wiesen unerläßlich; denn wir dürfen, wie schon S c h a r f e t t e r (1938) ausdrücklich betont, nicht außer acht lassen, daß der Mensch bei der Bildung der Wiesen durch seine Eingriffe eine umwälzende Verlagerung der Assoziationselemente hervorgerufen hat und sogar den Anlaß zu neuer Formenbildung gab. Rassen ganz verschiedener geographischer Gebiete geraten durch Samenaustausch und Verschleppung untereinander und bastardieren. Arten, die primär ganz verschiedenen Vegetationstypen angehören, wachsen heute auf den sekundären Wiesen infolge der neuen Konkurrenzverhältnisse und der abgeschwächten oder ausgeglichenen Extreme gleichzeitig nebeneinander. Eine Ausnahme machen nur relativ wenige Spezies mit sehr einseitiger oder sehr enger ökologischer Amplitude. Eine bunte Mischung der Assoziationselemente ist gerade für die sekundären und damit für den Hauptteil der Wiesen besonders kennzeichnend und gegenüber den ursprünglichen Wäldern oder Mooren das charakteristisch Neue. Wollen wir den Charakter der floristischen Zusammensetzung von Wiesen logisch richtig einschätzen, so müssen wir, wie dies ebenfalls S c h a r f e t t e r (1938) sehr klar hervorhebt, und so weit es unter den jetzigen Verhältnissen noch möglich ist, die einzelnen Arten nach ihrer primären Verbreitung in ursprünglicher Vegetation prüfen. Diese darf aber nicht nur in einem eng begrenzten Gebiet ver-

folgt werden, was bis jetzt von einigen nordischen Autoren ausgeführt wurde (Cajander, 1909, Linkola, 1916, Wangerin, 1930/31, Englund, 1942, u. a.), sondern sie muß an Hand der pflanzengeographischen und soziologischen Arbeiten durch das ganze Areal hindurch untersucht werden. Meines Wissens bildet die vorliegende Untersuchung mindestens in Mitteleuropa für die Gruppe der Wiesenpflanzen den ersten derartigen Versuch.

Die vorigen Erwägungen sind auch für den Arbeitsgang und den Aufbau dieser Studie maßgebend. Darnach ist es zunächst nötig, in der vorliegenden Arbeit über: Die Arten der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras, ihre Herkunft und ihre Areale, mit besonderer Berücksichtigung der Verbreitung in ursprünglicher Vegetation die Grundbegriffe unter den oben erwähnten Gesichtspunkten kritisch zu beleuchten. Daraus ergibt sich im ersten Abschnitt die spezielle Untersuchungsweise. Nachher werden im zweiten Abschnitt die betreffenden Spezies auf ihre primäre Assoziationszugehörigkeit hin geprüft. Solche Arten, welche sich hinsichtlich ihrer geographischen und synökologischen Verbreitung gleich oder doch ähnlich verhalten, zeichnen sich durch den gleichen Arealtypus aus und bilden miteinander ein bestimmtes Florenelement. Aus dem Vergleich der verschiedenen Florenelemente ergeben sich nicht nur wichtige allgemeine Gesetzmäßigkeiten der sekundären Ausbreitung von Arten und der Bildung von Halbkulturpflanzengesellschaften, sondern wir erhalten auf diese Weise auch Einblick in die Beziehungen der untersuchten *Bromus erectus*-Wiesen zur ursprünglichen Vegetation. Diese Beziehungen bilden die Grundlage ihrer Einordnung in eine möglichst natürliche, vegetationskundliche Gliederung.

Eine weitere Arbeit über: Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras, ihre Abhängigkeit von den Standortbedingungen und wirtschaftlichen Einflüssen und ihre Beziehungen zur ursprünglichen Vegetation (vgl. Zoller, 1954, Beiträge zur geobot. Landesaufnahme d. Schweiz, Nr. 32) enthält die genaue Beschreibung der einzelnen Assoziationen. Diese werden neben zahlreichen andern Eigenschaften ganz besonders durch die arealtypische Zusammensetzung ihrer Arten-

kombination (Arealtypenspektrum im Sinne von Meusel, 1940 und 1943) charakterisiert. Dafür bildet die arealtypische Untersuchung jeder einzelnen Spezies in der vorliegenden Arbeit die notwendige Grundlage.

An dieser Stelle ist es mir eine angenehme Pflicht, dem Geobotanischen Forschungsinstitut Rübél in Zürich und seinem Direktor Dr. W. Lüdi für die großzügige materielle und wissenschaftliche Unterstützung, die ich jederzeit in Anspruch nehmen durfte, meinen herzlichen Dank auszusprechen. Herr Dr. W. Lüdi führte mich auf vielen Exkursionen in die Probleme der Vegetationsforschung ein und war immer bereit, mir in schwierigen Fragen mit seiner reichen Erfahrung beizustehen. Auch Herrn Dr. E. Rübél danke ich für seine wohlwollende Anteilnahme an meinen Studien. Die Herren Prof. M. Geiger-Huber und Prof. W. Vischer in Basel verfolgten meine Arbeit stets mit großem Interesse und gaben mir zahlreiche Anregungen, die ich hiemit ebenfalls bestens verdanke.

Zu herzlichem Dank bin ich auch Herrn Prof. C. v. Regel in Bagdad verpflichtet, der mich auf die große Bedeutung der russischen Literatur für meine arealtypischen Studien hinwies und mir beim Übersetzen schwieriger Texte immer seine Kenntnisse zur Verfügung stellte. Auch Herrn Prof. E. Schmid in Zürich danke ich für seine Auskünfte. In Einzelfragen unterstützten mich Dr. A. Binz in Basel, Dr. A. Becherer in Genf, Dr. A. Buschmann in Graz, Prof. W. Koch in Zürich, Dr. G. Kummer in Schaffhausen, Dr. I. Markgraf-Dannenberg in München, Dr. K. Rechinger in Wien. Auch ihnen allen sei hiemit herzlich gedankt.

In schönster Erinnerung wird mir die treue Freundschaft der Herren Dr. F. Widmer in Luzern und Dr. W. Merz in Zug bleiben, die mich auf zahlreichen Exkursionen in den Jura begleiteten. Dank ihrer Großzügigkeit war es mir möglich, per Auto an viele abgelegene Orte hin zu gelangen, was für das Studium der primären Verbreitung mancher Arten im Jura ausschlaggebend war. Zudem ermöglichte mir ihre Unterstützung einen Einblick in die Vegetation des Mittelmeergebietes, was sich bei der chorologischen Analyse der Flora der *Bromus erectus*-Wiesen als besonders wertvoll erwies.

## I. Abschnitt

# Allgemeine Orientierung über das Untersuchungsgebiet, Begriffsbildung und Problemstellung

## A. Die physisch-geographische Natur des Untersuchungsgebietes, seine ursprüngliche Waldvegetation, die Entstehung der primären und sekundären Wiesen und der anthropogene Charakter der letzteren

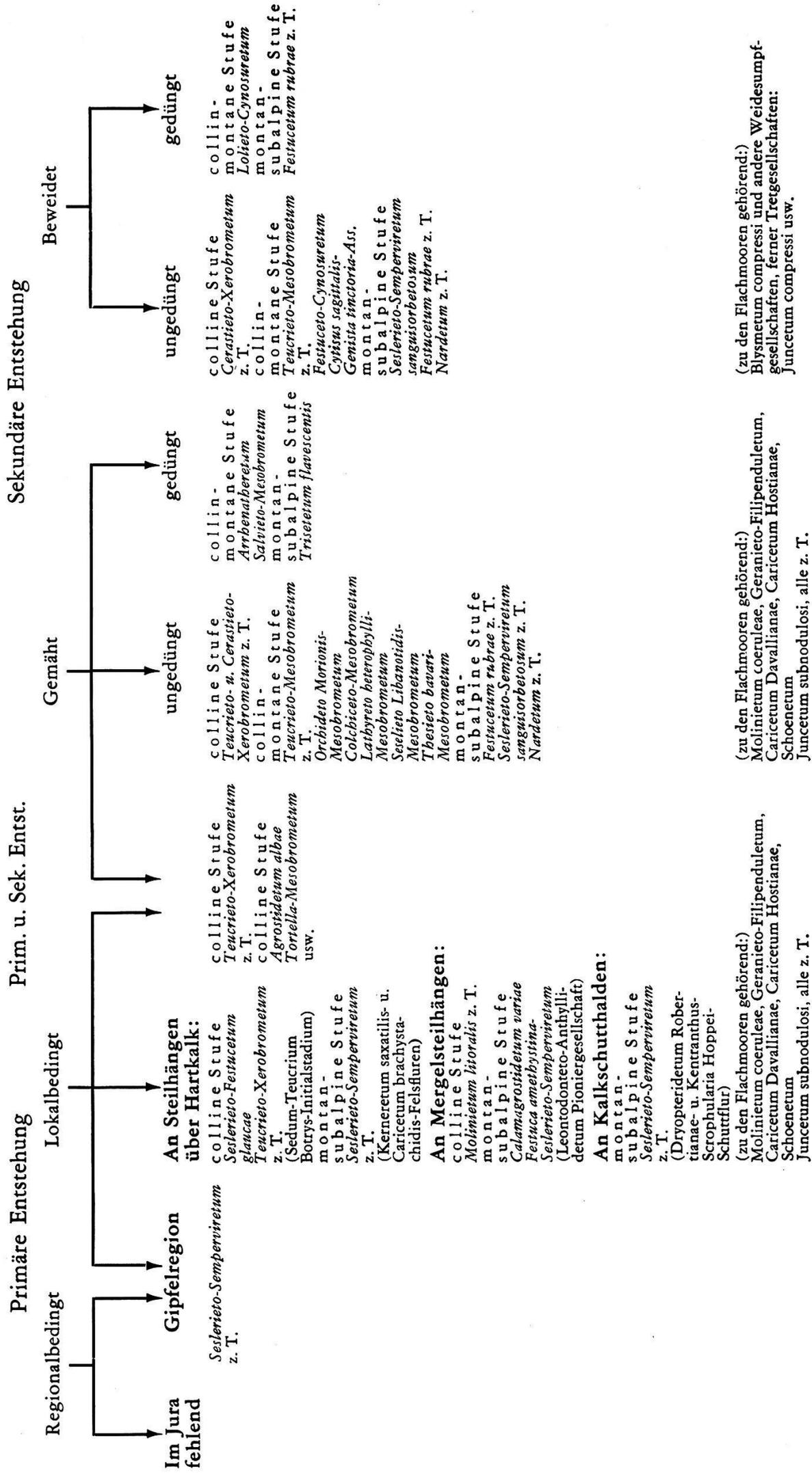
### 1. Begrenzung des Untersuchungsgebietes

Das Untersuchungsgebiet umfaßt den Schweizer Jura und überschreitet im Nordwesten nirgends die Landesgrenze. Im Südosten gegen das Mittelland stimmt seine Ausdehnung im wesentlichen mit der von Früh (Geographie der Schweiz) gegebenen Begrenzung überein (vgl. Zoller, 1954, Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen usw.). Innerhalb des eigentlichen schweizerischen Juras wurde einzig die Ajoie nicht mit einbezogen, dafür kam aus dem französischen Jura die Reculetkette hinzu, die mir für die Ermittlung der primären Assoziationszugehörigkeit verschiedener Arten von großer Bedeutung schien. Gegenüber dem Mittelland wurde das Gebiet ebenfalls (vgl. Zoller, 1954, Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen usw., Abb. 1) an einigen Stellen erweitert:

1. im Raume Moiry—Ferreyres—La Sarraz—Eclépens—Maladares—Pompaples—Croy—Romainmôtier. Nicht nur finden wir in jenem Gebiet eine besonders reiche Entwicklung der Xerobromion-Rasen, sondern auch geologisch gehört es zum Jura. Ein weit in das Mittelland hineinragender Kalksporn bildet hier die Wasserscheide zwischen Rhein und Rhone.

2. im Raume der nordzürcherischen Diluviallandschaft bis zu der folgenden Grenzlinie: Dielsdorf—Bülach—Andelfingen—Ossingen—Stammheim—Stein am Rhein. Dieses Gebiet gehört zwar ganz zum Bereich des Mittellandes, ist aber für die Kenntnis des nordschweizerischen Xerobromion besonders wichtig.

# Übersicht über die Wiesentypen des Juras nach ihrer Entstehung und mit Berücksichtigung der Flachmoor-, Schutt- und Felsflurgesellschaften



## 2. Geologie, Relief, Boden und Klima

Eine eingehende Darstellung sowohl in geologischer, geomorphologischer und pedologischer als auch in klimatologischer Hinsicht liegt nicht im Rahmen dieser Arbeit. Zudem wäre eine platzraubende Wiederholung längst bekannter Tatsachen unvermeidlich. Ich verweise deshalb an dieser Stelle auf die betreffenden ausführlichen Abschnitte in Heim, Geologie der Schweiz, und in Früh, Geographie der Schweiz, ferner auf die folgenden Arbeiten, welche alle mehr oder weniger eingehend den Landschaftscharakter einzelner Teile behandeln: Aubert (1901), Burckhardt (1925—33), Favre (1924), Graber (1924), Kelhofer (1915), Kummer, Flora des Kantons Schaffhausen, Moor (1940, 1942, 1945), Schwabe (1939), Spinner (1932), Vosseler (1928), Wirth (1914) u. a. Im übrigen enthält dieser Abschnitt nur einige knappe, allgemeine Angaben, welche zum Verständnis der *Bromus erectus*-Wiesen und ihrer Flora besonders wichtig sind.

Der Jura ist in seiner ganzen Ausdehnung ein sozusagen reines Kalkgebirge. Deshalb herrschen die Böden aus der Humuskarbonat- und Rendzinaserie vor, während die Braunerden auf die alluvialen und diluvialen Unterlagen der größeren Flußtäler und auf die Vorkommen tertiärer Ablagerungen, der Opalinustone und des Keupers beschränkt sind. Etwas Mannigfaltigkeit in die scheinbare Eintönigkeit der Karbonatgesteine bringt die Wechsellagerung von Hartkalken und Mergeln, denen auch der Wechsel von Humuskarbonatböden und Rendzinaböden entspricht.

Geomorphologisch lassen sich bekanntlich drei Hauptzonen des Juras unterscheiden: der Tafeljura, der Kettenjura und der Plateaujura. Dem Tafeljura entspricht eine Gestaltung in gestaffelte Tafelberge mit Hochflächen und mit oft engen und tiefeingeschnittenen, von steilen Berglehnen umsäumten Tälern. Dem Kettenjura entspricht eine ganz andere Gestaltung. Lange sich hinziehende, von Klusen durchbrochene Bergzüge wechseln mit Tälern oder weiten, tertiären Beckenlandschaften. Viel ruhiger ist dagegen das Relief in der dritten Landschaftseinheit des Untersuchungsgebietes, im Plateaujura. Zwischen den breiten, aber hoch gelegenen Talsohlen und den sanften Gewölberücken finden wir viel geringere Höhenunterschiede als im Kettenjura.

Der Schweizer Jura gehört zu der mitteleuropäischen Klimazone, in der sich westliche, ozeanische und östliche, kontinentale Einflüsse durchdringen. Das Allgemeinklima des Untersuchungsgebietes können wir deshalb als gemäßigtes, subozeanisches, mesophiles Laubwaldklima bezeichnen. Charakteristisch für diesen Klimatyp sind die mäßigen Temperaturextreme bei mäßig kalten Wintern und mäßig warmen Sommern, die Verteilung mäßiger Niederschläge über das ganze Jahr mit einem mehr oder weniger deutlichen Maximum in den Sommermonaten. Dieses Regionalklima wird durch die Orographie des Untersuchungsgebietes ziemlich stark modifiziert. Ich nenne hier nur die wichtigsten zwei Faktoren:

1. die zunehmende Meereshöhe (im Kettenjura bis 1700 m) und die damit verbundene Zunahme der Niederschläge und Abnahme der Temperatur und dementsprechend die weniger warmen Sommer und kälteren Winter mit längerer Schneebedeckung und Frostperioden in den höheren Berglagen.

2. die Ausbildung sehr ausgesprochener Leeseiten am Südostrand des Kettenjuras und an der tafelförmigen Südostabdachung des Schwarzwaldes in der Nordostschweiz und die damit in jenen Gebieten stärker zur Geltung kommenden, kontinentalen Klimazüge.

### 3. Die ursprüngliche Waldvegetation

Diesem Allgemeinklima und seinen Modifikationen mit zunehmender Höhenlage entspricht die im weiteren dargestellte Stufenfolge der Waldvegetation<sup>1</sup>. Bei der Abgrenzung der einzelnen Stufen handelt es sich immer um Durchschnittswerte, welche bei nördlicher Gesamtexposition bis zu 200 m tiefer liegen können als bei südlicher Gesamtexposition (vgl. Moor, 1947).

---

<sup>1</sup> Im weiteren folgt über die ursprüngliche Waldvegetation des Juras eine eingehendere Zusammenfassung. Als Grundlage benutzte ich die Publikationen von Moor (1938, 1940, 1942, 1945, 1952), ferner die folgenden Arbeiten: Bach (1946, 1950), Braun (1932), Etter (1943), Kuhn (1937), Schmid (1936), Stamm (1938), wozu noch viele eigene Beobachtungen hinzukommen. Diese Zusammenfassung wird ergänzt durch die Übersicht über die primäre baumlose Vegetation und die sekundären Wiesen im folgenden Kapitel (S. 18 ff. und Abb. 1). Beide zusammen bilden die notwendige Basis zum Verständnis der synoekologischen Verbreitung und ursprünglichen Assoziationszugehörigkeit der einzelnen Arten im Untersuchungsgebiet (vgl. II. Abschnitt, S. 85 ff.).

## Colline Stufe

Von 200—400 m Höhe herrscht als Klimaxvegetation auf mehr oder minder gereiften, flachen bis mäßig geneigten Böden das Querceto-Carpinetum in verschiedenen Varianten (Q.-C. caricetosum pilosae, aretosum, caricetosum brizoidis, festucetosum giganteae).

Von 400—700 m Meereshöhe reicht die breite Kontaktzone und Übergangsregion zwischen der Querceto-Carpinetum-Klimax und Fagetum-Klimax. Als regionale Schlußgesellschaft beobachten wir das Querceto-Carpinetum, allerdings in nur sehr wenig charakteristischer Ausbildung und mit zunehmender Höhenlage mit immer stärkeren Anklängen an das montane Fagetum.

Neben die Klimaxvegetation treten in der collinen Region als lokalbedingte Dauerstadien die folgenden Waldgesellschaften:

a) an südexponierten Kalkhängen, bei mäßig trockenem Lokalklima und auf mäßig entwickelten Humuskarbonatböden:

Querceto-Carpinetum asaretosum  
Querceto-Carpinetum calcareum  
Quercetum sessiliflorae convallarietosum  
Ulmeto-Tilietum  
Cariceto-Fagetum  
Bupleurum longifolium-Fagetum

b) an südexponierten Kalkhängen, bei extrem trockenem Lokalklima auf initialen bis schwach entwickelten Humuskarbonatböden:

Querceto-Lithospermetum (Querceto-Buxetum)  
Pineto-Cytisetum nigricantis  
Pinetum silvestris jurassicum  
in allen Expositionen:  
Seslerieto-Fagetum

c) an Nordhängen, in Schluchten bei feuchtem und schattigem Lokalklima auf skelettreichen und kolluvialen Humuskarbonatböden:

Fagetum silvaticae «typicum»  
Fagetum acero-ulmetosum  
Phyllidito-Aceretum

d) in Waldtälern, auf Bachschuttkegeln, in Gewölbekernen, an mergeligen Nordhängen bei feuchtem und schattigem Lokalklima auf wasserzügigen Rendzinaböden:

Cariceto remotae-Fraxinetum  
Acereto-Fraxinetum  
Corydalis cava-Acer pseudoplatanus-Assoziation  
Fagetum silvaticae allietosum

e) an Mergelsteilhängen bei verschiedenem Lokalklima, aber oft auf wechselfeuchter Unterlage und auf initial bis schwach entwickelten Rendzinaböden:

Pineto-Molinietum litoralis  
Taxeto-Fagetum

f) in Kuppenlagen, auf Plateaus bei normalem Lokalklima auf degradierten, sauren Böden:

Querceto-Carpinetum luzuletosum  
Querceto-Betuletum  
nur am trocken-warmen Jurasüdrand:  
Lathyrus niger-Quercus petraea-Assoziation

g) auf ständig vom Grundwasser beeinflussten Böden:

an fließenden Gewässern:  
Alnetum incanae (auf extremen Schotteralluvionen Pinus-silvestris-Bestände)  
auf moorig-torfigen Böden an stehenden Gewässern:  
Cariceto elongatae-Alnetum glutinosae.

Hinsichtlich der gürtelförmigen Großgliederung der Vegetation Europas bedeutet eine solche Verteilung der Waldassoziationen, daß die colline Stufe des Untersuchungsgebietes von 200—400 m dem Laubmischwald-Gürtel angehört und daß wir von 400—700 m eine weitgehende Durchdringung von Laubmischwald- und Buchen-Weißtannen-Gürtel finden.

### M o n t a n e S t u f e

In einer Höhenlage von 700—1000 m gelangt als Klimaxgesellschaft das Fagetum zur absoluten Herrschaft, und zwar als Fagetum silvaticae «typicum» und Fagetum silvaticae elymetosum (letzteres namentlich im östlichen Tafeljura und auf dem Randen).

Neben die Klimaxvegetation treten in der montanen Stufe als lokalbedingte Dauerstadien die folgenden Waldgesellschaften:

a) an südexponierten Kalkhängen bei mäßig trockenem Lokalklima und auf mäßig entwickelten Humuskarbonatböden:

Cariceto-Fagetum  
Quercetum sessiliflorae convallarietosum  
Bupleurum longifolium-Fagetum

b) an südexponierten Kalkhängen bei extrem trockenem Lokalklima und auf initialen bis schwach entwickelten Humuskarbonatböden:

Pinetum silvestris jurassicum  
in allen Expositionen:  
Seslerieto-Fagetum

c) an Nordhängen, in Schluchten bei feuchtem und schattigem Lokalklima auf skelettreichen, kolluvialen Humuskarbonatböden:

Tiliето-Fagetum  
Phyllidito-Aceretum

d) in Waldtälern, auf Bachschuttkegeln, in Gewölbekernen, an mergeligen Nordhängen bei feuchtem und schattigem Lokalklima und auf tiefgründigen, wasserzügigen Rendzinaböden:

Acereto-Fraxinetum  
Fagetum silvaticae allietosum

e) an Mergelsteilhängen bei verschiedenem Lokalklima, aber oft auf wechselfeuchter Unterlage und auf initial bis schwach entwickelten Rendzinaböden:

Pineto-Molinietum litoralis  
Taxeto-Fagetum

f) in Kuppenlagen bei normalem Lokalklima auf sauren Böden:  
Fagetum silvaticae luzuletosum

g) auf ständig vom Grundwasser beeinflussten Böden:  
an fließenden Gewässern:

Alnetum incanae

Die Waldgesellschaften an stehenden Gewässern sind in dieser Höhenlage äußerst dürftig entwickelt.

Hinsichtlich der Großgliederung der Vegetation fällt diese Stufe völlig in den Bereich des Buchen-Weißtannen-Gürtels.

### H o c h m o n t a n - s u b a l p i n e   S t u f e

Von 1000—1300 m herrscht als Klimaxvegetation ebenfalls das Fagetum, und zwar als Abieto-Fagetum, von 1200 m an aufwärts mehr und mehr abgelöst vom Rumiceto-Fagetum, das bis in etwa 1600 m Höhe ansteigt.

Neben die Klimaxvegetation treten in der hochmontan-subalpinen Stufe als lokalbedingte Dauerstadien die folgenden Waldgesellschaften:

a) an südexponierten Kalkhängen bei mäßig trockenem Lokalklima und auf mäßig entwickelten Humuskarbonatböden:

Abieto-Fagetum  
Rumiceto-Fagetum  
(beide in besonderen, wenig bekannten Varianten)

b) auf extremen, kolluvialen Humuskarbonatböden:  
Sorbeto-Aceretum

c) an Nord- und Westhängen bei feuchtem und schattigem Lokalklima auf kolluvialen, grobblockigen Humuskarbonatböden stabiler Schutthalden oder an treppenförmig abfallenden Felshängen:

Hylocomieto-Piceetum

d) an extremen Kalkhängen, auf Gräten, Felszacken, Karrenfeldern bei wechselndem aber immer extremem Lokalklima und auf initialen bis schwach entwickelten Humuskarbonatböden:

Pinetum Mugi jurassicum  
(Auf der Crêt de la Neige bei 1720 m die höchsten Waldbestände des Juras bildend)

e) auf Bachschuttkegeln, an mergeligen Nordhängen bei feuchtem und schattigem Lokalklima, auf tiefgründigen, wasserzügigen Rendzinaböden:

Rumiceto-Fagetum  
Arunco-Aceretum

f) an Mergelsteilhängen bei verschiedenem Lokalklima, aber oft auf

wechselfeuchter Unterlage und auf initial bis schwach entwickelten Rendzinaböden:

Mugeto-Molinietum litoralis  
Heracleum juranum-Piceetum

g) in Kuppenlagen auf stark versauerten Böden:

Hylocomieto-Piceetum

h) auf ständig vom Grundwasser beeinflussten Böden:

an verlandenden Mooren:  
Equisetum silvaticum-Piceetum  
auf Hochmooren:  
Vaccinio uliginosi-Pinetum

Hinsichtlich der gürtelförmigen Großgliederung der Vegetation Europas bedeutet eine solche Verteilung der Waldassoziationen, daß die hochmontan-subalpine Stufe des Untersuchungsgebietes von 1000 bis etwa 1300 m dem Buchen-Weißtannen-Gürtel angehört. Auch von 1300 m an aufwärts wird die Klimaxvegetation gebildet von Wäldern (Rumiceto-Fagetum), die bisher von allen Autoren gemeinhin zum Fagetum gerechnet worden sind und auch auf der Vegetationskarte von E. Schmid als Buchen-Weißtannen-Gürtel eingezeichnet sind. In Wirklichkeit handelt es sich um eine Überlagerung des Adenostylion, der subalpinen Hochstaudenvegetation über die Krautschicht der mesophilen Laubwald-Gürtel. Demnach finden wir von etwa 1300—1600 m im Bereich der Rumiceto-Fagetum-Klimax eine Kontaktzone des Buchen-Weißtannen-Gürtels mit den boreal-subalpinen Nadelwald-Gürteln.

#### 4. Die Entstehung der Wiesen <sup>2</sup>

Schon in der Einleitung wurde darauf hingewiesen, daß weit- aus der größte Teil der Wiesen durch anthropogene Einflüsse bedingt wird, und im vorigen Kapitel haben wir bestätigt, daß der Jura in seiner ganzen Ausdehnung von Natur aus ein geschlosse-

---

<sup>2</sup> Wir verzichten hier auf eine eingehende Diskussion des Wiesenbegriffs, zumal auch Marshall (1947) schon auf diese Probleme näher eingegangen ist. Unsere Definition stützt sich auf ein ausgedehntes Literaturstudium. Die Beiträge zu diesem Problem sind außerordentlich zahlreich. Wir nennen hier nur diejenigen, die für unsere Auffassung ausschlaggebend waren: Drude (1890), Stebler und Schröter (1892), Cajander (1900), Teräsvuori (1926/27), Rübél (1930), Regel (1935, 1936, 1941), Schennikow (1941). Im folgenden verstehen wir unter Wiesen Assoziationen, welche sich durch eine geschlossene Rasendecke von ausdauernden,  $\pm$  mesophytischen Krautpflanzen auszeichnen, und in der die Gräser über die beigemengten Stauden und Kryptogamen

nes Waldland darstellt. Wir müssen uns deshalb im folgenden mit den besonderen Faktoren beschäftigen, welche die Entstehung der Wiesen bedingen. Einen sehr klaren und einfachen Überblick über diese Faktoren entnehmen wir einer Arbeit von B. A. Tichomirov (1946) über die Entstehung der arktischen Wiesentypen Eurasiens. Wir unterscheiden darnach zwischen primärer, entweder regional- oder lokalbedingter Entstehung und sekundärer, entweder durch Mahd bedingter (anthropogener) oder durch Beweidung bedingter (zoogener) Entstehung. Abb. 1 enthält eine Übersicht über die Wiesentypen des Juras nach ihrer Entstehung, die nach den von Tichomirov entwickelten Grundsätzen zusammengestellt worden ist. Wir entnehmen daraus, daß regionalbedingte Wiesen dem Jura vollständig fehlen, da wir in der Gipfelregion des südlichen Kettenjuras keine regionale Waldgrenze feststellen können. Soweit es auf den Gipfeln zur Ausbildung von ursprünglichen Alpenrasen kommt, sind diese alle nur lokalbedingt.

Für die Lösung der schwierigen und immer noch strittigen Frage nach der Waldgrenze im Jura sind die Verhältnisse in der bis über 1700 m reichenden Reculetkette besonders geeignet. Zwar sind sowohl der Mont Reculet (1720 m) als auch der Mont Colomby de Gex (1691 m) mit ihren zum Teil ziemlich sanften Hängen und wenig extremen Böden völlig waldlos und machen ganz den Anschein, als breite sich auf ihnen eine ursprüngliche Vegetation von Alpenmatten aus, die heute allerdings durch intensive Beweidung beeinflußt wird. Zwischen diesen beiden Gipfeln erstreckt sich aber über mehrere Kilometer und zum großen Teil von sehr ursprünglichem Gepräge das wild zerrissene Karrenfeld der Crêt de la Neige (1723 m), der höchsten Erhebung des Juras. Es ist von ganz besonderer Bedeutung, daß diese extremen, kaum beeinflußten Karren und Gräte in ihrer vollen Ausdehnung bewaldet sind und gut

dominieren. Die Wiesen des Juras zeigen im primären Molinietum litoralis und Seslerieto-Festucetum glaucae durch das Auftreten einer locker stehenden Strauch- und Baumschicht Übergänge von Wiese zu Wald. Sie zeigen im Molinietum litoralis durch eindringende Hygrophyten Übergänge von Wiese zu Grasmoor. Im Xerobromion und Festucetum glaucae finden wir Übergänge von Wiese zu Felsflur, durch die starke Auflockerung des Rasens und durch das Eindringen von Xerophyten solche von Wiese zu Steppe. Im Seslerieto-Semperviretum beobachten wir neben Übergängen von Wiese zu Felsflur durch das starke Aufkommen von Stauden auch solche von Wiese zu Hochstaudenflur.

erhaltene, sich verjüngende Bestände von *Pinus montana* ssp. *uncinata* tragen. Somit reicht an unbeeinflussten Orten der Wald bis über 1700 m hinauf und das noch auf sehr ungünstigen Standorten bei exponiertem Lokalklima und auf extremen Kalkböden. Die meisten hohen Juragipfel verdanken ihre ausgedehnten Alpenrasen einer sekundären Herabdrückung der Waldgrenze durch Rodung und Beweidung auf den besseren Böden. Die wirklich ursprünglichen Rasen sind auch in der Gipfelregion auf ziemlich engbegrenzte Stellen beschränkt, an denen aus irgendwelchen Gründen lokal der Baumwuchs unterbunden bleibt.

Lücken im Waldkleid des Juras beobachten wir auch an den zahlreichen Steilhängen, Flühen und Klusen, wo die Flachgründigkeit des Bodens und der felsige Untergrund aus bankigen und koralligen Kalken das Vorkommen anspruchsvollerer Pflanzen wie Bäume und Sträucher verhindern. Fast immer handelt es sich nur um kleinste Flächen von wenigen Quadratmetern Ausdehnung, auf denen wir zwischen den Felsfluren und den Wäldern ursprüngliche Wiesen finden. In den tieferen Teilen des Juras sind es Rasen von *Festuca ovina* ssp. *glauca*, *Festuca ovina* ssp. *duriuscula* und *Sesleria coerulea*, welche einen niederwüchsigen, oft etwas steppenartigen Charakter tragen (Seslerieto-Festucetum glaucae). Während reine Bestände von *Festuca glauca* die trockensten und wärmsten Lagen bevorzugen und mit Vorliebe die schwer verwitternden, in der Richtung des Hanges geneigten Kalkplatten besiedeln, steigen Bestände mit dominierender *Sesleria* auch in größere Höhen hinauf, wo die entsprechenden Rasen mehr und mehr neben *Sesleria coerulea* auch von *Carex sempervirens* aufgebaut werden: Seslerieto-Semperviretum in verschiedenen Subassoziationen<sup>3</sup>. Im Bereiche des Festucetum glaucae und vielfach mit diesem durch Übergänge verbunden tritt auch das Teucrieto-Xerobrometum auf, sobald sich über dem felsigen Untergrund infolge der geringeren Neigung etwas mehr Feinerde anhäuft. Wieweit auch diese *Bromus erectus*-Rasen ursprünglich sind, läßt sich heute nur schwer entscheiden (vgl. Z o l l e r, 1954, Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen usw.).

---

<sup>3</sup> An sonnigen Hängen die *Helianthemum canum*-*Bupleurum ranunculoides*-Subass., oft mit dominierendem *Laserpitium Siler*, an schattigen Hängen die *Androsace lactea*-*Carex brachystachys*-Subass.

Jedenfalls können wir die vorhin erwähnten Rasentypen als Übergangsgesellschaften einer natürlichen Sukzession betrachten, welche in den wärmsten Lagen vom *Sedum-Teucrium Botrys-Initialstadium*, sonst von der Kalkfelsflur (*Kerneretum saxatilis*, an Schatthängen *Caricetum brachystachidis*) zu lichten Föhren- oder Eichenwäldern und später zum Buchenwald führt. Doch gehen die Vorgänge der Bodenreifung und damit die Vegetationsentwicklung an den betreffenden Standorten nur äußerst langsam vorwärts; insbesondere wird die Anreicherung einer Mineralerdeschicht durch die große Neigung und den extremen Untergrund sowie die starke Trockenheit sehr gehemmt, so daß an solchen Orten kleine «Urwiesenkomplexe» während langer Zeiträume erhalten bleiben.

Seltener, aber doch in sehr charakteristischer Weise finden wir primäre, lokalbedingte Wiesen auch an Rutschhängen und Abrissen über kalkhaltigen Mergeln und Tonen. Es handelt sich ebenfalls fast ausschließlich um unbedeutende Flächen, die allerdings im Weißensteingebiet und in der Reculetkette etwas größere Ausmaße erreichen können. In den tieferen Lagen werden die betreffenden Flecke überzogen von einem hochwüchsigen Rasen von *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*, in den höheren Lagen tritt neben *Molinia* in vermehrtem Maße *Calamagrostis varia*, stellenweise auch *Festuca amethystina* oder *Deschampsia caespitosa* und vor allem *Carex sempervirens*, welche letztere in der hochmontan-subalpinen Stufe des Juras in den urwüchsigen Rasen dieser Standorte vielfach dominiert. Sowohl das *Molinietum litoralis* als auch das *Festuca amethystina-Seslerieto-Semperviretum* und *Calamagrostidetum variae*, ersteres etwa in einer Höhenlage von 500—1200 m, letztere in mehr als 1200 m Meereshöhe, sind an den Mergelsteilhängen als ursprüngliche Übergangsgesellschaften einer primären Sukzessionsreihe zu betrachten. Diese geht von einem *Leontodon hispidus-Anthyllis vulneraria-Initialstadium* aus und führt in tieferen Lagen zum *Pineto-Molinietum litoralis* und *Taxeto-Fagetum*, in höheren Lagen zu Bergföhrenbeständen und Hochstaudenwäldern (vgl. hiezu H. Zoller, 1951).

Nicht zu den Wiesen in unserem Sinne gehörend, aber ihnen doch sehr ähnlich sind die bei der Verlandung der Seen und Teiche und überhaupt bei hohem Grundwasserstand entstehenden Flach-

moore. Von diesen ist nach W. K o c h (1926) auch das uns am meisten interessierende *Molinietum coeruleae* durchaus befähigt, sich primär auf sandig-lehmigen Böden am Rande von Seen und in rasch austrocknenden Flußaltläufen zu bilden. Auch S. R u o f f (1922) schildert natürliche Molinieten aus den Randgebieten baye-rischer Moore. Zweifellos bleiben aber die meisten Bestände dieser Art nur durch die Streuenutzung des Menschen erhalten; ohne die- sen regelmäßigen Eingriff würde schon in frühen Verlandungssta- dien ein *Frangula-Salix cinerea*-Busch oder das *Alnetum glutino- sae*, der Erlenbruchwald sich ansiedeln (vgl. K o c h , 1926).

Aus einer Arbeit von C. v. R e g e l (1935) über die Einteilung und Zusammensetzung der natürlichen und künstlichen Wiesen in Nordeuropa entnehmen wir, daß ganz im Gegensatz zu unserem Untersuchungsgebiet die primär lokalbedingten Wiesen zum größ- ten Teile auf den Alluvionen zu suchen sind. Solche primäre Über- schwemmungswiesen erwähnt z. B. C a j a n d e r (1903) vom Un- terlauf der Lena, P o h l e (1903), T a n f i l j e f (1925) und S a m - b u k (1929) aus dem Gebiete von Kanin, der Petschora und Ssula in Nordrußland, R e g e l (1941) von der Halbinsel Kola. Zwar machen nach T a n f i l j e f diese nordischen Auenwiesen, welche durch Überschwemmung und Eisgang verursacht werden und die sich vorwiegend in der Nähe der Waldgrenze, teils auch im Tun- dragebiet oder wenig südlich davon befinden, durch ihren üppigen Wuchs auf weite Strecken hin den Eindruck von Kulturland. Je- doch ist hier der Einfluß des Menschen nur äußerst gering einzu- schätzen, und infolge der großen Siedlungsabstände können lange nicht alle diese Alluvialwiesen ausgebeutet werden und zeichnen sich nach S a m b u k (1929) durch besondere floristische Struktur und Boden aus. In Mitteleuropa und damit auch im Schweizer Jura fehlen die Vorbedingungen zu ihrer Bildung weitgehend und auch die Kultureinflüsse sind viel intensiver. Primäre Alluvialwiesen sind hier auf ganz vereinzelte Lokalitäten beschränkt. So gibt z. B. S i e g r i s t (1928) einen Überblick über die primären Sukzessio- nen auf trockenen Flußkiesbänken an der unteren Aare. Die Vege- tationsentwicklung führt dort von einem *Tortella inclinata*-Moos- rasen zum Alluvialbrometum und weiter zum *Hippophaëtum* (Sand- dorngebüsch), das zuletzt in einen *Pinus*-Wald übergeht. Wie auch die vom gleichen Autor beschriebenen *Agrostis alba*-Rasen sandig-

kiesiger Flußufer kann ein solches Alluvialbrometum ohne Zutun des Menschen entstehen. Die Entwicklung des Bodens und die Besiedlung mit Vegetation verlaufen außerordentlich langsam und verharren an sandfreien Stellen jahrzehntelang im Zustand geringer floristischer Veränderung. Ähnliche primäre Alluvialwiesen und lichte «Heidewälder» kennen wir seit S e n d t n e r (1854) von den Flußauen im bayerischen Alpenvorland.

Es liegt in der Natur und Lage des Juras, daß die von R e g e l (1935) ebenfalls zum guten Teil als primär bezeichneten Salz- und Strandwiesen sowie die Sandfluren vollständig fehlen. Als weitere baumlose Vegetation treten dagegen im Untersuchungsgebiet noch hinzu die Assoziationen der Kalkschutthalden: in sonniger Exposition die *Kentranthus angustifolius-Scrophularia Hoppei*-Assoziation, in schattiger Exposition das *Dryopteridetum Robertianae*, ferner Hochstaudenfluren und *Sesleria*-Rasen.

Die primären Wiesen erreichen im Jura an Fels- und Rutschhängen, besonders in der Gipfelregion, die größten Ausmaße, treten aber gegenüber der weiten Ausdehnung der ursprünglichen Wälder und sekundären Wiesen ganz zurück. Die letzteren zerfallen je nach ihrer Nutzung in die gemähten (anthropogene Entstehung nach T i c h o m i r o w) und in die beweideten Typen (zoogene Entstehung nach T i c h o m i r o w), wobei wir auch zwischen fetten und mageren Mähwiesen und zwischen fetten und mageren Weiden unterscheiden. Auch die Unterscheidung zwischen den sich selber berasenden Naturwiesen und den angesäten Kulturwiesen ist sehr wichtig, obwohl die letzteren nicht mehr Gegenstand unserer Untersuchungen sind. Das Schema in Abb. 1 enthält freilich nur eine grobe, stark vereinfachte Übersicht über die sekundären Wiesentypen, deren Entstehung und standörtliche Bedingtheit in Wirklichkeit äußerst komplex und vielgestaltig ist. Um unsere Darstellung nicht zu überlasten, wurden auch die zahlreichen Übergänge zwischen Mähwiesen und Weiden, zwischen ungedüngten und gedüngten Wiesentypen weggelassen, und auch auf eine genauere Gliederung der Xero- und Mesobromion-Wiesen wurde aus den gleichen Gründen in Abb. 1 verzichtet. Da aber eine orientierende Kenntnis der in der Arbeit über die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen (Z o l l e r, 1953) beschriebenen Assoziationen für das Verständnis der Verbreitungsanalysen der einzelnen Spezies im zwei-

ten Abschnitt dieser Studie nötig ist, geben wir hier eine kurze Übersicht (charakteristische Artenkombination, Standortsfaktoren).

*Übersicht über die Bromus erectus-Wiesen des Schweizer Juras*  
(Bromion-Verband Br.-Bl.)

Jurassisch - (bzw. subjurassisch) helvetische  
Fazies

Vom Waadtländer bis in den Aargauer Jura

**Xerobromion**

*Teucrieto-Xerobrometum, Dianthus silvester-Fumana vulgaris-Subass.*

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Bromus erectus, Dianthus Caryophyllus* ssp. *silvester, Potentilla verna, Geranium sanguineum, Teucrium Chamaedrys, Teucrium montanum, Stachys recta, Globularia elongata.*

± Gesellschaftstreue<sup>4</sup>: *Poa badensis* var. *humilis, Koeleria vallesiana, Alium sphaerocephalum, Fumana vulgaris, Trinia glauca, Riccia Bischoffii, Grimaldia fragrans, Pleurochaete squarrosa.*

Standort: Initiale Humuskarbonatböden der trockenwarmen Gebiete bei maximaler Insolation.

*Cerastieto-Xerobrometum, Trifolium dubium-Trifolium striatum-Subass.*

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Koeleria gracilis, Festuca ovina* (meist ssp. *vulgaris* var. *firmitula*), *Bromus erectus, Carex verna, Cerastium brachypetalum, Arenaria serpyllifolia* (oft ssp. *leptoclados*), *Potentilla verna, Trifolium arvense, Trifolium dubium, Salvia pratensis, Veronica spicata.*

± Gesellschaftstreue: *Cerastium brachypetalum, Cerastium pumilum* ssp. *obscurum, Cerastium semidecandrum, Trifolium striatum, Myosotis collina, Prunella laciniata.*

Standort: Schwach entwickelte, rendzinoide Humuskarbonatböden der trockenwarmen Gebiete.

Für das gesamte Xerobromion der jurassisch-helvetischen Fazies können die folgenden Spezies als ± Gesellschaftstreue gelten:

*Andropogon Ischaemum, Phleum phleoides, Koeleria gracilis, Tunica saxifraga, Minuartia fasciculata, Sedum rupestre* ssp. *reflexum, Medicago minima, Trifolium arvense, Lotus corniculatus* var. *hirsutus, Helianthemum nummularium* ssp. *nummularium, Veronica spicata, Euphrasia lutea, Aster Linosyris.*

**Mesobromion**

*Teucrieto-Mesobrometum*

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Bromus erectus, Festuca ovina* (meist ssp. *vulgaris* var. *firmitula*), *Ranunculus bulbosus, Sanguisorba minor, Potentilla verna, Trifolium pratense, Anthyllis vulneraria, Hippocrepis comosa, Helianthemum*

*nummularium* ssp. *ovatum*, *Thymus Serpyllum*, *Teucrium* (stellenweise *Chamaedrys*, stellenweise *montanum*), *Asperula cynanchica*, *Hieracium Pilosella*.

± Gesellschaftstreue: *Ophrys apifera*, *Ophrys fuciflora*, *Anacamptis pyramidalis*.

Standort: Schwach bis mäßig entwickelte, rendzinoide Humuskarbonatböden der sonnigen Hänge im Ketten- und Tafeljura.

#### *Orchideto Morionis-Mesobrometum*

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Bromus erectus*, *Festuca ovina* ssp. *vulgaris* var. *firmula*, *Carex montana*, *Orchis Morio*, *Ranunculus bulbosus*, *Sanguisorba minor*, *Trifolium pratense*, *Anthyllis vulneraria*, *Lotus corniculatus*, *Hippocrepis comosa*, *Onobrychis sativa*, *Linum catharticum*, *Polygala vulgaris* ssp. *comosa*, *Pimpinella saxifraga*, *Primula veris*, *Prunella grandiflora*, *Salvia pratensis*, *Thymus Serpyllum*, *Plantago media*, *Plantago lanceolata*.

± Gesellschaftstreue: *Orchis Morio*.

Standort: Mäßig entwickelte, rendzinoide Humuskarbonatböden der Hochflächen des Tafeljuras.

#### *Colchiceto-Mesobrometum*

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Bromus erectus*, *Anthoxanthum odoratum*, *Carex montana*, *Colchicum autumnale*, *Orchis mascula*, *Sanguisorba minor*, *Trifolium pratense*, *Anthyllis vulneraria*, *Lotus corniculatus*, *Primula veris*, *Thymus Serpyllum*, *Plantago lanceolata*, *Plantago media*, *Chrysanthemum Leucanthemum*.

± Gesellschaftstreue: *Orchis mascula*, *Aquilegia vulgaris*, *Crepis praemorsa*.

Standort: Meist ziemlich tiefgründige Braunerdeböden in schattiger Exposition im Ketten- und Tafeljura.

#### *Tetragonolobus-Molinetum litoralis*

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*, *Bromus erectus*, *Festuca ovina* ssp. *vulgaris* var. *firmula*, *Carex diversicolor*, *Tetragonolobus siliquosus*, *Prunella grandiflora*, *Cirsium tuberosum*.

± Gesellschaftstreue: *Ophrys sphecodes*, *Tetragonolobus siliquosus*, *Blackstonia perfoliata*, *Centaureum pulchellum*, *Cirsium tuberosum*.

Standort: Unentwickelte, wechselfeuchte Rendzinaböden.

### Schwäbisch-nordschweizerische Fazies Nordzürich, unterer Thurgau, Schaffhausen (Hegau)

#### Xerobromion

*Teucrieto-Xerobrometum*, wenige Aufnahmen

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Bromus erectus*, *Koeleria gracilis*, *Festuca ovina* ssp. *duriuscula*, *Carex humilis*, *Polygonatum officinale*, *Silene nutans*, *Potentilla*

<sup>4</sup> Der Begriff der Gesellschaftstreue wird hier lokal aufgefaßt, so daß die betreffenden Angaben nur im Untersuchungsgebiet Geltung haben.

*verna*, *Hippocrepis comosa*, *Geranium sanguineum*, *Peucedanum Cervaria*, *Teucrium Chamaedrys*, *Stachys recta*, *Asperula cynanchica* (meist var. *arenicola*).

Standort: Initiale Böden auf Nagelfluh, Hartkalk und vulkanischen Gesteinen bei maximaler Insolation.

*Cerastieto-Xerobrometum*, *Erophila-Arabidopsis-Subass.*

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Bromus erectus*, *Silene nutans*, *Cerastium brachypetalum*, *Arenaria serpyllifolia* (teilweise ssp. *leptoclados*), *Erophila verna*, *Arabidopsis Thaliana*, *Potentilla verna*, *Euphorbia Cyparissias*.

± Gesellschaftstreue: *Cerastium brachypetalum*, *Cerastium semidecandrum*, *Cerastium pumilum* ssp. *obscurum* und ssp. *pallens*, *Myosotis collina*.

Für das gesamte *Xerobromion* der schwäbisch-nordschweizerischen Fazies können zusätzlich des angrenzenden Hegaus die folgenden Spezies als ± Gesellschaftstreue gelten:

*Andropogon Ischaemum*, *Phleum phleoides*, *Koeleria gracilis*, *Silene Otites*, *Sedum rupestre* ssp. *reflexum*, *Potentilla arenaria*, *Medicago minima*, *Trifolium arvense*, *Oxytropis pilosa*, *Helianthemum nummularium* ssp. *nummularium*, *Veronica spicata*, *Euphrasia lutea*, *Aster Linosyris*.

**Mesobromion**

*Seseliecto Libanotidis-Mesobrometum*

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Bromus erectus*, *Sanguisorba minor*, *Lotus corniculatus*, *Hippocrepis comosa*, *Euphorbia Cyparissias*, *Seseli Libanotis*, *Origanum vulgare*, *Thymus Serpyllum*, *Asperula cynanchica*, *Buphthalmum salicifolium*.

Standort: Unentwickelte, kolluviale Humuskarbonatböden der steilen, sonnenigen Berghänge im Randengebiet.

*Lathyreto heterophylli-Mesobrometum*

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Bromus erectus*, *Briza media*, *Ranunculus bulbosus*, *Potentilla heptaphylla*, *Sanguisorba minor*, *Medicago falcata*, *Medicago lupulina*, *Trifolium pratense*, *Anthyllis vulneraria*, *Lotus corniculatus*, *Lathyrus heterophyllus*, *Pimpinella saxifraga*, *Thymus Serpyllum*, *Plantago media*, *Hieracium Pilosella*.

± Gesellschaftstreue: *Potentilla heptaphylla*, *Medicago falcata*, *Vicia cracca* ssp. *tenuifolia*, *Lathyrus heterophyllus*, *Orobanche lutea*, *Crepis alpestris*, *Hieracium cymosum* ssp. *cymosum*.

Standort: Schwach entwickelte, flachgründige, rendzinoide Humuskarbonatböden auf den Hochflächen des Randens.

*Thesiecto bavari-Mesobrometum*

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Bromus erectus*, *Briza media*, *Festuca ovina* ssp. *vulgaris* var. *firmula*, *Brachypodium pinnatum*, *Anacamptis pyramidalis*, *Gymnadenia conopsea*, *Thesium bavarum*, *Sanguisorba minor*, *Ononis repens*, *Anthyllis vulneraria*, *Lotus corniculatus*, *Hippocrepis comosa*, *Onobrychis* cf. *arenaria*, *Euphorbia Cyparissias*, *Pimpinella saxifraga*, *Thymus Serpyllum*, *Asperula cynanchica*, *Buphthalmum salicifolium*, *Leontodon hispidus*.

± Gesellschaftstreue: *Onobrychis* cf. *arenaria*.

Standort: Unentwickelte Rendzinaböden an sonnigen Waldrändern auf den Hochflächen des Randens.

In beiden Fazies:

*Salvieto-Mesobrometum*

Charakteristische Artenkombination:

Konstante: *Poa pratensis*, *Bromus erectus*, *Ranunculus bulbosus*, *Thlaspi perfoliatum*, *Sanguisorba minor*, *Medicago sativa*, *Lotus corniculatus*, *Onobrychis sativa*, *Daucus Carota*, *Salvia pratensis*, *Plantago lanceolata*, *Galium Mollugo*, *Knautia arvensis*, *Chrysanthemum Leucanthemum*.

Standort: Mäßig entwickelte, schwach bis mäßig gedüngte, rendzinoide Humuskarbonatböden sonniger Hänge.

In unserer Darstellung Abb. 1 ist auch der Zeitpunkt der Entstehung, d. h. der Rodung und die historische Entwicklung völlig ausgeschaltet. Aus der Geschichte der Landwirtschaft geht hervor, daß die sekundären Wiesen sehr junge Bildungen sind. Zwar ist nach W i m m e r (1905) nicht genau bestimmbar, wann die regelmäßige Mahd in Zentraleuropa eingesetzt hat. Jedoch ergeben die vergleichenden Literaturstudien von J o h. K r a u s e (1940), daß diese höchstens etwa 1000 Jahre alt ist, in zahlreichen Gebieten auch viel jünger, namentlich in den Alpen (B r o c k m a n n, 1918). Aus der eben zitierten Arbeit geht hervor, daß die Zusammensetzung der Wiesen bis vor ungefähr einem Jahrhundert stark von der heutigen abgewichen ist, weil die Düngung viel extensiver war, und die Viehwirtschaft wesentlich anders auf die Vegetation eingewirkt hat. Die früheren Wiesen waren nach B r o c k m a n n hauptsächlich Magerwiesen, und der durch das Vieh gewonnene Dünger wurde meist für den Ackerbau benötigt. Zur Zeit der Dreifelderwirtschaft, also bis ins 19. Jahrhundert hinein, beanspruchte der Ackerbau infolge der extensiven Nutzung mit Brache und Selbstversorgung ein viel größeres Areal als heute, und die Wiesen hatten gegenüber jetzt zweifellos eine viel geringere Ausdehnung. Im nördlichen Jura läßt sich in vielen Gemeinden sogar recht gut nachweisen, daß sich vor 100 oder 120 Jahren das ungepflügte Land zur Hauptsache auf die oft unwirtliche «Gemeindeallmend» beschränkte. Diese wurde meist als magere Weide genutzt, worauf zahlreiche Flurnamen hindeuten (vgl. H. Z o l l e r, 1946). Mit der Verbesserung der Dreifelderwirtschaft und dem Rückgang des Ackerbaus wechselte das Landschaftsbild. An Stelle der extensiv bewirtschafteten Äcker traten neben Aufforstungen

zahlreiche Wiesen, die dann vielfach, zuerst besonders in der Nähe der Dörfer und Höfe, gedüngt wurden. Erst in diese Zeit fällt die Entstehung der ausgedehnten Fettwiesen (vgl. Brockmann, 1918, Beger, 1922). Mehr und mehr verschwanden die früher viel ausgedehnteren *Bromus erectus*-Magerwiesen, ein Prozeß, der heute noch immer fortschreitet und z. B. auf den abgelegenen Plateaus des Tafeljuras sehr gut zu verfolgen ist. Mit den vergrößerten Heu- und Grünfüttererträgen wurden die einstigen mageren Weiden ebenfalls zum Teil überflüssig und, da sie zumeist das wenig ertragreiche Land einnahmen, in magere Mähwiesen umgewandelt (vgl. z. B. S. 28 unten)<sup>5</sup>.

Die Entstehung der mageren *Bromus erectus*-Wiesen ist deshalb aus geschichtlichen Gründen sehr ungleich. Abgesehen von den natürlichen Standortsbedingungen beruht sie nur in den seltensten Fällen auf einem stabilen, während Jahrhunderten gleich gebliebenen Einfluß des Menschen. Besonders klar wird uns das Gesagte, wenn wir die Geschichte der Grundstücke von Beständen einer bestimmten Assoziation soweit als möglich zurückverfolgen und miteinander vergleichen, wozu sich das Material über das Teucrieto-Mesobrometum ausgezeichnet eignet. Aufnahme (14) dieser Assoziation (vgl. Zoller, 1954, Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen usw., Vegetationstabelle 3) an der «Schafhalde» bei Osterfingen (Kt. Schaffhausen) befindet sich auf einer wahrscheinlich sehr alten Rodung, welche schon auf der Karte von Peyer nicht als Wald verzeichnet ist und deshalb mindestens bis ins 17. Jahrhundert zurückreicht. Sie gehört zur «Gemeindeallmend» und wurde bis ins letzte Jahrhundert von Schafen und Ziegen beweidet, wie schon der Name verrät. In den letzten Jahrzehnten seit dem Rückgang der Kleinviehhaltung wird der Bestand als magere Mähwiese bewirtschaftet. Auch im Birstal finden wir ganz entsprechende Verhältnisse, nur daß dort die Weiden noch auf größeren Strecken vorhanden sind. Die Aufnahmen (5 und 6) des Teucrieto-Mesobrometum an der Egg ob Erlinsbach im Kt. Aargau liegen auf einem Grundstück, das bis vor etwas mehr als 100 Jahren immer noch Wald getragen hatte. Damals, als noch keine

<sup>5</sup> Dies gilt allerdings nur für die unteren Lagen des Juras, in den höheren Teilen liegen die Verhältnisse anders. Man kann dort oftmals gerade die umgekehrte Beobachtung machen, daß früher gemähte Magerwiesen heute beweidet werden (vgl. z. B. Aubert 1937).

Industrie die überschüssigen Arbeitskräfte absorbierte, sahen sich nach B a n g e r t e r (1943), die Bauern genötigt, möglichst viel Land urbar zu machen, und so entstanden dort die hoch in den Bergwald hineinragenden, keilförmigen Einschnitte in der «Krummulde», im «Mitholz» und in der «Gehren». Später fand man in den Fabriken genügend Beschäftigung und die mühsam zu bewirtschaftenden Grundstücke wurden nur sehr unregelmäßig gemäht, und es entstanden die betreffenden, schönen Bestände des Teucrieto-Mesobrometum. Die ausgedehnten Bestände dieser Assoziation zwischen St-Cergue, Arzier und Genolier haben wiederum eine ganz andere Entwicklung hinter sich, da sie mit größter Wahrscheinlichkeit Ackerland waren, worauf Namen wie «Grands Champs» oder «Champ de la croix» eindeutig hinweisen.

Trotz der völlig verschiedenen Entstehungszeit, trotz der ganz anderen Entwicklung ist die floristische Zusammensetzung dieser Bestände auffällig groß, und so stellen wir zunächst fest, daß floristisch nahverwandte oder sozusagen übereinstimmende Rasen, welche zu ein und derselben Assoziation gehören, ganz verschiedener Entstehung sein können. Jedenfalls zeigen diese Verhältnisse, daß sich das Gleichgewicht im Konkurrenzkampf, die Stabilität der floristischen Zusammensetzung und die Ausgeglichenheit des Aufbaus in relativ kurzer Zeit einstellen, und daß Entstehungs- und Bewirtschaftungsgeschichte für die jetzige Zusammensetzung von relativ geringer Bedeutung sind.

Dagegen wäre es verfehlt, nach der floristisch-statistischen Methode gewisse primäre Wiesen mit vorwiegend sekundär entstandenen Beständen zu Assoziationen zu vereinigen. Schon C a j a n d e r (1909) und später A l e c h i n (1927) haben scharf betont, daß die Flora der sekundären Wiesen keine selbständige ist, und ebenso hat letzterer überzeugend dargelegt, daß die Struktur der sekundären Wiesen von den Strukturen primärer Assoziationen wesentlich abweicht. Eine Methode, welche diese allgemeingültigen Tatsachen nicht berücksichtigt, läßt wichtige Probleme der Arealbildung offen und führt zu einer unrichtigen Einschätzung des primären und sekundären Vorkommens der einzelnen Arten. Ein charakteristisches Beispiel soll dies erläutern.

Im Prodomus der Pflanzengesellschaften, Fasz. 5, Verband des Bromion erecti (1938) lesen wir, daß die Sesleria coerulea-Rasen

der collin-montanen Stufe im nördlichen Jura keine eigenen Charakterarten aufweisen und deshalb gegenüber den dortigen Mesobrometen trotz ihrer Ursprünglichkeit kaum differenziert werden können. Braun-Blanquet und Moor beziehen sich dabei auf eine Arbeit von K. Kuhn (1937), nach welcher die floristische Verwandtschaft solcher *Sesleria coerulea*-Rasen mit den *Bromus erectus*-Wiesen besonders auch dadurch zum Ausdruck kommt, daß *Sesleria coerulea* in der Schwäbischen Alb und anderwärts massenhaft in den Mesobrometen vorkommt und oftmals dominiert. Prüfen wir die Resultate Kuhns unter dem Gesichtswinkel der primären und sekundären Entstehung, so sind wir erstaunt, wie die wichtigsten Gesetzmäßigkeiten der Bildung der Wiesenflora verkannt bleiben. Kuhn bezeichnet mit seiner pflanzensoziologischen Betrachtungsweise in starkem Gegensatz zu Gradmann (1936) ursprüngliche Rasenkomplexe als Gemenge des Brometum und des Querceto-Lithospermetum. Arten wie *Buphthalmum salicifolium* oder *Crepis alpestris* sind nach Kuhn an ihren ursprünglichen Standorten nur Zufällige und auf den sekundären Mesobrometen Charakter- oder Differentialarten. Eine solche Bewertung der Vegetation und Verbreitung von Arten wird trotz der genauesten Statistik der Wirklichkeit nicht allseitig gerecht. So bildet die Kenntnis der heutigen, floristischen Zusammensetzung der Vegetation keine genügende Grundlage für die Beschreibung und Abgrenzung der verschiedenen Assoziationen. Im eben erwähnten Falle sind die historische Entwicklung von Vegetation und Flora und die kulturbedingte, veränderte Dynamik in der sekundären Vegetation für eine naturgemäße Beurteilung viel wichtiger. Niemals kann es sich bei ursprünglichen Rasenkomplexen um ein Gemenge von Brometum und Querceto-Lithospermetum handeln; denn die fast ausschließlich sekundären Brometen sind viel jünger als die alten, ursprünglichen *Sesleria coerulea*-Rasen. In den letzteren befinden sich auch die primären Siedlungsmöglichkeiten zahlreicher Wiesenpflanzen und von Spezies wie die vorhin genannten *Buphthalmum salicifolium* und *Crepis alpestris*. Es besteht kaum ein Zweifel, daß sich diese Arten während einer säkulären Vegetationsentwicklung in jenen primären Seslerieten angesiedelt und bis in die jetzige Zeit behauptet haben, und zwar an typischen Reliktstellen, welche in den postborealen Perioden der Nacheiszeit von

der übermächtigen Konkurrenz mesophiler Laubwälder verschont geblieben sind. Von solchen Punkten aus, die ähnlich, wie dies E. S c h m i d (1933, 1936) von den Erosionshängen der Albiskette beschrieben hat, seit dem ersten Postglazial fortwährend offen und baumlos geblieben sind, haben sich die betreffenden Arten erst sehr spät auf den sekundären Brometen ausgebreitet. Sie sind im Randegebiet, dessen Trockenwiesen ich genauer studiert habe und das der Rauhen Alb benachbart ist, an viele ihrer heutigen, sekundären Standorte erst vor 100—150 Jahren gelangt, als nach der Aufgabe des ausgedehnten Getreidebaus im Anfang des 19. Jahrhunderts die zahlreichen Mesobrometen entstanden sind.

Bei den primären Wiesen handelt es sich vorwiegend um eine alte Reliktvegetation, in der die verschiedensten Florenüberschiebungen abgelesen werden können, bei den sekundären dagegen um eine sehr jung entstandene Mischung der verschiedensten Elemente, welche allerdings manchmal einen den primären Rasen ähnlichen, «pseudoreliktischen» Charakter trägt.

### **5. Der anthropogene Charakter der sekundären Wiesen**

Die Erörterungen über die Entstehung der Wiesen legen uns vor allem zwei Fragen nahe: Inwiefern weichen die durch Rodung entstandenen, sekundären Halbkulturpflanzengesellschaften von den ursprünglichen Zuständen ab, und welche Beziehungen bestehen zwischen ihnen und der ursprünglichen Vegetation. Die Beantwortung ist für unsere Problemstellung und Arbeitsweise von größter Bedeutung. Im weiteren wollen wir durchaus nicht bestreiten, daß auf den Wiesen manche natürliche Faktoren in ausschlaggebender Weise wirksam sind, wie dies J o h. K r a u s e in seinen Beiträgen zum Problem wiesenartiger Halbkulturpflanzenvereine (1936 und 1940) sehr ausführlich hervorhebt. Daß aber neben die «ursprünglichen» Züge mindestens ebenso viele und ebenso wichtige, grundsätzlich andere hinzutreten, vermögen die Abhandlungen von K r a u s e nicht überzeugend zu widerlegen.

In vielen Fällen ist es ja gar nicht möglich, die sekundären Wiesen überhaupt mit nächstverwandten primären Assoziationen zu vergleichen, da in der unberührten Natur gar keine ähnlichen Gruppierungen von Gewächsen vorkommen. Nirgends finden wir

ursprünglich unsere Tal- und Bergfettwiesen (*Arrhenatheretum*, *Trisetetum*) wieder und dasselbe gilt zum größten Teile auch für die *Bromus erectus*-Wiesen. Diese Typen bilden aber zusammengenommen weitaus den überwiegenden Teil des Wieslandes im Schweizer Jura <sup>6</sup>.

Auch wenn fast sämtliche an den Halbkulturwiesen beteiligten Arten, so wie das *K r a u s e* behauptet, in Mitteleuropa und damit im Untersuchungsgebiet ursprünglich vorkommen, ist ihre bestandesbildende Kraft auf den sekundären Wiesen doch eine ganz andere als in der unbeeinflussten Natur. Nicht nur treten ganz andere Artenpaare und Gruppen von Arten miteinander in Wettbewerb, welche primär gar nicht oder höchst selten nebeneinanderwachsen, sondern auch die ungeheure Frequenzvermehrung gerade der gemeinsten Spezies der Sekundärwiesen erzeugt ganz neuartige Bedingungen im gegenseitigen Konkurrenzkampf in dieser vom Menschen mitgeschaffenen Vegetation. Vergleichen wir die Art des Vorkommens einiger der gewöhnlichsten Wiesenpflanzen am primären und sekundären Standort, so können wir uns sofort ein richtiges Bild von der riesigen Tragweite der menschlichen Rodungen auf die Verteilung der Arten machen. Im ganzen Jura ist z. B. *Avena pubescens* auf etwas trockenen Fettwiesen ein häufiges Gras, welches in Übergängen zum Mesobrometum sogar öfters dominiert und mit seinen Horsten sich zu einer ziemlich geschlossenen Grasnarbe vereinigt. Vollständig anders ist das Gedeihen von *Avena pubescens* in den primären Seslerieto-Sempervireten z. B. an den felsigen, schwer zugänglichen Steilhängen der Dôle, wo dieses Gras nur spärlich in den artenreichen Rasen von *Sesleria coerulea* und *Carex sempervirens* eingestreut ist und in deren Struktur eine ganz nebensächliche Rolle spielt. Ganz Ähnliches können wir auch von *Arrhenatherum elatius* und *Trisetum flavescens* nachweisen, welche beide auf den Fettwiesen Mitteleuropas überall dominieren, während sie an ihren wenigen primären Standorten nur spärlich und immer vereinzelt oder höchstens in kleinen Gruppen

---

<sup>6</sup> Solche Vergleiche können wir im Untersuchungsgebiet höchstens beim Seslerieto-Semperviretum, Seslerieto-Festucetum glaucae, Molinietum litoralis und coeruleae und beim Xerobrometum anstellen. Meistens sind aber diese Rasen weniger intensiv beeinflusst als alle übrigen und gemessen an deren ausgedehnter Verbreitung von untergeordneter Bedeutung. Zudem lassen sich auch hier Unterschiede zwischen der primären und sekundären Struktur mehr oder weniger deutlich feststellen.

auftreten. Diese Erscheinung finden wir nicht nur bei den eben genannten Arten, deren ursprüngliche Standorte in Gebirgsrasen liegen, sondern auch bei Spezies, die primär der eurasiatischen Auen- und Alluvialvegetation angehören (vgl. z. B. *Vicia cracca* ssp. *vulgaris*, S. 200) oder auch bei solchen, die aus den boreal-montan-subalpinen Hochstaudenfluren stammen (vgl. z. B. *Chaerophyllum silvestre* ssp. *eu-silvestre*).

Diese Tatsache läßt sich in vielen Fällen teilweise wohl so erklären, daß die primären Wiesen und damit auch die ursprünglichen Standorte der Wiesenpflanzen in lichter oder baumfreier Vegetation an die extremen Stellen und unentwickelten, in frühen Sukzessionsstadien verharrenden Böden gebunden sind (vgl. Seite 84 ff.). Hier sind aber anspruchslosere Gewächse oder Standortspezialisten den Hauptgräsern der sekundären Wiesen im Konkurrenzkampf überlegen. Die letzteren finden andererseits auch in der Feldschicht der klimatisch bedingten Wälder aus Mangel an Licht keinen Platz. Wenn jedoch an Stelle der regionalen Wälder auf den tiefgründigen und hochentwickelten Böden Wiesen treten, und zugleich durch die Mahd die konkurrenzkräftigen Waldpflanzen aus dem Wettbewerb ausgeschaltet werden, dann hat der Mensch einer gewissen Auswahl von konkurrenzschwachen, aber anspruchsvolleren Spezies ein weites Neuland zur Eroberung überlassen.

Diese Gruppe von «Wiesenpflanzen», die in der Urnatur wegen ihrer relativ schwachen Konkurrenzkraft nur wenige Orte zu besiedeln vermochte, zeigte sich plötzlich überraschend ausbreitungsfähig. Sobald das Gleichgewicht künstlich zu ihren Gunsten verschoben wurde, und vom Momente der allgemeinen Rodungen an, erfuhren diese Arten eine unermeßliche Massenverbreitung.

Die einseitige Verschiebung der Konkurrenzverhältnisse zugunsten einer gewissen Gruppe von hemerophilen Arten bewirkt auch die schon in der Einleitung hervorgehobenen Verlagerungen der Assoziationselemente. Durch diese treten uns viele Wiesenbestände zunächst weniger als soziologisch faßbare Einheiten entgegen, sondern eher als ein höchst kompliziertes Gemisch von Vertretern aus den verschiedensten Vegetationstypen. Das unterscheidet die Magerwiesen von der Zusammensetzung nicht nur der meisten primären Wälder, sondern auch von den alpinen Rasen, von den ost-

europäischen Steppen, die in dieser Beziehung alle viel einheitlicher sind, und endlich auch von der Mehrzahl der Fettwiesen, auf denen die Düngung als wichtigster, neuer Faktor zahlreiche Arten von vornherein ausschaltet. Zwar hat schon E. Schmid (1936) klar gezeigt, daß eine Mischung von sehr verschiedenen Elementen durch Florenüberschiebungen auch in primärer Reliktvegetation allgemein verbreitet ist. Durch die Bildung der Wiesen aber setzte eine solche in historischer Zeit in noch viel stärkerem und flächenmäßig ausgedehnterem Maße und auf anthropogenem Wege ein. Das hat zur Folge, daß wir in unseren Magerwiesen oft auf ökologisch nahezu vollkommen homogenen Flecken von kaum 1 m<sup>2</sup> Fläche die eigentümlichsten Artenkombinationen von Spezies ganz



Abb. 2. *Agrostis vulgaris*-Trockenrasen auf einem Silikatfelsrundhöcker bei Soglio.

- |  |                                |
|--|--------------------------------|
| 1 <i>Peucedanum Oreoselinum</i>                                      | 10 <i>Parnassia palustris</i>  |
| 2 <i>Agrostis vulgaris</i>   | 11 <i>Cytisus nigricans</i>    |
| 3 <i>Festuca ovina</i> (zum größten Teile<br>ssp. <i>capillata</i> ) | 12 <i>Linum catharticum</i>    |
| 4 <i>Astrantia minor</i>   | 13 <i>Trifolium pratense</i>   |
| 5 <i>Campanula rotundifolia</i>                                      | 14 <i>Pimpinella saxifraga</i> |
| 6 <i>Rhinanthus Alectorolophus</i>                                   | 15 <i>Sieglingia decumbens</i> |
| 7 <i>Euphrasia Rostkoviana</i>                                       | 16 <i>Calluna vulgaris</i>     |
| 8 <i>Leontodon hispidus</i> var.<br><i>hyoseroides</i>               | 17 <i>Plantago serpentina</i>  |
| 9 <i>Allium senescens</i>  | 18 <i>Anthericum Liliago</i>   |
|  | 19 <i>Trifolium montanum</i>   |
|  | 20 <i>Molinia coerulea</i>     |

verschiedener ökologischer Amplituden antreffen, welchen wir in der primären Vegetation nicht oder nur ausnahmsweise begegnen. Diese Erscheinung finden wir in den Vertikalprojektionen der verschiedenen Assoziationen des Mesobromion eindeutig belegt (vgl. Zoller, 1954, Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen usw.). Sie sei hier noch an einem ganz anderen Beispiel erläutert, um zu zeigen, daß diese auffallenden und äußerst charakteristischen Durchdringungen eine sehr allgemeine Verbreitung haben. Abb. 2 stellt eine Vertikalprojektion eines ungedüngten, nur unregelmäßig gemähten, zeitweise auch beweideten *Agrostis vulgaris*-Magerrasen dar, wie er in den südlichen Alpen auf Silikatfels häufig ist. Über dem glattgeschliffenen Silikatfels finden wir eine höchstens 20 cm dicke, humose, mit wenig Silikatgrus und kleinen Steinchen durchsetzte Feinerde, welche auf der ganzen Linie der Projektion von sehr gleichmäßiger Zusammensetzung ist, was durch die Untersuchung der Bodenproben aus 5—10 cm Bodentiefe und in Abständen von 20 cm ermittelt wurde<sup>7</sup>. Zwischen den zahlreichen Halmen von *Agrostis vulgaris* gedeihen Pflanzen von geradezu entgegengesetzter primärer Verbreitung. Da sprossen Arten mit Hauptverbreitung in den azidiphilen, atlantisch-subatlantischen Eichen-Birkenwäldern und *Calluna*-*Sarothamnus*-Heiden wie *Festuca capillata*, *Sieglingia decumbens*, *Calluna vulgaris*. Von den ebenfalls streng azidiphilen Spezies der subalpin-alpinen Zwergstrauch- und Rasenvegetation bemerken wir in unserem Transsekt zwar keine, doch befinden sich solche in seiner nächsten Umgebung auf dem gleichen Quadratmeter. Es sind dies *Nardus stricta*, *Campanula barbata*, *Gentiana rhaetica*. Andere subalpin-alpine Gewächse entdecken wir in *Astrantia minor*, *Plantago serpentina* und *Erigeron alpinus*. Ihr Zusammentreffen mit Spezies, welche vorwiegend in den thermo- und xerophilen, submediterranen bis subkontinentalen Eichenwäldern und Felsensteppen wachsen, ist geradezu verblüffend. Unter ihnen stechen *Anthericum Liliago*, *Cytisus nigricans*, *Peucedanum Oreoselinum* und *Allium senescens* besonders hervor und dringen teilweise sogar weit in die südosteuropäischen Steppengebiete hinein. Auch eigentliche Steppengräser

---

<sup>7</sup>pH: 5,3; 5,8; 5,4; 5,7; 5,7. Glühverlust: 15%, 20%, 14%, 11%, 16%. In allen Fällen über dem Muttergestein eine ca. 10—15 cm mächtige, hellbraune, schlechtgekrümelte Mineralerde.

fehlen nicht und gedeihen wie z. B. *Phleum phleoides* nahe bei unserem Profil vorzüglich. Sie blühen neben Exemplaren von *Parnassia palustris*, *Euphrasia Rostkoviana*, *Leontodon hispidus*, *Thesium alpinum* und *Molinia coerulea*. Die letzteren Arten stammen fast alle aus primär baumfreier, oft ausgesprochen feuchter Vegetation der montan-subalpinen Stufe der Gebirge Süd- und Mitteleuropas.

Man mag bei diesem besonders eindrucklichen Fall solcher Mischungen einwenden, daß es sich um ein äußerst extremes, einmaliges Beispiel handle. Doch könnte man analoge Beispiele in großer Zahl anführen.

Diese Durchdringungen der verschiedensten Verbreitungstypen bilden ein besonders hervorstechendes Merkmal fast aller Magerwiesen und bestimmen weitgehend auch deren pflanzengeographische Eigenart.

Die oben besprochene Verschiebung der Konkurrenzverhältnisse, verbunden mit den scharfen, durch das Mähen bedingten Einschnitten, bewirkt ferner auf zahlreichen Wiesen eine ganz spezifische Folge der phänologischen Aspekte. Diese finden wir sonst in der ursprünglich baumlosen Vegetation nirgends, weder in den osteuropäischen Steppen noch in arktischen oder alpinen Rasen, noch in den wenig ausgedehnten, ursprünglichen Teilen der mediterranen Garriguen oder den ganz vereinzelt Urwiesen Mitteleuropas, geschweige denn in unseren Wäldern. Auf den meisten Fettwiesen erreicht die phänologische Entwicklung schon im Spätfrühling (Mitte Mai bis Mitte Juni) ihren ersten und zugleich absoluten Höhepunkt. Gleichzeitig, aber infolge der späteren Mahd etwas länger (bis in den Juli hinein) andauernd, zeigen die Magerwiesen ihre größte Entfaltung. Nach der ersten Mahd kommen sowohl auf den Magerwiesen als auch auf den Fettwiesen beim zweiten Hochstand nur noch verhältnismäßig wenige Arten und viele davon nur in reduzierter Anzahl zur Blütenbildung, und die phänologische Entwicklung ist auf fast sämtlichen Halbkulturwiesen vom Hochsommer an auffallend gering. Dies gilt einzig nicht für die zur Streuegewinnung benutzten und erst im Herbst gemähten Grasmoore (z. B. *Molinietum coeruleae*), welche eine den primären Pflanzengesellschaften meist sehr ähnliche phänologische Aspektfolge aufweisen. In den primären Wiesen dagegen (Seslerieto-Sem-

perviretum, Calamagrostidetum variae, Molinietum litoralis, Xerobrometum usw.) sind nicht nur ganz andere Arten in den einzelnen Aspekten maßgebend, sondern auch die phänologische Entwicklung zeigt einen viel regelmäßigeren und ausgeglicheneren Verlauf, dem die sich ablösenden, durch die Mahd verursachten Hoch- und Tiefstände vollständig fehlen. Die phänologische Entwicklung erreicht in diesen primären Assoziationen in einem oft sehr zögernd beginnenden und allmählichen Anstieg den Höhepunkt in einem späteren Zeitabschnitt (meist erst etwa Mitte Juli), wenn er auf den meisten sekundären Wiesen schon überschritten ist, oder sie sich im zweiten, viel weniger ausgeprägten Hochstand befinden, und sinkt dann nur langsam bis in den Herbst hinein ab.

Am größten sind innerhalb der *Bromus erectus*-Wiesen die Abweichungen im gedüngten Salvieto-Mesobrometum, am geringsten in dem spät und sehr unregelmäßig gemähten, dem primären Molinietum litoralis nahe verwandten, sekundären Tetragonolobus-Molinietum litoralis.

Die Veränderungen im Ablauf der phänologischen Aspekte nehmen mit steigenden Kultureinflüssen zu und sind in den Fettwiesen am größten.

Aber wir finden noch in ganz anderer Hinsicht Unterschiede in den phänologischen Erscheinungen zwischen primären und sekundären Pflanzengesellschaften. In einem relativ naturgemäß bewirtschafteten Walde können wir während Dezennien den Ablauf der phänologischen Aspekte verfolgen, ohne daß wir in der Feldschicht Veränderungen von Bedeutung wahrnehmen, mit Ausnahme der geringfügigen Verschiebungen im Aufblühen der Frühlingsgewächse. Ähnliches gilt auch für unsere wenigen Urwiesen. Die sekundären Wiesen, und unter ihnen besonders die Fettwiesen, sind dagegen in dieser Beziehung viel stärker von den jahreszeitlichen Schwankungen abhängig, wie gerade der Vergleich der phänologischen Aspekte im trocken-heißen Sommer 1947 und im feuchten Sommer 1948 besonders eindrücklich gezeigt hat (vgl. W. L ü d i und H. Z o l l e r, 1949). Wir ersehen daraus, daß in den einigermaßen ursprünglichen Wäldern die Konkurrenz der einzelnen Arten in einem relativ stabilen Gleichgewicht steht. Dieses wird auf den Wiesen unter den vom Menschen geschaffenen, besonderen Standortsverhältnissen viel schwankender und labiler.

Als weiterer anthropogener Charakter kommt die Entstehung von neuen Formen auf den Wiesen hinzu, wovon schon C a j a n d e r (1909) spricht. Er kommt allerdings zum Schluß, daß eine solche in Sibirien nicht stattgefunden habe, bis auf wenige Ausnahmen z. B. der *Piloselloiden* der Gattung *Hieracium*. Nach G r a d m a n n (1932) gibt es dagegen keinen glänzenderen Beweis dafür, daß unsere Wiesenflora ein Ergebnis der Sensenarbeit ist, als die Existenz saisondimorpher Sippenpaare, wie sie von W e t t s t e i n (1896) schon beschrieben worden sind. In einer sehr ausführlichen Abhandlung widerlegt J o h. K r a u s e (1940) die Theorien von W e t t s t e i n gründlich, doch ist damit noch lange nicht gesagt, daß auf den Wiesen nicht auf ganz andere Weise neue Formen und Rassen entstanden sind, was der Verfasser am Schluß seines Artikels richtig zugibt. Bei der Untersuchung über die Spontanität und das ursprüngliche Vorkommen der wichtigsten hemeophilen Arten fällt uns nämlich auf, daß die Formen der unbeeinflussten Standorte mit denjenigen der Halbkulturpflanzengesellschaften im Untersuchungsgebiet oft nicht übereinstimmen. Es ist sehr bemerkenswert, daß z. B. *Chrysanthemum Leucanthemum* an den primären Standorten im Seslerietum (auch der collinen Stufe) in einer Rasse auftritt, die von derjenigen auf den gemähten Fett- und Magerwiesen abweicht. Dasselbe beobachten wir auch bei *Picris hieracioides*, ferner bei *Avena pubescens* usw. (vgl. hiezu im zweiten Abschnitt die S. 240, 247). Bei der Lösung dieser interessanten Probleme ist die Wiesenforschung in höchstem Maße auf die Mitarbeit der Cytologen und Genetiker angewiesen. Wir können hier nur feststellen, daß auch in phylogenetischer Hinsicht die Wiesen anthropogene Züge aufzuweisen scheinen. Aus manchen Formenkreisen haben sich nur wenige Rassen oder überhaupt nur eine ganz bestimmte sekundär verbreitet. Dies hat C a j a n d e r in seinen sorgfältigen Studien über die Alluvialwiesen des nördlichen Eurasiens gezeigt. Dort haben sich von *Cirsium arvense*, *Sonchus arvensis*, *Agropyrum repens* nur die Formen der Alluvionen über die Kulturpflanzenvereine verbreitet, während die Formen des Meeresstrandes auf die ursprünglichen Standorte beschränkt geblieben sind. Ein sehr gutes Beispiel dieser Art bildet die Verbreitung des ganzen Formenkreises von *Bromus erectus* s. l. Neben zahlreichen

isoliert verbreiteten Rassen der Felsfluren und Trockenrasen des Flaumeichen-Gürtels und der mediterranen Gebirgssteppen haben sich nur zwei stark variable Sippen in hohem Maße über sekundäre Wiesen ausgebreitet (vgl. S. 171 u. Abb. 25). In anderen Fällen ist aber auch die Annahme wahrscheinlich, daß sich auf den Wiesen vorkommende Sippen erst im Zusammenhang mit der Rodung gebildet haben, oder später beim Zusammentreffen von Sippen entfernter ursprünglicher Standorte durch Hybridisation entstanden sind.

## **B. Die Problemstellung und die Methoden der vorliegenden Untersuchung**

### **1. Die wichtigsten Folgerungen aus der Diskussion über die Entstehung und den anthropogenen Charakter der sekundären Wiesen und die sich daraus ergebende Problemstellung**

Die eingehende Erläuterung über die Entstehung der Wiesen und über deren sekundäre Natur beweist uns einmal mehr, daß es sich bei den untersuchten *Bromus erectus*-Magerwiesen, ja bei den Vegetationstypen überhaupt, nicht um ganzheitliche Gebilde handeln kann, welche mit Organismen verglichen werden dürfen, eine Feststellung, welche besonders E. S c h m i d (1941, 1942) hervorgehoben hat. Gerade die oft vollständig abweichende Wirtschaftsgeschichte floristisch fast übereinstimmender Bestände (vgl. S. 27/28) bestätigt uns sehr anschaulich, daß es den Wiesenassoziationen an einer zentralisierten Organisation fehlt, daß sie durchaus keine absolut begrenzten Gebilde darstellen, geschweige denn durch feste Veranlagung beeinflusste Entwicklung zeigen. Mit großem Recht weist E. S c h m i d auch darauf hin, daß die einzelnen Assoziationen der Vegetation sich ebensowenig integrieren lassen wie die Landschaften. Sie finden sich im Gegenteil, wie die letzteren, in einem geographischen Nebeneinander über die Erdoberfläche verteilt. Ich sehe deshalb bewußt ab von einer konsequenten Einordnung der verschiedenen Typen der Trockenwiesen in das hierarchisch soziologische System mit Ordnungen und Klassen analog der Sippensystematik, wie es heute zwar von vielen Autoren angestrebt wird.

Eine Zusammenfassung von verschiedenen Beständen ist nur dann berechtigt, wenn diese in ihrer Gesamtstruktur miteinander nahe verwandt sind, d. h. in der Herkunft und den Entwicklungszentren ihrer Flora, in ihrer soziologischen Struktur und ihren ökologischen Ansprüchen einen bestimmten Mindestgrad von Ähnlichkeit aufweisen.

Weiterhin wurde an eindrucklichen Beispielen demonstriert, daß die Vegetation der sekundären Magerwiesen eine komplizierte Durchdringung der verschiedensten Assoziationselemente darstellt, und daß die Flora der sekundären Wiesen keine selbständige ist. Deshalb schafft die arealtypische Analyse der Flora der *Bromus erectus*-Wiesen die notwendige Grundlage für die Beschreibung der verschiedenen Assoziationen in der Arbeit über die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen und für das Verständnis der Beziehungen dieser sekundären Rasenvegetation zur primären, standortgemäßen Waldvegetation. Die chorologische Untersuchung der gesamten Flora der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras bildet deshalb den Hauptinhalt der vorliegenden Arbeit über: «Die Arten der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras, ihre Herkunft und Areale, mit besonderer Berücksichtigung der Verbreitung in ursprünglicher Vegetation.»

Die chorologische Untersuchung jeder einzelnen Art ist auch Voraussetzung für die folgerichtige Einordnung der beschriebenen Assoziationen in die gürtelförmig zonierte Großgliederung der Vegetation Eurasiens.

Trotz der sekundären Natur bleiben auf den Halbkulturwiesen die Beziehungen zwischen den einzelnen Arten bei gleichbleibenden Standortbedingungen weitgehend ähnlich, auch wenn die verschiedenen Bestände im Entstehungsalter und in der Geschichte ihrer Bewirtschaftung wesentlich voneinander abweichen. Überall haben sich diese Abweichungen bei späterer gleicher Bewirtschaftung relativ rasch ausgeglichen, so daß auf weite Strecken eine ziemlich ähnliche Struktur von mehr oder weniger großer Stabilität entstanden ist. Demnach bleiben sich auch die floristische Zusammensetzung, Schichtung, die Lebensfunktionen und der Lebensrhythmus in den einzelnen Assoziationen annähernd gleich. Die Untersuchung dieser Merkmale in genügend zahlreichen Lokalbeständen bildet die Aufgabe einer besonderen Arbeit über: «Die

Typen der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras, ihre Abhängigkeit von den Standortbedingungen und wirtschaftlichen Einflüssen und ihre Beziehungen zur ursprünglichen Vegetation».

Der Vergleich der Analysen der vorhin genannten Eigenschaften und die Beschreibung der ökologischen Verhältnisse auf den einzelnen Aufnahmeflächen, verbunden mit der arealtypischen Übersicht über die Flora, erlaubt die Kleingliederung in standortsbedingte Assoziationen und gibt uns Einsicht in deren besonderen anthropogenen Charakter.

## 2. Die Methoden der arealtypischen Analyse der Flora der jurassischen *Bromus erectus*-Wiesen

Aus der Diskussion über die Entstehung der sekundären Wiesen und deren anthropogenen Charakter geht, wie wir gesehen haben, sehr deutlich hervor, welche wichtige Bedeutung bei der Beschreibung solcher Pflanzengesellschaften der vergleichend chorologischen Untersuchung ihrer Flora zukommt. Die arealtypische Analyse sollte immer auch das Verhalten der Arten gegenüber den verschiedenen Vegetationstypen behandeln, wie das in den Arbeiten von R. S t e r n e r (1922) über das kontinentale Element in der Flora von Südschweden, von E. S c h m i d (1936) über die Reliktföhrenwälder der Alpen, von H. M e u s e l (1940) über die mitteleuropäischen Grasheiden zum Teil schon der Fall ist. Die Wiesenflora ist, wie wir schon mehrfach betont haben, keine selbständige. Überall zeigen sich höchst interessante Beziehungen zur ursprünglichen Vegetation nicht nur des Untersuchungsgebietes, sondern auch entfernterer Regionen sowie zu den Gesamtarealen der einzelnen Arten. Diese Probleme dürfen wir keineswegs vernachlässigen. Oft werden sie aber durch ein allzu programmatisches und einseitig betontes Aufstellen von Charakterarten verwischt und in vielen Fällen verkannt. Das folgende Beispiel möchte dies noch einmal verdeutlichen und zugleich die Wichtigkeit solcher Untersuchungen näher beleuchten.

In seiner vorzüglichen Flora von Graubünden (1932—1936) schreibt B r a u n - B l a n q u e t , und ihm folgend auch M a r s c h a l l (1947), über die synökologische Verbreitung von *Campanula rhomboidalis* das Folgende: Charakterart der montan-sub-

alpinen Goldhaferwiese, des *Trisetetum flavescens*, ferner in karflurartigen Beständen und im *Alnetum viridis*. Ganz offensichtlich handelt es sich bei dem Vorkommen im *Trisetetum flavescens* aber um sekundäre und zumeist junge Standorte, die heute zwar mengenmäßig stark in den Vordergrund treten, und an denen *Campanula rhomboidalis* nicht zu Unrecht zur charakteristischen Artenkombination gerechnet werden kann. Diese sekundären Standorte haben aber bei weitem nicht die gleiche florensgeschichtliche und arealkundliche Bedeutung wie die primären in den Kar- und Hochstaudenfluren und im Grünerlengebüsch. Eine unvoreingenommene Berücksichtigung der Gesamtverbreitung dieser Art nach den von C a j a n d e r (1909) und L i n k o l a (1916) entwickelten Grundsätzen zeigt klar, daß es sich hier um eine sporadische Pflanze der Hochstauden- und Karfluren der subalpinen Stufe handelt, welche sich dank ihrer Ausbreitungsfähigkeit an vom Menschen geschaffenen Standorten hemerophil sehr verbreitet hat, insbesondere in den subalpinen Fettwiesen. Die Feststellung, daß *Campanula rhomboidalis* zu den Pflanzen gehört, die ursprünglich ihr Hauptverbreitungszentrum im *Adenostylion* hatten, ist auch in ökologischer Hinsicht ebenso wichtig wie die andere Feststellung ihrer auffälligen Häufigkeit und ihrer heute eindeutigen Vorliebe für das erst in jüngster Zeit entstandene *Trisetetum flavescens*. Genau genommen ist die erstere Aussage sogar die grundlegende; denn nur durch das primäre Vorkommen in den Hochstaudenfluren auf frischen und nährstoffreichen Böden der subalpinen Stufe, welches nicht nur im Kt. Graubünden, sondern durch die ganzen Alpen und selbst im südlichen Jura sich verfolgen läßt (vgl. S. 101), ist es letztlich zu erklären, daß die Pflanze sich im *Trisetetum* überhaupt so stark verbreiten konnte. Pflanzen der azidiphilen Klimaxvegetation der subalpinen Nadelwald-Gürtel haben gar nicht die Möglichkeit, sich hemerophil auf den sekundären Fettwiesen auszubreiten wegen der ganz anderen ökologischen Verhältnisse an ihren primären Standorten und in vielen Fällen auch wegen ihrer großen synökologischen Spezialisierung. Gerade auf dieser Tatsache beruhen die so auffallend starken Beziehungen der montan-subalpinen Fettwiesen zu den subalpinen Hochstaudenfluren, durch welche sie sich gegenüber allen übrigen Wiesentypen pflanzengeographisch recht gut abgrenzen lassen.

Arten wie *Heracleum montanum*, *Polygonum Bistorta*, *Rumex arifolius*, *Geranium silvaticum*, *Trollius europaeus*, welche Marschall auf Grund der Treueverhältnisse zur charakteristischen Artenkombination zählt, bestätigen alle dieselben pflanzengeographischen Zusammenhänge.

Mit der kritischen Betrachtung solcher Beispiele, die sich beliebig vermehren lassen, ist noch nichts ausgesagt gegen die Untersuchung der Gesellschaftstreue an sich. Wir können aber daraus ersehen, daß es sich bei der Gesellschaftstreue nur um eine Einzelerscheinung in einem mehr oder weniger eng begrenzten Gebiete handelt, und daß diese den allgemeinen, weiträumigen Gesetzmäßigkeiten in der Verteilung von Vegetation und Flora untergeordnet werden muß.

Die Gesellschaftstreue kann nur durch eine vergleichend chorologische Übersicht der floristischen Zusammensetzung jeder einzelnen Assoziation in eine pflanzengeographische Großgliederung eingebaut werden.

Ich habe schon früher gezeigt (Zoller, 1947), wie die Zusammensetzung der Arealtypen (Arealtypenspektrum im Sinne von Meusel, 1940 und 1943) mit der Beschaffenheit des Standortes wechselt und je nach der geographischen Lage, der Ökologie und der anthropogenen Beeinflussung der betreffenden Vegetation sich ändert. Das Arealtypenspektrum ist ein sehr feiner Zeiger für die Ökologie einer bestimmten Assoziation. Deshalb erachten wir das Arealtypenspektrum für die Beschreibung der einzelnen Assoziationen in der Arbeit über die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen usw. (Zoller, 1954) als notwendig. Es erlaubt uns, die ganze Artenkombination proportional dem synökologischen Wert jeder einzelnen Spezies zu berücksichtigen, und gibt Aufschluß über die historische Entwicklung der betreffenden Flora.

Die Bildung der Arealtypenspektren gründet sich auf eine möglichst natürliche Einordnung der Areale der einzelnen Spezies in gut definierte Arealtypen. Die vergleichend chorologische Untersuchung ist dafür die Voraussetzung. Bei der Untersuchung der Areale müssen besonders die folgenden Teilprobleme berücksichtigt werden: die Sippenentwicklung, die historische Entwicklung des Areals, die geographisch-topographische Ausdehnung des Areals,

die synökologische Amplitude und der Reaktionstyp gegenüber den anthropogenen Einflüssen. Eine Trennung in geographische, historische und genetische Elemente, so logisch sie an und für sich sein mag, scheint mir nicht zweckmäßig, verhindert sie doch die Entfaltungszentren der Sippen im Rahmen einer rein vergleichend geographischen Arealbetrachtung auszuwerten (vgl. hierzu H. Meusel, 1943).

*a) Die Sippenentfaltung und die historische Entwicklung des Areals*

Mit Recht sagt schon Steffen (1935), daß die historische Betrachtungsweise wohl diejenige ist, welche die am wenigsten sicheren Ergebnisse der pflanzengeographischen Forschung liefert. So ist es auch keineswegs möglich, durch vergleichend chorologische Untersuchungen die Verwandtschaftsbeziehungen, Entstehungszentren, Einwanderungswege und Einwanderungszeiten bis in alle Einzelheiten hinein genau festzulegen und für die Bildung der Arealtypen auszuwerten. Die Angaben beruhen zu einem großen Teil von vornherein auf Rückschlüssen aus den jetzigen Verhältnissen der Verbreitung auf die Vergangenheit. In den meisten Fällen fehlen Fossilfunde und auch moderne cytologisch-phylogenetische Monographien, die nur für ganz vereinzelte Gattungen vorliegen (z. B. B a b c o c k, 1947, *The Genus Crepis*). Es ist deshalb verständlich, daß die rein historischen Gesichtspunkte bei der Bildung der Arealtypen in der neuesten Zeit gegenüber den geographischen in den meisten Arbeiten zurückgetreten sind, wie dies die Einteilungen von R. Sterner (1922), von E. Wangerin (1932), von H. Steffen (1935) und von H. Meusel (1943) beweisen. Dennoch dürfen wir diese Faktoren nicht völlig außer acht lassen, auch wenn es sich dabei nur um sehr grobe Angaben handeln kann. Namentlich scheinen die verschiedenen Phasen der Sippenentwicklung für die Zusammensetzung der sekundären Wiesenflora mitbestimmend zu sein.

Alte, erstarrte, sich in der Spätphase befindliche Formen sind selten, während jüngere, noch in einer plastischen Frühphase sich aufgliedernde Spezies vorwiegen. Dies bestätigen unsere Untersuchungen eindeutig.

Neuerdings hat E. Schmid (1949) darauf hingewiesen, daß ganze Floren den Phasen der Sippenentwicklung analoge Stadien durchmachen, und hat diese Phänomene auch in seinem System der Vegetationsgürtel berücksichtigt. Er unterscheidet zwischen Standard- und Metamorphosengürtel. Die ersteren enthalten in der Hauptsache die älteren, erstarrten Sippen, deren Areale durch die Klimaschwankungen zumeist zerstückelt worden sind, und Gattungen, die sich durch einen großen Endemismus isolierter Spezies auszeichnen. Die letzteren umfassen größtenteils jüngere, meist noch plastische Formenkreise, deren Ausbreitung sich den ständigen Änderungen relativ leicht anzupassen vermochte. Diese Befunde sind im Hinblick auf die Beziehungen der Flora unserer Trockenwiesen zu den verschiedenen Vegetationsgürteln nicht zu unterschätzen.

Besonders wertvolle Anhaltspunkte für die Zuteilung zu bestimmten Arealtypen liefert die Feststellung der Mannigfaltigkeitszentren vielgestaltiger und weitverbreiteter Spezies im Zusammenhang mit dem Vorkommen der systematisch nächstverwandten Sippen.

Voraussetzung dafür sind gründliche systematisch-monographische Studien der in Frage stehenden Sippen und Florenkataloge, welche auch die Rassen und Kleinarten der einzelnen Gesamtspezies berücksichtigen. Leider weisen diese wichtigen Grundlagen der vergleichenden Arealkunde noch zahlreiche, sehr empfindliche Lücken auf. Trotzdem ist es notwendig, nach Möglichkeit die einzelnen Arten als Glieder größerer Verwandtschaftskreise zu untersuchen, nicht nur hinsichtlich ihrer Mannigfaltigkeitszentren<sup>8</sup>, sondern auch im Hinblick auf den Vikariismus und die sogenannten «Randabspaltungen». So ist z. B. nach E. Schmid (1936) die Rolle, welche *Potentilla verna* in der europäischen Vegetation spielt, erst verständlich, wenn wir ihre Abstammung von sarmatischen, sternhaarigen

---

<sup>8</sup> Daß die Zentren der Mannigfaltigkeit nicht immer mit den Ursprungszentren übereinstimmen ist hinlänglich bekannt. Daß sie aber namentlich bei weitverbreiteten Arten von hoher Bedeutung für arealtypische Studien sind, zeigt z. B. besonders schön die Gattung *Verbascum* (vgl. Murbek 1933). Oft stellt es sich bei eingehendem, vergleichendem Studium heraus, daß die Arten mit großen Arealen dem gleichen Arealtypus angehören wie die nächstverwandten, die nur beschränkte Räume besiedeln.

Sippen und ihre heute durch den Menschen begünstigte Ausbreitung aus den Waldsteppengebieten kennen. Ganz analog wird uns auch die Verbreitung der südeuropäisch-montan-mitteleuropäischen *Koeleria ciliata* nur klar, wenn wir sie im Zusammenhang mit ihrer nächstverwandten eurasiatisch-kontinentalen Sippe, *Koeleria gracilis*, betrachten. Rein geographisch genommen, müssen wir *Pulsatilla vulgaris* als zentraleuropäisches Element bezeichnen. Doch besteht kein Zweifel darüber, daß sie als randliche Abgliederung einem typisch eurasiatisch-kontinentalen Formenkreis angehört.

Auch innerhalb der Arten bleibt die Aufspaltung in verschiedenartige Standorte beanspruchende Rassen, in die Ökotypen im Sinne von T u r e s s o n (1925 und 1926) nach Möglichkeit zu berücksichtigen, aber nicht nur als bloße Umweltsanpassungen, sondern darüber hinaus als Glieder einer Gesamtart von ganz bestimmter Verbreitung. Dafür gibt H. M e u s e l (1943) ein sehr beachtenswertes Beispiel an Hand von *Pinus silvestris*. Als besonders wichtige Tatsache stellt sich dabei heraus, daß die Ausrichtung der Arealform nicht nur durch die Häufigkeit des Vorkommens, sondern auch durch die Verteilung verschiedenartiger Rassen innerhalb des Gesamtareals bestimmt wird. So entspricht dem Ost-Westgefälle in den Siedlungen der kontinentalen Kiefer, daß die aus den östlichen Bezirken stammenden Rassen viel bessere Stämme liefern als diejenigen westlicher Herkunft. Leider sind diese Ökotypen aber nur in wenigen und zudem extremen Fällen untersucht, geschweige denn, daß genaue und zuverlässige Angaben über deren Verbreitung vorliegen. Darüber hinaus betont T u r e s s o n (1926) selbst, daß der Zusammenhang zwischen den Ökotypen nicht außer Sicht geraten darf. Es wäre deshalb durchaus verfehlt, wollte man diese zu Arten erheben und die Arealtypen dieser «Mikroeinheiten» aufstellen.

Das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein einer Aufgliederung in zahlreiche Ökotypen und deren Eigenart wechseln von Art zu Art und bilden einen spezifischen Charakter der Linnéschen «Gesamtart». Sie hängen eng mit den vorhin erwähnten Entwicklungsphasen zusammen und kommen auch im «integralen» Arealtypus ihrer übergeordneten Einheit wieder zum Ausdruck.

So zeigen z o n a l e Arten (z. B. *Elymus europaeus*, zonal im Buchen-Weißtannen-Gürtel) meistens eine verhältnismäßig geringe Aufspaltung, während a z o n a l e , p o l y c h o r e Arten (z. B. *Solidago virga-aurea*, azonal vom submediterranen Flaumeichen-Gürtel bis in den arktisch-alpinen Zwergstrauch-Tundra-Gürtel) einen fast unübersehbaren Formenreichtum umfassen. Deshalb bin ich bei der Analyse der Areale von den Linnéschen Gesamtarten ausgegangen, allerdings unter möglichster Berücksichtigung der auf den untersuchten Trockenwiesen vorkommenden Rassen und mit Angaben über den Grad der Formenmannigfaltigkeit der betreffenden Spezies. Wie schwierig aber die Bewertung dieser Formen ist, wird jedem klar, der ihre oft so schwankende Beurteilung von seiten der Systematiker kennt. Gerade aus diesen Schwierigkeiten heraus wird namentlich von den Pflanzensoziologen der Wert der vergleichenden Chorologie bei der Beschreibung der Vegetationstypen in Frage gestellt. Doch begegnet auch die Gliederung der Florenlisten nach Treuegraden in Charakterarten, Begleiter und Zufällige den gleichen Schwierigkeiten. Auch in diesem Falle müssen die Ökotypen berücksichtigt werden, was bisher infolge der oben erwähnten Problematik ebenfalls nur ungenügend geschehen ist. So wäre z. B. T u r e s s o n s prostrater Typ der Flockenblume, *Centaurea jacea* f. *humilis* (vgl. T u r e s s o n , 1926) eine Charakterpflanze ersten Grades auf den Strandwiesen Südschwedens, weil sie sonst nirgends in jenen Gebieten gedeiht. Bei der kritischen Betrachtung dieses Beispiels sehen wir davon ab, daß die volle Berücksichtigung aller Kleinformen beim heutigen Stand der Systematik und bei der gewöhnlich zur Verfügung stehenden Zeit nahezu unmöglich ist und auch das System der bisherigen Einteilung der Charakterarten stark modifizieren würde. Wir müssen aber mit Nachdruck betonen, daß im gegebenen Falle gegenüber den s t e n o t y p e n , i s o l i e r t e n , f o r m e n a r m e n S p e z i e s , die als Gesamtarten nur in diesen Strandwiesen vorkommen (zahlreiche Halophile), die f. *humilis* der *Centaurea jacea* als spezielle Ausbildung einer sehr allgemein und polychor verbreiteten, formenreichen Gesamtart zu betrachten ist. Gerade daraus erkennen wir, daß vergleichend chorologische Studien nur innerhalb der Gesamtarten richtig ausgewertet werden können. Die steigende Kenntnis der Formenkreise wird die

Ergebnisse der Chorologie zweifellos erheblich verbessern können; die heute noch vorhandenen Lücken in den systematischen Grundlagen dürfen uns nicht hindern, die Chorologie im Rahmen der jetzigen Kenntnisse anzuwenden.

*b) Die geographisch-topographische Ausdehnung des Areals*

Auf die Bedeutung der geographisch-topographischen Verbreitung und die Grundsätze bei deren Beurteilung brauche ich wohl kaum näher einzugehen, da sie schon von den verschiedensten Autoren eingehend besprochen worden sind. Ich verweise hier auf die ausgezeichnete Darstellung bei Meusel (1943), wo wir auch eine äußerst wertvolle Sammlung von Verbreitungskarten und Literaturnachweisen finden, welche für die im II. Abschnitt folgende Gliederung der Arealtypen eine wichtige Stütze bildet. Daß aber zu einer möglichst natürlichen Gliederung der Verbreitungstypen die rein geographisch-topographischen Eigenschaften des Areals (Grenzen, Häufungsweise der Siedlungen und vertikale Verbreitung) nicht ausreichen, sondern daß innerhalb des Verbreitungsgebietes einer bestimmten Art auch deren Verhalten in der Vegetation untersucht werden muß, kann man durch den ganzen Listen- und Kartenteil von Meusels Arealkunde an Hand zahlreicher Beispiele nachweisen. So begegnen wir unter seinen südeuropäisch-montan-mitteleuropäischen Gewächsen *Sieglingia decumbens* und *Cephalanthera alba* in der Gruppe der atlantisch-zentraleuropäischen Arten. Verfolgen wir aber die Verbreitung dieser Spezies genauer, indem wir auch ihr synökologisches Vorkommen in Betracht ziehen, so finden wir, daß sie sich gegenseitig fast völlig ausschließen. *Cephalanthera alba* hat ihre Hauptverbreitung vor allem in den europäischen Buchenwäldern; *Sieglingia decumbens* ist dagegen im Bereiche der Buchenklimax meist nur in wenigen lokalbedingten Vegetationstypen (Moore) oder dann sekundär auf Weiden (montane Nar deten) anzutreffen und auch dort nicht überall häufig und streckenweise fehlend. Sobald wir uns jedoch in das Klimaxgebiet der atlantisch-subatlantischen bodensauren Eichenwälder und Heiden begeben, so nehmen die Siedlungen von *Sieglingia decumbens* zu, während *Cephalanthera alba* mehr oder weniger an die dort lokal-

bedingten Buchenwälder und verwandte Typen gebunden bleibt, die sich inselartig auf die Kalkgebiete beschränken. Solche Unterschiede lassen sich oftmals schon durch ein genaues Studium der Häufungsweise der Siedlungen recht deutlich herausarbeiten, erhalten aber erst durch die Berücksichtigung der synökologischen Verbreitung ihre volle Erklärung und Bestätigung.

### *c) Die synökologische Amplitude*

Das primäre Verhalten einer Art in der Vegetation wird nicht nur von den klimatischen und edaphischen Faktoren, die sich an der Erdoberfläche geltend machen, und ihrer spezifischen Eigenreaktion gegenüber diesen Einflüssen, sondern auch durch den Wettbewerb mit allen übrigen Organismen bestimmt. Das ursprüngliche Areal einer Spezies ist deshalb immer kleiner als das hypothetische, welches der spezifischen Reaktion einer Art gegenüber den rein physikalisch-chemischen Bedingungen entspricht. Diese Feststellung ist nicht neu, aber für die Verbreitungsforschung von eminenter Bedeutung; denn auf ihr beruht letztlich die Differenzierung des Areals in einen primären und sekundären Teil. Der Mensch verändert in vielen Fällen den Konkurrenzkampf durch Kulturmaßnahmen und schaltet zahllose Spezies fast völlig aus, wodurch sich die Areale der begünstigten Arten vergrößern. Das Verhältnis zwischen primärem und sekundärem Teil der Areale nimmt bei der Untersuchung der Verbreitung von Wiesenpflanzen eine hervorragende Stellung ein, was wir schon mehrfach betont haben. Über dieses Verhältnis und über das Verhalten der Arten in der sekundären Vegetation vergleiche S. 63 ff.

Die Analyse der synökologischen Amplitude stützt sich auf die vegetationskundliche Literatur und soziologischen Aufnahmetabellen, an Hand deren Angaben das Vorkommen durch das ganze Areal der betreffenden Spezies verfolgt wurde, soweit solche Daten vorhanden sind, und soweit es die zur Verfügung stehende Zeit erlaubte. Die chorologische Übersicht über die Verteilung der Arten in einigermaßen ursprünglicher Vegetation führt zur Unterscheidung von *z o n a l e r*, *b i z o n a l e r* und *a z o n a l e r* *V e r b r e i t u n g* in bezug auf das spezifische Gesamtareal einer Spezies. Die chorologische Übersicht führt ferner zur Unterscheidung von *r e -*

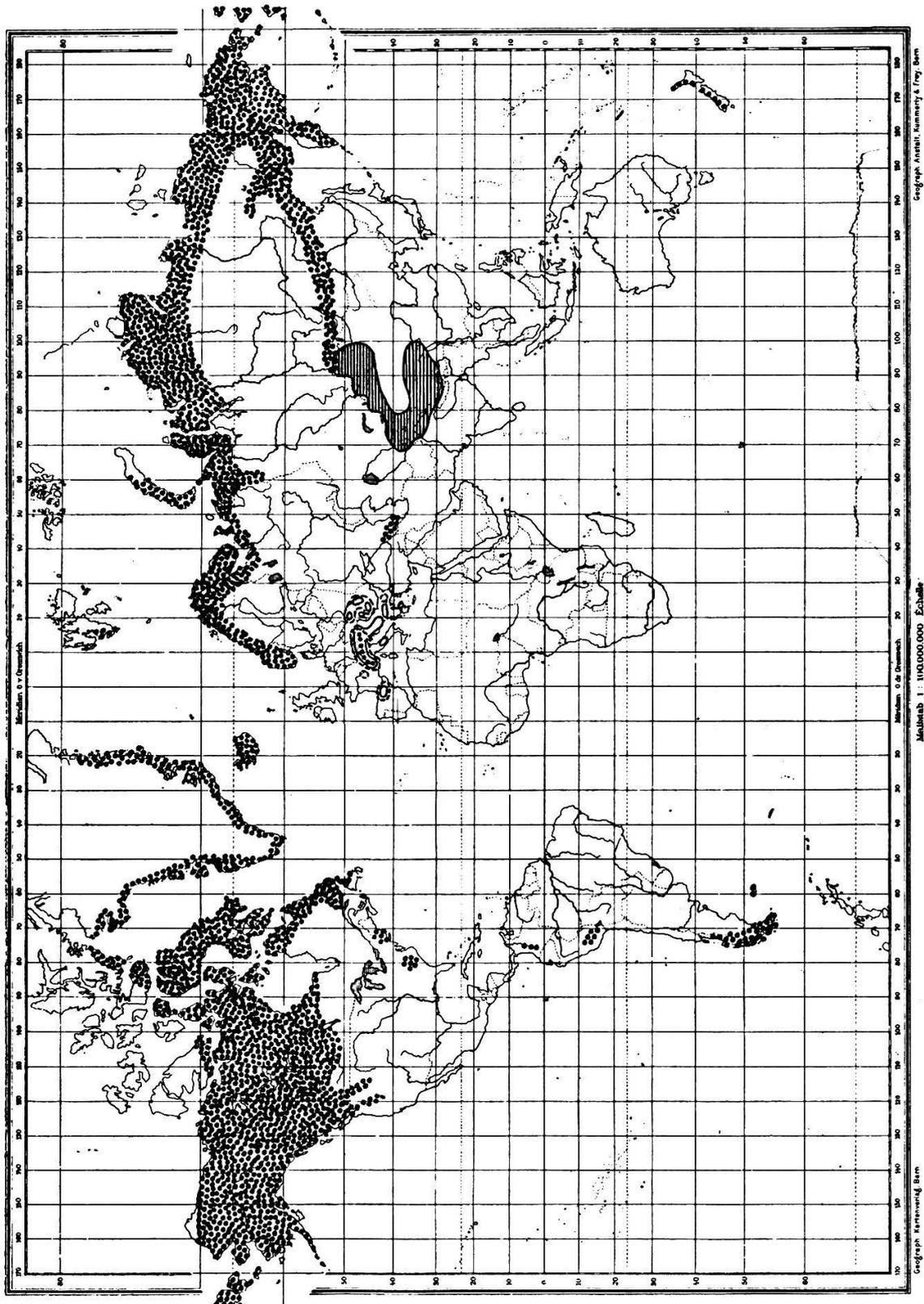
gionalbedingter und lokalbedingter Verbreitung in bezug auf das synökologische Vorkommen einer Spezies innerhalb eines ganz bestimmten Vegetationsgürtels (vgl. auch J. Heuer, 1949). Die primäre Verbreitung der zonalen Arten (vgl. auch S. 193) dehnt sich zur Hauptsache immer nur über einen einzigen Vegetationsgürtel aus (z. B. *Fagus sylvatica*, in den Alpen nur in der Buchenwaldstufe). Die primäre Verbreitung der bizonalen Arten reicht über zwei bis drei floristisch mehr oder weniger verwandte und unter relativ ähnlichen physischen Bedingungen sich entwickelnde Gürtel (z. B. zahlreiche Laubwaldpflanzen wie *Anemone nemorosa*, *Asperula odorata*, *Mercurialis perennis* usw., alle sowohl im Buchen-Weißtannen- als auch im Laubmischwald-Gürtel). Die primäre Verbreitung der azonalen Arten erstreckt sich über mehrere, floristisch verschiedene und unter ganz abweichenden physischen Bedingungen sich entwickelnde Vegetationsgürtel (z. B. *Sesleria coerulea*, in den Alpen im Gegensatz zu *Fagus sylvatica* von den Gariden der collinen Flaumeichen- und Laubmischwaldstufe bis in den Curvuletum-Gürtel der alpinen Stufe). Die Arten von regionalbedingter Verbreitung innerhalb eines bestimmten, klimatisch bedingten Vegetationsgürtels sind zur Hauptsache an die auf gereiften Böden sich ausbildende Klimaxvegetation<sup>9</sup> gebunden, diejenigen von lokalbedingter Verbreitung halten sich meist an mehr oder weniger beschränkte Örtlichkeiten, an denen sich aus verschiedenen Gründen (Steilheit, Sand, Durchnässung usw.) die normale Bodenreife nicht einstellt.

---

<sup>9</sup> Verschiedene Autoren haben die Klimaxvegetation oder auch Arten, die vorwiegend in dieser gedeihen als «zonal» und die übrigen als «azonal» bezeichnet (vgl. z. B. Alechin 1936, Walter 1943, Heuer 1949, welche zwischen Zonal- und Lokalbiozönosen unterscheiden). Die Bezeichnung «zonal» ist in diesem Sinne angewendet verwirrend und eine saubere Unterscheidung von zonal und regional nach der obigen Definition absolut notwendig. Einerseits sind manche Arten in regional-klimatisch bedingter, sogenannter «zonaler» Vegetation ganz verschiedener Gürtel sehr häufig und können sogar überall zugleich dominieren, sind also durchaus als azonale Arten zu bezeichnen (z. B. *Calluna vulgaris*, welche sowohl im Quercus Robur-Calluna-Gürtel als auch im Vaccinium uliginosum-Loiseleuria procumbens-Gürtel in regionaler Vegetation sehr häufig auftritt bei einer sehr weiten, azonalen Amplitude der Gesamtverbreitung). Umgekehrt gibt es zonale Arten, die innerhalb eines einzigen Gürtels nur auf lokalbedingte sogenannte «azonale» Vegetation beschränkt sind (z. B. *Spergula Morisonii*, die als zonale Art des Quercus Robur-Calluna-Gürtels zur Hauptsache nur in den lokalbedingten Silbergrasfluren [Corynephoreta] auf Sandböden vorkommt).

Die Arealgrenzen der zonalen Arten, deren Verbreitung hauptsächlich von den regionalen Klimafaktoren bedingt wird, grenzen die einzelnen Vegetationsgürtel gegeneinander ab. Der «Vegetationsgürtel» ist nach E. Schmid (1941) «eine konkrete und durch induktive Methoden erfaßbare, biochorologische Einheit. Er umfaßt zugleich auch die Biozönosen, welche miteinander floristisch und faunistisch verwandt sind durch Arten gleicher oder ähnlicher Areale, und zwar bezüglich ihres horizontalen und vertikalen Vorkommens, durch vikariierende Arten, deren Areale den vorigen entsprechen und durch Arten, deren Verbreitung innerhalb der Areale der vorigen fällt». «Die Vegetationsgürtel setzen sich, nach E. Schmid (1936), «zusammen aus mehreren Hauptzönosen.» Diese bilden die regionale Klimaxvegetation der verschiedenen geographischen Teilgebiete der Vegetationsgürtel und werden charakterisiert durch vikariierende Artenpaare und durch Spezies, welche innerhalb des ganzen Vegetationsgürtels nur ein bestimmtes Gebiet einnehmen. So teilt sich z. B. innerhalb Eurasiens der Carex-Elyna-Gürtel, um nur die wichtigsten zu nennen, in drei Teilgebiete, in ein arktisches, alpines und innerasiatisches, welche alle durch eine besondere Klimaxvegetation (Hauptzönose) und durch mit diesen auftretenden, besondere lokalbedingte Vegetation (Lokalbiozönosen) charakterisiert sind. Alle drei Teilgebiete haben wichtige Arten gemeinsam, z. B. das sehr verbreitete *Trisetum spicatum*, die bestandbildende *Elyna myosuroides* u. a. und werden deshalb im gleichen Vegetationsgürtel zusammengefaßt. Sie unterscheiden sich aber voneinander durch vikariierende Artenpaare, z. B. *Leontopodium alpinum* (alpin) und *Leontopodium leontopodioides* (innerasiatisch), welche allerdings durch ihre große systematische Verwandtschaft auch die engen Beziehungen der einzelnen Teilgebiete untereinander aufzeigen. Zu diesen vikariierenden Artenpaaren kommen aber auch noch eigene Arten, die nur in einem Teilgebiet verbreitet sind, im alpinen z. B. *Carex curvula*, im arktischen z. B. *Carex rigida* usw. (vgl. hierzu die in Abb. 3 beigegebenen Karten von *Trisetum spicatum*, *Leontopodium alpinum* und *leontopodioides* und *Carex curvula*<sup>10</sup>. Der Begriff des Vegeta-

<sup>10</sup> Dabei wird in groben Zügen durch die Verbreitung von *Trisetum spicatum* die Gesamtausdehnung der arktisch-alpinen (bezw. antarktisch-alpinen) Gürtelserie dargestellt. Die *Leontopodien* sind Vikarianten zweier Teilgebiete und *Carex curvula* ist charakteristisch für nur ein Teilgebiet.



-  *Trisetum spicatum* (L.) Richt. (Beidhemisphärisch-arktisch-alpin).
-  *Leontopodium alpinum* Cass. (Europäisch-alpin). Vikarianten.
-  *Leontopodium leontopodioides* (DC.) Hand.-Mzt. (Innerasiatisch).
-  *Carex curvula* All. (Europäisch-alpin).

Abb. 3. Das Verhältnis von Vegetationsgürtel zu Hauptzönose (Teilgebiet), dargestellt durch die Verbreitung einiger Spezies aus der aktisch-alpinen Gürtelserie.

tionsgürtels im Sinne von E. Schmid (1936) umfaßt als Einheit der Vegetation nur solche Assoziationen (Biozönosen), welche sich in ihrer geographischen Verbreitung, der Herkunft ihrer Flora, in den Eigenschaften ihrer Struktur und ihren ökologischen Ansprüchen ähnlich verhalten und innerhalb eines bestimmten geographischen Teilgebietes große Übereinstimmung zeigen. Sie entsprechen deshalb am besten den Anforderungen einer natürlichen Gliederung von Vegetation und Flora, weshalb wir sie in der vorliegenden Einteilung der Arealtypen als Einheiten der zonalen Pflanzenverbreitung verwendet haben, auf welche auch die Verbreitung azonaler Spezies bezogen werden kann. Die Vegetationsgürtel lassen sich auch leicht mit dem erstmals von R. Sterner (1922) entworfenen und von H. Meusel (1943) ausgebauten geographisch-topographischen System der Areale verbinden, was aus der schematischen Übersicht über die horizontale und vertikale Verbreitung der Vegetationsgürtel im westlichen Eurasien (Abb. 4 und 5) deutlich hervorgeht. Wir gelangen auf diese Weise zu einer Gruppierung, welche den großen Vorteil hat, möglichst alle Gesichtspunkte der Pflanzenverbreitung in einem Ausdruck zu vereinigen, insbesondere aber die geographisch-topographische Verbreitung mit dem Verhalten in der Vegetation verknüpft. Für die nähere Umschreibung der einzelnen Gürtel verweise ich auf die Arbeiten von E. Schmid, möchte es aber nicht versäumen, an Hand der Abb. 4 und 5 eine kurze Übersicht derjenigen Gürtel zu geben, in denen Arten, die am Aufbau unserer *Bromus erectus*-Magerwiesen sich beteiligen, ursprünglich verbreitet sind. Ein solcher Überblick bildet die notwendige Grundlage zum Verständnis der Analysen der synökologischen Verbreitung dieser Spezies im zweiten Abschnitt.

### Arktisch-alpine Gürtelserie

#### *Carex-Elyna-Gürtel* (CE-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Alpen: *Curvuletum*, *Festucetum Halleri*.

Arktis: *Festuca ovina*-, *Juncus trifidus*-, *Carex rigida*-«Grasheiden».

Lokalbedingte Vegetation: *Elynetum*, *Salicetum herbaceae*, Schutt- und Felsfluren usw.

± zonale Arten: In regionaler Veg.: *Carex curvula*, *Phyteuma pedemontanum*, *Senecio incanus* usw.

In lokalbedingter Veg.: *Salix herbacea*, *Draba* div. spec. *Erytrichium nanum* usw.

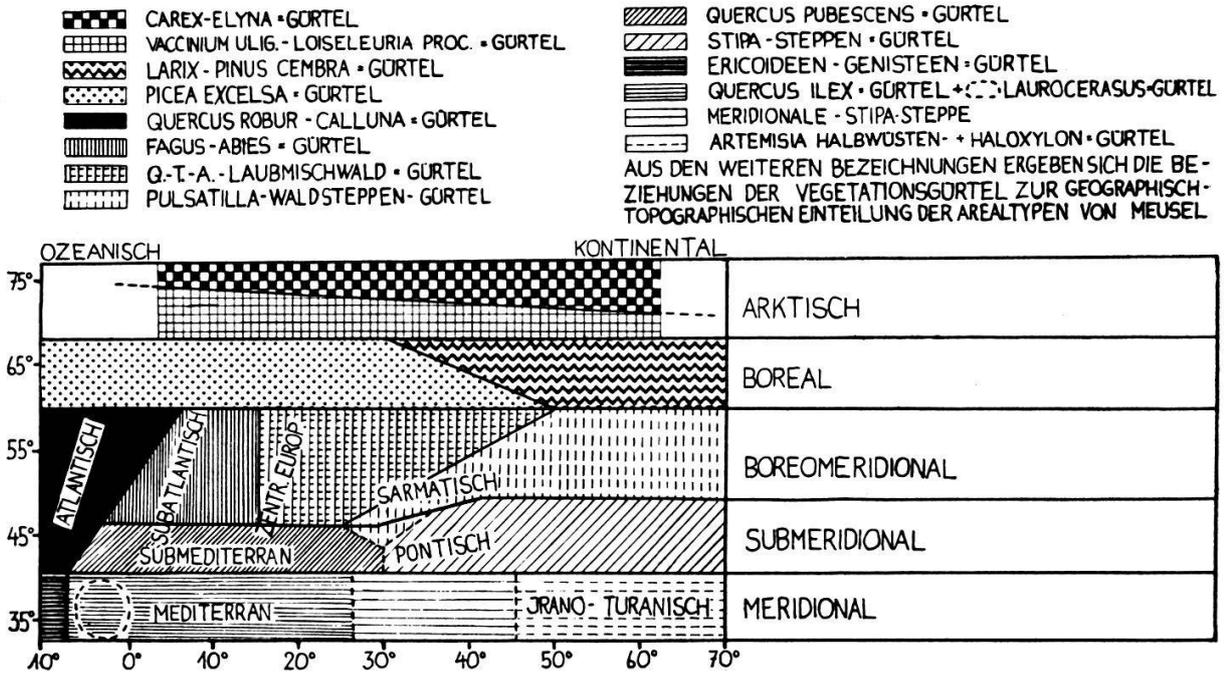


Abb. 4. Schematische Übersicht über die horizontale Verbreitung der Vegetationsgürtel im westlichen Eurasien.

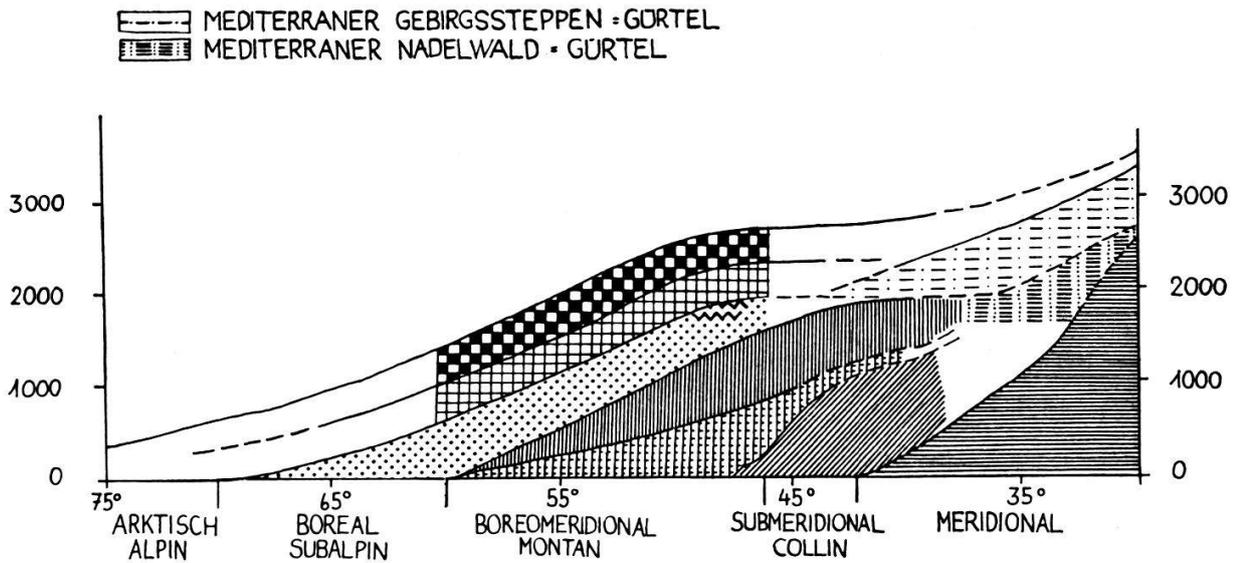


Abb. 5. Schematische Übersicht über die vertikale Verbreitung der Vegetationsgürtel im nördl., mittl. und südl. Europa.

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: In zusammenhängender Vegetation fehlend, nur wenige Arten.

Geographische Gliederung: Arktisches, Alpines, Innerasiatisches Teilgebiet.

*Vaccinium uliginosum-Loiseleuria procumbens-Gürtel* (VL-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Alpen: Empetretum, Loiseleurietum.

Arktis: entsprechende Zwergstrauchheiden.

Lokalbedingte Vegetation: Dryadetum, Nardetum, Festucetum violaceae, Seslerieto-Semperviretum (wenigstens Hauptverbreitung) verschiedene Flachmoor- und Quellflurtypen usw.

± zonale Arten: In regionaler Veg.: *Lycopodium alpinum*, *Empetrum nigrum*, *Loiseleuria procumbens*, *Arctostaphylos alpina* usw.

In lokalbedingter Veg.: Aus dem Dryadetum: *Salix reticulata*, *Dryas octopetala*; aus dem Nardetum: *Trifolium alpinum*; aus den Quellfluren: *Tofieldia palustris*, *Thalictrum alpinum*.

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: In zusammenhängender Vegetation in den ursprünglichen Gipfelrasen des südlichen Kettenjuras, doch mit Einstrahlungen aus zahlreichen andern Gürteln vermischt.

Geographische Gliederung: Arktisches, Alpines, Innerasiatisches Teilgebiet.

Von beiden nahe verwandten Vegetationsgürteln der arktisch-alpinen Gürtelserie ist der CE-G. der nördlichere und in den Alpen höher gelegene und zugleich auch der kontinentaler verbreitete. Während die Zwergstrauchvegetation in den Gebirgen Innerasiens auf weite Strecken fast völlig fehlt, sind dort gerade die Elyneta und verwandte Typen besonders ausgedehnt.

## Boreal-subalpine Gürtelserie

*Larix-Pinus cembra-Gürtel* (LP-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Alpen: Rhodoreto-Vaccinietum cembretosum.

Boreales Eurasien: *Larix-Pinus cembra-Abies sibirica*-Taigawälder.

± zonale Arten: In regionaler Vegetation: *Larix* div. spec., *Pinus cembra*, *Abies sibirica*, *Clematis alpina* usw.

Geographische Gliederung: Eurasiatisch-boreal-kontinentales, Mitteleuropäisch-subalpines Relikten-Teilgebiet.

*Picea-Gürtel* (Pic-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Alpen: Piceetum excelsae mit *Vaccinium*- oder *Rhododendron*-Unterwuchs.

Skandinavien: Piceetum excelsae mit *Vaccinium*-Unterwuchs, *Betula pubescens*-Wälder.

± zonale Arten: In regionaler Vegetation: *Plagiothecium undulatum*, *Luzula luzulina*, *Listera cordata*, *Cornus suecica* usw.

Geographische Gliederung: Nordeuropäisch-boreales, Süd-mitteleropäisch-subalpines Teilgebiet.

Von den beiden borealen Vegetationsgürteln ist der Pic-G. entschieden ozeanischer als der LP-G. Dies geht deutlich aus ihrer Verbreitung im borealen Eurasien hervor, wo sich der Pic-G. bis ins östliche Finnland erstreckt und ein Analogon am Stillen Ozean besitzt, während sich der LP-G. über das ganze kontinentale Nord-sibirien ausdehnt. Während sich in Nordosteuropa nach C a j a n d e r (1909) eine sehr klare Grenzlinie zwischen den beiden Gürteln findet, so ist in den Alpen diese Begrenzung in mancher Hinsicht viel weniger ausgeprägt, besonders was die Hochstauden-, Alluvial- und Moorvegetation anbelangt, da zahlreiche der charakteristischen Arten dieser lokalbedingten Assoziationen des LP-G. in den Alpen fehlen. Die lokalbedingte Vegetation der boreal-subalpinen Gürtelserie, wie sie uns in den Gebirgen Mitteleuropas in den verschiedenen Typen der Bergföhrenwälder, der Hochstaudenfluren, der *Alnus viridis*-Gebüsche, der Quellfluren und Hochmoore entgegentritt, trägt im wesentlichen einen gemeinsamen Charakter und läßt sich weder dem einen noch dem anderen der beiden Gürtel zuordnen. Wenn wir das Vorkommen des LP-G. und des Pic-G. im Untersuchungsgebiet betrachten, so ergibt sich aus den eben genannten Gründen die folgende Verteilung:

Vorkommen der boreal-subalpinen Nadelwald-G. im Untersuchungsgebiet:  
LP-G. In wirklich charakteristischer Ausbildung fehlend.  
Pic-G. *Hylocomieto-Piceetum*.  
Bizonale Typen: *Pinetum Mugi jurassicum*, *Vaccinio uliginosi-Pinetum*,  
*Sphagnion*, *Adenostyilion*.

### B o r e o m e r i d i o n a l - m o n t a n e G ü r t e l s e r i e

#### *Quercus Robur-Calluna-Gürtel* (QC-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): *Acidiphiles Querceto-Betuletum*.

Lokalbedingte Vegetation: Primäre *Calluna-Sarothamnus-Heiden*, *Corynephorretum*, *Auenwald-*, *Flachmoor-* und *Teichschlammgesellschaften* usw.

± zonale Arten: In regionaler Veg.: *Holcus mollis*, *Scilla non-scripta*, *Hypericum pulchrum*, *Digitalis purpurea* usw.

In lokalbedingter Veg.: Aus den Heiden: *Genista anglica*, *Erica cinerea*; aus den *Corynephoreten*: *Spergula Morisonii*, *Teesdalia nudicaulis*; aus den Mooren: *Hypericum helodes*, *Anagallis tenella* usw.

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: *Querceto-Betuletum*, vermischt mit dem Qp-G. in der *Quercus petraea-Lathyrus niger*-Ass.

Geographische Gliederung: Nordatlantisch-(boreal-boreomeridionales), Südatlantisch-(submeridionales) Teilgebiet.

#### *Fagus-Abies-Gürtel* (FA-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): *Fagetum silvaticae* «typicum», *Fagetum silvaticae elymetosum*, *Abieto-Fagetum*.

Lokalbedingte Vegetation: Sesleriето-Fagetum, Phyllidito-Aceretum, Ace-reto-Fraxinetum, Alnetum incanae usw.

± zonale Arten: In regionaler Veg.: *Abies alba*, *Festuca silvatica*, *Elymus europaeus*, *Fagus silvatica*, *Dentaria* div. spec. usw.

In lokalbedingter Veg.: *Acer Pseudoplatanus*, *Lunaria rediviva*, *Veronica montana* usw.

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: Hauptmasse der natürlichen Wälder.  
Geographische Gliederung: Südeuropäisch-montanes und Mitteleuropäisches Teilgebiet.

*Quercus-Tilia-Acer-Laubmischwald-Gürtel* (QTA-G.)

Regionalbedingte Klimax ((Hauptzönosen): Mitteleuropa: Querceto-Carpinetum.

Osteuropa: entsprechende Laubmischwälder.

Lokalbedingte Vegetation: Tiliето-Asperuletum (in Südosteuropa wohl auch Klimax), Quercetum sessiliflorae, Coryletum, Alneto-Carpinetum.

± zonale Arten: In regionaler Veg.: *Dactylis Aschersoniana*, *Convallaria majalis*, *Carpinus Betulus*, *Tilia* div. spec., *Ulmus* div. spec., *Viola mirabilis* usw.

In lokalbedingter Veg.: Aus dem Alneto-Carpinetum: *Ranunculus auricomus coll.* usw.

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: Querceto-Carpinetum-Klimax, Alneto-Carpinetum der Tieflagen; an Berghängen Quercetum sessiliflorae, vermischt mit dem FA-G. im Cariceto-Fagetum, Bupleurum longifolium-Fagetum und Querceto-Carpinetum fagetosum.

Geographische Gliederung: Osteuropäisch-russisches, Südosteuropäisch-montanes, Mitteleuropäisches Teilgebiet.

*Pulsatilla-Waldsteppen-Gürtel* (PW-G., vgl. auch S. 131 ff.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Mitteleuropa: fehlend.

Osteuropa und Westsibirien: Quercetum- und Betuletum brachypodietosum (Steppenwälder), Festucetum sulcatae (Wiesensteppen).

Lokalbedingte Vegetation: Pinetum silvestris (Kiefernsteppenwälder), *Koeleria glauca*-Sandsteppe, Hügel- bzw. Felsensteppen (diese bis Mitteleuropa). Ferner in Osteuropa und Sibirien: Alluvialwälder mit *Bromus inermis*-Unterwuchs, Alluvialsümpfe usw.

± zonale Arten: In regionaler Veg.: *Pulsatilla* Sekt. *Campanaria*; *Filipendula hexapetala*, *Campanula glomerata*, *Crepis praemorsa* usw.

In lokalbedingter Veg.: Aus der Sandvegetation: *Koeleria glauca*, *Dianthus arenarius*, *Gypsophila fastigiata*; aus den Alluvialsümpfen: *Veronica longifolia*, *Cnidium venosum* usw.

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: Pineto-Cytisetum nigricantis, Pinetum silvestris jurassicum, Pinetro-Molinietum litoralis, immer aber durchdrungen von Arten des Qp-G. und QTA-G. und vielen azonalen Spezies.

Geographische Gliederung: Sibirisches, Sarmatisches, Süd-mitteleuropäisches Relikten-Teilgebiet.

In der boreomeridionalen Gürtelserie finden wir eine viel ausgeprägtere Differenzierung der Vegetation und Flora in eine Ausbildung der ozeanischen und eine solche der kontinentalen Gebiete

als in der arktisch-alpinen und boreal-subalpinen Gürtelserie. Von Westen nach Osten schließen sich an den atlantischen QC-G. der FA-G. und QTA-G. und endlich der eurosibirisch-kontinentale PW-G.

### Submeridional-colline Gürtelserie

#### *Quercus pubescens* Gürtel (Qp-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Quercetum pubescentis, Orneto-Ostryetum, Querceto-Castanetum (Trockenwälder).

Lokalbedingte Vegetation: Föhrenwälder auf extremen Kalk- oder Serpentinböden, an Felshängen Trockenrasen und Felsfluren (Shibljaks und Gariden).

± zonale Arten: In regionaler Veg.: *Quercus pubescens*, *Quercus Cerris*, *Ostrya carpinifolia*, *Prunus Mahaleb*, *Colutea arborescens* usw.

In lokalbedingter Veg.: *Melica ciliata*, *Fumana vulgaris*, *Trinia glauca* usw.

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: Querceto-Lithospermetum, Querceto-Buxetum, Teucrieto-Xerobrometum, ferner vermischt mit anderen Elementen auch im Sesleriето-Festucetum glaucae.

Geographische Gliederung: Westsubmediterranes, Ostsubmediterranes, Mitteleuropäisches Relikten-Teilgebiet.

#### *Stipa-Steppen-Gürtel* (St-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Lockerwüchsige Stipa-Wiesensteppe und krautarme Stipa-Steppe.

Lokalbedingte Vegetation: Sand- und Felsensteppen, Salzsümpfe und halophile Alluvialvegetation.

± zonale Arten: In regionaler Veg.: *Stipa capillata*, *Stipa Lessingiana*, *Stipa stenophylla*, *Alyssum desertorum* usw.

In lokalbedingter Veg.: Aus den Sandsteppen: *Onobrychis arenaria*; aus den Felssteppen: *Avena desertorum*, *Amygdalus nana*, *Seseli Hippomarathrum* usw.

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: Fehlend. Nur einzelne und zum Teil anthropochore Arten.

Geographische Gliederung: Sibirisches, Pontisches, Kleinasiatisch-armenisches, Mitteleuropäisches Relikten-Teilgebiet.

### Meridionale Gürtelserie

Zwischen der Flora der meridionalen Gürtelserie und unseren *Bromus erectus*-Wiesen bestehen nur geringe Beziehungen, weshalb ich hier nicht näher auf die Gliederung jedes einzelnen Gürtels eingehen kann. Ihre räumliche Anordnung und Verteilung ist aus den Abb. 4 und 5 ersichtlich. Von allen diesen Vegetationsgürteln ist für uns einzig der *Quercus Ilex*-Gürtel (Qi-G.) und der mediterrane Gebirgssteppen-Gürtel (MG-G.) von etwas größerer Bedeutung.

*Quercus Ilex-Gürtel* (Qi-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): *Quercetum Ilicis*, *Quercetum cocciferae* (Hartlaubwälder).

Lokalbedingte Vegetation: Primäre Macchien oder Garrigues (Rosmarinus- und Cistus-Heiden), alle sekundär infolge der Zerstörung der Wälder stark ausgedehnt. Ferner charakteristische Felsfluren, Auen- und Strandvegetation sowie Flachmoore.

± zonale Arten: In regionaler Veg.: *Quercus Ilex*, *Quercus coccifera*, *Quercus Suber*, *Arbutus* div. spec., *Phylliraea* div. spec., *Pistacia* div. spec. usw. In lokaler Veg.: Macchien: *Cistus* div. spec., *Rosmarinus*, *Lavandula* usw.; in Auen: *Cercis siliquastrum*, *Nerium Oleander*; in Strandvegetation: *Pancratium maritimum*, *Romulaea* div. spec. usw.

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: Vollständig fehlend.

Geographische Gliederung: Westmediterranes, Ostmediterranes Teilgebiet.

*Mediterraner Gebirgssteppen-Gürtel* (MG-G.)

Regionalbedingte Klimax (Hauptzönosen): Lockere Rasen von *Sesleria*- und *Festuca*-Arten.

Lokalbedingte Vegetation: *Alopecurus Gerardi*-Rasen, ausgedehnte Schutt- und Felsfluren usw.

± zonale Arten: In regionaler Veg.: Zahlreiche Arten aus den Gattungen: *Minuartia*, *Scleranthus*, *Iberis*, *Alyssum*, *Helianthemum*, *Viola*, *Trinia*, *Asperula*, *Hedraeanthus* usw.

In lokalbedingter Veg.: In den *Alopecurus Gerardi*-Rasen tiefgründigerer Böden zahlreiche Geophyten, namentlich auch aus der Gattung *Crocus*.

Vorkommen im Untersuchungsgebiet: Im *Seslerieto-Festucetum glaucae* vereinzelt Arten.

Geographische Gliederung: Westmediterranes, Ostmediterranes, Vorderasiatisches Teilgebiet.

Der MG-G. löst die arktisch-alpinen Gürtel in der baumlosen Oreophytenstufe der mediterranen Gebirge ab (in den nördlichen Teilen über dem FA-G., in den südlichen Teilen über dem mediterr. Koniferen-Gürtel, C-G.). Sowohl in der submeridionalen als auch in der meridionalen Gürtelserie finden wir von West nach Ost eine sehr ausgeprägte Veränderung in der Vegetation, die uns aus den laubwerfenden Trockenwäldern in die *Stipa*-Steppe führt, bzw. von den Hartlaubwäldern in die Halbwüstengebiete.

Aus der Unterscheidung von zonalen, bizonalen und azonalen Arten erkennen wir, daß es ganz unmöglich ist, alle Vertreter unserer Wiesenflora bestimmten Vegetationsgürteln zuzuteilen. Von einer Gürtelzugehörigkeit können wir höchstens bei zonalen Spezies sprechen. Genau das gleiche gilt auch, wenn wir die Verbreitung der Vegetationstypen innerhalb der verschiedenen Gürtel verfolgen. Wir beobachten dabei zahlreiche lokalbedingte Pflanzen-

gesellschaften, welche ohne große Veränderung durch verschiedene Vegetationsgürtel verbreitet sind, so daß wir sie ebenfalls als azonale bezeichnen müssen. Neben azonalen Arten wachsen in derartigen Pflanzengesellschaften oft auch Spezies aus den verschiedensten Vegetationsgürteln auf engstem Raume nebeneinander, wodurch der azonale Charakter noch verstärkt wird. Im Falle solcher azonaler Assoziationen ist der Anschluß an zonal-regionale Pflanzengesellschaften und damit auch die Zuteilung zu einem bestimmten Vegetationsgürtel ausgeschlossen. Wir geben im folgenden eine kurze Übersicht über die im zweiten Abschnitt genannten azonalen Pflanzengesellschaften.

*Übersicht über die azonalen Pflanzengesellschaften*

Verlandungs- und Flachmoorgesellschaften		Phragmitetum, Magnocaricetum, Molinietum coeruleae, Caricetum Davallianae, Caricetum Hostianae, Schoenetum, Juncetum subnodulosi, Eriophoretum, Caricetum fuscae usw.
Felsfluren	Kalkfelsfluren	Kerneretum saxatilis, Caricetum brachystachidis, Leontodontetanthyllidetum usw.
	Silikatfelsfluren	ohne Angabe von Ass.
Schuttfluren	Kalkschuttfluren	Kentranthus angustifolius-Scrophularia Hoppeii-Ass., Dryopteridetum Robertianae usw.
	Silikatschuttfluren	ohne Angabe von Ass.
Trockenrasen- und Frischwiesengesellschaften		Seslerieto-Festucetum, Calamagrostidetum variaae und arundinaceae, Festucetum variaae, «Alvartriften» usw.
Waldgesellschaften		Erica-Föhrenwälder usw.
Pflanzengesellschaften des Meeresstrandes	Dünen, Sandfluren	Elymetum arenariae, Ammophiletum usw.
	Salzwiesen- und Salzschlickgesellschaften	ohne Angabe von Ass.
Pflanzengesellschaften der Kiesalluvionen		Agrostis alba-Rasen, Alluvial-Brometum, Myricaritetum usw.

Das Studium des synökologischen Verhaltens einer Spezies beginnt mit der Feststellung der Gürtelamplitude (vgl. J. Heuer, 1949). Von grundlegender Bedeutung ist dabei, daß die Veränderungen der ökologischen Ansprüche einer Art über größere Gebiete hinweg genau berücksichtigt werden; denn sehr zahlreiche Spezies mit weiter Gürtelamplitude zeigen in dieser Beziehung die interessantesten Abwandlungen. Wie wir noch sehen werden, liefern uns diese Abwandlungen zahlreiche Anhaltspunkte zu einer möglichst natürlichen Gliederung der Arealtypen. Die Voraussetzung zu solchen Untersuchungen bildet die strikte Abklärung über die Begriffe «Vegetationsgürtel» und «Klimaxkomplex» und über das delikate Verhältnis, in dem diese beiden Ausdrücke zueinander stehen. Nach E. Schmid (1923) «ist die Hauptzönose (bzw. der Vegetationsgürtel) keine genetische Einheit und hat mit dem Klimaxkomplex nichts zu tun. Sie schließt nur diejenigen lokalbedingten Biozönosen an eine regionalbedingte an, welche mit derselben direkt floristisch (bzw. arealtypisch) verwandt sind und die regionalen, physiographischen Faktoren gemeinsam haben». Der Klimaxkomplex umfaßt dagegen außer einer bestimmten regionalbedingten Klimaxvegetation auch alle zu dieser hinführenden Pionierassoziationen und lokalbedingten Dauer-gesellschaften. Zwischen dem Vegetationsgürtel und dem Klimaxkomplex besteht folgende, grundlegende Beziehung:

Von jedem Vegetationsgürtel findet sich ein geographisch umgrenzbares, zusammenhängendes Kerngebiet (Klimaxbereich) mit gürtel eigener, regionaler Klimaxvegetation. Dieses Kerngebiet löst sich an seiner Peripherie allmählich in unzusammenhängende, extrazonale Reliktengebiete auf. In diesen extrazonalen Reliktengebieten kommen Flora und Vegetation des betreffenden Gürtels nur lokalbedingt im Bereich einer gürtelfremden Klimaxvegetation, d. h. im Kerngebiet eines andern Gürtels vor. Die extrazonalen Relikte sind immer auf extreme, lokalbedingte Standorte beschränkt und zudem noch mit zahlreichen anderen Elementen vermischt (vgl. auch Walter, 1943).

So erklärt sich bei manchen Arten die Abwandlung der ökologischen Ansprüche, die ich an Hand einer graphischen Darstellung über die synökologische Amplitude einer wichtigen Art der *Bro-*

*mus erectus*-Wiesen, von *Trifolium montanum* näher erläutern möchte (vgl. Abb. 21, die nähere Erklärung der Darstellung findet sich S. 282/83). Halten wir uns in diesem Zusammenhang nur an die primäre Verbreitung von *Trifolium montanum*, so entnehmen wir aus Abb. 21 die starke Häufung im Kerngebiet des PW-G., wo die Art im Klimax der dichtrasigen Wiesensteppe und der lichten Steppenwälder auf Tschernosem oder degradiertem Tschernosem sehr häufig ist (Verbreitungszentrum) und nebenbei auch in verschiedenen lokalbedingten Vegetationstypen des Gürtels gedeiht wie in felsigen «Hügelsteppen» oder in feuchten Alluvialwäldern. Von hier aus geht die Pflanze, viel seltener werdend, in Vegetationstypen über, welche zu den südlich und südwestlich an den PW-G. grenzenden St-G. und Qp-G. gehören. Nach Westen hin lockert sich das Kerngebiet des PW-G. gegen die europäischen Laubwälder, nach Norden gegen die boreale Taiga hin auf, die Siedlungen werden reliktsch und sind auf lokalbedingte, extreme Standorte beschränkt. Ganz so verhält sich auch *Trifolium montanum*, wenn wir von seiner starken sekundären Ausbreitung auf den zentraleuropäischen Magerwiesen absehen. In Mitteleuropa treffen wir *Trifolium montanum* primär innerhalb des Klimaxbereiches von FA-G. und QTA-G. nur selten an. Es gedeiht in Kiefernsteppenwäldern, an sehr steilen Nagelfluh- und rutschigen Mergelhängen, an felsigen Halden über Kalk- und Kreidefels, meistens in extrazonalen Relikten des PW-G. und zusammen mit anderen Waldsteppenpflanzen. In Sibirien und Nordrußland dagegen dringt *Trifolium montanum* in azonaler Pioniervegetation steiler Flußböschungen usw. nordwärts weit bis in das Kerngebiet des LP-G. vor, und dementsprechend finden wir die Pflanze in den Alpen auf extremen Rasenbändern bis zur Waldgrenze hinauf. Bei *Trifolium montanum* beobachten wir demnach eine so starke Abwandlung des synökologischen Vorkommens, daß wir ein deutliches Verbreitungszentrum in regionaler Vegetation eines bestimmten Gürtels ablesen können. Im Falle von *Trifolium montanum* liegt es im PW-G., so daß wir diese Spezies trotz weiter Verbreitung zu den zonalen Arten dieses Vegetationsgürtels rechnen können. Andere Arten dagegen, z. B. *Saponaria Ocymoides* (vgl. Abb. 27), gehen durch die Kerngebiete vieler Gürtel hindurch, ohne den Standort zu wechseln. Sie sind als edaphische

Spezialisten durch ihr ganzes Verbreitungsgebiet immer an die gleichen Lokalitäten gebunden und zeigen demnach eine besonders charakteristische Azonalität (vgl. S. 193).

Aus dem vorigen Beispiel ersehen wir deutlich, daß wir die Reliktstellen im Gebiete unserer Laubwald-Gürtel, seien es nun Überreste borealer Taigavegetation oder kontinentaler Steppen oder submediterraner Trockenwälder, nicht ohne weiteres mit der Vegetation der Kerngebiete der betreffenden Vegetationsgürtel gleichsetzen können. Dazu sind die ökologischen Bedingungen zu verschieden und die Durchmischung von verschiedenen Elementen im Laufe der historischen Entwicklung zu groß. Nicht nur in der rein geographisch-topographisch erfaßbaren Auflockerung der Siedlungen, sondern auch in der Abwandlung im synökologischen Verhalten zeigt sich bei vielen zonalen Spezies ein höchst charakteristisches «Verbreitungsgefälle», das wir mit der Feststellung der Gürtelamplitude allein noch nicht erfassen. Dieses Verbreitungsgefälle wechselt von Art zu Art, und seine Kenntnis gibt uns in sehr zahlreichen Fällen weitverbreiteter Spezies wertvolle Anhaltspunkte zur Erforschung des Verbreitungszentrums.

*d) Der Reaktionstyp gegenüber den anthropogenen Einflüssen*

Die Verbreitung aller Arten wird nur dann wirklich verständlich, wenn wir uns über das Verhältnis des ursprünglichen und des kulturbedingten Teiles ihres Areales Rechenschaft ablegen (vgl. z. B. Wulff, 1932). Es wird wohl kaum jemand bezweifeln, daß dem spontanen Vorkommen eine ganz andere pflanzengeographische Wertigkeit zukommt als dem sekundär anthropogenen. Zudem verhält sich jede Art gegenüber den menschlichen Eingriffen in Vegetation und Landschaft in spezifischer Weise. Die Zusammensetzung der sekundären Vegetation wird dadurch grundlegend mitbestimmt. Mit dem Einfluß der Kultur auf die Pflanzenverbreitung hat sich wohl niemand so intensiv abgegeben wie Cjander (1909) und Linkola (1916—1921). Linkola klassifiziert die Pflanzenarten nach ihrem Verhalten zur Kultur folgendermaßen:

- A. Arten, welche in ihrem Vorkommen in einem bestimmten Gebiete aus der Kultur Vorteil gezogen haben: Hemerophilen.

Die Hemerophilen zerfallen in zwei Hauptgruppen:

a) In einem bestimmten Gebiete eingeführte Arten:

A n t h r o p o c h o r e n.

b) In einem bestimmten Gebiete ursprüngliche, hemerophile

Arten: A p o p h y t e n.

B. In einem bestimmten Gebiete wachsende, ursprüngliche Arten, deren Gesamtverbreitung von der Kultur weder nützlich noch schädlich beeinflußt worden ist: H e m e r o d i a p h o r e n.

C. In einem bestimmten Gebiete ursprüngliche Arten, deren Gesamtaufreten unter dem Einfluß der Kultur gelitten hat:

H e m e r o p h o b e n.

So klar und einfach die Klassifikation von L i n k o l a erscheinen mag, so verschieden wurden diese Begriffe von anderen Autoren aufgefaßt und verwendet und so abweichend sind auch zum Teil die Resultate der Forscher, die sich mit den Problemen über den Einfluß der Kultur auf die Flora abgegeben haben. So ist C a j a n d e r (1909) zur Auffassung gelangt, daß im Lena-Gebiet, ja im nördlichen Sibirien überhaupt, sozusagen die gesamte Wiesenflora spontan sei. Dieser Gegensatz zu den späteren Untersuchungen seines Schülers L i n k o l a im Ladoga-Gebiet, der eine ansehnliche Zahl von Anthropochoren beobachtete, läßt sich wohl dadurch erklären, daß in Sibirien die Kultureinflüsse erst seit kurzer Zeit in größerem Umfang eingesetzt haben. Um so erstaunlicher ist es aber, wenn J o h. K r a u s e (1936) in dem alten Kulturgebiet Mitteleuropas auf den Wiesen viel weniger Anthropochoren findet als L i n k o l a in dem viel jüngeren Finnlands.

Da in Mitteleuropa zu solchen Untersuchungen wesentlich kompliziertere Verhältnisse vorliegen als im Osten Skandinaviens, ist es hier notwendig auf einige dieser Fragen zurückzukommen. Wir beginnen dabei zuerst mit der Frage nach der Spontaneität einer Pflanze in einem bestimmten Gebiete. In einem Gebiet mit junger oder extensiver Kultivierung, wo es noch reichlich unbeeinflusste Vegetation gibt, ist diese Frage relativ einfach und sauber zu beantworten. Pflanzen, die dort wirklich in unbeeinflusster Vegetation vorkommen, sind einfach als spontan zu bezeichnen. In einem Gebiet dagegen mit alter und intensiver Kultur und nur ganz vereinzelten unbeeinflussten Stellen, wie in Zentraleuropa, scheint es dagegen fast ausgeschlossen, an diese Probleme heranzutreten.

Trotzdem wird aber niemand behaupten, daß z. B. *Anemone nemorosa* oder *Asperula odorata* nicht ursprüngliche Pflanzen unserer Laubwälder seien. Was die Wälder anbelangt, so dürfen wir auch mit Recht annehmen, daß in unseren Gegenden alte Laubhochwälder den natürlichen Zustand noch recht gut repräsentieren, wenn sie auch forstlich durchwirtschaftet sind. Pflanzen, die in solcher Vegetation regelmäßig und mit guter Vitalität auftreten, sind daher in allen Fällen als spontan zu bezeichnen (vgl. auch Linkola). Ferner ist es auch nicht der Fall, daß im Jura sozusagen unbeeinflusste Waldstücke völlig fehlen. An den Steilhängen der höheren Ketten gibt es Bergföhren-, Hochstauden- und Bergahornwälder, in denen die anthropogenen Einflüsse sicher äußerst gering sind. Gerade an solchen Orten stößt man öfters auf ursprüngliche Standorte gemeinster Wiesenpflanzen, in den Hochstaudenwäldern z. B. von *Polygonum Bistorta*, *Chaerophyllum silvestre*, *Hieracium Sphondylium* u. a.

Nun sind aber die meisten Arten unserer hemerophilen Wiesenflora keine Pflanzen des schattigen Waldbodens, sondern ihre ursprünglichen Standorte liegen in den primären Rasenkomplexen und lichten Buschwäldern extremer Steilhänge, auf grobkiesigen Alluvionen, an Felswänden und auf Geröllhalden, an Ufern von Waldbächen, an Flüssen und Seen, in Auenwäldern, Sümpfen und Mooren. Meist handelt es sich um extreme Böden, die an manchen Stellen noch bis heute infolge der niedrigen Produktivität relativ wenig oder überhaupt nicht bewirtschaftet worden sind. Das will zwar nicht heißen, daß die Kultur auf solche Orte keinen Einfluß ausgeübt hat. Wenn wir den Grad ihrer Ursprünglichkeit prüfen, so sind dabei die folgenden Kriterien maßgebend: Meistens sind ursprüngliche Lokalitäten durch das Vorkommen stark hemerophober Arten ausgezeichnet (z. B. *Festuca amethystina*, *Cypripedium calceolus*, *Arabis pauciflora*). Ferner ist auch das Auftreten von besonderen Rassen und Neoenendemismen höchst charakteristisch (vgl. E. Schmid, 1936). Überdies besitzen solche ursprüngliche Vegetationsflecken eine heterogene, nur ihnen eigentümliche Reliktflora. Diese Charaktere geben zusammen mit Beobachtungen über die Bodenentwicklung und Sukzession eine gute Grundlage zur Unterscheidung von einigermaßen spontaner und von beeinflusster Vegetation.

Einen großen Grad der Ursprünglichkeit zeigen im Jura die gut ausgebildeten Fels- und Schuttfluren, ferner auch die S. 18 ff. beschriebenen primären Rasenkomplexe und die sie umgebenden Kiefernsteppenwälder, Eichenbuschwälder und lichten Buchenwälder. Arten, die zufällig nur einmal an solchen Lokalitäten vorkommen, sind aber noch lange nicht als sicher spontan zu bezeichnen. Deshalb ist es bei allen diesen Studien nötig, die Häufigkeit des Vorkommens einer Art bei verschiedenen starken Kultureinflüssen zu beobachten, woraus sich weitere Hinweise zur Entscheidung über ihr ursprüngliches Vorkommen ergeben (vgl. Linkola, 1916). Besonders schwierig ist die Untersuchung der Spontaneität an Flußufern, Kiesalluvionen, auf Flachmooren usw. In manchen Fällen ist heute eine sichere Entscheidung über die Spontaneität im Untersuchungsgebiet nicht mehr möglich, denn immer ist auch die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß Pflanzen sekundär, von kulturbedingter Vegetation aus, an solche ursprüngliche Orte gelangen konnten, sich ansiedelten und später ganz den Eindruck spontaner Arten erwecken.

Die Beantwortung der Frage, ob eine Pflanze in einem bestimmten Gebiete urwüchsig oder nicht urwüchsig sei, hängt auch in hohem Maße davon ab, wie homogen und wie groß das gewählte Untersuchungsgebiet ist. J o h. K r a u s e (1936) betont mit Recht, daß das Untersuchungsgebiet nicht zu klein sein dürfe, worin wir ihm völlig beistimmen, da auch alle Standorte mit lokalbedingter Vegetation wie Moore, Ufer, Alluvionen, Felsabhänge usw. darin enthalten sein müssen. Gerade mit der Tatsache, daß Linkola und S i m m o n s (1912) sehr kleine Untersuchungsgebiete wählten, bringt K r a u s e deren große Anthropochorenprozentage in Zusammenhang. Andererseits sollte aber das Gebiet in bezug auf das Allgemeinklima und demnach auch hinsichtlich der Klimaxvegetation möglichst einheitlich sein, was Krause in seiner Studie außer acht läßt. Der Jura entspricht allerdings dieser Forderung auch nicht völlig, obwohl der FA-G. die Vegetation fast überall beherrscht; denn zwischen dem Querceto-Carpinetum, der Klimax der tiefsten Lagen und dem schon stark subalpin anmutenden Rumiceto-Fagetum des Hochjuras bestehen beträchtliche Unterschiede. Streng genommen, können viele subalpin-alpine Arten, welche auf den Gipfeln der südlichen Ketten an vielen Stellen völlig ursprünglich ge-

deihen, in den tieferen Lagen z. B. des Basler und Aargauer Juras nicht mehr als sporadisch gelten. Dagegen sind im Jura die meisten der vorhin erwähnten, lokalbedingten Vegetationstypen reichlich vorhanden. Es fehlen die Erlenbrüche, die heute fast alle zerstört sind und namentlich die Sandfluren und Silikatfelsfluren, die erst in größerer Entfernung vom Untersuchungsgebiet auftreten.

Wichtiger noch als die Frage nach der Spontaneität einer Art in einem kleinen, abgegrenzten Gebiet ist die Feststellung, in welchen Vegetationstypen die betreffende Pflanze innerhalb ihres Gesamtareals ursprünglich vorkommt. Erst die Kenntnis der primären Assoziationszugehörigkeit innerhalb des ganzen Verbreitungsgebietes einer Pflanze gibt uns Aufschluß über das Verhältnis zwischen ihrem primären und sekundären Areal. Dieses Verhältnis aber verdeutlicht in zahlreichen Fällen, das schon S. 62 besprochene «Verbreitungsgefälle» einer Art und dient somit als wertvoller Hinweis auf das Verbreitungszentrum. Leider wurde bis heute diesen wichtigen Grundlagen der Pflanzengeographie viel zu wenig Beachtung geschenkt, wohl darum, weil die Vegetation weiter Gebiete vom Menschen allzu stark umgewandelt worden ist. Und doch kann der Einfluß der Kultur auf die Verbreitung der Pflanzen letztlich nicht aus kleinen und zu solchen Untersuchungen gerade günstigen Gebieten verstanden werden, so notwendig solche Einzeluntersuchungen an und für sich sind.

Im folgenden müssen wir uns klar sein, daß der Gegensatz zwischen Anthrochoren und Apophyten im Hinblick auf die Gesamtverbreitung der Arten wegfällt. In bezug auf das ganze Areal sprechen wir nur von hemerophilen Arten, d. h. von solchen, die sich unter dem Einfluß der Kultur ausgebreitet haben. Es sei hier von vornherein hervorgehoben, daß die Resultate solcher Untersuchungen namentlich bei den im stärksten Grade hemerophilen Arten unserer Wiesenflora eine gewisse Unvollständigkeit nicht übersteigen können. Trotzdem liefern derartige Nachforschungen in vielen Fällen interessante Hinweise. Wichtig ist auch, daß das Alter und die Art der Kultureinflüsse von Gebiet zu Gebiet wechseln. Sogar ein und derselbe menschliche Eingriff übt von Vegetationsgürtel zu Vegetationsgürtel eine andere Wirkung auf die Zusammensetzung der Pflanzendecke aus.

*Knappe Übersicht über die Kultureinflüsse in den verschiedenen Vegetationsgürteln (Kerngebiete)*

Arktisch-alpine Gürtelserie

*Carex-Elyna-Gürtel*

Kultureinflüsse: Im ganzen Areal des Gürtels relativ schwach, von geringer Auswirkung auf die Vegetation. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation vorherrschend.

Wirtschaftsformen: Regelmäßige Bewirtschaftung fehlend.

Halbkulturpflanzengesellschaften: Mit Ausnahme der Vegetation halbnatürlicher Läger fehlend.

Unkrautgesellschaften: Nur fragmentarisch, meist Arten die auch in ursprünglicher Vegetation häufig sind.

*Vaccinium uliginosum-Loiseleuria procumbens-Gürtel*

Kultureinflüsse: Schwach bis mäßig, gebietsweise auch stärker, oft nur von geringer Auswirkung auf die Vegetation. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation im ganzen Areal des Gürtels große Flächen einnehmend.

Wirtschaftsformen: In großen Teilen extensive, selten intensive Graswirtschaft.

Halbkulturpflanzengesellschaften: Vorwiegend magere Weiderasen (in den Alpen z. B. Nardus-Weiden, Festuca rubra-Rasen), seltener Fettwiesen (z. B. Poa alpina-Bestände).

Unkrautgesellschaften: Vorwiegend fragmentarisch, gut ausgebildet nur die Vegetation von Viehlägern (z. B. Rumicetum alpini).

Boreal-subalpine Gürtelserie

*Larix-Pinus cembra-Gürtel*

Kultureinflüsse: Verschieden stark. Im alpinen Teilgebiet stark, einigermaßen ursprüngliche Vegetation zurückgedrängt, im eurasiatisch-boreal-kontinentalen vielfach sehr jung, einigermaßen ursprüngliche Vegetation vielerorts noch große Flächen einnehmend.

Wirtschaftsformen: Extensive und intensive Graswirtschaft, seltener Ackerbau.

Halbkulturpflanzengesellschaften: Magere und fette Mähewiesen und Weiderasen (in den Alpen z. B. Nardus-Weiden, Festuca rubra-Rasen, Trisetum flavescens-Fettwiesen, in Sibirien z. B. verschiedene, sekundäre Alluvialwiesen), Moore.

Unkrautgesellschaften: Relativ artenarm, gut ausgebildet die Vegetation von Viehlägern (z. B. Rumicetum alpini), ferner Kahlschlag-, gebietsweise auch Ackerunkrautgesellschaften.

*Picea-Gürtel*

Kultureinflüsse: Mässig bis stark. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation zurückgedrängt.

Wirtschaftsformen: Extensive und intensive Graswirtschaft, Ackerbau fast fehlend.

**Halbkulturpflanzengesellschaften:** Magere und fette Weiderasen und Mähewiesen (in den Alpen entsprechende Gesellschaften wie im LP-G.).

**Unkrautgesellschaften:** Artenarm, gut ausgebildet die Vegetation von Viehlägern (in den Alpen dem LP-G. entsprechend), ferner Kahlschlaggesellschaften.

## B o r e o m e r i d i o n a l - m o n t a n e G ü r t e l s e r i e

### *Quercus Robur-Calluna-Gürtel*

**Kultureinflüsse:** S e h r s t a r k. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation meist nur an beschränkten Punkten, gebietsweise auf wenige extreme Standorte zurückgedrängt.

**Wirtschaftsformen:** Extensive und intensive Graswirtschaft, Ackerbau zurücktretend.

**Halbkulturpflanzengesellschaften:** Sekundäre, magere Zwergstrauchheiden (Calluna-Sarothamnus-Heiden), magere Rasen (z. B. Nardus-Galium saxatilis-Weiden saurer Böden, Bromion-Rasen basischer Böden), Flachmoore, Sandfluren (z. B. sekundäres Corynephorretum), Fettweiden und Fettwiesen (z. B. Cynosuretum, Festuca-Agrostis-Bestände).

**Unkrautgesellschaften:** Besonders gut ausgebildet azidiphile Ackerunkrautgesellschaften (z. B. Parvojuncteten).

### *Fagus-Abies-Gürtel*

**Kultureinflüsse:** S t a r k. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation weit zurückgedrängt.

**Wirtschaftsformen:** Vorwiegend intensive, seltener extensive Graswirtschaft, verbreiteter Ackerbau.

**Halbkulturpflanzengesellschaften:** Fettwiesen und Fettweiden (Arrhenatheretum, Trisetetum, Lolieto-Cynosuretum), magere Wiesen und Weiden stark zurücktretend (z. B. Festuca rubra-Rasen, Mesobromion-Rasen, Nardus-Weiden, Calluna-Genista-Heiden), Flach- und Gehängemoore (z. B. Molinietum coeruleae, «Molinia-Rietwiesen», Geranieto-Filipenduletum).

**Unkrautgesellschaften:** Azidiphile und basiphile Ackerunkrautgesellschaften und nitrophile Ruderalgesellschaften, jedoch alle weniger gut ausgebildet als im QTA-G. und PW-G., gut dagegen die Kahlschlaggesellschaften.

### *Quercus-Tilia-Acer-Laubmischwald-Gürtel*

**Kultureinflüsse:** S t a r k. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation weit zurückgedrängt.

**Wirtschaftsformen:** Vorwiegend Ackerbau, verbreitete intensive, seltener extensive Graswirtschaft.

**Halbkulturpflanzengesellschaften:** Fettwiesen und Fettweiden (z. B. Arrhenatheretum, Lolieto-Cynosuretum), magere Wiesen und Weiden stark zurücktretend (z. B. Bromion- und Festucion-vallesiacae-Rasen, im Norden Alvartriften und Laubwiesen, Flach- und Gehängemoore (wie im FA-G.).

**Unkrautgesellschaften:** Basiphil-thermophile Ackerunkraut- und nitrophile Ruderalgesellschaften stärker ausgebildet als im FA-G., Kahlschlaggesellschaften.

### *Pulsatilla-Waldsteppen-Gürtel*

**Kultureinflüsse:** V e r s c h i e d e n s t a r k, teilweise auch von geringerer Auswirkung als in den Laubwald-Gürteln. Im sarmatischen Teilgebiet

- einigermaßen ursprüngliche Vegetation stark zurückgedrängt, im sibirischen noch sehr verbreitet.
- Wirtschaftsformen: Vorwiegend Ackerbau, Graswirtschaft ohne Düngung.
- Halbkulturpflanzengesellschaften: Sekundäre, gemähte und beweidete Wiesensteppen (*Festucetum sulcatae*).
- Unkrautgesellschaften: Besonders gut ausgebildet basiphil-xerophile Ackerunkraut- und nitrophil-xerophile Ruderalgesellschaften.

### Submeridional-colline Gürtelserie

#### *Quercus pubescens-Gürtel*

- Kultureinflüsse: Sehr stark. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation nur an beschränkten Punkten.
- Wirtschaftsformen: Vorwiegend Ackerbau und Weinbau. Extensive und intensive Graswirtschaft.
- Halbkulturpflanzengesellschaften: Trockenbuschgesellschaften (z. B. *Buxetum*) und Trockenrasen (z. B. *Xerobromion*), d. h. sekundäre Gariden oder Shibljaks. Fettwiesen weniger ausgedehnt (*Arrhenatheretum*), sekundäre Flachmoore.
- Unkrautgesellschaften: Besonders gut ausgebildet basiphil-xerophile Ackerunkraut- und nitrophil-xerophile Ruderalgesellschaften.

#### *Stipa-Steppen-Gürtel*

- Kultureinflüsse: Verschieden stark, im allgemeinen von relativ geringer Auswirkung. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation zurückgedrängt.
- Wirtschaftsformen: Ackerbau, extensive Graswirtschaft.
- Halbkulturpflanzengesellschaften: Beweidete Sekundärsteppen.
- Unkrautgesellschaften: Besonders gut ausgebildet nitrophil-halophile Ruderalgesellschaften.

### Meridionale Gürtelserie

#### *Quercus Ilex-Gürtel*

- Kultureinflüsse: Sehr stark. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation nur an beschränkten Punkten und meist auf wenige extreme Standorte zurückgedrängt.
- Wirtschaftsformen: Vorwiegend Gartenkultur, Ackerbau; Graswirtschaft zurücktretend.
- Halbkulturpflanzengesellschaften: Hartlaubgebüsche, Cistus- und Rosmarinheiden, d. h. sekundäre Garriguen und Macchien. Therophytengesellschaften, sekundäre Flachmoore.
- Unkrautgesellschaften: Besonders gut ausgebildet basiphil-xerophile Ackerunkraut- und nitrophil-xerophile Ruderalgesellschaften.

#### *Mediterraner Gebirgssteppen-Gürtel*

- Kultureinflüsse: Im ganzen Areal schwach bis mäßig und nur von relativ geringer Auswirkung auf die Vegetation. Einigermaßen ursprüngliche Vegetation große Flächen einnehmend.
- Wirtschaftsformen: Extensive Graswirtschaft.
- Halbkulturpflanzengesellschaften: Noch wenig bekannt.

Der obigen Übersicht entnehmen wir verschiedene Gesetzmäßigkeiten, die wir bei der Unterscheidung von ursprünglicher und kulturbedingter Verbreitung von Pflanzen berücksichtigen müssen. Wir heben zunächst die ausgesprochene Azonalität der Unkraut- aber auch mancher Halbkulturpflanzengesellschaften hervor. Ferner hat sich das Areal vieler Pflanzengesellschaften, die primär nur auf extreme Lokalstandorte beschränkt waren, sekundär stark vergrößert. Ein Vergleich mit den S. 53 ff. geschilderten primären Assoziationen der einzelnen Vegetationsgürtel gibt dafür gute Beispiele: Sekundäre *Calluna-Sarothamnus*-Heiden und sekundäre *Cistus*- und *Rosmarin-Macchien*. Auch viele Wiesensteppen sind als sekundäre Wiesensteppen auf weiten Flächen durch Rodung an die Stelle primärer Waldsteppen getreten usw. Bei allen diesen Pflanzengesellschaften übertrifft die heutige Ausdehnung die primäre bei weitem.

Ebenso wichtig ist auch, daß ein und dieselbe Wirtschaftsform im einen Gürtel eine sehr große Umwälzung der Flora in einem anderen Gürtel eine wesentlich geringere ausüben kann. So finden wir auf den ungedüngten Mähwiesen im Bereich des QTA-G. und FA-G. nur einen ganz geringen Prozentsatz von Spezies aus den standortsgemäßen Laubwäldern, während wir in den Wiesensteppen (PW-G.) Osteuropas und Sibiriens bei entsprechender Bewirtschaftung noch einen sehr hohen Anteil der Arten wenig beeinflusster oder ursprünglicher Steppen und Steppenwälder antreffen.

Unser Überblick über die Kultureinflüsse in den verschiedenen Vegetationsgürteln zeigt von Gürtel zu Gürtel eine stark wechselnde Intensität und Auswirkung. Die Feststellung des ursprünglichen Vorkommens von Arten ist in der relativ schwach beeinflussten Vegetation der arktisch-alpinen und boreal-subalpinen Gürtelserie verhältnismäßig leicht, weshalb wir darüber schon recht gut unterrichtet sind (vgl. die schon zitierten Arbeiten). Viel schwieriger ist diese schon in den boreomeridionalen Laubwald-Gürteln, worüber wir nur ungenügende Angaben besitzen. Deshalb sah ich mich veranlaßt, während der Jahre 1945—52 aus dem Schweizer Jura und den angrenzenden Gegenden möglichst viele Beobachtungen selber zusammenzutragen. Relativ günstig steht es mit der Beantwortung dieser Fragen im PW-G. und St-G., von wo wir

aus verschiedenen russischen Steppenreservationen und namentlich aus den wenig besiedelten Regionen Westsibiriens (vgl. z. B. A. G o r d j a g i n 1901) zuverlässige Angaben besitzen. Den größten Schwierigkeiten begegnen solche Untersuchungen im Qp-G. und Qi-G.<sup>11</sup> Der Kultureinfluß im Mittelmeergebiet, der die Vegetation zum größten Teile fast völlig umgewandelt hat, erfordert ein besonders kritisches Vorgehen bei der Verwendung von Literaturangaben. Dabei zeigt sich, daß es nicht möglich ist, das primäre und sekundäre Areal bis in alle Einzelheiten gegeneinander abzugrenzen, sondern daß wir uns darauf beschränken müssen, von allen Vegetationsgürteln allgemeine Angaben über das Verhältnis von primärem und sekundärem Vorkommen zu erhalten. Dies kann auch noch unter den heutigen Umständen bei vielen Arten einigermaßen erreicht werden.

Was für einen aufschlußreichen Einblick in die Verbreitung einer Art die Untersuchung des primären und sekundären Vorkommens bietet, können wir aus der schon im letzten Abschnitt besprochenen graphischen Darstellung der synökologischen Amplitude von *Trifolium montanum* entnehmen (vgl. Abb. 21). Wir ersehen daraus, daß im Kerngebiet des PW-G. die Pflanze sowohl in wenig beeinflusster bis ursprünglicher, als auch in stark veränderter Vegetation allgemein verbreitet ist. Wenn wir von diesen Gebieten aus das Vorkommen nach Westen hin verfolgen, so ändert sich das im Bereiche der mitteleuropäischen Laubwald-Gürtel grundlegend. Hier vermag sich *Trifolium montanum* spontan nur an ganz engbegrenzten Lokalitäten anzusiedeln, ist dagegen auf sekundären, ungedüngten Rasen wie im Osten immer noch ziemlich verbreitet. Die Abnahme ihrer allgemeinen Häufigkeit von Osten nach Westen steht deshalb in gar keinem Verhältnis zu der sehr starken Abnahme ihrer ursprünglichen Standorte. In ganz analoger Weise verändert sich das Verhältnis zwischen primärer und sekundärer Verbreitung, wenn wir die Pflanze in Sibirien, von den Waldsteppengebieten aus nach Norden hin in die boreale Taiga verfolgen (vgl. C a j a n d e r , 1903).

Auch wenn es uns nur noch in groben Zügen möglich ist, das

---

<sup>11</sup> Dr. W. Lüdi überließ mir seine zahlreichen Aufnahmen einigermaßen ursprünglicher Wälder der Apenninen-Halbinsel, welche eine wichtige Stütze für die Untersuchung der submediterranen Spezies bilden. Dafür sei ihm an dieser Stelle mein herzlicher Dank ausgesprochen.

Verhältnis zwischen dem primären und sekundären Areal zu bestimmen, tritt die große Bedeutung solcher Untersuchungen für die Chorologie am Beispiel von *Trifolium montanum* sofort in Erscheinung. Erst durch die Unterscheidung von primärer und sekundärer Verbreitung gelangt das Häufungszentrum im Waldsteppengebiet und das charakteristische Verbreitungsgefälle von dort nach Norden, Westen und Südwesten zu vollem Ausdruck.

Weiter zeigt es sich bei solchen Untersuchungen, daß der Grad der hemerophilen Ausbreitung von Art zu Art wechselt und daß wir ganz verschiedene Stufen der hemerophilen Ausbreitung unterscheiden müssen:

1. Grad: s c h w a c h e H e m e r o p h i l e n .

Im ganzen Areal überwiegen die Vorkommen in einigermaßen ursprünglicher Vegetation, und die betreffenden Arten gedeihen nur in relativ beschränktem Maße in sekundären Pflanzengesellschaften (z. B. *Geranium sanguineum*).

2. Grad: m ä ß i g e H e m e r o p h i l e n .

Neben den zahlreichen Standorten in einigermaßen ursprünglicher Vegetation finden sich ebenso viele sekundärer Natur (z. B. *Sesleria coerulea*).

3. Grad: s t a r k e H e m e r o p h i l e n .

Neben meist noch zahlreich feststellbaren spontanen Vorkommen überwiegt die Verbreitung in sekundärer Vegetation stark (z. B. *Nardus stricta*).

4. Grad: a b s o l u t e H e m e r o p h i l e n .

Die Ausbreitung durch die Kultur ist so stark, daß die primäre Verbreitung nur mit Mühe oder überhaupt nicht mehr festgestellt werden kann (z. B. *Trifolium pratense*).

Beziehen sich die Untersuchungen auf ein bestimmtes Gebiet, so gelten die gleichen Grade für die Apophyten. Auch durch die Wirtschaftsform und die Intensität der Kultur wird die sekundäre Ausbreitung zahlreicher Hemerophilen stark modifiziert, wobei sich die einzelnen Spezies wiederum ganz verschieden verhalten. Dies ist gerade bei der Untersuchung über die Herkunft und sekundäre Ausbreitung der Flora magerer, extensiv bewirtschafteter Rasen wie die *Bromus erectus*-Wiesen von ausschlaggebender Bedeutung. So verhalten sich die Arten aus der Gattung *Ophrys* gegenüber den Kultureinflüssen derartig, daß wir sie zu den mäßig oder

stark hemerophilen Spezies rechnen müssen, da in ihren Gesamtarealen das Vorkommen in sekundärer Vegetation bei weitem überwiegt. Die Intensivierung der Landwirtschaft mit vermehrter Düngung, wie sie sich in den letzten 50 Jahren in weiten Gebieten Mitteleuropas vollzog, hat heute einen großen Teil der sekundären Standorte dieser Arten im Kerngebiet der mesophilen Laubwald-Gürtel wieder ausgemerzt. Die *Ophrys*-Arten und zahlreiche andere Spezies vermochten sich bei extensiver Kultur an vielen sekundären Standorten anzusiedeln, wurden aber bei stärkerer Bewirtschaftung durch die Konkurrenz allgemein verbreiteter Wiesenpflanzen verdrängt. Diese für die Magerwiesenflora Mitteleuropas charakteristische Erscheinung trug sicher viel dazu bei, daß man in floristischen und vegetationskundlichen Untersuchungen die Magerwiesen zu Unrecht immer wieder als primäre Vegetation behandelt hat (vgl. z. B. N ä g e l i und T h e l l u n g , 1905).

Auch wenn zahlreiche Arten der Magerwiesen bei intensiverer Kultivierung und fortschreitender Düngung verschwinden, so darf diese Erscheinung keineswegs mit der Reaktion wirklich hemerophober Spezies verwechselt werden. Wir bezeichnen deshalb in der Gruppe der Hemerophilen die gegen intensivere Kultivierung empfindlichen Arten als «p s e u d o h e m e r o p h o b», im Gegensatz zu den Spezies, welche von vornherein unter dem Einfluß der Kultur zurückgehen, den eigentlichen Hemerophoben. Eine bestimmte Spezies kann in verschiedenem Maße pseudohemerophob sein. Wir unterscheiden deshalb drei Grade: s c h w a c h , m ä ß i g und s t a r k p s e u d o h e m e r o p h o b. Diese Abstufung darf jedoch nicht mit einer Skala für die Düngeempfindlichkeit hemerophiler Spezies verwechselt werden. Neben den sekundären Ausbreitungsmöglichkeiten einer Spezies, ist das Ausmaß der pseudohemerophoben Erscheinungen in hohem Maße abhängig von der Intensität der Kultureinflüsse in einem bestimmten Vegetationsgürtel. So wird z. B. in den mesophilen Laubwald-G. (QC-G., FA-G., QTA-G.) durch die äußerst intensive Bewirtschaftung aller entwaldeter Landstücke der pseudohemerophobe Rückgang zahlreicher Spezies übermäßig gefördert. Dagegen tritt im Qp-G. und Qi-G., also in den submediterran-mediterranen Trockenwaldgebieten die pseudohemerophobe Abnahme der Vorkommen selbst bei den gleichen Arten in viel geringerem Grade oder überhaupt nicht in Erschei-

nung; denn in ausgedehnten Gebieten (sekundäre Gariden, bzw. Macchien) ist eine intensivere Bewirtschaftung überhaupt nicht möglich.

L i n k o l a schließt aus seinen Studien, daß die Art und Weise des apophytischen Auftretens einer bestimmten Spezies über große Strecken hin gleich bleibe oder sich nur wenig verändere.

Sobald wir die sekundäre Ausbreitung im Zusammenhang mit dem Gesamtareal betrachten, beobachten wir, daß sich zahlreiche Arten in der sekundären Vegetation genau so wie in der primären von Vegetationsgürtel zu Vegetationsgürtel verschieden verhalten (vgl. *Trifolium montanum*, Abb. 21).

Auch innerhalb kleiner Gebiete ist die sekundäre Ausbreitung höchst eigenartigen Schwankungen unterworfen, die wir noch näher besprechen müssen. Wir betrachten an Hand der Karte in Abb. 6 die Verbreitung von *Lathyrus heterophyllus* in der Schweiz. Die primären Vorkommen beschränken sich im Jura auf sehr wenige südexponierte Kalkgeröllhalden (Pfeiffenrütifluch, Pieterlen) oder auf montan-subalpine Rasenkomplexe von *Molinia litoralis* und *Calamagrostis varia* (Wandfluh ob Grenchen). Es ist außerordentlich interessant, daß unmittelbar in der Umgebung dieser zwar zerstreuten, aber urwüchsigen Standorte, die Pflanze sozusagen überhaupt nicht in sekundärer Vegetation auftritt, während sie im Randengebiet nicht nur in vielen *Bromus erectus*-Wiesen sehr häufig ist, sondern auch den Kalkschutt längs neu entstandener Waldstraßen besiedelt und sich heute noch immer weiter aktiv ausbreitet. Dies ist besonders deshalb auffallend, weil es mir bis jetzt trotz jahrelanger Begehung des Randengebietes nicht gelungen ist, die Pflanze auch nur einmal in annähernd unbeeinflusster Vegetation aufzufinden, obwohl die entsprechenden primären Rasenkomplexe und Geröllhalden durchaus nicht fehlen. Die nächsten sicher primären Vorkommen liegen erst in der Rauhen Alb wieder in *Calamagrostis varia*-Rasen (vgl. K u h n , 1937). Noch eigenartiger vermag uns das stellenweise reichliche Auftreten in sekundären *Festuca rubra*-Rasen im Neuenburger Jura anmuten, wo *Lathyrus heterophyllus* inmitten ganzer Herden von *Meum athamanticum* oder *Trifolium spadiceum* gedeiht, dagegen nirgends in primärer Vegetation zu finden ist (vgl. S p i n n e r , 1932). Das nächste Verbreitungsgebiet der Pflanze liegt in subalpinen Trocken-

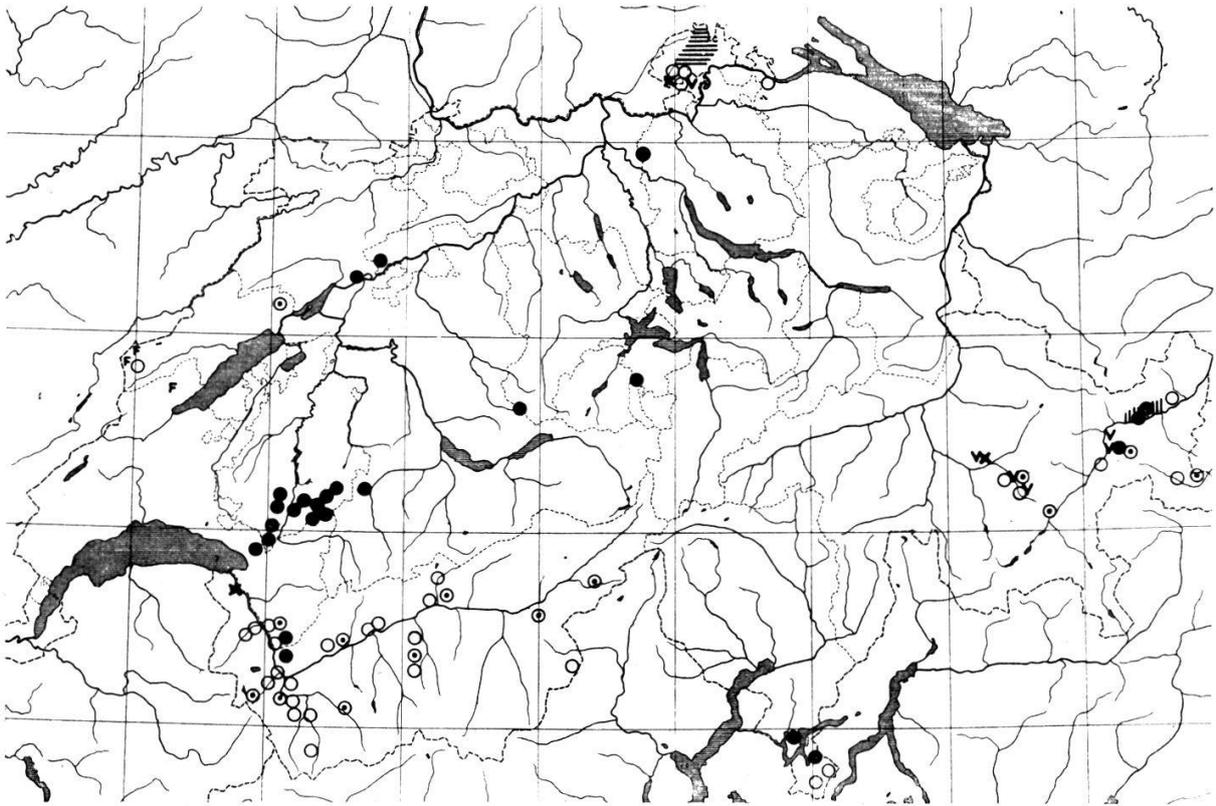


Abb. 6. Verbreitung von *Lathyrus heterophyllus* in der Schweiz.

- Primäre Standorte (Stipetum Calamagrostidis, Calamagrostidetum variae, Pioniervegetation auf Kalk- und Silikatschutt)
- Vermutlich primäre Standorte
- Vorwiegend sekundäre Standorte ohne genaue Angabe ihrer Natur
- ×    Sekundäre, vereinzelte Standorte im Mesobromion
- ∨    Sekundäre, vereinzelte Standorte auf Kalk- und Silikatschutt
- F    Sekundäre Standorte in montan-subalpinen Festuca rubra-Rasen
- ▨    Sekundäre Massenausbreitung vorwiegend im Mesobromion
- ▩    Sekundäre Massenausbreitung auf Kalk- und Silikatschutt, Berberis-Rosengebüsch usw.

rasen in den Alpen des Saanetales, einem typischen Reliktgebiet. Dort macht *Lathyrus heterophyllus* einen ganz hemerophoben Eindruck. Nicht einmal 50 km südwestlich davon, im unteren Rhonetal, hat sich *Lathyrus heterophyllus* von seinen primären Vorkommen im Stipetum Calamagrostidis sehr stark ausgebreitet: an Weinbergsmauern, auf Schutt, bei Vouvry im Mesobrometum. Nach Braun-Blanquet gedeiht *Lathyrus heterophyllus* im Kanton Graubünden dagegen vor allem auf Schutt und im Berberis-Rosen-

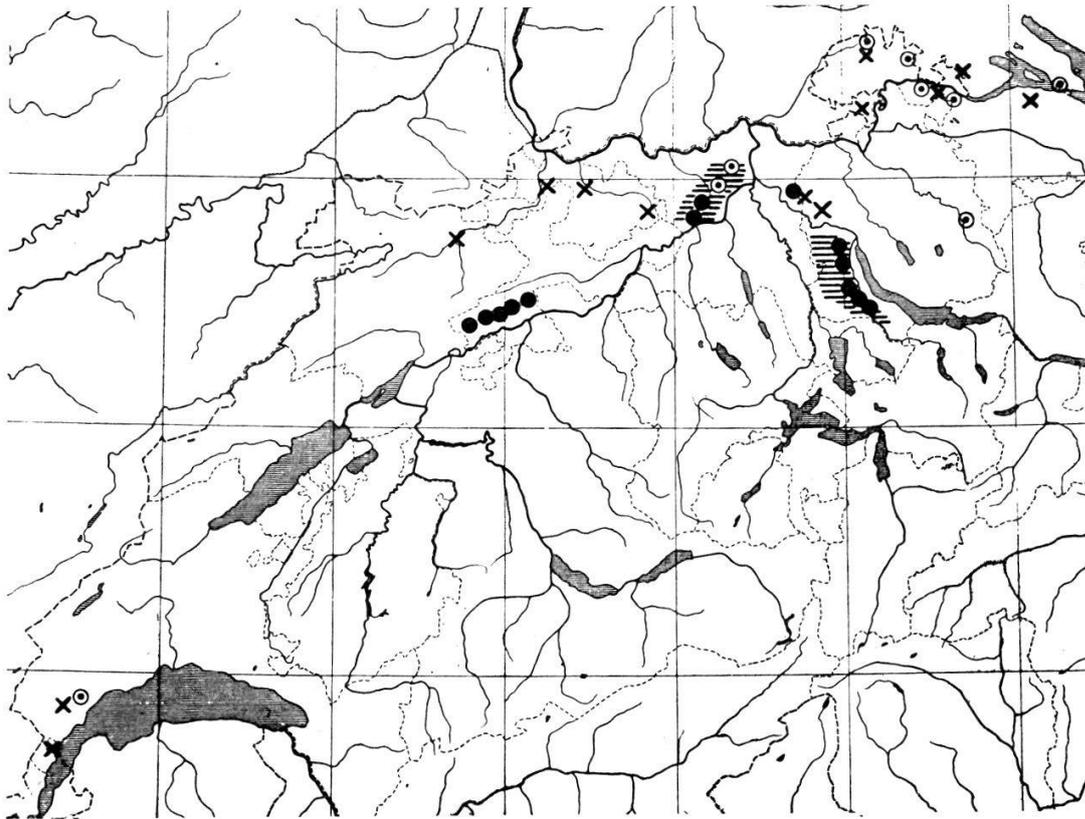


Abb. 7. Verbreitung von *Cirsium tuberosum* in der Schweiz.

- Primäre Standorte (Pineto-Molinietum litoralis, Mugeto-Molinietum litoralis, Calamagrostidetum variae)
- ⊙⊙ Vermutlich primäre Standorte (auch Flachmoore)
- ×× Vereinzelte, sekund. Standorte im Mesobromion u. auf Flachmooren
- ≡≡≡ Starke sekundäre Ausbreitung im Tetragonolobus-Molinietum litoralis und verwandten Mesobromion-Rasen

gebüsch, fehlt dagegen, trotz teilweise starker sekundärer Ausbreitung, fast völlig in Magerwiesen. So ist hier das apophytische Vorkommen wieder wesentlich anders.

Die sekundäre, apophytische Ausbreitung einer Art wechselt oft schon auf kleinen Strecken sehr stark, und dieser Wechsel ist wohl kaum kausal aus den Standortsbedingungen allein zu erklären. Dessen Kenntnis verschafft uns aber einen Einblick in die mannigfaltigen Möglichkeiten des arteigenen Reaktionstypus, und zeigt einmal mehr, wie sehr wir uns hüten müssen vor Verallgemeinerungen von Resultaten, die in begrenzten Gebieten gewonnen wurden. Ähnliche Eigenarten in der Verteilung von primärem und sekundärem Vorkommen beobachten wir bei vielen Arten der unter-

suchten Magerwiesen, so z. B. auch im Falle von *Cirsium tuberosum* (vgl. die Karte in Abb. 7).

Sind in diesem Falle die Verhältnisse der Verbreitung auch wesentlich einfacher als bei *Lathyrus heterophyllus*, so ist es doch merkwürdig, daß sich die Art von den sehr reichlichen primären Fundorten im Weißensteingebiet apophytisch nicht ausgebreitet hat, während sonst in der ganzen Nordschweiz die sekundären Standorte zu überwiegen scheinen. Namentlich von den sicher nur sehr zerstreuten, ursprünglichen Siedlungen im Aargauer Jura hat sich *Cirsium tuberosum* sehr stark apophytisch ausgebreitet. Wir ersehen daraus, daß zwischen der Häufigkeit der primären Vorkommen und der sekundären Ausbreitung keine unmittelbare Beziehung zu bestehen braucht.

Wie wichtig es ist, daß wir die Teilerscheinungen der Verbreitung innerhalb eines begrenzten Gebietes immer mit dem Gesamtareal und dem Verbreitungszentrum der betreffenden Spezies in Beziehung bringen, zeigt uns ein Vergleich des primären und sekundären Vorkommens von *Buphthalmum salicifolium* und *Phyteuma orbiculare* in der Nordostschweiz. In auffälliger Übereinstimmung (vgl. hierzu die Karten in Abb. 8 und 9) beschränken sich die ursprünglichen Standorte dieser Arten auf die wenigen ursprünglichen Sesleria-Rasenkomplexe an der steilen Schichtstufe auf der Nordwestseite des Randens. Dagegen ist ihre sekundäre Ausbreitung sehr verschieden. *Buphthalmum salicifolium* ist auf der ganzen Hochfläche des Randens in allen Typen des Mesobromion und in den lichten Föhrenwäldchen überall sehr häufig. Daneben geht es im Molassegebiet südlich des Rheins auch in Gehängesümpfe und Molinia-Rietwiesen über. Viel geringer ist dagegen die Ausbreitung bei *Phyteuma orbiculare*. Im Randengebiet ist sie beschränkt auf die wenigen schattigen Magerwiesen (Colchiceto-Mesobrometum) der tiefelegenen, tiefeingeschnittenen Waldtäler und auf einige wenige Föhrenparks der Hochfläche, die sich auf den etwas mergeligen Zwischenlagen der Malmkalkserie befinden. Im Molassegebiet stimmt ihr Vorkommen ungefähr mit demjenigen von *Buphthalmum salicifolium* überein. Betrachten wir die Gesamtverbreitung dieser beiden Spezies, so wird uns ihr verschiedenes Verhalten in der sekundären Vegetation im engbegrenzten Gebiete bald verständlicher. *Buphthalmum salicifolium* ist ursprünglich eine

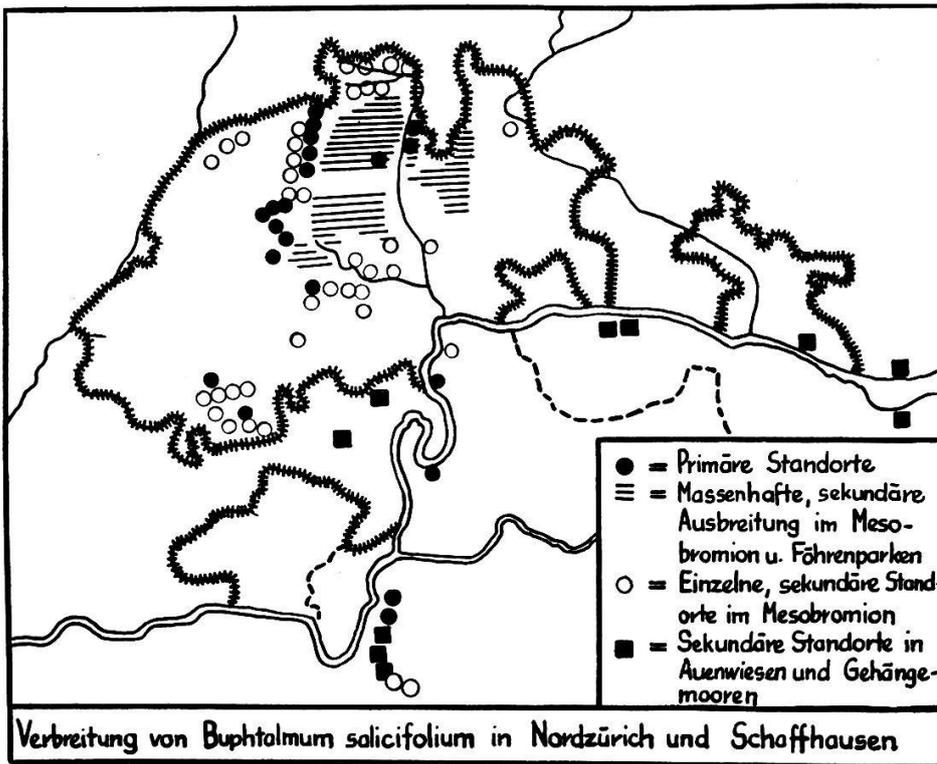


Abb. 8.

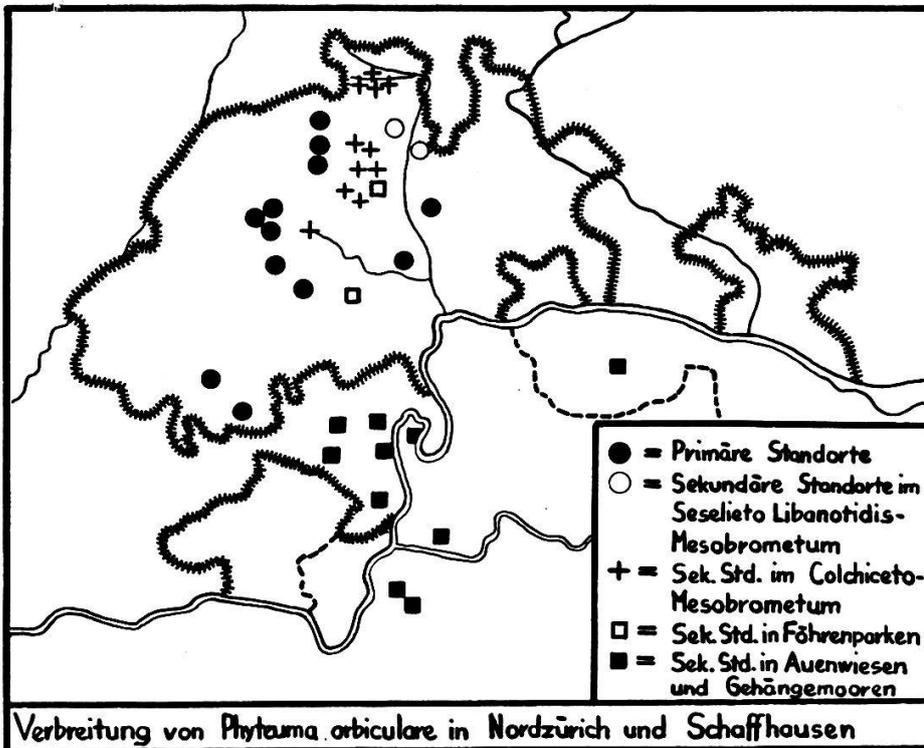


Abb. 9.

Pflanze der lichten Föhren- und Eichenwälder, der natürlichen Sesleria- und Molinia litoralis-Rasen und der Kalkgeröllhalden der collin-montanen Stufe der Gebirge Mitteleuropas, besonders des Alpenvorlandes. Trotzdem *Buphthalmum salicifolium* weit in die subalpine Stufe hinaufgeht und oftmals primär auch feuchtere Vegetationstypen bewohnt, ist es zumeist vergesellschaftet mit charakteristischen Vertretern der subkontinentalen Kiefernsteppenwälder oder auch der submediterranen Trockenwälder. Seine ursprünglichen Standorte in den Sesleria-Rasen des Randens befinden sich auch inmitten seines ursprünglichen Verbreitungsgebietes, und es ist nicht verwunderlich, wenn wir es zahlreich in den sekundären Mesobromion-Wiesen antreffen, wiederum zusammen mit vielen Elementen aus dem Qp-G. und PW-G. Die Prüfung der Gesamtverbreitung von *Phyteuma orbiculare* ergibt ein primäres Zentrum in mesophilen Rasen der subalpinen bis untern alpinen Stufe der Alpen (z. B. Seslerieto-Semperviretum, Ferrugineetum, Calamagrostidetum variae). Oft treffen wir diese Art auch in eigentlichen Hochstaudenfluren. Ihre primären Vorkommen in den Sesleria-Rasen des Randens befinden sich, im Gegensatz zu *Buphthalmum salicifolium*, am Rande des ursprünglichen Areals. Dies erkennen wir schon am Standort an der eigenartig schwächlingschlanken Wuchsform und den kleinen, wenigblütigen Köpfen. In bemerkenswerter Übereinstimmung mit ihrem subalpinen Verbreitungszentrum ist *Phyteuma orbiculare* im sekundären Colchiceto-Mesobrometum schattig-frischer Lokalitäten innerhalb des trockensten Gebietes der Nordschweiz vereinigt mit anderen subalpinen oder boreal-subalpinen Hochstauden wie *Trollius europaeus* und *Astrantia major*.

Mit diesem Beispiel haben wir in klarster Form die engen Zusammenhänge aufgedeckt, welche zwischen dem primären Areal der Wiesenpflanzen und ihrem Vorkommen in den sekundären Halbkulturpflanzengesellschaften bestehen. Wir erfassen diese Zusammenhänge nur durch die möglichst saubere Unterscheidung sowohl von primärem und sekundärem Areal als auch von ursprünglicher und kulturbedingter Vegetation. Die eben erwähnte Verbreitung von *Buphthalmum salicifolium* und *Phyteuma orbiculare* demonstriert auch die grundlegenden Übereinstimmungen zwischen der synökologischen Verbreitung

im Gesamtareal und im Teilgebiet. Diese Übereinstimmungen endlich weisen deutlich auf die Notwendigkeit und die großen Möglichkeiten der arealtypischen Gliederung der Flora bestimmter Assoziationen hin.

II. A b s c h n i t t

## **Herkunft und Areale der in den *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras verbreiteten Arten**

### **Gliederung der Arealtypen. Erläuterung der vergleichend chorologischen Analysen der einzelnen Spezies. Erklärung der Abkürzungen**

Der zweite Abschnitt der vorliegenden Studie bringt die Ergebnisse der vergleichend arealkundlichen Untersuchungen über die Flora der jurassischen *Bromus erectus*-Wiesen. Wir unterscheiden im folgenden grundsätzlich, je nach der Größe der Gürtelamplitude, zwischen zonalen bis bizonalen Arealtypen einerseits und azonalen Arealtypen andererseits. Unsere Übersicht bildet eine Verknüpfung des rein geographisch-topographischen Systems der Verbreitungstypen von H. Meusel (1943) mit den auch synökologisch und florensgeschichtlich begründeten Vegetationsgürteln von E. Schmid (1936). Für die sehr wichtigen Übereinstimmungen dieser beiden Einteilungen vergleiche die Abb. 4 und 5. Nach diesen Abbildungen stimmt die Anordnung der verschiedenen Vegetationsgürtel Eurasiens in großen Zügen mit der von Meusel durch «Arealtypenkreise» gegebenen Einteilung der Verbreitungstypen überein.

In nord-südlicher Richtung entsprechen sich Vegetationsgürtel und «Arealtypenkreise» wie folgt: arktisch- (alpin) = CE-G., VL-G.; boreal- (subalpin) = LP-G., Pic-G.; boreomeridional- (montan) = QC-G., FA-G., QTA-G., PW-G.; submeridional- (collin) = Qp-G., St-G.; meridional = EG-G., Qi-G., AH-G., in den Gebirgen C-G. und MG-G.

Die einzelnen «Arealtypenkreise» hat Meusel auch in ost-westlicher Richtung in ozeanisch und kontinental abgestuft. Dem entspricht wiederum die Gliederung der eben genannten Großzonen, die wir im weiteren als Gürtelserien bezeichnen, in verschiedene Vegetationsgürtel, die sich landeinwärts gegenseitig ablösen. Besonders in der boreomeridionalen, submeridionalen und meridionalen Gürtelserie kommt diese ost-westliche Abwandlung stark zum

Ausdruck, während in der borealen und vor allem in der arktisch-alpinen Gürtelserie die Abstufung in nord-südlicher Richtung vorherrscht. Zuerst werden im folgenden in der eben besprochenen Reihenfolge die zonalen und bizonalen Arten behandelt und nachher die azonalen Spezies.

Gemäß unserer Problemstellung wurde besonderes Gewicht darauf gelegt, sowohl in bezug auf das Gesamtareal als auch auf das Vorkommen im Jura das Verhalten der betreffenden Arten gegenüber der Vegetation genauer zu beschreiben und auf ihre primäre Assoziationszugehörigkeit näher einzutreten. In unserer Darstellung treten deshalb die rein geographisch-topographischen Eigenschaften der Verbreitung gegenüber den eben erwähnten stark zurück, ebenso auch die Angaben über die Sippenentwicklung und die historische Entwicklung des Areals. Sie werden nur in ganz allgemeinen Angaben berücksichtigt. Die geographisch-topographischen Eigenschaften kommen in ihren Hauptzügen auch durch die Verknüpfung unserer vorwiegend auf der synökologischen Verbreitung beruhenden Einteilung mit den Arealtypen von Meusel zum Ausdruck.

Bei unserer speziellen Aufgabe, welche die Frage nach der Herkunft unserer Trockenwiesenflora und die Beziehungen dieser Flora zu den ursprünglichen Pflanzengesellschaften der verschiedenen Vegetationsgürtel Eurasiens behandelt, hat dies seine gut begründete Berechtigung. Diese Probleme können nämlich nicht geklärt werden durch eine bis in alle Einzelheiten gehende topographische Begrenzung der Areale. Dagegen kommen wir der Lösung einen Schritt näher, wenn wir das Vorkommen der einzelnen Arten in der ursprünglichen und sekundären Vegetation verfolgen. Nur die genauere Untersuchung dieser Phänomene, selbstverständlich im Zusammenhang mit dem rein topographischen Areal und der Sippenentfaltung erlaubt es, die vergleichende Chorologie bei der Unterscheidung von Pflanzengesellschaften mit Erfolg anzuwenden. So ist es z. B. für unsere Zwecke gar nicht so wichtig, die Vertreter aus der arktisch-alpinen Gürtelserie allein auf Grund ihrer verschiedenen geographischen Verbreitung in arktische, arktisch-alpine, alpine, altaisch-alpine und andere Elemente zu unterteilen. Viel wesentlicher ist für uns die Feststellung, in welchen Vegetationstypen jener drei pflanzengeographisch nahe verwand-

ten Teilgebiete der arktisch-alpinen Gürtelserie diese Arten gedeihen. Daraus können wir sofort bedeutsame Gesetzmäßigkeiten ablesen. So enthält die Flora der sekundären Wiesen in der borealen und boreomeridionalen Gürtelserie fast keine Arten, welche primär vorwiegend in regionalbedingter Klimaxvegetation der beiden arktisch-alpinen Vegetationsgürtel gedeihen. Sie weist dagegen in ziemlicher Zahl Pflanzen aus den lokalbedingten Pflanzengesellschaften und Rasenubiquisten jener Gürtel auf. Dieser Befund umfaßt eine Teilerscheinung einer viel allgemeiner gültigen Gesetzmäßigkeit der Bildung der Wiesenflora.

In allen Waldgebieten überwiegen in den sekundären Halbkulturpflanzengesellschaften die Vertreter aus lokalbedingten Vegetationstypen bei weitem. Die Verwandtschaft mit regionaler Vegetation, ausgenommen mit derjenigen der kontinentalen Steppengürtel ist dagegen nur relativ gering.

Nach dem eben Gesagten kommt die Bedeutung der synökologischen Amplitude für unsere Untersuchung erst recht zu ihrer vollen Geltung.

Die Verbreitung der einzelnen Arten wird im folgenden durch ein Schema dargestellt, welches in immer gleichbleibender Reihenfolge zuerst in knapper Form die geographische Verbreitung, dann die Sippenentwicklung und zuletzt ausführlich die synökologische Amplitude enthält. Die Analyse der letzteren zerfällt in zwei Hauptabschnitte, von denen der erste die synökologische Amplitude im Gesamtareal, der zweite die Verteilung in der Vegetation des Untersuchungsgebietes behandelt.

Die synökologische Amplitude innerhalb des Gesamtareals wird bei jeder Spezies zunächst durch eine Aufzählung derjenigen Vegetationsgürtel<sup>12</sup> ausgedrückt, in denen die betreffende Art vorkommt. Dabei wird das primäre und sekundäre Vorkommen gesondert behandelt. Die einzelnen Vegetationsgürtel sind immer nach der auf Seite 82 gegebenen Anordnung aufgeführt. Für die Abkürzungen der Vegetationsgürtel vgl. S. 82 und S. 53 ff. Innerhalb der einzelnen Vegetationsgürtel wird beim primären Vor-

---

<sup>12</sup> Es sei an dieser Stelle mit Nachdruck hervorgehoben, daß unter den Vegetationsgürteln in allen Analysen immer nur die Kerngebiete verstanden sind. Das Vorkommen einer Spezies in extrazonaler Vegetation eines bestimmten Gürtels wird immer besonders vermerkt.

kommen unterschieden zwischen regional- und lokalbedingter Verbreitung, und nachher folgen weitere Einzelheiten über Häufigkeit, Standorte, Pflanzengesellschaften. Beim sekundären Vorkommen werden innerhalb der einzelnen Vegetationsgürtel zuerst Angaben über das Ausmaß der anthropogenen Ausbreitung gemacht, und dann wird auf die Häufigkeit, Art der kulturbedingten Vegetation und Standorte eingegangen.

Die synökologische Amplitude innerhalb des Untersuchungsgebietes wird bei jeder Spezies ausgedrückt durch die Liste der primären und sekundären Pflanzengesellschaften, in welchen die betreffende Art gedeiht, und durch die Häufigkeit, mit der sie in den verschiedenen Assoziationen vorkommt.

Eine kurz zusammengefaßte Grundlage zum Verständnis der synökologischen Amplituden innerhalb des Gesamtareals bilden die Angaben über den primären Charakter der Vegetationsgürtel und azonaler Vegetation S. 53 ff. und S. 60 und die Übersicht über deren Umwandlung durch die Kultur S. 68 ff. Die Grundlage zum Verständnis des Verhaltens gegenüber der Vegetation im Untersuchungsgebiet bildet die Übersicht über dessen primäre Waldgesellschaften S. 14 ff., ferner die Übersicht über die Entstehung der primären baumlosen Vegetation und der sekundären Wiesen im Schweizer Jura auf S. 18 ff. und in Abb. 1, endlich auch die kurze Charakteristik der *Bromus erectus*-Wiesen S. 24 ff.

Aus Gründen der Raumersparnis mußten die Literaturangaben, auf welche sich die Analyse der synökologischen Amplituden stützt, auf ein Minimum beschränkt werden. Dagegen findet sich am Schluß der Studie neben einem alphabetischen Verzeichnis der zitierten Arbeiten als Ergänzung ein weiterer, ausführlicher Literaturnachweis. Dieser enthält für die Kerngebiete aller Vegetationsgürtel eine Zusammenstellung der wichtigeren, vegetationskundlichen Arbeiten, auf welche sich die Angaben über das synökologische Vorkommen der einzelnen Arten in den betreffenden Gürteln beziehen (Angabe von Autor und Jahreszahl).

Die Nomenklatur wurde in möglichste Übereinstimmung mit den neueren floristischen Arbeiten gebracht. Maßgebend waren hierbei B e c h e r e r, 1927—1952, B i n z, 1949, B r a u n - B l a n - q u e t und R ü b e l, 1932—1936, K u m m e r, 1937—1946.

*Verzeichnis der Abkürzungen und Ausdrücke*

Geogr. Verbr. = Geographische Verbreitung: enthält Angaben allgemeinsten Art über die geographisch-topographische Ausdehnung des Areals.

Sippenentw. = Sippenentwicklung: enthält kurze Angaben über den Grad der Formenmannigfaltigkeit, manchmal über das Zentrum der Sippenentfaltung, wobei die folgenden Ausdrücke verwendet wurden:

Nicht variabel = systematisch isoliert; z. B. *Nardus stricta*.

Wenig variabel = formenarm; z. B. *Anthericum ramosum*.

Mäßig variabel = ± formenreich; z. B. *Galium boreale*.

Stark variabel = sehr formenreich; z. B. *Leontodon hispidus*.

Stark variabel\* = außerordentlich formenreich: entweder Gesamtarten (z. B. *Potentilla verna*) oder Rassen, Kleinarten, seltener auch Arten innerhalb sehr vielgestaltiger Formenkreise (z. B. *Ranunculus puberulus* W. Koch).

Synökologische Amplitude

GSA.	= Gesamtareal	reg.	= regionalbedingt
USG.	= Untersuchungsgebiet	lok.	= lokalbedingt
Prim.	= Primär	extraz.	= extrazonal
Sek.	= Sekundär		

Für die Angabe der Häufigkeit der einzelnen Spezies wurde die schon von Linkola (1916/21) und zahlreichen andern Autoren gebrauchte Skala verwendet. Es bedeutet:

rr	(rarissime)	= sehr selten
r	(raro)	= selten
st r	(sat raro)	= ziemlich selten
p	(passim)	= zerstreut
st fq	(sat frequenter)	= verbreitet
fq, m fq	(frequenter, meno f.)	= häufig, weniger häufig
fqq	(frequentissime)	= gemein
L	(lociter)	= stellenweise
±		= mehr oder weniger

Für die Angabe der sekundären Ausbreitung der einzelnen Spezies gelten die folgenden Abkürzungen:

Anthr.	= Anthropochor
U.anthr.	= Unsicher anthropochor
1	= Schwach hemerophil, bzw. apophytisch
2	= Mäßig hemerophil, bzw. apophytisch
3	= Stark hemerophil, bzw. apophytisch
4	= Absolut hemerophil, bzw. apophytisch
Pseudohemerophob 1	= Schwach pseudohemerophob
Pseudohemerophob 2	= Mäßig pseudohemerophob
Pseudohemerophob 3	= Stark pseudohemerophob

Alle diejenigen Arten, welche im Prodrömus der Pflanzengesellschaften (Fasz. 5, 1938, Bromion erecti) als Charakterarten bezeichnet werden, sind besonders hervorgehoben. Es bedeutet:

● ● ●	= Brometalia-Ordnungscharakterart
● ●	= Bromion-Verbandscharakterart
T	= Assoziationscharakterart des Mesobrometum erecti «typicum»
TT	= Assoziationscharakterart des Molinietum litoralis

## A. Die zonalen und bizonalen Arealtypen

### 1. Arten der arktisch-alpinen Gürtelserie

Die primären Standorte der folgenden Arten haben mit den sekundären Wiesen innerhalb der borealen und boreomeridionalen Waldgürtel eine gewichtige Eigenschaft gemeinsam, nämlich die Baumlosigkeit der Vegetation und damit den vollen Lichtgenuß der Rasenpflanzen. So ist es selbstverständlich, daß sich während der Rodungsperioden zahlreiche Spezies aus jenen von Natur aus gehölzfreien Pflanzengesellschaften sekundär in die Waldgebiete verbreitet haben, wenigstens so weit, als die anderen Klimaverhältnisse und die Konkurrenz anderer Arten dieser Ausbreitung nicht hinderlich waren. Besonders günstig für die sekundäre Einwanderung dieser Elemente bis in die Vegetationsgürtel gemäßigter Klimate sind die in mittlerer Breitenlage gelegenen Gebirge, wo wir selbst Laubwaldgebiete von der Hochgebirgsvegetation nur wenige Kilometer entfernt finden. In bezug auf ihr synökologisches Verhalten unterscheiden wir unter den Elementen der arktisch-alpinen Gürtelserie Rasenubiquisten und neutrophil-basiphile Trockenrasenpflanzen. Die übrigen Gruppen fehlen den *Bromus erectus*-Wiesen.

#### a) Rasenubiquisten

Neben *Alchemilla hybrida* und *Gentiana verna*, die auf *Bromus erectus*-Wiesen etwas häufiger sind, erwähnen wir noch *Selaginella selaginoides* Link, *Poa alpina* L., *Polygonum viviparum* L., *Gentiana campestris* L. Obwohl die letzteren Arten bei der Abgrenzung der hochmontan-subalpinen Magerwiesen gegenüber den *Bromus erectus*-Wiesen wichtig sind, gehen wir nicht näher auf ihre Verbreitung ein.

#### *Alchemilla hybrida* Mill.

Geogr. Verbr.: Gebirge von Süd- und Mitteleuropa (nördl. bis Großbritannien und Südfennoskandien), Kleinasien, Kaukasus, Gebirge von Turkestan, Südsibirien.

Sippenentw.: Stark variabel\*, Zentrum in den Hochgebirgen des Orients und nördlichen Mediterrangebietes.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. VL-G. *lok.*: ± st fq frische bis trockene Rasen: Seslerieto-Semperviretum, Festucetum violaceae und rubrae usw.; Pionierstadien auf Schutt und Fels. (± st fq entsprechende Rasen der Orientalischen Gebirge, vgl. K. Krause in Rikli 1942—1947).  
LP-G., Pic-G. *lok.*: r e x t r a z. Rasen (VL-G., besonders Alpen).  
(FA-G., QTA-G.): ?

Sek. VL-G.: 2—3, fq Rasengesellschaften, besonders magere Weiderasen.  
LP-G., Pic-G.: 3, fq magere Rasengesellschaften.  
FA-G., QTA-G.: 2—3, L st fq Magerwiesen: Nardetum, Mesobromion (Mitteleuropa); Alvartriften (Nordeuropa); pseudohemerophob 1.

**USG.:**

Prim. st r Seslerieto-Semperviretum.

Sek. 3, in tiefen Lagen anthr. und pseudohemerophob 2; st fq magere Festuca rubra-Rasen, Viehläger, schattige Waldränder, m fq Trisetetum und Colchiceto-Mesobrometum.

*Gentiana verna* L.

Geogr. Verbr.: Europa (Norden selten), West- und Nordasien.

Sippenentw.: S t a r k v a r i a b e l, Mannigfaltigkeitszentrum sowie zahlreiche nahe Verwandte im VL-G. und CE-G. der Gebirge Mitteleuropas.

*Synökologische Amplitude*

(Schema Abb. 10)

**GSA.:**

Prim. CE-G., VL-G. *reg.*: st fq Curvuletum, r Zwergstrauchheiden. *lok.*: fq fast alle Rasengesellschaften.  
LP-G., Pic-G. *lok.*: p e x t r a z. Rasen (VL-G.); st r a z o n a l e Rasen.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: st r a z o n a l e Rasen: Flachmoore, Alluvionen usw.

Sek. CE-G., VL-G.: 2, fqq alle Rasengesellschaften.  
LP-G., Pic-G.: 2—3, fq alle mageren Rasengesellschaften.  
FA-G., QTA-G.: 2, L st fq Flachmoore usw.; pseudohemerophob 2.

**USG.:**

Prim. p Seslerieto-Semperviretum, Pinetum Mugi jurassicum, r Flachmoore.

Sek. 2—3, in tiefen Lagen fast anthr. und pseudohemerophob; fq Festuca rubra-Rasen, Flachmoore, L st fq Mesobromion, p bis st r trockenste Teile; pseudohemerophob 2, in tieferen Lagen 3.

Wir behandeln im folgenden innerhalb der Gruppe der Rasenubiquisten der arktisch-alpinen Gürtelserie noch zwei weitere Arten, deren Verbreitung in mancher Hinsicht als bizonal mit der boreal-subalpinen Gürtelserie betrachtet werden muß, die wir aber im Rahmen unserer Arbeit und ganz besonders im Hinblick auf eine möglichste Vereinfachung der Arealtypenspektren in der Arbeit über die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen usw. (Z o l l e r, 1954) an diese Gruppe anschließen.

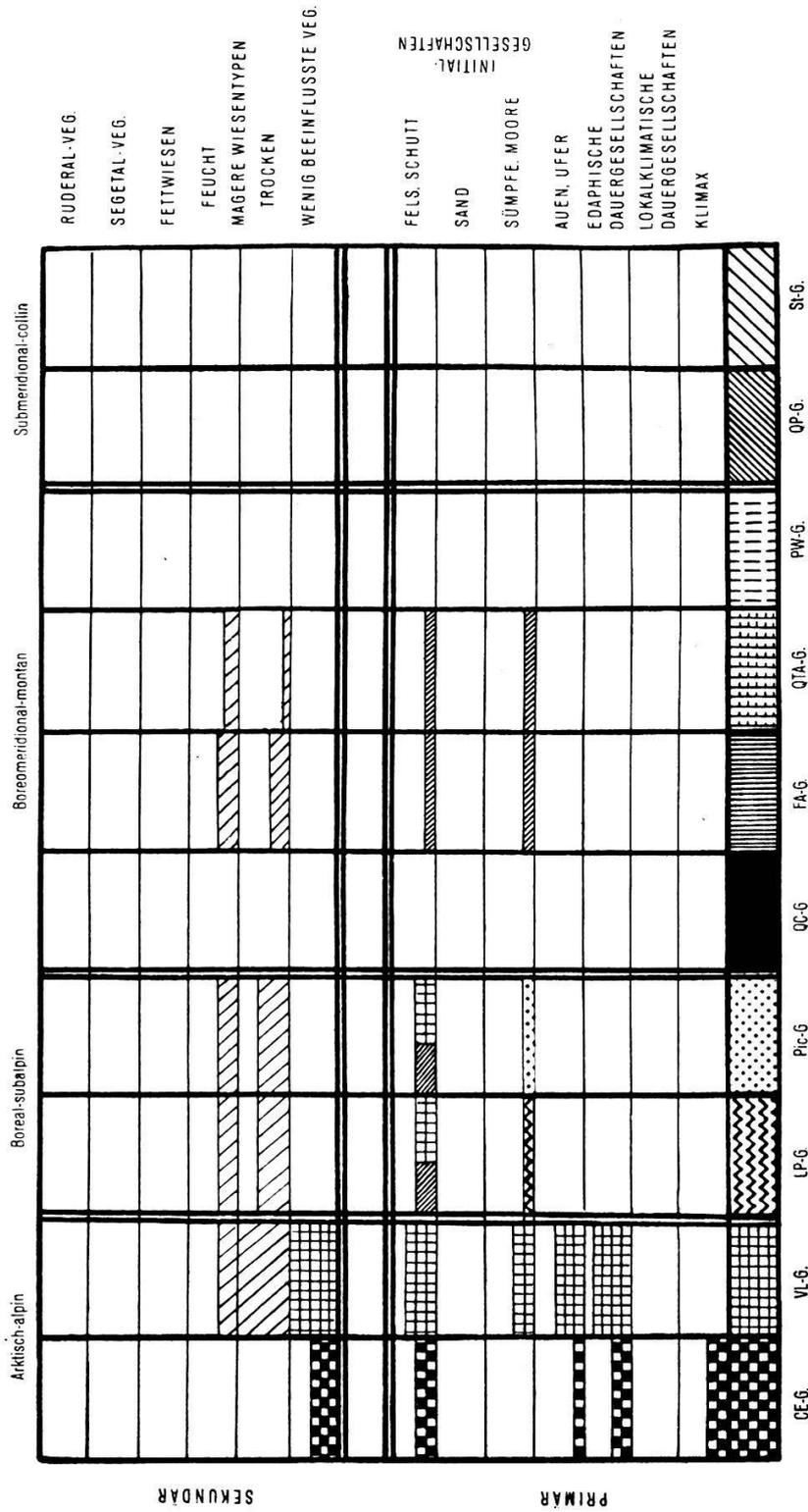


Abb. 10. *Gentiana verna*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude eines arktisch-alpinen Rasenubiquisten.

## Botrychium Lunaria Sw.

Geogr. Verbr.: Europa, Nordasien, Nordamerika, Patagonien, Australien.  
Sippenentw.: Wenig variabel, nächste Verwandte in der boreal-subalpinen Gürtelserie.

### *Synökologische Amplitude*

#### **GSA.:**

- Prim. CE-G. *lok.*: st r Elynetum (Alpen).  
VL-G. *lok.*: st fq frische bis trockene Rasengesellschaften: Seslerieto-Semperviretum, Semperviretum, Festucetum violaceae usw. (besonders Alpen, st r Arktis).  
LP-G., Pic-G. *lok.*: p grasreiche Wälder; extraz. Rasen (VL-G.); azonale Felsfluren.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: r azonale Rasen.
- Sek. VL-G.: 2—3, st fq besonders magere Weiderasen, auch Nardetum.  
LP-G., Pic-G.: 3, st fq magere Rasengesellschaften.  
FA-G., QTA-G.: 2, st r Mesobromion usw. (Mitteleuropa), Alvartriften (Nordeuropa); pseudohemerophob 3.

#### **USG.:**

- Prim. st r Seslerieto-Semperviretum, Pinetum Mugi jurassicum.  
Sek. 2—3, in tiefen Lagen anthr., st fq Festuca rubra-Rasen, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, r Colchiceto-Mesobrometum; pseudohemerophob 2, in tieferen Lagen 3.

## Coeloglossum viride Hartm.

Geogr. Verbr.: Europa (fehlt im Mediterrangebiet und in der Arktis), Kaukasus, Kleinasien, Westsibirien, Turkestan.  
Sippenentw.: Wenig variabel.

### *Synökologische Amplitude*

#### **GSA.:**

- Prim. CE-G., VL-G. *reg.*: r Curvuletum, r Zwergstrauchheiden. *lok.*: st fq frische bis trockene Rasengesellschaften: Semperviretum, Festucetum violaceae und rubrae usw. (Alpen); Dryasheiden, Potentilletto-Polygonion (Norden).  
LP-G., Pic-G. *lok.*: p gras- und hochstaudenreiche Wälder.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: r azonale Rasen; extraz. Wälder (Nadelwald-G.).
- Sek. VL-G.: 2—3, st fq besonders magere Weiderasen.  
LP-G., Pic-G.: 3, st fq magere Rasengesellschaften.  
FA-G., QTA-G.: 2—3, p magere Rasengesellschaften; pseudohemerophob 3.

#### **USG.:**

- Prim. p Seslerieto-Semperviretum an frischen Stellen, Pinetum Mugi jurassicum, Fichtenbestände, Karrenfelder, Geröllhalden.  
Sek. 2—3, in tiefen Lagen anthr.; st fq Festuca rubra-Rasen, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, r Colchiceto-Mesobrometum; pseudohemerophob 2, in tieferen Lagen 3.

Von verschiedenen Autoren werden *Botrychium Lunaria* und *Coeloglossum viride* als boreal-subalpine Spezies bezeichnet, weil sie in der Arktis nur selten sind. Nach der Analyse ihrer synökologischen Verbreitung sind sie aber in den Alpen ursprünglich besonders in der Vegetation des VL-G. verbreitet. Ihr Verhalten zeigt ferner die Anfänge eines Überganges von der Verbreitung der arktisch-alpinen Rasenubiquisten zu den Vertretern mit Hauptverbreitung in den edaphisch bedingten Trockenrasen des VL-G. Ähnlich verhält sich *Nigritella nigra* Rchb. Viel ausgesprochener ist dieser Übergang zur Verbreitung der Vertreter dieser Trockenrasen, speziell auch der Trockenrasen über Kalkunterlage bei *Potentilla Crantzii*. Charakteristisch dafür ist auch ihr Fehlen im sekundären *Nardetum*.

### Potentilla Crantzii Beck

Geogr. Verbr.: Europa (im Süden nur in den Gebirgen), Kleinasien, Kaukasus, Nordasien, arktisches Nordamerika.

Sippenentw.: Stark variabel, ohne ausgesprochenes Mannigfaltigkeitszentrum, mit engen Beziehungen zur *Potentilla verna*-Gruppe.

#### Synökologische Amplitude

##### GSA.:

Prim. CE-G., VL-G. *lok.*: fq basiphile Trockenrasen: Seslerieto-Semperviretum, Dryadetum, Elynetum, Felsspalten usw. (Alpen); Dryasheiden usw. (Norden); m fq Schneetälchen, Quellfluren.

LP-G., Pic-G. *lok.*: p extraz. Rasen (VL-G.); azonale Rasen.

FA-G., QTA-G. *lok.*: r azonale Rasen; L extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.).

Sek. CE-G., VL-G.: 1—2, fq magere, trockene Rasengesellschaften.

LP-G., Pic-G.: 2—3, fq magere, trockene Rasengesellschaften.

FA-G., QTA-G.: 2, p magere, trockene Rasen. Alvartriften usw.; pseudohemerophob 3.

##### USG.:

Prim. st fq Seslerieto-Semperviretum, Bupleurum ranunculoides-Helianthemum canum-Subass., Pinetum Mugi jurassicum, Felsfluren.

Sek. 2—3, in tiefen Lagen anthr.; fq Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, p Festucetum rubrae, r Mesobromion; in tiefen Lagen pseudohemerophob 3.

Die arktisch-alpinen Rasenubiquisten haben alle eine sehr ähnliche synökologische Amplitude. Diese wurde wenigstens für *Gentiana verna*, die im Mesobromion ziemlich verbreitet ist, in einem graphischen Schema dargestellt. An Hand von Abb. 10 erkennen wir sehr schön die allgemeine Verbreitung von *Gentiana verna* und

damit auch von allen Arten in der Vegetation des VL-G. (primäres Verbreitungszentrum). Durch die boreal-subalpinen Nadelwald-G. hindurch nehmen die primären Siedlungsmöglichkeiten stark ab, und im Bereich der boreomeridionalen Gürtelserie sind diese Spezies auf wenige, extreme Standorte mit extrazonalen Relikten oder azonaler Vegetation beschränkt. Wir ersehen daraus weiterhin, daß die oft beträchtliche Verbreitung in den Kerngebieten der Nadel- und Laubwald-Gürtel größtenteils sekundärer und sehr junger Natur ist. Daß alle Arten dieser Gruppe in den regionalen Zwergstrauchheiden des VL-G. fast vollständig fehlen, bestätigt die schon auf S. 84 erwähnte Gesetzmäßigkeit, nach der sich von den charakteristischen Arten der Klimaxvegetation nur wenige oder keine auf den sekundären Wiesen verbreitet haben. Der Vergleich des Schemas von *Gentiana verna* mit einem solchen von *Empetrum nigrum* (Abb. 11), vermag uns diese wichtige Tatsache der Bildung der Wiesenflora näher zu veranschaulichen.

b) *Neutro- bis basiphile Trockenrasenarten des VL-G.*

Neben den arktisch-alpinen Rasenubiquisten ist auf den Trockenwiesen des Juras, besonders in der hochmontan-subalpinen Stufe, eine zweite Gruppe von Pflanzen dieser Gürtelserie verbreitet, welche hinsichtlich der synökologischen Verbreitung eine recht große Übereinstimmung zeigt. Das Zentrum des ursprünglichen Vorkommens liegt bei diesen Arten in neutro- und basiphilen Rasengesellschaften des VL-G. Manche gedeihen vorab im Seslerieto-Semperviretum, z. B. *Bupleurum ranunculoides* L., *Satureia alpina* Scheele, *Campanula thyrsoides* L., *Aster alpinus* L., *Hieracium villosum* L., während andere besonders im Caricetum firmæ häufig sind, so *Gentiana Clusii* Perr. u. Song. oder auch in frischeren Rasen wie im Caricetum ferrugineae reichlich vorkommen wie z. B. *Anemone narcissiflora* L., *Anemone alpina* L., *Scabiosa lucida* Vill. Einige sind auch vielfach Pioniere auf Kalkfels oder Kalkschutt wie *Alchemilla Hoppeana* D. T. und *Draba aizoides* L. Die meisten dieser Arten, deren Verbreitung wir im weiteren nicht verfolgen, fehlen im Schweizer Jura in den *Bromus erectus*-Wiesen vollständig. Mit ihrer sehr ausgesprochenen Vorliebe für die Rasenvegetation neutraler bis basischer Böden der Humuskarbonatserie in der

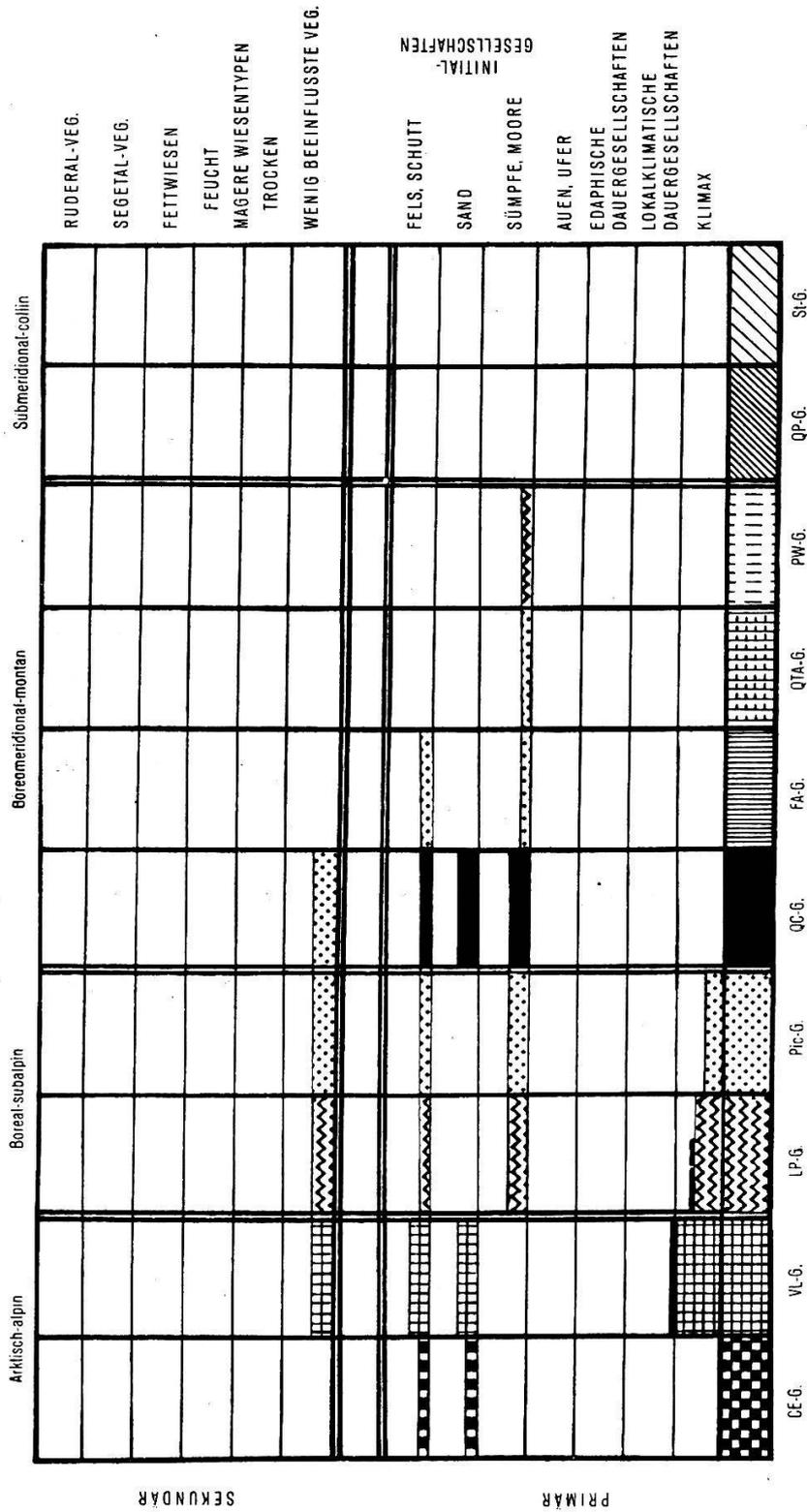


Abb. 11. *Empetrum nigrum*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer Spezies mit Hauptverbreitung in den regionalen Zwergstrauchheiden des arktisch-(subarktisch)-alpin-(subalpinen) VL-G.

unteren alpinen Stufe (VL-G.) stimmt auch ihre sekundäre Ausbreitung als schwache bis mäßige Hemerophyten überein. Im Jura beschränkt sie sich fast völlig auf das anthropogen bedingte Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum. Bei der Untersuchung der komplizierten Übergänge von den typischen Mesobromion-Rasen zum Seslerieto-Semperviretum nehmen sie deshalb einen hervorragenden Platz ein.

Vergleichend betrachtet, erweist sich das apophytische Auftreten verschiedener Spezies aus der arktisch-alpinen Gürtelserie im Untersuchungsgebiet als sehr bemerkenswert. Es ist eine bekannte Tatsache, daß die meisten Vertreter dieser Gruppe im südlichen und mittleren Jura eine lokale Verbreitungsgrenze haben, von der an nord- und nordostwärts sie fehlen (vgl. hierzu B i n z , 1949). So haben z. B. *Nigritella nigra*, *Potentilla Crantzii* und *Gentiana campestris* ihre am weitesten vorgeschobenen Punkte in der Weißsteinkette. Diese nordöstlichsten Standorte befinden sich in einer Höhenlage von 1300—1400 m in den Rasengesellschaften der hochmontan-subalpinen Stufe, d. h. im Seslerieto-Semperviretum oder *Festuca rubra*-Rasen. Weiter südlich in den bis über 1600 und 1700 m reichenden Ketten sind nicht nur die Möglichkeiten ihres spontanen Vorkommens größer, auch die anthropogenen Wiesentypen dieser Stufe sind viel ausgedehnter. Zugleich liegen aber auch die unteren Verbreitungsgrenzen wesentlich tiefer als es der Höhenlage der letzten Vorposten im Berner und Solothurner Jura entspricht. Die tiefsten Fundstellen befinden sich im Waadtländer Jura schon in 800—1000 m und öfters auch im Mesobromion. Unterhalb Bullet wächst *Potentilla Crantzii* sogar zusammen mit *Stachys recta*. In dieser Verbreitungsweise macht sich also die kurze Entfernung von den relativ großen, ursprünglichen Vorkommenszentren in der Gipfelregion der südlichen Ketten bis in die unteren Lagen mehr oder weniger deutlich bemerkbar. Auch bei anderen Arten der arktisch-alpinen Gürtelserie finden wir ein ähnliches Verhalten, so bei *Poa alpina*, *Polygonum viviparum*, *Anemone narcissiflora*, *Anemone alpina*.

Im übrigen haben die Vertreter der arktisch-alpinen Gürtelserie nur in den Rasen der hochmontan-subalpinen Stufe größere Bedeutung. Immerhin können wir *Coeloglossum viride*, *Alchemilla hybrida*, stellenweise auch *Potentilla Crantzii* und *Gentiana campe-*

*stris*, insbesondere aber auch *Gentiana verna* als charakteristische Einstrahlungen in den frischeren Ausbildungen des Mesobromion (vorab Colchiceto-Mesobrometum) betrachten.

## 2. Bizonale Arten der arktisch-alpinen und boreal-subalpinen Gürtelserie

Zwischen der Vegetation der arktisch-alpinen Gürtelserie, insbesondere dem VL-G. und den boreal-subalpinen Nadelwald-G. bestehen mannigfache Beziehungen. Sie kommen besonders auch dadurch zum Ausdruck, daß dominierende Gewächse der Zwergstrauchheiden des VL-G. auch in den Nadelwald-G. sehr verbreitet sind (vgl. Abb. 11). Auch alle bisher besprochenen Vertreter der arktisch-alpinen Vegetation sind, wie wir gesehen haben, noch mehr oder weniger im Bereiche der Nadelwald-G. verbreitet, doch liegt ihr primäres Verbreitungszentrum über, bzw. nördlich der Waldgrenze, und innerhalb der borealen und boreomeridionalen Wald-G. ist ihr Areal besonders sekundär sehr erweitert worden. Eine eigentlich bizonale Verbeitung zwischen der arktisch-alpinen Gürtelserie und der boreal-subalpinen haben verschiedene, azidiphile Rasenpflanzen.

### a) Bizonale, azidiphile Rasenarten

Zu dieser Gruppe gehören neben *Nardus stricta* z. B. *Gymnadenia albida* Rich., *Campanula barbata* L., *Arnica montana* L. Alle diese Gewächse fehlen nicht nur in der eigentlichen Arktis, sondern sie besitzen auch in der alpinen Stufe der borealen- und boreomeridionalen Gebirge kein ausgesprochenes Verbreitungszentrum. Sie deswegen mit Meusel (1943) und anderen Autoren zu den borealen oder sogar boreomeridionalen Arealtypenkreisen zu ziehen, scheint die Analyse ihres synökologischen Vorkommens nicht zu rechtfertigen. Die Analyse des weitverbreiteten *Nardus stricta*, welcher als einzige Art dieser Gruppe mit dem Mesobromion des Schweizer Juras in Berührung kommt, führt uns zu der hier vertretenen Auffassung.

#### *Nardus stricta* L.

Geogr. Verbr.: Grönland, Europa (im Süden nur Gebirge), r Nordasien.  
Sippenentw.: Nicht variabel, systematisch isoliert.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. VL-G. *reg.*: p Zwergstrauchheiden, L bis CE-G. *lok.*: fq schneereiche Stellen, nasse Mulden, Bäche, auch bestandbildend (vgl. Braun-Blanquet und Jenny 1926, Nordhagen 1927/28).

LP-G., Pic-G. *lok.*: st fq schneereiche Mulden, feuchte Vertiefungen, Ufer, Moore, auch bestandbildend (vgl. Nordhagen 1927/28); p grasreiche Wälder.

QC-G. *lok.*: st fq Sandfluren, Heiden, Moore usw.

FA-G., QTA-G. *lok.*: st r extraz. Moore (Nadelwald-G.); a z o n a l e Sandfluren, azidiphile Kiefernwälder.

Sek. VL-G.: 3, fqq Magerweiden, bestandbildend im Nardetum.

LP-G., Pic-G.: 3, fq Magerweiden, bestandbildend im Nardetum.

QC-G.: 3, fq bestandbildend in mageren Nardus-Galium saxatilis-Weiden.

FA-G., QTA-G.: 3, m fq Magerweiden, bestandbildend im Nardetum; pseudohemerophob 1.

**USG.:**

Prim. st r Vaccinio uliginosi-Pinetum, Callunetum, vielleicht schneereiche Löcher der Karrenfelder (z. B. Crêt de la Neige).

Sek. 3, fq Nardetum sowohl auf beweideten als auch gemähten Grundstücken bestandbildend, m fq Festuca rubra-Rasen, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, Cytisus sagittalis-Genista tinctoria-Ass., abgebaute Moore, L Colchiceto-Mesobrometum.

### 3. Arten der boreal-subalpinen Gürtelserie

Die Bedeutung der borealen Elemente in der Zusammensetzung der Wiesenflora wurde schon S. 42 in anderem Zusammenhang erläutert. Wir halten zunächst noch einmal fest, daß wir sozusagen keine häufige Spezies der regionalen Klimaxgesellschaften der Nadelwald-Gürtel unter den Hemerophilen der sekundären Halbkulturwiesen finden. Besonders geeignet für eine sekundäre Ausbreitung sind dagegen viele Arten aus den lokal bedingten Hochstaudenfluren dieser Gürtel. Bei manchen ist die hemerophile Ausbreitung sogar so gewaltig, daß heute ihre Herkunft aus der boreal-montan-subalpinen Grasflur- und Hochstaudenvegetation nur mit Mühe nachzuweisen ist, z. B. *Ranunculus acer*, *Cardamine pratensis* usw.

#### *a) Bizonale Arten der Hochstauden- und Grasfluren der Nadelwald-G.*

Die Gesamtheit der auf den jurassischen Wiesen gedeihenden Hochstauden zerfällt nach ihrer geographischen Verbreitung in

zwei Gruppen. Die eine enthält die eurasiatisch-boreal-subalpinen Spezies, die andere die süd-mitteuropäisch-subalpinen Arten.

*aa) Eurasiatisch-boreal-subalpine Arten*

Von dieser ersteren Gruppe kommen mit den *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras die folgenden Arten in Berührung: *Trollius europaeus*, *Geranium silvaticum*. Verschiedene Autoren, unter ihnen besonders auch E. Schmid, heben die große Massentfaltung der Hochstaudenflora innerhalb des kontinentalen LP-G. in Asien hervor. Von den hier zur Diskussion stehenden Arten erinnert aber keine an die Verbreitung der wirklich zonalen Hochstauden des LP-G. wie etwa *Thalictrum kemense*, *Trollius asiaticus*, wie die Gattungen *Conioselinum*, *Pleurospermum* oder *Ligularia sibirica* usw. Überhaupt fehlen in der Hochstaudenflora der süd-mitteuropäischen Gebirge die zonalen Hochstaudengewächse des LP-G. fast völlig; einzig *Veratrum album* und *Delphinium elatum* zeigen in ihrer Gesamtverbreitung engere Beziehungen zu diesem Gürtel (vgl. Meusel, 1943).

*Trollius europaeus* L.

Geogr. Verbr.: Europa, Kaukasus, boreales Nordamerika.

Sippenentw.: Wenig variabel, nächste Verwandte im borealen Zentral- und Ostasien, im atlantischen und pazifischen Amerika.

*Synökologische Amplitude*  
(Schema Abb. 12)

**GSA.:**

Prim. VL-G. *lok.*: ± st fq frische Rasengesellschaften: Ferrugineetum usw. (Alpen); Potentillito-Polygonion (Skandinavien).

LP-G., Pic-G. *lok.*: fq Hochstaudenfluren besonders nahe der Waldgrenze, m fq gegen die Grenze der Laubwald-G.

FA-G., QTA-G. *lok.*: p a z o n a l e Flachmoore.

Sek. VL-G.: 2, st fq auch Läger.

LP-G., Pic-G.: 2—3, fq Kahlschläge, Fettwiesen.

FA-G., QTA-G.: 2—3, L st fq feuchte bis frische, magere Mähewiesen: Molinietum coeruleae, Geranieto-Filipenduletum usw.; pseudohemero-phob 2.

**USG.:**

Prim. st fq Hochstaudenfluren auf Karrenfeldern und an Steilhängen, Callamagrostis varia-Rasen, Seslerieto-Semperviretum, Flachmoore, Bachläufe, Ufer, st r Rumiceto-Fagetum.

Sek. 2, fq Festuca rubra-Rasen, Trisetetum, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, gelichtetes Rumiceto-Fagetum, in tiefen Lagen p Molinietum, Caricetum Davallianae und Hostianae, Geranieto-Filipendu-

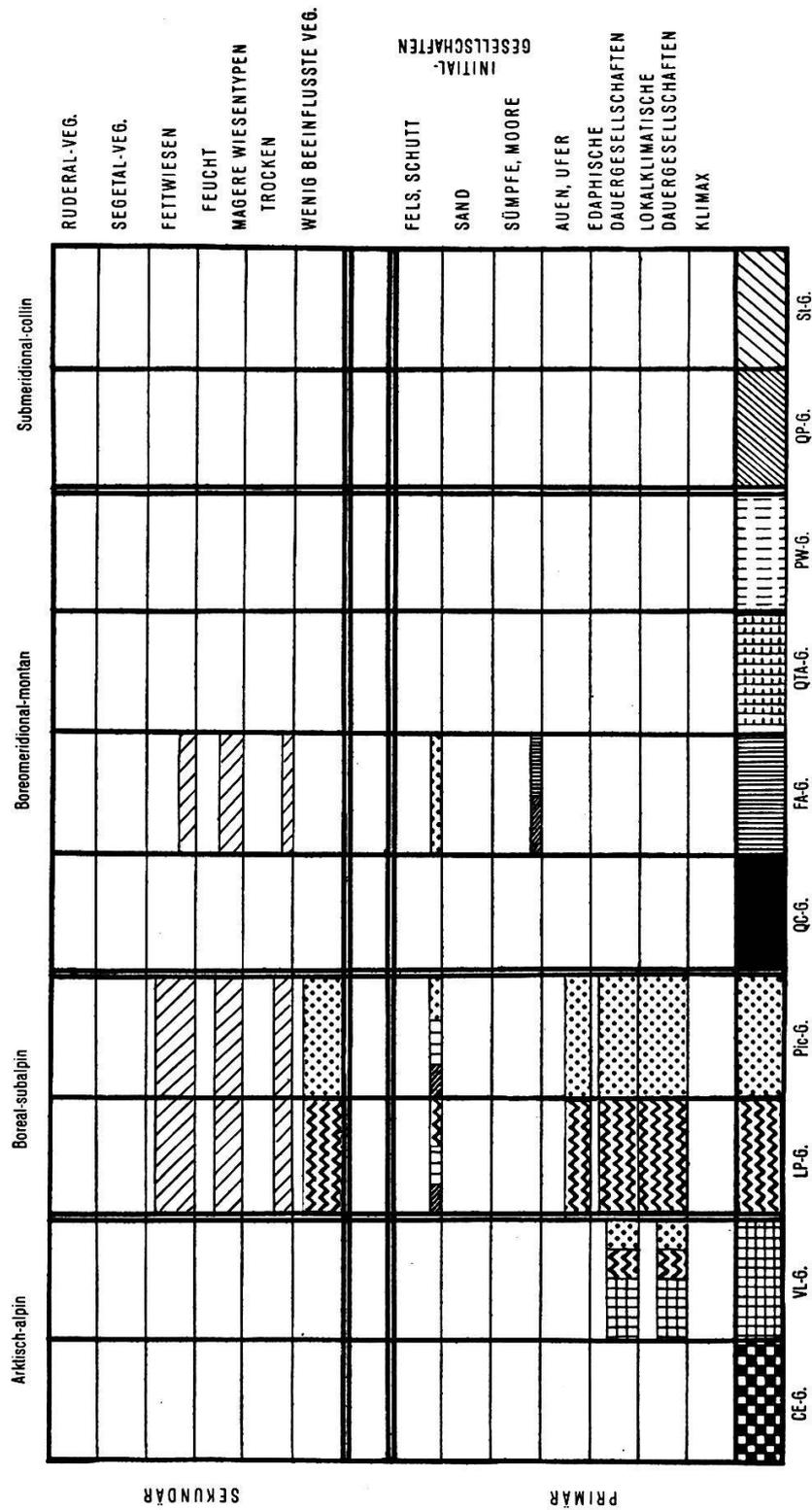


Abb. 12. *Trollius europaeus*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer eurasiatisch-boreal-subalpinen Hochstaudenpflanze.

letum, Colchiceto-Mesobrometum; pseudohemerophob 2 besonders in tieferen Lagen.

*Geranium silvaticum* L.

Geogr. Verbr.: Europa, Nordasien (in Nordamerika eingeschleppt).

Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l, nächste Verwandte alle in der boreal-subalpinen Gürtelserie.

*Synökologische Amplitude*

(Schema Abb. 13)

**GSA.:**

Prim. VL-G. *lok.*: st r frische Rasengesellschaften.

LP-G., Pic-G. *reg.*: p grasreiche Wälder. *lok.*: fq hochstaudenreiche Wälder.

FA-G., QTA-G. *reg.*: L st fq Laubmischwälder (besonders Osteuropa). *lok.*: ± st fq besonders Auenwälder.

PW-G. *reg.*: p Steppenwälder.

Sek. VL-G.: 2—3, st fq Läger.

LP-G., Pic-G.: 2—3, fq gelichtete Wälder, Fettwiesen.

FA-G., QTA-G.: 2—3, st fq gelichtete Wälder, schattige Waldränder, nur L Fettwiesen.

PW-G. ?, Ausmaß unsicher, hemerodiaphor.

**USG.:**

Prim. fq Hochstaudenfluren, Rumiceto-Fagetum, ± p übrige Fagion-Wälder. In tiefen Lagen st fq Acereto-Fraxinetum, Alnetum incanae, m fq Ulmeto-Tilietum, Bupleurum longifolium-Fagetum usw.

Sek. 2—3, fqq Trisetetum, gelichtete Faguswälder, Festuca rubra-Rasen; in tiefen Lagen m fq Waldwiesen, Flachmoore, Colchiceto-Mesobrometum.

*bb) Süd-mittleuropäisch-subalpine Arten*

Diese Gruppe umfaßt weitere Arten, welche bis ins Colchiceto-Mesobrometum hineingehen. Die folgenden: *Astrantia major*, *Knautia silvatica* und *Campanula rhomboidalis* sind sehr charakteristische Vertreter der hochmontan-subalpinen Hochstaudenfluren, während *Gentiana lutea*, *Phyteuma orbiculare* und *Crepis mollis* ursprünglich vor allem hochwüchsige Rasen bewohnen. Trotz großer Übereinstimmung in den Grundzügen der Verbreitung, zeigen sich unter diesen subalpinen Hochstauden- und Rasenelementen interessante Abwandlungen der Areale, und auch das Verhalten gegenüber den sekundären Wiesen ist bei jeder Art etwas anders:

*\*) Hochstauden*

*Astrantia major* L.

Geogr. Verbr.: Gebirge von Mitteleuropa, Kaukasus.

Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l.

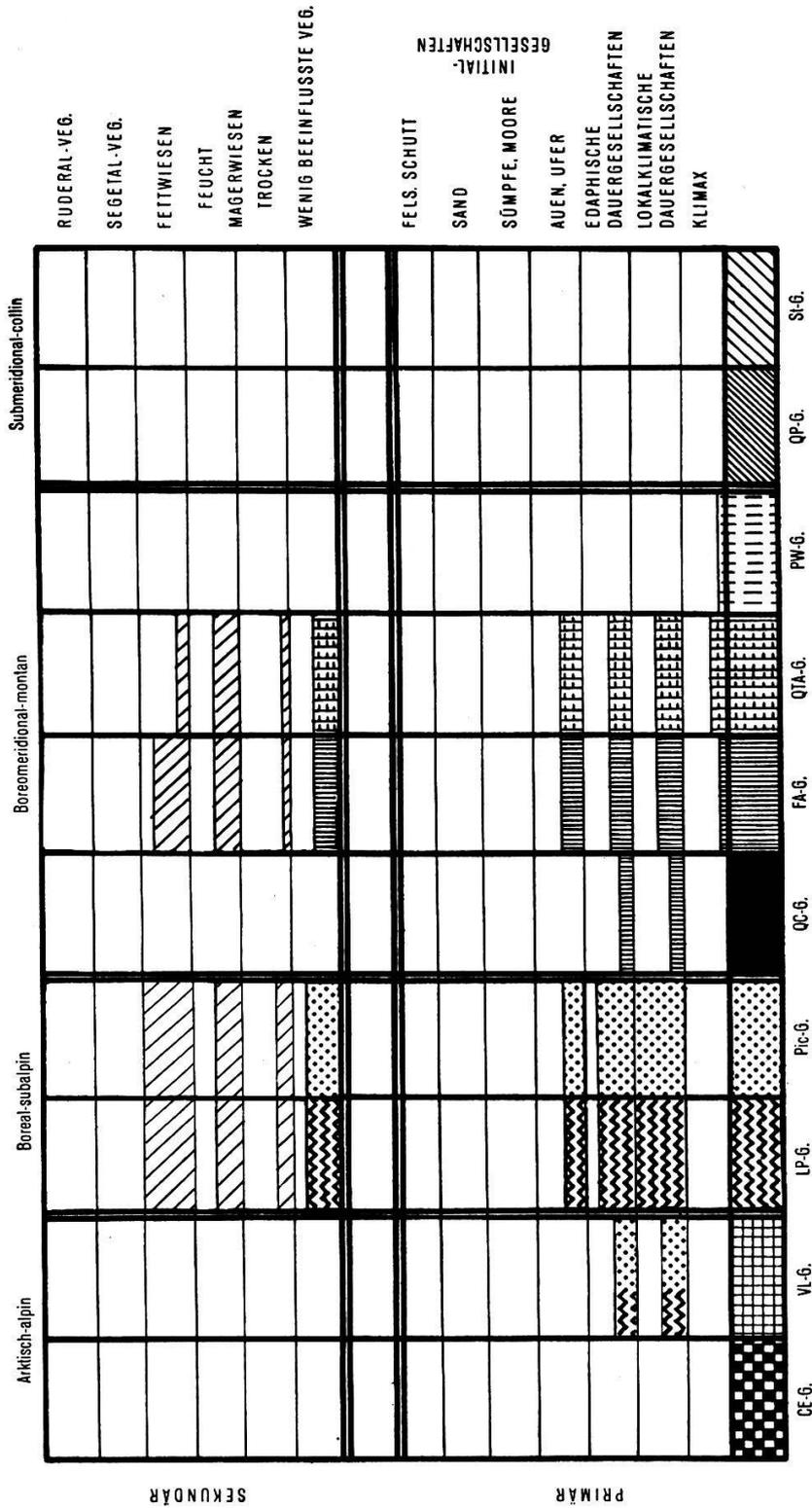


Abb. 13. *Geranium silvaticum*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer eurasiatisch-boreal-subalpinen Hochstaudenpflanze mit ziemlich weiter Gesamtverbreitung auch in der boreomeridionalen Gürtelserie.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: st fq Hochstaudenfluren, frische Rasengesellschaften; *extra z.* Rasen (VL-G.): Ferrugineetum usw.

FA-G., QTA-G. *lok.*: p Hochstaudenfluren, Flachmoore, Auenwälder.

Sek. LP-G., Pic-G.: 2—3, ± fq gelichtete Wälder, Trisetetum, Festuca rubra-Rasen usw.

FA-G., QTA-G.: 1, p Flachmoore, schattige Waldränder; L hemerophob.

**USG.:**

Prim. p Sorbeto-Aceretum, Hochstaudenfluren der Karrenfelder, Seslerieto-Semperviretum wasserzügiger Geröllhalden, r Rumiceto-Fagetum, Arunco-Aceretum.

Sek. 2, in tiefen Lagen anthr. und pseudohemerophob 3; st fq Trisetetum flavescens, gemähte Festuca rubra-Rasen, Seslerieto-Semperviretum sangaisorbetosum, r Colchiceto-Mesobrometum.

*Knautia silvatica* Duby

Geogr. Verbr.: Gebirge von Süd- und Mitteleuropa.

Sippenentw.: Stark variabel\*, Art eines sehr vielgestaltigen Formenkreises mit Zentrum in den süd-mitteuropäischen Gebirgen.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: fq Hochstaudenfluren, frische Rasengesellschaften; *extra z.* Rasen (VL-G.): Ferrugineetum, Calamagrostidetum variae usw.

FA-G., QTA-G. *lok.*: fq besonders fluß- und bachbegleitende Wälder; azonale Kiefernsteppenwälder, Flach- und Gehängemoore usw.

Sek. LP-G., Pic-G.: 2, fq gelichtete Wälder, Festuca rubra-Weiden, Flachmoore usw.

FA-G., QTA-G.: 2, fq Waldränder, Festuceto-Cynosuretum, Flachmoore usw.

**USG.:**

Prim. fq Hochstaudenfluren, Sorbeto-Aceretum, Rumiceto-Fagetum, Taxeto-Fagetum, Pineto-Molinietum litoralis, Alnetum incanae, Acereto-Fraxinetum usw., p Abieto-Fagetum, Fagetum silvaticae typicum und allictosum usw.

Sek. 2, fq gelichtete Wälder, Waldränder, Festuceto-Cynosuretum, Cytisus sagittalis-Genista tinctoria-Ass., Nardetum, p gemähte Festuca rubra-Rasen, Colchiceto-Mesobrometum.

*Campanula rhomboidalis* L.

Geogr. Verbr.: Westalpen, Jura.

Sippenentw.: Wenig variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: p Hochstaudenfluren, Alnus viridis-Gebüsche.

FA-G., QTA-G. *lok.*: r staudenreiche Wälder wasserzügiger Böden.

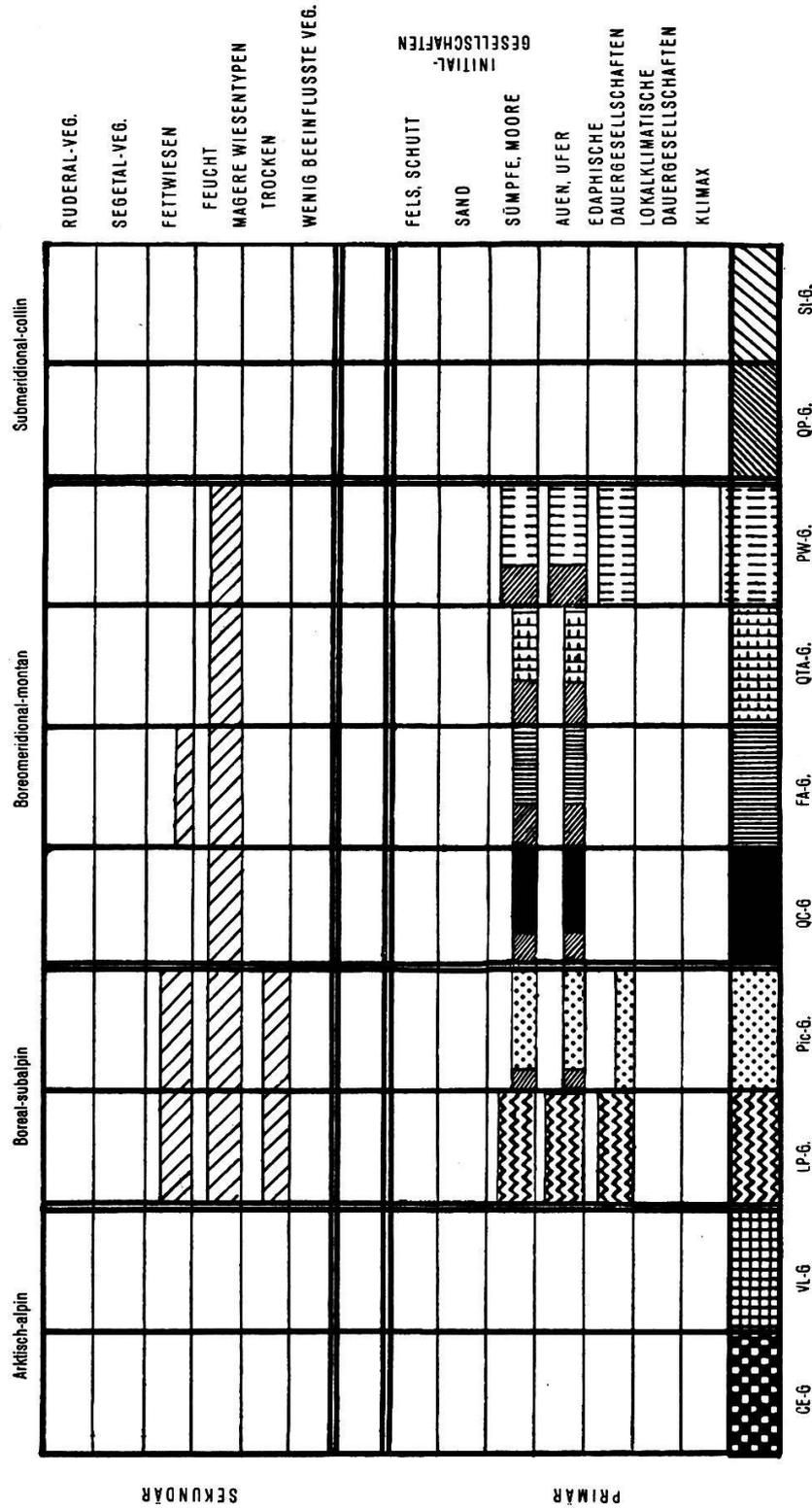


Abb. 14. *Sanguisorba officinalis*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer Alluvialpflanze mit größerer Verbreitung auch in der borealen Hochstaudenvegetation.

Sek. LP-G., Pic-G.: 3, L fq Trisetetum flavescens, m fq Festuca rubra-Weiden, Läger usw.  
FA-G., QTA-G.: 3, L st fq gelichtete Wälder, Trisetetum flavescens, m fq Festuca rubra-Rasen usw.

**USG.:**

Prim. p Hochstaudenfluren der Karrenfelder, Rumiceto-Fagetum, Abieto-Fagetum, vielleicht Melica uniflora-Buchenwälder (z. B. unter Ste.-Croix).  
Sek. 3, ± st fq gelichtete Buchenwälder, Trisetetum flavescens, m fq Festuca rubra-Rasen, r Colchiceto-Mesobrometum.

**\*\*)** *Rasensbewohner*

*Gentiana lutea* L.

Geogr. Verbr.: Süd-mitteleuropäische Gebirge von den Pyrenäen bis Kleinasien, Zentrum in den Alpen.

Sippenentw.: Nicht variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. VL-G. *lok.*: L frische Rasengesellschaften nur wenig über der Waldgrenze.  
LP-G., Pic-G. *lok.*: L st fq frische Rasengesellschaften; extra z. Rasen (VL-G.); azonale Rasen: Calamagrostidetum, Ferrugineetum usw., m fq Hochstaudenfluren, Legföhrengbüsche usw.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: p bis st r azonale Rasen: Calamagrostidetum variae. Molinietum litoralis, Seslerietum.  
Sek. LP-G., Pic-G.: 3, L fqq Festuca rubra-Weiden, m fq Nardetum, gemähte Magerwiesen.  
FA-G., QTA-G.: ± L bis 3, L fq Festuceto-Cynosuretum usw., L hemerophob.

**USG.:**

Prim. p Seslerieto-Semperviretum, Hochstaudenfluren, Sorbeto-Aceretum, Calamagrostis varia-Rasen usw., in tiefern Lagen r Pineto-Molinietum litoralis, Sesleria-Rasen auch innerhalb des Querceto-Lithospermetum (Randen).  
Sek. 3, im Randen hemerophob; fqq Festuca rubra-Weiden, m fq Festuca rubra-Mähewiesen, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, p Nardetum, Colchiceto-Mesobrometum.

*Phyteuma orbiculare* L.

Geogr. Verbr.: Gebirge Mitteleuropas.

Sippenentw.: Stark variabel, Zentrum und nächste Verwandte in den Gebirgen Süd- und Mitteleuropas.

*Synökologische Amplitude*

(Schema Abb. 15)

**GSA.:**

Prim. VL-G. *lok.*: st fq frische bis trockene Rasengesellschaften: Seslerieto-Semperviretum, Ferrugineetum.

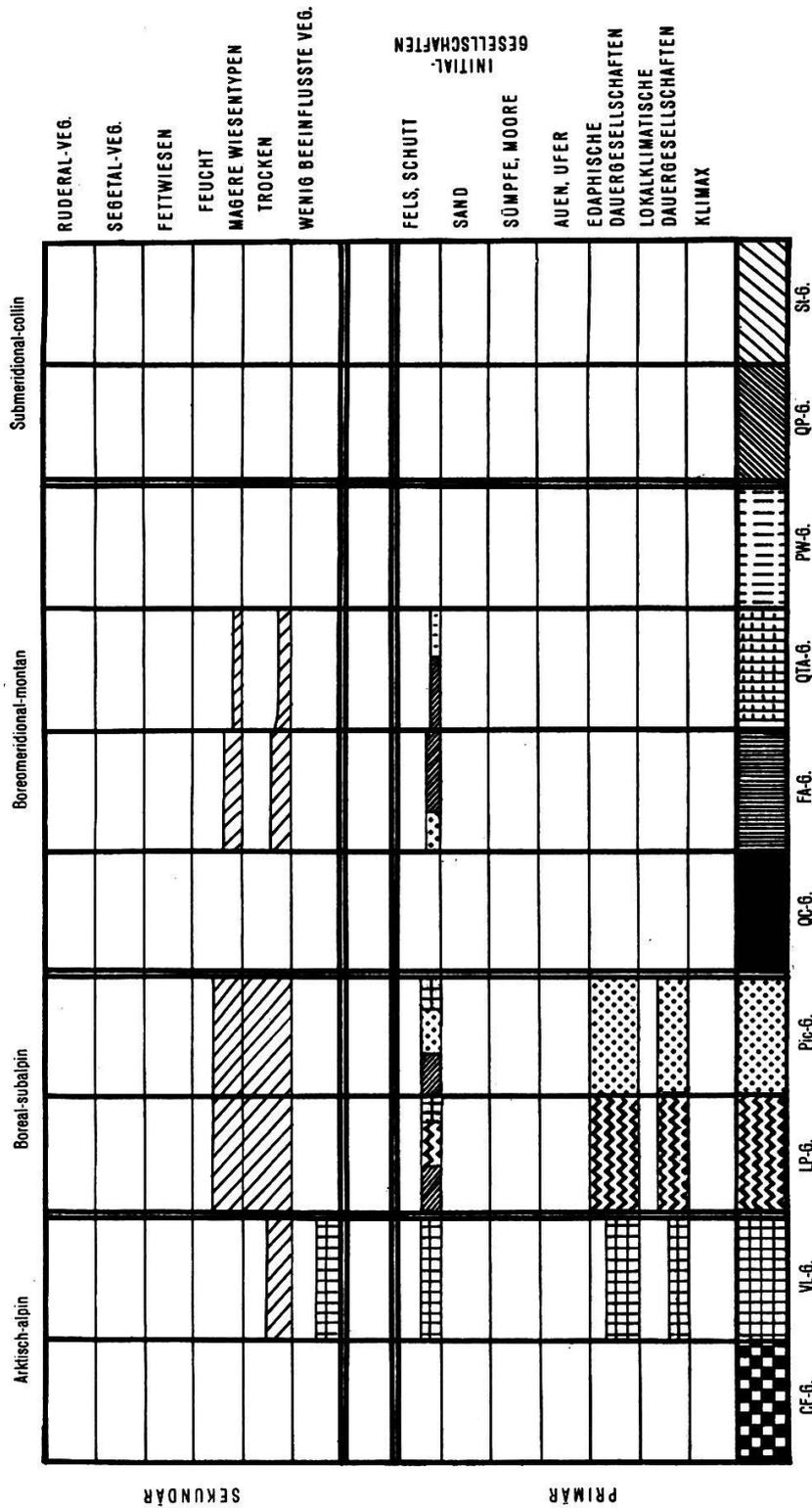


Abb. 15. *Phyteuma orbiculare*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer mitteleuropäisch-subalpinen Rasenpflanze.

- LP-G., Pic-G. *lok.*: st fq frische bis trockene Rasengesellschaften; *extraz.* Rasen (VL-G.); *azonale* Rasen, Hochstaudenfluren, Erica-Bergföhrenwälder usw.
- FA-G., QTA-G. *lok.*: *pazonale* oder *extraz.* subalpin-alpine Vegetation; Sesleria-Rasen, Föhrenwälder von Flußalluvionen, Flachmoore; *extraz.* Wiesensteppen (PW-G.).
- Sek. VL-G.: 2, st fq magere, frische bis trockene Rasen.  
LP-G., Pic-G.: 2—3, fq magere, frische bis trockene Rasen.  
FA-G., QTA-G.: 2—3, st fq Mesobromion-Rasen, Festuceto-Cynosuretum, Flachmoore; pseudohemerophob 2.
- USG.:**
- Prim. st fq Seslerieto-Semperviretum, Pinetum Mugi jurassicum, Calamagrostis varia-Rasen, in tiefern Lagen st r Pineto-Molinietum litoralis, Sesleria-Rasen, r Flachmoore.
- Sek. 2—3, fq Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, Festuca rubra-Rasen, Flachmoore, in tiefern Lagen m fq auch Colchiceto-Mesobrometum; pseudohemerophob 1, in tiefern Lagen 2.

### Crepis mollis Asch.

Geogr. Verbr.: Pyrenäen, Gebirge von Mitteleuropa, nördlicher Balkan.  
Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l.

#### *Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. Pic-G., FA-G. *lok.*: p hochwüchsige, subalpine Rasen: Calamagrostidetum arundinaceae (Auvergne), Festucetum carpathicae (Karpathen); Hochstaudenfluren, Quellfluren, Flachmoore, Zwischenmoore, Alnetum incanae usw.  
QTA-G. *lok.*: *extraz.* Eichensteppenwälder (PW-G., var. *Velenowskyi*, Böhmen).
- Sek. Pic-G., FA-G.: 3, L fq Trisetetum, Festuca rubra-Rasen, m fq Nardetum, abgebaute Moore.

**USG.:**

- Prim. st r Seslerieto-Semperviretum frischer Stellen (z. B. Dôle), Hochstaudenfluren der Karrenfelder, Zwischen- und Hochmoore.
- Sek. 3, ± fq Trisetetum, Festuca rubra-Mähewiesen, Flachmoore, m fq Nardetum, Festuceto-Cynosuretum, r Colchiceto-Mesobrometum.

Die Analyse der synökologischen Amplitude ergibt bei allen diesen Spezies ein deutliches Zentrum innerhalb der boreal-subalpinen Nadelwald-G. Doch können wir gerade unter den Hochstauden hinsichtlich des Verhaltens in primärer Vegetation, gleichgültig, ob es sich um mitteleuropäische oder eurasiatische Arten handelt, zwei Gruppen unterscheiden. Die eine Gruppe finden wir spontan nur vereinzelt in den Laubwald-G., so *Trollius europaeus*, *Astrantia major*, *Campanula rhomboidalis*. Ähnlich verhalten sich auch *Aconitum septentrionale*, *Peucedanum Ostruthium*, *Cicerbita alpina*.

Die andere Gruppe von Arten ist auch in den boreomeridionalen Laubwald-G. sehr verbreitet wie *Geranium silvaticum*, *Knautia silvatica* (vgl. hierzu die graphischen Schemata von *Trollius europaeus* und *Geranium silvaticum*, Abb. 12 und 13). In diesem Zusammenhang ist die Verbreitung einiger Spezies der eurasiatischen Sumpf- und Alluvialvegetation wie *Sanguisorba officinalis*, *Angelica silvestris* und *Galium boreale* (vgl. S. 197 ff.) höchst interessant. Alle sind auch in der borealen Hochstaudenvegetation ziemlich häufig und leiten somit von rein boreomeridionaler Verbreitung zum Arealtyp der Hochstauden der Nadelwald-G. über (vgl. das graphische Schema von *Sanguisorba officinalis*, Abb. 14 mit den entsprechenden von *Geranium silvaticum* und *Trollius europaeus*, Abb. 12 und 13). Aus diesen Darstellungen leitet sich eine gleitende Übergangsreihe vom Arealtypus der boreomeridionalen Auen- und Sumpfflora zum Arealtypus der borealen Hochstaudenflora ab, welche uns bemerkenswerte Aufschlüsse über die Verwandtschaftsbeziehungen gewisser feuchter Waldtypen der Laubwald-G. mit den Hochstaudenfluren der Nadelwald-G. gibt.

Die Untersuchung der synökologischen Verbreitung der Arten der boreal-subalpinen Gürtelserie bestätigt uns die starken Beziehungen der im Bereiche der Nadelwald-G. entstandenen Fettwiesen zu den ursprünglichen Hochstaudenfluren (vgl. S. 96 und 42). Hinsichtlich der sekundären Ausbreitung der einzelnen Spezies beobachten wir allerdings bedeutende Unterschiede. Während alle typischen Arten der Hochstaudenfluren gerade auf Fettwiesen oder Lägern eine besonders starke Verbreitung erfahren haben, beschränkt sich bei vielen der mitteleuropäisch-subalpinen Rasenbewohner die kulturbedingte Ausbreitung auf extensiv bewirtschaftete Magerrasen (vgl. hierzu die graphischen Schemata von *Geranium silvaticum* und *Phyteuma orbiculare*, Abb. 13 und 15).

Im Untersuchungsgebiet zeichnen sich alle Arten der boreal-subalpinen Gürtelserie durch ein sehr gleichmäßiges Verhalten gegenüber dem Mesobromion aus. Wir finden sie überall eingestreut in den frischen Magerwiesen des Colchico-Mesobrometum der unteren Bergregion, im nördlichen Jura allerdings selten, aber doch überall im Arealtypenspek-

trum dieser Rasen einen kleinen charakteristischen Bestandteil bildend, der den übrigen Assoziationen fehlt und für eine mesophile Standortsökologie sehr bezeichnend ist.

### **3a. Sippenentwicklung, Einwanderung und Ausbreitung der Elemente der arktisch-alpinen und boreal-subalpinen Gürtelserie im Untersuchungsgebiet**

Wichtige Angaben über die Florengeschichte dieser Elemente im Jura finden wir bei zahlreichen Autoren. Danach liegt die Einwanderung ins Untersuchungsgebiet bei allen diesen Arten weit zurück, meistens im Spätglazial, teilweise auch früher, denn es ist durchaus wahrscheinlich, daß manche von ihnen im Jura eine oder mehrere Eiszeiten überdauert haben. Dafür sprechen die disjunkten Areale (z. B. *Androsace lactea*), das Auftreten in hochwertigen neoendemischen Rassen (vgl. E. Schmid, 1936), von denen sich eine Anzahl erst wieder in den eisfrei gebliebenen Gebirgen der Süd- und Ostalpen findet (z. B. *Ranunculus geraniifolius* var. *gracilis*, *Pedicularis foliosa* var. *glabriuscula*). Charakteristisch ist auch das Auftreten in spontaner, noch heute sozusagen unberührter Vegetation extremer und konkurrenzarmer Stellen. Daß auch die Einwanderung gewisser Hochstauden weit zurückliegt, zeigt uns das Auftreten einer so ausgeprägten, endemischen Rasse wie *Heracleum Sphondylium* ssp. *juranum*, welche als die isolierteste Kleinspezies des ganzen Formenkreises bezeichnet werden kann. Daraus ergibt sich für uns die wichtige Tatsache, daß zwischen der primären Besiedlung im Untersuchungsgebiet und der sekundären Ausbreitung dieser Arten große Zeiträume verstrichen sind, denn letztere reicht in größerem Maße nicht einmal bis in die Eichenmischwaldzeit zurück und ist in höheren Lagen noch jünger. Das erleichtert die Frage nach der Spontaneität außerordentlich. Auch die im Untersuchungsgebiet stark apophytischen Spezies der subalpin-alpinen Gesamtgruppe finden wir, wenn auch selten, da und dort zusammen mit Neoendemismen, disjunkt verbreiteten Arten des gleichen Arealtypus und sonst noch mit anderen hemerophoben Spezies an Lokalitäten, die weitgehend den wirtschaftlichen Einflüssen entzogen blieben, und wo diese Arten sicher primär vorkommen.

Die ursprünglichsten Standorte solcher Art finden sich nach

unseren Untersuchungen im Kerneretum saxatilis, im Caricetum brachystachidis, in den Rasen des Seslerieto-Semperviretum, im Pinetum Mugi jurassicum, Sorbeto-Aceretum, im Adenostylion, seltener im Pineto-Molinietum litoralis, Pinetum silvestris jurassicum oder in Flach- und Hochmooren.

Hinsichtlich der Formenmannigfaltigkeit haben wir bei den einzelnen Arten eine sehr verschieden starke Aufspaltung festgestellt. Nirgends kommt es aber zur Abgliederung von Rassen, die bei der arealtypischen Übersicht der Artenzusammensetzung der *Bromus erectus*-Wiesen stark ins Gewicht fallen.

#### 4. Arten der boreomeridionalen Gürtelserie

Die primären Standorte der hier in Frage stehenden Arten sind sehr verschiedenartig. Mit den sekundären Wiesen gemeinsam haben die Standorte der Wald- und Wiesensteppenpflanzen die Baumlosigkeit der Vegetation. So ist es nicht verwunderlich, daß diese zusammen mit den ebenfalls lichtliebenden Trockenwaldarten unter den zonalen oder bizonalen Arten in den sekundären *Bromus erectus*-Wiesen weitaus überwiegen. Eine viel kleinere Bedeutung besitzen die zonalen Arten des QTA-G. und des FA-G. Obwohl die Spezies des QC-G. im allgemeinen einen größeren Grad der Hemerophilie aufweisen, so ist ihre Ausbreitung auf den vorwiegend basischen Böden der *Bromus erectus*-Wiesen ebenfalls relativ gering.

Die starke Differenzierung innerhalb der boreomeridionalen Gürtelserie mit zunehmender Kontinentalität (vgl. S. 57) führt uns zur Aufteilung in vier wichtige Artengruppen, in eine solche von bizonalen, azidiphilen Arten der atlantisch-subatlantischen Eichenwälder und Heiden, in eine solche der europäisch-mesophilen Laubwaldarten des FA-G. und QTA-G., in eine solche von bizonalen Arten der Trocken- und Steppenwälder des Qp-G. (QTA-G.) und PW-G. und endlich in eine solche von Arten der kontinentalen Steppenwälder und Wiesensteppen des PW-G.

##### a) Bizonale, azidiphile Arten der atlantisch-subatlantischen Eichenwälder und Heiden

Wirklich zonale Spezies des atlantischen QC-G. sind im jurassischen Xero- und Mesobromion nicht vertreten. Aus unserer Über-

sicht über die Vegetationsgürtel Eurasiens (Abb. 4 u. 5) geht eindrücklich hervor, daß der QC-G. landeinwärts im Süden und Südosten an den Qp-G. und selbst an den Qi-G. grenzt, im Osten an den FA-G. und QTA-G., im Norden und Nordosten an den Pic-G. In entsprechender Weise finden wir auf den *Bromus erectus*-Wiesen bizonale Arten des QC-G. und Qp-G., des QC-G. und der mesophilen Laubwald-G. und endlich des QC-G. und Pic-G., die wir im folgenden alle gesondert betrachten müssen.

aa) *Bizonale Arten des QC-G. und Qp-G.*

Wenn wir die Areale der dominierenden *Genista*-Arten der atlantisch-subatlantischen Heidevegetation miteinander vergleichen, so stellen wir in einem engen Verwandtschaftskreis ein prächtiges Beispiel des gleitenden Überganges von zonaler Verbreitung im QC-G. bis zu bizonaler Verbreitung im QC-G. und im Qp-G. und sogar zu solcher mit Schwerpunkt im Qp-G. fest. Diese Abwandlung stimmt mit zunehmender Entfernung vom Meer sehr genau überein. Eine solche Reihe führt von der atlantischen *Genista anglica*, über die in unseren *Bromus erectus*-Wiesen gedeihenden *Genista pilosa* und *Genista tinctoria* schließlich zu *Cytisus sagittalis*.

*Genista pilosa* L.

Geogr. Verbr.: West- und Mitteleuropa (östl. bis Südwestpolen).

Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l, jedoch ohne besondere Kalkrasse.

*Synökologische Amplitude*

GSA.:

Prim. QC-G. *reg.*: st fq azidiphile Eichen-Birkenwälder. *lok.*: fq Corynephorum, Calluna-Sarothamnus-Heiden usw.

FA-G., QTA-G. *lok.*: ± p e x t r a z. Corynephoreten, azidiphile Kiefernwälder(QC-G.); a z o n a l e Vegetation: Dünen, Silikatfelsfluren; L basiphile Kiefernsteppenwälder.

Qp-G. *reg.*: L st fq Trockenwälder; besonders azidiphiles Querceto-Castanetum. *lok.*: L st fq Kiefernwälder extremer Kalk- oder Serpentinböden, Gariden usw.

EG-G., (Qi-G.): ?

Sek. QC-G.: 3—4, fqq Calluna-Sarothamnus-Heiden usw.

FA-G., QTA-G.: ± L bis 3, L fq Calluna-Genista-Heiden (Mittelgebirge), Sandfluren, m fq Bromion-Rasen; pseudohemerophob 1.

Qp-G.: 2—3, L st fq Kastanienselven, sekundäre Gariden.

Qi-G.: 3—4, L st fq azidiphile Cistus-Macchien.

USG.:

Prim. L st fq Seslerieto-Festucetum glaucae, Pinetum silvestris jurassicum, m fq Karrenfelder (Lâpiaz der hochmontanen Stufe).

Sek. 1—2, L st fq Sesleriето-Semperviretum beweideter Lâpiаз, Teucriето-Mesobrometum, r Nardetum, Cytisus sagittalis-Genista tinctoria-Ass.; pseudohemerophob 1.

### Genista tinctoria L.

Geogr. Verbr.: West- und Mitteleuropa (östlich bis Rußland).

Sippenentw.: S t a r k v a r i a b e l, größte Entfaltung in Südwesteuropa, im  
USG. var. *vulgaris* Spach, var. *Perreymondi* (Spach) Gremli u. a.

#### *Synökologische Amplitude*

##### GSA.:

Prim. QC-G. *reg.*: st fq azidiphile Eichen-Birkenwälder. *lok.*: fq Corynephoretum, Calluna-Sarothamnus-Heiden.

FA-G., QTA-G. *lok.*: ± p e x t r a z. Eichen-Birkenwälder und Sandfluren (QC-G.); a z o n a l e, azidiphile Kiefernsteppenwälder, Silikatfelsfluren usw.

PW-G. *lok.*: p b i s s t r Koeleria glauca-Sandsteppe, Hügelsteppen usw.  
Qp-G. *reg.*: st fq Trockenwälder: Querceto-Castanetum, Quercetum pubescentis, Orneto-Ostryetum.

EG-G., (Qi-G.): ?

Sek. QC-G.: 3—4, fqq Calluna-Sarothamnus-Heiden usw.

FA-G., QTA-G.: 3, fq Calluna-Genista-Heiden; pseudohemerophob 1.  
PW-G.: ?, Ausmaß unsicher.

Qp-G.: 3, fq Kastanienselven, sekundäre Gariden.

Qi-G.: 3, L fq azidiphile Cistus-Macchien.

##### USG.:

Prim. var. *vulgaris* r Querceto-Betuletum, Querceto-Lithospermetum, Quercus petraea-Lathyrus niger-Ass.

var. *Perreymondi* (Rasse des Qp-G.), r Querceto-Lithospermetum, Pineto-Cytisetum nigricantis (Wangental, Kt. Schaffhausen).

Sek. var. *vulgaris* 3—4, L fqq Cytisus sagittalis-Genista tinctoria-Ass., st fq azidiphile Waldränder, Mesobromion-Rasen usw.

var. *Perreymondi* 2, r Teucriето-Mesobrometum; pseudohemerophob 3.

### Cytisus sagittalis Koch

Geogr. Verbr.: Süd- und Mitteleuropa (östlich bis Siebenbürgen).

Sippenentw.: W e n i g v a r i a b e l.

#### *Synökologische Amplitude*

##### GSA.:

Prim. QC-G. *lok.*: L Calluna-Sarothamnus-Heiden usw.

FA-G., QTA-G. *lok.*: ± s t f q a z o n a l e Kiefernsteppenwälder; e x t r a z. Trockenwälder (Qp-G.).

Qp-G. *reg.*: ± s t f q Trockenwälder: Querceto-Castanetum, Quercetum pubescentis usw. *lok.*: ± s t f q Gariden.

Sek. QC-G.: 3, L fq Calluna-Sarothamnus-Heiden.

FA-G., QTA-G.: 3, fq Calluna-Genista-Heiden, m fq Bromion-Rasen usw.; pseudohemerophob 1.

Qp-G.: 3, fq sekundäre Gariden.

##### USG.:

Prim. r Querceto-Lithospermetum, Querceto-Buxetum, Quercus petraea-Lathyrus niger-Ass., Pineto-Cytisetum nigricantis.

Sek. 3—4, L fqq *Cytisus sagittalis*-*Genista tinctoria*-Ass., auch bestandbildend, st fq Mesobromion, sonnige Waldränder, p Nardetum; pseudohemerophob 1.

*bb) Bizonale Arten des QC-G. und Pic-G.*

Auch bei diesen Arten beobachten wir wie bei *Genista pilosa* und *tinctoria* ein Verbreitungszentrum im QC-G. und ein deutliches Verbreitungsgefälle nach Osten.

*Sieglingia decumbens* Bernh.

Geogr. Verbr.: Europa (im Süden nur in den Gebirgen und im Norden fehlend), Kleinasien, Algier, Madeira.

Sippenentw.: Wenig variabel.

*Synökologische Amplitude*

(Schema Abb. 16)

**GSA.:**

Prim. VL-G. *reg.*: p Zwergstrauchheiden (auch Alpen).

Pic-G. *reg.*: st fq *Betula pubescens*-Wälder (England). *lok.*: ± p Moore, Sand- und Silikatfelsfluren.

QC-G. *reg.*: st fq azidiphile Eichen-Birkenwälder. *lok.*: st fq Dünen-täler, feuchte Heiden, Moore usw., auch Kalkfelsfluren.

FA-G., QTA-G. *lok.*: ± p e x t r a z. Eichen-Birkenwälder, azidiphile Kiefernwälder usw. (QC-G.); Moore.

Sek. VL-G.: 2, p magere Weiden, Nardetum.

Pic-G.: 3, st fq magere Rasengesellschaften.

QC-G.: 3—4, fqq *Calluna-Sarothamnus*-Heiden, *Nardus-Galium saxatilis*-Weiden, *Festuca-Agrostis*-Mähewiesen, Moore, *Corynephorum* usw.

FA-G., QTA-G.: 2—3, L st fq Nardetum, Moore, m fq *Festuceto-Cynosuretum*, Mesobromion; pseudohemerophob 1.

Qp-G.: 2—3, L st fq Kastanienselven usw.

**USG.:**

Prim. rr' Flachmoore, Calluneten der Hochmoore, vielleicht *Querceto-Betuletum*.

Sek. 3, L st fq Nardetum, *Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum*, *Festuca rubra*-Rasen, *Blysmetum*, in tiefen Lagen p bis st r *Cytisus sagittalis-Genista tinctoria*-Ass., *Festuceto-Cynosuretum*, *Teucrieto-Mesobrometum*, *Cerastieto-Xerobrometum*; pseudohemerophob 1.

*Carex pilulifera* L.

Geogr. Verbr.: Europa, Kaukasus, nördliches Asien.

Sippenentw.: Wenig variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. VL-G., Pic-G. *reg.*: L st fq Zwergstrauchheiden (Gebirge von Großbritannien und Mittelfrankreich). *lok.*: L *Nardus*-Rasen.

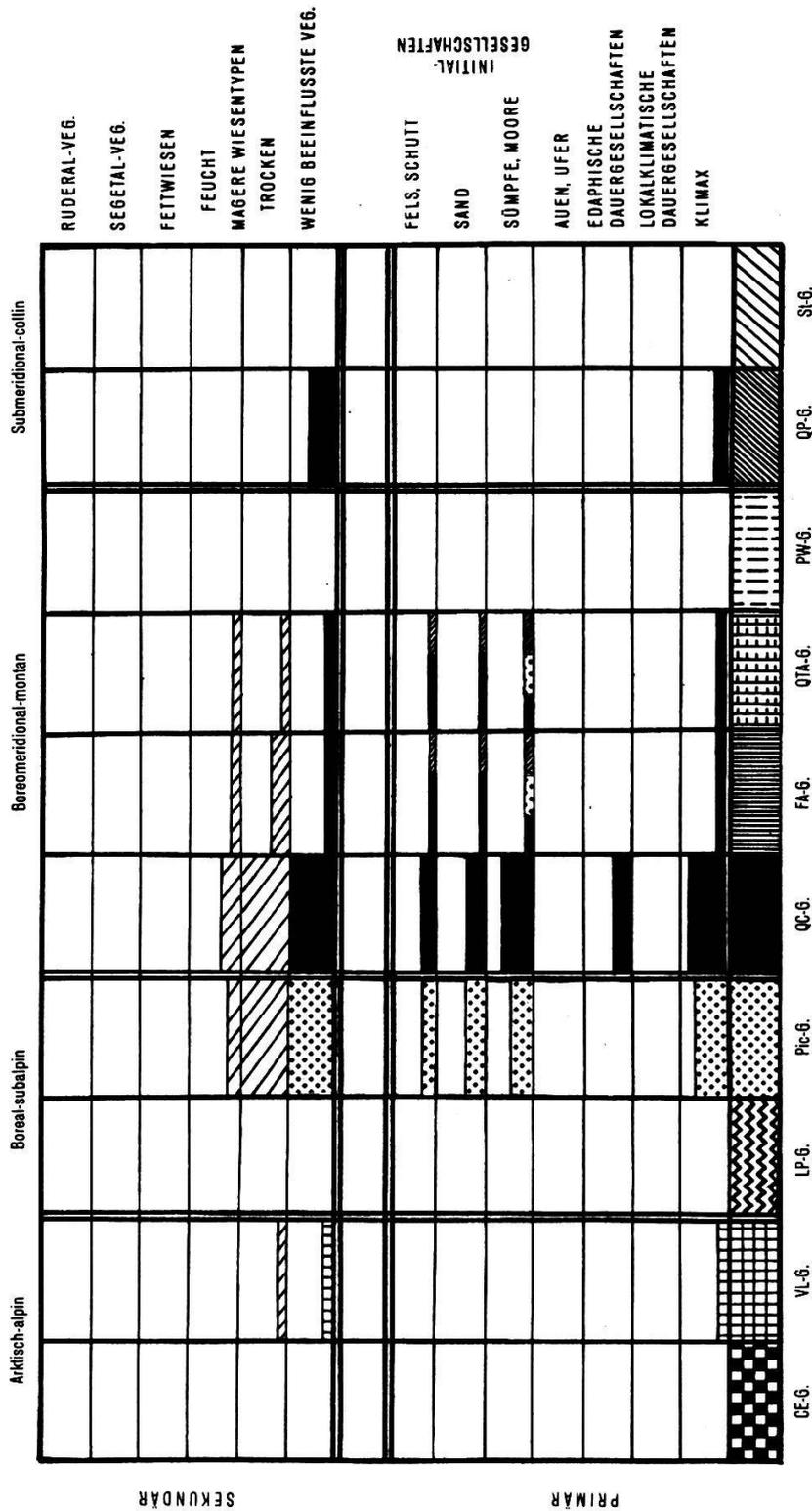


Abb. 16. *Sieglingia decumbens*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer Spezies mit primärer Hauptverbreitung in der atlantisch-subatlantischen Eichenwald-, Heide- und Sandflurvegetation.

- QC-G. *reg.*: st fq Eichen-Birkenwälder. *lok.*: m fq Calluna-Sarothamnus-Heiden usw.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: p e x t r a z. Wälder (QC-G.): Querceto-Betuletum, azidiphile Kiefernwälder usw.
- Sek. VL-G., Pic-G.: 2, st fq Zwergstrauchheiden, Nardus-Weiden.  
QC-G.: 2—3, fq Kahlschläge, Calluna-Sarothamnus-Heiden, Nardus-Weiden.  
FA-G., QTA-G.: 1—2, p Kahlschläge, Nardus-Weiden.

**USG.:**

- Prim. r Querceto-Betuletum, Querceto-Carpinetum luzuletosum, Fagetum silvaticae luzuletosum.
- Sek. 2, p Kahlschläge, Nardus-Rasen, Cytisus sagittalis-Genista tinctoria-Ass., r Colchiceto-Mesobrometum.

*cc) Bizonale Arten des QC-G., FA-G. und QTA-G.*

Diese Arten haben eine charakteristische, bizonale Verbreitung in der regionalen Vegetation des QC-G., des FA-G. und QTA-G. und vermitteln so zwischen der Flora der sauren, atlantischen Eichenwälder und den südeuropäisch-montan-mitteuropäischen Buchen- und Laubmischwälder.

*Potentilla sterilis* Garcke

- Geogr. Verbr.: Südwest-, West- und Mitteleuropa (östl. bis zur Oder).  
Sippenentw.: W e n i g v a r i a b e l, nächste Verwandte im QTA-G. u. Qp-G.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. QC-G. *reg.*: fq azidiphile Eichen-Birkenwälder.  
FA-G. *lok.*: r azonale Felsfluren.  
vgl. sonst Stamm (1938).
- Sek. QC-G.: 2, fq Waldschläge, Waldwege usw.  
FA-G.: 2, st fq Waldschläge, Waldwege, Weidewälder, L anthr.  
QTA-G.: 2, st fq Waldschläge, Waldwege usw.

**USG.:**

- Prim. st fq Querceto-Carpinetum, Querceto-Betuletum, r vielleicht Fagetum silvaticae typicum.
- Sek. 2, hochmontan-subalpine Stufe anthr.; st fq Waldschläge, Waldwege, m fq Colchiceto-Mesobrometum, Festuceto-Cynosuretum, p beweidete Abies-Picea-Bestände, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum bis 1450 m z. B. Chasseron, Hasenmatt).

*Lathyrus montanus* Bernh.

- Geogr. Verbr.: Europa, vom nördlichen Mediterrangebiet bis nach Großbritannien und Mittelfennoskandien.  
Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l, nächste Verwandte im FA-G. u. QTA-G.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. QC-G. *reg.*: st fq azidiphile Eichen-Birkenwälder. *lok.*: nur r.  
FA-G. *reg.*: L st fq (Mittelfrankreich); weiter östlich r oder fehlend.  
*lok.*: ± st fq extraz. Eichen-Birkenwälder und Kiefernwälder (QC-G.).  
QTA-G. *reg.*: st fq Querceto-Carpinetum. *lok.*: st fq extraz. Eichen-  
Birkenwälder und Kiefernwälder (QC-G.).  
Qp-G. *reg.*: L st fq Querceto-Castanetum usw.
- Sek. QC-G.: 3, fqq gelichtete Wälder, Calluna-Sarothamnus-Heiden, Festu-  
ca-Agrostis-Mähewiesen.  
FA-G., QTA-G.: 1—2, st fq gelichtete Wälder, Waldränder, st r Fe-  
stuca rubra-Rasen, Mesobromion-Wiesen.

**USG.:**

- Prim. st fq Querceto-Betuletum, Querceto-Carpinetum luzuletosum.  
Sek. 1—2, st fq gelichtete Wälder, Waldränder, st r Festuca rubra-Rasen,  
Colchiceto-Mesobrometum, azidiphile Flachmoore.

Ein Vergleich der synökologischen Amplituden der atlantisch-subatlantischen, azidiphilen Eichenwald- und Heideelemente ergibt für alle hier untersuchten Arten, mit Ausnahme von *Cytisus sagittalis*, ein deutliches Optimum im Kerngebiet des QC-G. Nach Osten und Südosten werden diese Arten seltener und sind mehr oder weniger auf die extrazonale Vegetation des QC-G. im Bereich des FA-G. und QTA-G. beschränkt. Die verschieden weite Ausdehnung der Areale und die dadurch bedingte Staffelung der Verbreitungsgrenzen gab Anlaß zur Bildung mehrerer Arealtypen. Sie besitzen für unsere Problemstellung nur wenig Bedeutung, sind sie doch nur ein Ausdruck des mehr oder weniger ausgeprägten Optimums im QC-G. Trotzdem die Arealgrenzen von *Sieglingia decumbens* und *Carex pilulifera* mit manchen Arten des FA-G. und QTA-G. ziemlich genau übereinstimmen, so beweist das Studium ihrer synökologischen Amplituden eine viel größere Ähnlichkeit mit dem Verhalten streng atlantischer Arten und somit auch ihre stärkeren Beziehungen zum QC-G. Dem entspricht nicht nur die Abnahme der Siedlungen von West nach Ost, sondern auch die Abnahme der hemerophilen Ausbreitungsfähigkeit in der gleichen Richtung.

Das Verhalten dieser Elemente gegenüber den jurassischen *Bromus erectus*-Wiesen ist verschieden, zeigt aber bei den einzelnen Arten große Beziehungen zur Gesamtverbreitung. Die xerothermeren, auch im Qp-G. stärker verbreiteten *Genista*-Arten sind in den trockeneren Mesobromion-Wiesen und selbst im Xerobromion nicht

selten; die mesophileren Spezies wie *Carex pilulifera*, *Potentilla sterilis* und *Lathyrus montanus* sind trotz ihrer geringen Häufigkeit für die mesophilen Standortsbedingungen des Colchiceto-Mesobrometum sehr bezeichnende Einstrahlungen.

b) *Europäisch-mesophile Laubwaldarten des FA-G. und QTA-G.*

Über die Areale und die synökologische Verbreitung der mesophilen Laubwaldflora wurden von zahlreichen Autoren eingehende Studien veröffentlicht. Wenn wir die Resultate dieser Untersuchungen gesamthaft überblicken, so schält sich zunächst eine gut umrissene, vorwiegend süd-mitteleuropäisch-montane Gruppe zonaler Arten des FA-G. heraus (z. B. Gatt. *Dentaria*). Diese Spezies verhalten sich gegenüber den sekundären Pflanzengesellschaften völlig hemerophob, was bei der Lichtarmut ihrer primären Standorte nicht verwundert. Alle übrigen von Groß-Camerer (1930) und Moor (1938) als Buchenbegleiter, bzw. als Fagion-Arten bezeichneten Spezies haben eine typisch bizonale Verbreitung im FA-G. und QTA-G. (z. B. *Mercurialis perennis*, *Asperula odorata*). Darüber geben die Verbreitungskarten bei Lippma (1938) klaren Aufschluß. Auch diese Spezies haben sich nur wenig auf den sekundären Wiesen verbreitet, während von den zonalen Arten des QTA-G. einige eine stärker hemerophile Ausbreitung aufweisen. Gesondert müssen wir ferner mehrere Arten betrachten, deren primäre Standorte in lokalbedingter, fluß- und bachbegleitender Vegetation des FA-G. und QTA-G. liegen und endlich als letzte Untergruppe einige weiter verbreitete, stark hemerophile Arten mit primärem Verbreitungszentrum im FA-G. und QTA-G.

aa) *Bizonale Arten der regionalen Wälder des FA-G. und des QTA-G.*

Von den sehr zahlreichen, meist hemerophoben Laubwaldpflanzen finden wir im Jura die folgenden auf sekundären Wiesen: *Neottia Nidus avis* Rich., *Cephalanthera alba* Simonk., *Lathyrus vernus* Bernh., *Euphorbia dulcis* Jacq. Größere Bedeutung erlangen *Anemone nemorosa* und *Phyteuma spicatum*, von denen wir kurz das Vorkommen im Untersuchungsgebiet behandeln.

*Anemone nemorosa* L.

*Synökologische Amplitude im USG.*  
(Schema Abb. 17)

- Prim. fq regionale Laubwälder vom Querceto-Carpinetum bis zum Rumi-  
ceto-Fagetum.  
Sek. hemerodiaphor, L 1, st fq frische Magerwiesen, Colchiceto-Mesobro-  
metum usw., Baumgärten, schwach gedüngte Arrhenathereten, Moli-  
nietum coeruleae.  
Das Vorkommen in Fettwiesen kann oft als Relikt aus den stand-  
ortsgemäßen Wäldern angesprochen werden. Das Studium über die  
wirtschaftliche Entwicklung zeigt, dass *Anemone nemorosa* in früher  
gepflügtem Wiesland viel seltener auftritt als in nie umgebrochenem.

*Phyteuma spicatum* L.

*Synökologische Amplitude im USG.*

- Prim. fq regionale Laubwälder vom Querceto-Carpinetum bis zum Rumi-  
ceto-Fagetum, in letzterem aber viel häufiger als *Anemone nemorosa*.  
Sek. 1—2, fq Trisetetum flavescens, Festuca rubra-Rasen, p Colchiceto-  
Mesobrometum.

Als weiter verbreitete Arten rechnen wir auch die folgenden,  
im Mesobromion selten auftretenden Spezies zu den bizonalen, me-  
sophilen Laubwaldelementen: *Luzula pilosa* Willd., *Epipactis lati-  
folia*, *Fragaria vesca* L., *Hieracium murorum* Gruppe *silvaticum*  
Zahn, *Hieracium vulgatum* Fr. Immerhin geht bei *Epipactis lati-  
folia* All. das Areal in Richtung des Qp-G., bei *Luzula pilosa* und  
*Fragaria vesca* gegen die Nadelwald-G. und den PW-G. beträcht-  
lich über die Grenzen des FA-G. und QTA-G. hinaus.

bb) ± Zonale Arten des QTA-G.

Bei diesen Arten beobachten wir eine weit stärkere Ausbrei-  
tung in sekundären Wiesen. Bei ziemlich weiter Amplitude zeigen  
sie ein Optimum in regionaler Vegetation des QTA-G.

*Primula veris* L. em. Huds.

Geogr. Verbr.: Europa (im Norden fehlend), Kaukasus, Sibirien.  
Sippenentw.: Stark variabel, im USG. ssp. *genuina* (Pax) Lüdi, ssp.  
*canescens* (Opiz) Hayek, ssp. *Columnae* (Ten.) Lüdi.

*Synökologische Amplitude*

GSA.:

Prim. LP-G., Pic-G. lok.: L p azonale Rasen; extraz. Wälder (QTA-  
G.).

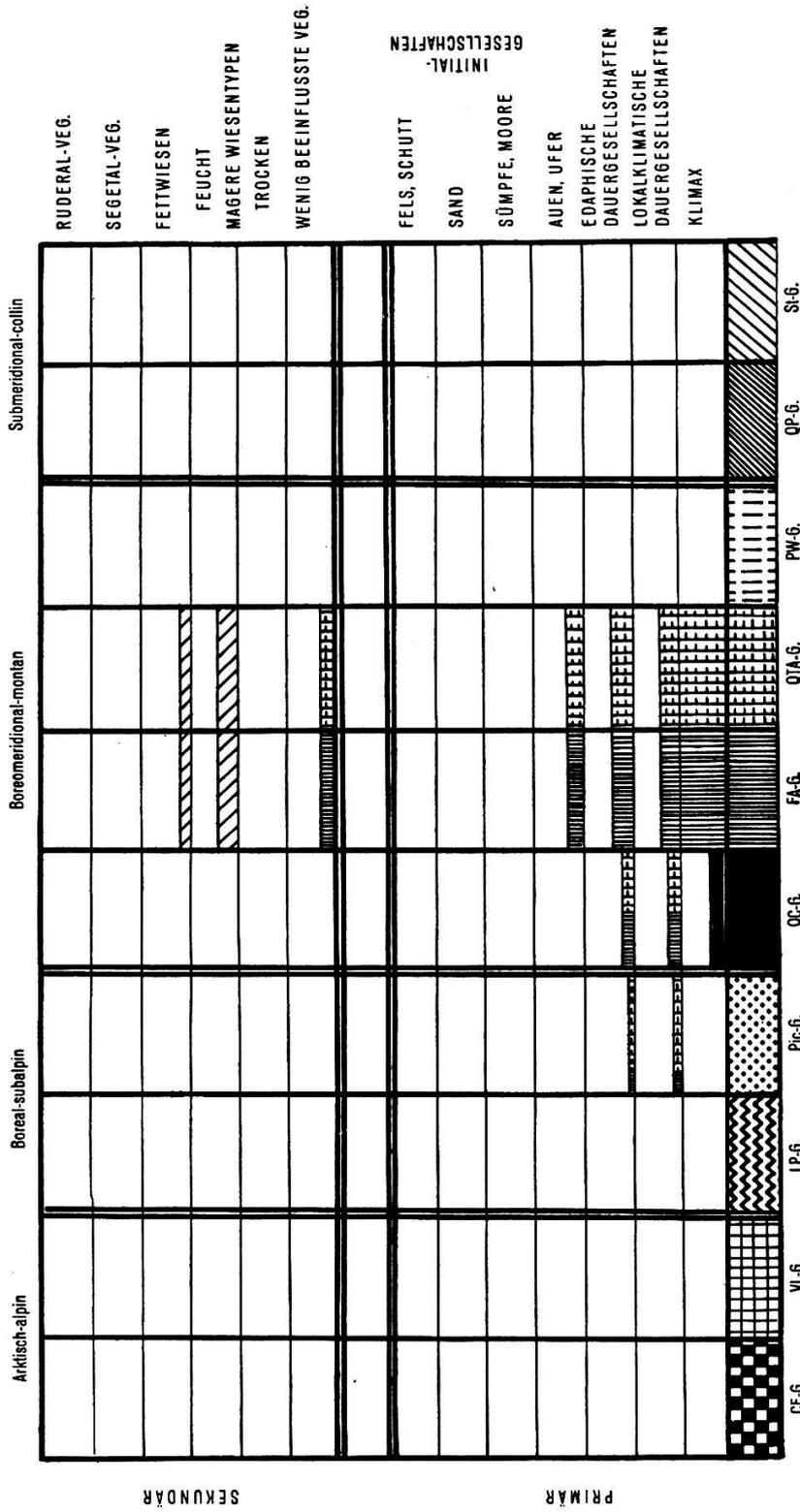


Abb. 17. *Anemone nemorosa*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer Spezies der regionalen Klimaxvegetation der mesophilen Laubwald-Gürtel Europas.

- QC-G.: ?  
FA-G. *reg.*: nur r. *lok.*: st fq extra z. Wälder (QTA-G.), Kiefernsteppenwälder; a z o n a l e Sesleria-Rasen (vorwiegend ssp. *genuina*).  
QTA-G. *reg.*: fq Laubmischwälder. *lok.*: fq extra z. Kiefernsteppenwälder (PW-G.); a z o n a l e Rasen (vorwiegend ssp. *genuina*).  
PW-G. *reg.*: L st fq Steppenwälder, L Wiesensteppen (div. ssp.).  
Qp-G. *reg.*: L st fq Trockenwälder (vorwiegend ssp. *Columnae*).
- Sek. LP-G., Pic-G.: hemerophob.  
QC-G.: 3, st fq Mesobromion-Rasen über Kalkböden; pseudohemerophob 2.  
FA-G.: 2—3, fq Mesobromion-Rasen; pseudohemerophob 2.  
QTA-G.: 2, fq Mesobromion-Rasen, Laubwiesen, Alvartriften; pseudohemerophob 2.  
PW-G.: 2, L fq sekundäre Wiesensteppen.  
Qp-G.: Ausmass unsicher.

**USG.:**

- Prim. ssp. *genuina* st fq Quercetum sessiliflorae, Querceto-Lithospermetum, Pinetum silvestris jurassicum, p Querceto-Carpinetum calcareum, Cariceto- und Seslerieto-Fagetum, Seslerieto-Festucetum glaucae, r Seslerieto-Semperviretum.  
ssp. *canescens* L Querceto-Lithospermetum, Quercetum sessiliflorae, Pineto-Cytisetum nigricantis (Nördostschweiz, Randen).  
ssp. *Columnae* st r Querceto-Lithospermetum, Querceto-Buxetum (Jurasüdrand).
- Sek. ssp. *genuina* 2—3, fq Mesobromion-Rasen, m fq Festuca rubra-Rasen, st r Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum; pseudohemerophob 2.  
ssp. *canescens* und *Columnae* hemerodiaphor.

*Carex montana* L.

Geogr. Verbr.: Europa, Kaukasus, Ostsibirien.  
Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. LP-G. *lok.*: L st fq grasreiche Lärchenwälder (Ural); a z o n a l e Erica-Bergföhrenwälder (Alpen) usw.  
Pic-G. *lok.*: st r a z o n a l e Rasen und Bergföhrenwälder (Alpen).  
QC-G. *reg.*: st r azidiphile Eichen-Birkenwälder.  
FA-G. *reg.*: nur st r. *lok.*: st fq extra z. Wälder (QTA-G.), Kiefernsteppenwälder (PW-G.) usw.  
QTA. *reg.*: st fq Laubmischwälder; Querceto-Carpinetum usw, *lok.*: fq Quercetum sessiliflorae, Corylus-Gebüsche; e x t r a z. Kiefernsteppenwälder (PW-G.) usw.
- Sek. LP-G., Pic-G.: 2, L st fq lichte, beweidete Wälder, magere Weidenrasen, Seslerieto-Semperviretum usw.  
QC-G.: ?, Ausmass unsicher.  
FA-G., QTA-G.: 3, fqq gelichtete Wälder, Mesobromion-Rasen, auch bestandbildend, m fq Festuca rubra-Rasen usw.; pseudohemerophob 1.

**USG.:**

- Prim. st fq bis fq Quercetum sessiliflorae, Seslerieto- und Cariceto-Fagetum, Querceto-Lithospermetum, Querceto-Carpinetum, m fq Pinetum

silvestris jurassicum, Pineto-Molinietum, Pineto-Cytisetum nigricantis, r Seslerieto-Semperviretum, Pinetum Mugi jurassicum, Sorbeto-Aceretum.

Sek. 3, fqq gelichtete Wälder, konstant und bestandbildend in Mesobromion-Rasen, st fq Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, st r Festuca rubra-Rasen; pseudohemerophob 1.

cc) *Bizonale Arten des FA-G. und QTA-G. mit Hauptverbreitung in lokalbedingten Auenwäldern*

Unter diesen Spezies, die zum Teil auch in der regionalen Vegetation der mesophilen Laubwald-G. zu gedeihen vermögen (z. B. *Primula elatior*), sind einige zu einer sehr starken Besiedlung sekundärer Wiesen befähigt. In unseren Aufnahmen finden sich die folgenden Vertreter dieser Gruppe: *Lychnis Flos cuculi* L., *Ranunculus auricomus* L. Sippe *puberulus* W. Koch, *Aegopodium Podagraria* L., *Pimpinella major* Huds., *Primula elatior* Schreb., *Valeriana dioeca* L., *Cirsium oleraceum* Scop. Ferner sind *Colchicum autumnale* und *Equisetum maximum* von größerem soziologischem Wert in Mesobromion-Rasen, weshalb wir diese letzteren näher betrachten.

*Colchicum autumnale* L.

Geogr. Verbr.: Süd-, West- und Mitteleuropa (Areal ähnlich *Fagus silv.*).  
Sippenentw.: Wenig variabel, Entfaltungszentrum der Gattung in den Gebirgen Südeuropas, besonders der Balkanhalbinsel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. QC-G. *lok.*: L extraz. Eichen-Eschenwälder (FA-G., QTA-G.).  
FA-G., QTA-G. *lok.*: L st fq Auenvegetation, Ufer, Altwässer, Waldbäche: Acereto-Fraxinetum, Alnetum glutinosae und incanae, Alneto-Carpinetum usw.

Sek. QC-G: ?, Ausmass unsicher.

FA-G., QTA.: 3—4, fqq Molinia-Rietwiesen, Arrhenatheretum, m fq Mesobromion, Festuca rubra-Rasen.

**USG.:**

Prim. p in bach- und flußbegleitenden Wäldern und an Ufern.

Sek. 3—4, fqq Arrhenatheretum, Trisetetum, Molinietum coeruleae, Colchiceto-Mesobrometum, p Festuca rubra-Rasen.

*Equisetum maximum* Lam.

Geogr. Verbr.: Europa (ohne Skandinavien und fast ganz Rußland), westliches Nordafrika, Westasien, atlantisches Nordamerika.  
Sippenentw.: Mäßig variabel.

*Synökologische Amplitude*  
(Europa)

**GSA.:**

Prim. QC-G. *lok.*: ± st fq feuchte, quellige Mergelhänge, Waldbäche usw.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: st fq Waldbäche, Quellsümpfe, feuchte, rutschige Mergelhänge, Auenvegetation (besonders Gebirge).

Sek. QC-G.: ? Ausmaß unsicher.

FA-G., QTA-G.: 1—2, st fq quellige Wiesen, Gehängemoore, feuchte Kiesgruben, wechselfeuchte Mesobromion-Rasen usw.

**USG.:**

Prim. st fq Waldbäche, wasserzügige Hänge: Acereto-Fraxinetum, Schoenetum, Juncus- oder Phragmites-Bestände usw.

Sek. 1—2, st fq bis fq quellige Abhänge, Mergelgruben, Gehängemoore, Tetragonolobus-Molinietum litoralis usw.

*dd) Weiter verbreitete, stark hemerophile Arten (mit ursprünglicher Hauptverbreitung in Auenwäldern des FA-G. und QTA-G.)*

Von den Spezies, deren sekundäre Ausdehnung des Areals so groß ist, daß ihr Schwergewicht in Mitteleuropa völlig in Wiesen und anderer kulturbedingter Vegetation liegt, gedeihen im Mesobromion des Juras *Vicia sepium*, *Ajuga reptans* und *Veronica Chamadrys*. Alle drei Arten zeigen in ihrer primären Verbreitung, auf deren Besprechung wir uns im folgenden beschränken wollen, bemerkenswerte Übereinstimmungen.

*Vicia sepium* L.

*Synökologische Amplitude in primärer Vegetation*

LP-G., Pic-G. *lok.*: ± p Hochstaudenfluren; Alluvialwälder und Alluvialwiesen (Nordeuropa bis zur Waldgrenze).

QC-G. *lok.*: ± p e x t r a z. Wälder (FA-G., QTA-G.).

FA-G., QTA-G. *lok.*: st fq Auenwälder, Corylus-Gebüsche, lichte Gehölze auf Geröllhalden usw.

PW-G. *reg.*: L Steppenwälder. *lok.*: Alluvialwälder.

Qp-G. *reg.*: L Trockenwälder.

*Ajuga reptans* L.

*Synökologische Amplitude in primärer Vegetation*

LP-G., Pic-G. *lok.*: p bis st fq Hochstaudenfluren.

QC-G. *lok.*: p e x t r a z. Wälder (FA-G., QTA-G.).

FA-G., QTA-G. *reg.*: nur relativ r. *lok.*: st fq Auenwälder und andere feuchte Waldgesellschaften.

Veronica Chamaedrys L.

*Synökologische Amplitude in primärer Vegetation*

LP-G., Pic-G. *reg.*: ± p. *lok.*: L Hochstaudenfluren.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: st fq besonders Auenwälder.  
PW-G. *lok.*: L st fq bis fq Alluvialwälder.

Gesondert betrachten wir am Schluß der Gruppe der Laubwald-  
elemente die Verbreitung von *Orchis mascula*. Die Zuteilung zu  
einem bestimmten Arealtypus ist schwierig. Die Verbreitungsweise  
leitet von den zonalen und bizonalen Elementen der mesophilen  
Waldflora zu den azonalen, südeuropäisch-montan-mitteuropä-  
ischen Rasenarten über.

*Orchis mascula* L.

Geogr. Verbr.: Süd- und Mitteleuropa.  
Sippenentw.: S t a r k v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*  
(Schema Abb. 18)

**GSA.:**

- Prim. VL-G. *lok.*: L frische bis trockene Rasengesellschaften.  
LP-G., Pic-G. *lok.*: L a z o n a l e Rasen: Seslerieto-Semperviretum  
usw.  
FA-G., QTA-G. *reg.*: st r Fagus-Wälder, Laubmischwälder usw. *lok.*:  
p bis st fq feuchte und lichte Waldgesellschaften; r a z o n a l e Rasen.  
Qp-G. *reg.*: ± st fq besonders Eichen-Kastanienwälder (z. T. ab-  
weichende Rassen).  
Sek. VL-G., LP-G., Pic-G.: 2—3, Festuca rubra-Rasen, Seslerieto-Semper-  
perviretum.  
FA-G., QTA-G.: 3—4, fq Mesobromion-Rasen, schwach-gedüngte Fet-  
wiesen usw.; pseudohemerophob 2.  
Qp-G.: 3, st fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden (z. T. abweichende  
Rassen).

**USG.:**

- Prim. p Querceto-Lithospermetum, Querceto-Buxetum, Cariceto- und Sesle-  
rieto-Fagetum, Quercetum sessiliflorae, Fagetum silvaticae allieto-  
sum, r Pinetum silvestris und Mugi jurassicum, Seslerieto-Semper-  
viretum.  
Sek. 3, fq Colchiceto-Mesobrometum, auch Uebergänge zum Arrhenathere-  
tum, p bis st fq Festuca rubra-Rasen, Seslerieto-Semperviretum san-  
guisorbetosum; pseudohemerophob 1.

Wenn wir die hemerophilen Arten der mesophilen Laubwald-  
flora miteinander vergleichen, fällt uns auf, daß vor allem die  
weitverbreiteten Arten in den sekundären Halbkulturpflanzengesell-  
schaften stärker in Erscheinung treten. Diese Tatsache bestätigt

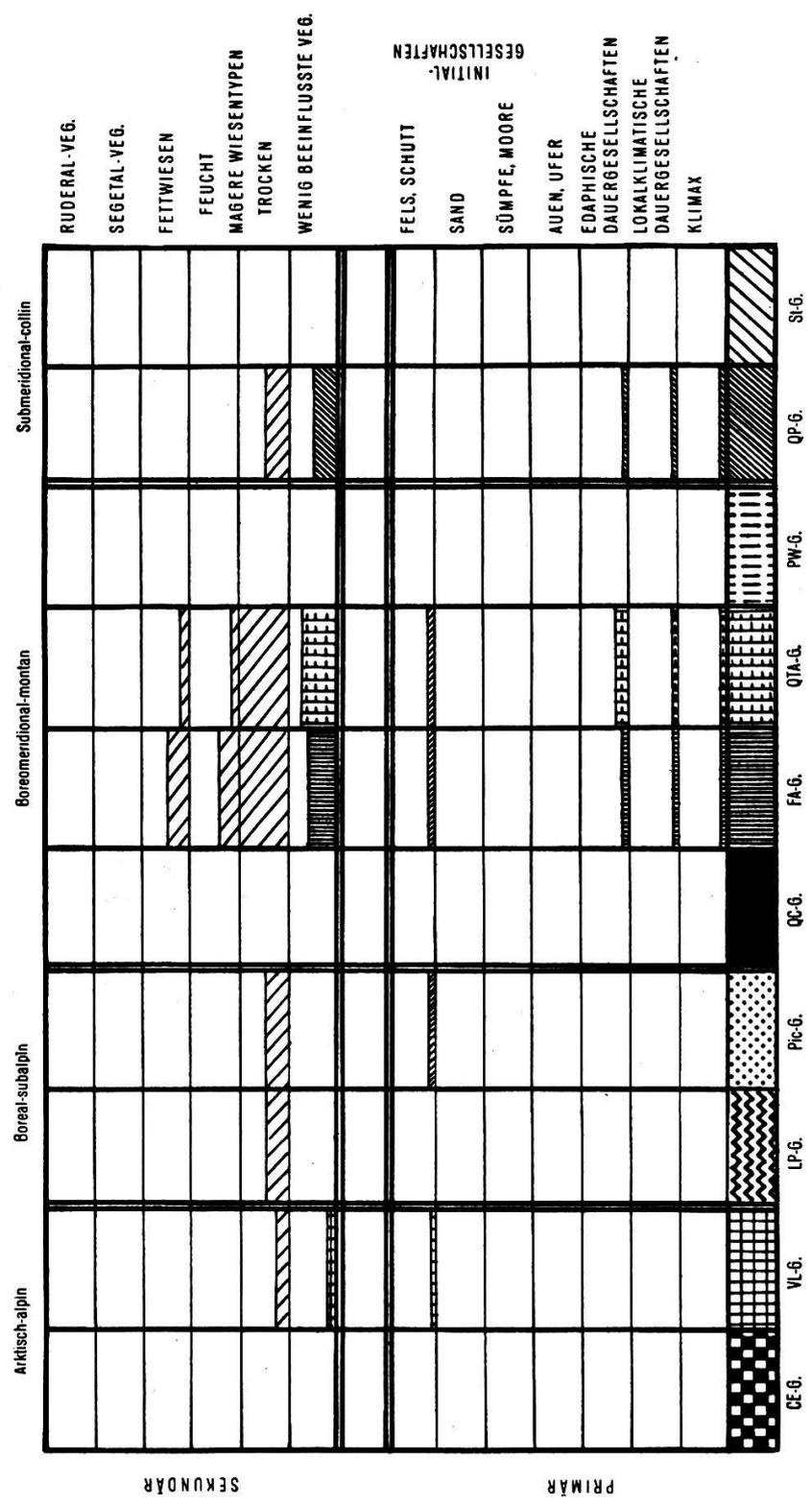


Abb. 18. *Orchis mascula*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer stark hemerophilen Spezies der europäischen Laubwald-Gürtel mit Verbreitungsschwerpunkt in sekundärer Wiesenvegetation.

auch für die Laubwaldelemente die schon früher festgestellte Gesetzmäßigkeit, daß die Tendenz zur sekundären Ausbreitung bei ausgesprochen zonal-regional verbreiteten Arten nur gering ist (vgl. die graphischen Schemata von *Anemone nemorosa* und *Orchis mascula*, Abb. 17 und 18). So sind die Beziehungen des *Mesobromion* zu den Laubwald-Gürteln (FA-G. und QTA-G.) und damit auch zur standortsgemäßen, primären Waldvegetation (vgl. Z o l l e r, 1954, Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen usw.) sehr gering, am größten noch im Colchiceto-Mesobrometum, was wiederum mit dessen ausgesprochen mesophiler Standortsökologie übereinstimmt. Eine Ausnahme von dieser Regel machen nur *Carex montana* und *Primula veris*. Aber ihr reichliches Vorkommen in extrazonalen Trockenbuschgesellschaften des Qp-G. und Relikt-föhrenwäldern des PW-G. leitet schon über zu den Elementen der Trocken- und Steppenwälder.

c) *Bizonale Arten der Trocken- und Steppenwälder des Qp-G., (QTA-G.) und PW-G.*

Aus unserer Übersicht über die Vegetationsgürtel Eurasiens (Abb. 4 und 5) ersehen wir, daß der QTA-G. in Rußland allmählich auskeilt und im Osten und Südosten vom PW-G. abgelöst wird, der sich in der gleichen geographischen Breite bis ins Amurgebiet hinein fortsetzt. Im Süden der mesophilen Laubwald-G. vollzieht sich ein ausgeprägter Wechsel zur submeridionalen Gürtelserie, nämlich von den Wäldern des FA-G. und QTA-G. zu den laubwerfenden Trockenwäldern des Qp-G. Im Nordosten seines Areals stößt der Qp-G. ebenfalls mit dem PW-G. zusammen (Südmähren, Ungarn, Siebenbürgen, Walachei, Bessarabien). Die starken Beziehungen dieser beiden Gürtel kommen deutlich zum Ausdruck durch eine ganze Anzahl bizonaler Arten. Diese bizonalen Arten des Qp-G. und PW-G. zeigen hinsichtlich ihrer ursprünglichen Assoziationszugehörigkeit große Übereinstimmung. Dagegen sind ihre Areale in geographischer Hinsicht sehr verschieden, so daß wir unterscheiden müssen zwischen Spezies, welche im Gebiet des PW-G. mindestens bis nach Westsibirien allgemein verbreitet sind und solchen, deren Verbreitung nicht über das europäische Rußland hinausgeht und solchen, deren Vorkommen im Osten die Karpathen und den Balkan nur wenig überschreitet.

*aa) Eurosibirische Arten*

Unter den eurosibirischen, bzw. europäisch-westsibirischen Arten dieser Gruppe erlangen die meisten eine ziemlich große Bedeutung in den *Bromus erectus*-Wiesen Mitteleuropas.

*Brachypodium pinnatum* P. B. ●●●

Geogr. Verbr.: Europa (fehlt Arktis), Nordafrika, gemäßigtes Asien.  
Sippenentw.: Stark variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: p azonale Vegetation: Erica-Föhrenwälder, Calamagrostis-Rasen (Alpen) usw.

QC-G.: ?

FA-G., QTA-G. *lok.*: st fq extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.), Trockenbuschwälder (Qp-G.); m fq trockene Laubmischwälder.

PW-G. *reg.*: fqq Steppenwälder, r Wiesensteppen. *lok.*: fq Kiefernwälder über Sand- und Silikatböden.

Qp-G. *reg.*: fq Trockenwälder: Quercetum pubescentis, Orneto-Ostryetum usw.

Sek. LP-G., Pic-G.: 2, p magere Trockenrasen.

QC-G.: 3, L st fq Mesobromion-Rasen, auf Kalkböden.

FA-G., QTA-G.: 3, fq magere Rasengesellschaften, Kiefernforste; beweidete Buchenwälder (mediterrane Gebirge).

PW-G., Qp-G.: ?, Ausmaß unsicher, jedenfalls beträchtlich.

**USG.:**

Prim. st fq Pineto-Molinietum litoralis, Pinetum silvestris jurassicum, Pineto-Cytisetum nigricantis, Kiesalluvionen, Querceto-Lithospermetum, Kalkgeröllhalden usw.

Sek. 3, fq lichte, trockene Niederwälder, Kiefernforste, Mesobromion, L auch bestandbildend, m fq Festuceto-Cynosuretum usw.

*Polygonatum officinale* All.

Geogr. Verbr.: Europa (im Norden fehlend), Sibirien bis Dahurien.  
Sippenentw.: Wenig variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: L azonale, xerotherme Felsfluren.

FA-G., QTA-G. *lok.*: st fq extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.), Trockenbuschwälder und Gariden (Qp-G.); azonale Felsfluren, m fq trockene Laubmischwälder.

PW-G., Qp-G. *reg.*: fq Steppenwälder, bzw. Trockenwälder.

Sek. LP-G., Pic-G.: hemerodiaphor.

FA-G., QTA-G.: 1, st fq gelichtete Wälder, Bromion-Rasen.

PW-G., Qp-G.: 1, fq gelichtete Wälder usw.

**USG.:**

Prim. st fq Pinetum silvestris jurassicum, Pineto-Cytisetum nigricantis, Pineto-Molinietum litoralis, Querceto-Lithospermetum, Sesleriето-Fa-

getum, Seslerieto-Festucetum glaucae, Kerneretum saxatilis, in höhern Lagen st r Sesleria-Rasen, Kalkgeröllhalden.

Sek. L st fq Teurcrieto-Xerobrometum (z. T. spontan), m fq trockene Assoziationen des Mesobromion usw.

### Viola hirta L.

Geogr. Verbr.: Europa (nördl. bis Mittelskandinavien), Asien bis Altai.

Sippenentw.: Stark variabel\*, Art eines vielgestaltigen Formenkreises mit Mannigfaltigkeitszentrum in den Trockenwäldern (Qp-G., PW-G.).

#### *Synökologische Amplitude*

##### **GSA.:**

Prim. QC-G. *lok.*: p extraz. Wälder (QTA-G.).  
FA-G. *lok.*: st fq extraz. Wälder (QTA-G.).  
QTA-G. *reg.*: st fq Querceto-Carpinetum, Lindenmischwälder usw.  
*lok.*: st fq Coryletum, Quercetum sessiliflorae.  
PW-G. *reg.*: fq Steppenwälder, r Wiesensteppen.  
Qp-G. *reg.*: fq Trockenwälder.  
Qi-G. *reg.*: p Hartlaubwälder.

Sek. QC-G.: ?, Ausmass unsicher.

FA-G., QTA-G.: 2—3, fq Waldränder, Gebüsche, st fq Magerwiesen, m fq Flachmoore.

PW-G., Qp-G.: 2, fq gelichtete Wälder, Gebüsche, Rasen usw.

Qi-G.: hemerophob.

##### **USG.:**

Prim. st fq Querceto-Lithospermetum, Quercetum sessiliflorae, Querceto-Carpinetum calcareum, Kiefernsteppenwälder, p Cariceto- und Seslerieto-Fagetum, r Festucetum glaucae.

Sek. 2—3, fq Waldlichtungen, Waldränder, trockene Assoziationen des Mesobromion, m fq Festuceto-Cynosuretum, p Festucetum rubrae; pseudohemerophob 1.

### Vincetoxicum officinale Mönch

Geogr. Verbr.: Europa (nördlich bis Südsandinavien), Sibirien.

Sippenentw.: Stark variabel.

#### *Synökologische Amplitude*

(Schema Abb. 19)

##### **GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: L a z o n a l e Rasen, Felsfluren usw.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: st fq extraz. Steppenwälder (PW-G.) und Trockenwälder (Qp-G.); a z o n a l e Rasen usw.  
PW-G. *reg.*: fq Steppenwälder, r Wiesensteppen.  
Qp-G. *reg.*: fq Trockenwälder: Quercetum pubescentis. Orneto-Ostryetum usw. *lok.*: fq Gariden, Felsfluren, Kiefernwälder.

Sek. LP-G., Pic-G.: hemerodiaphor.

FA-G., QTA-G.: 1—2, st fq gelichtete Wälder, Bromion-Rasen usw.

PW-G.: 1—2, st fq sekundäre Wiesensteppen.

Qp-G.: 1—2, fq sekundäre Gariden.

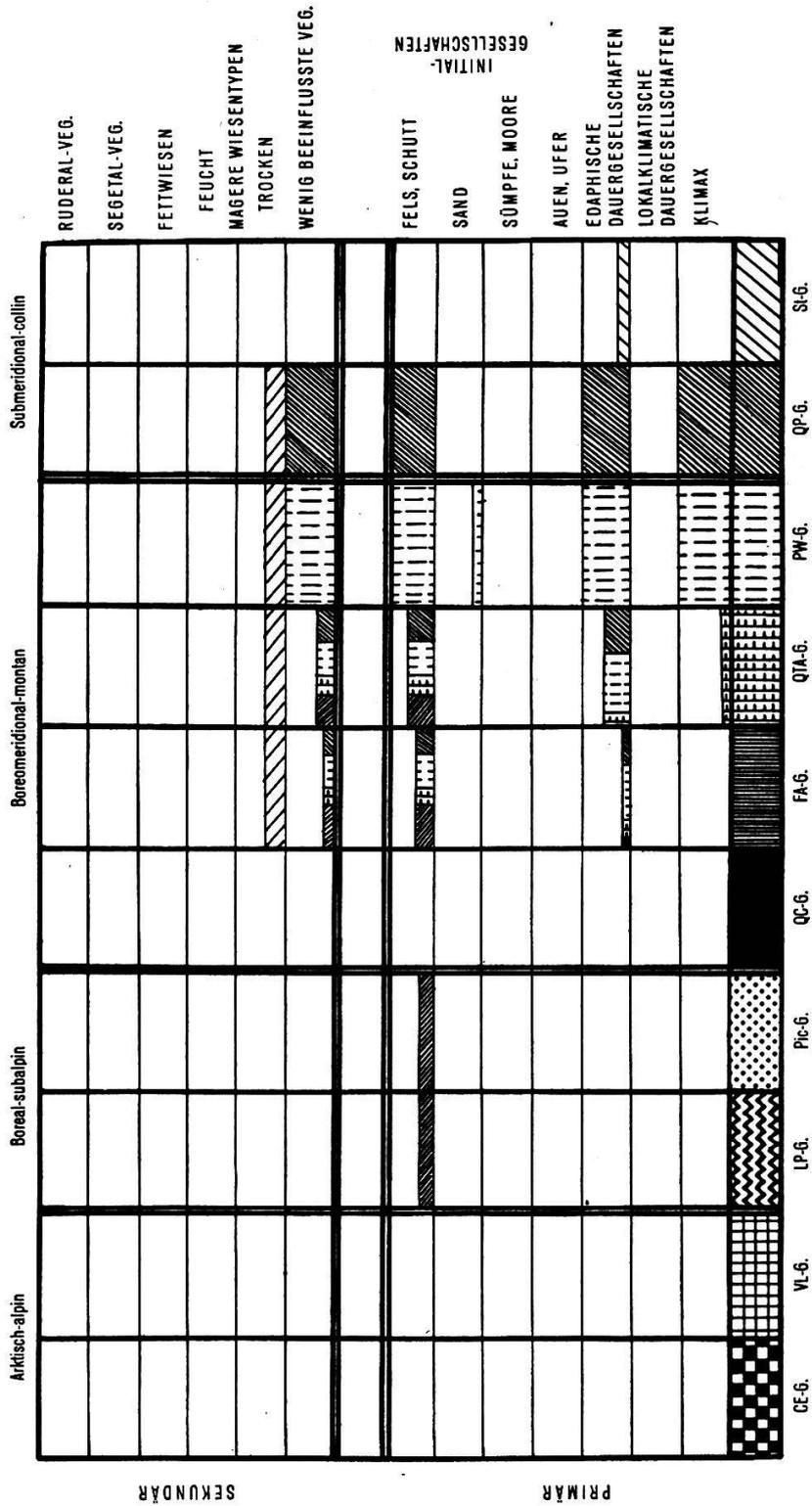


Abb. 19. *Vincetoxicum officinale*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer Spezies mit ursprünglicher Hauptverbreitung im Qp-G. und PW-G.

**USG.:**

- Prim. st fq Querceto-Lithospermetum, Querceto-Buxetum, Quercetum sessiliflorae. Pinetum silvestris jurassicum, Moliniето-Pinetum litoralis, Pineto-Cytisetum nigricantis, Seslerieto-Festucetum glaucae, Kerretum saxatilis, p Cariceto- und Seslerieto-Fagetum, in höhern Lagen st r Kalkgeröllhalden, Calamagrostis varia-Rasen, Seslerieto-Semperviretum.
- Sek. 2, st fq gelichtete Niederwälder, Teucrieto-Xerobrometum (z. T. spontan), trockene Ass. des Mesobromion, Prunus spinosa-Gebüsche usw.; pseudohemerophob 1.

*Origanum vulgare* L.

Geogr. Verbr.: Europa (nördlich bis Mittelskandinavien), Kleinasien, Persien, Sibirien.

Sippenentw.: Stark variabel, Mannigfaltigkeitszentrum in Südeuropa.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. LP-G., Pic-G. *lok.:* L azonale Rasen usw.  
QC-G. *lok.:* extraz. Wälder (QTA-G.).  
FA-G., QTA-G. *lok.:* st fq extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.) und Trockenwälder (Qp-G.); azonale Rasen.  
PW-G. *reg.:* fq Steppenwälder, p Wiesensteppen. *lok.:* st fq Hügelsteppen.  
Qp-G. *reg.:* fq Trockenwälder. *lok.:* fq Gariden, Felsfluren.
- Sek. LP-G., Pic-G.: 2—3, L st fq Gebüsche, Magerwiesen, ruderal.  
QC-G.: 3, st fq Gebüsche, Hecken, Bromion-Rasen, ruderal.  
FA-G., QTA-G.: 3, fq Waldränder, Gebüsche, Bromion-Rasen, ruderal.  
PW-G.: ?, Ausmaß unsicher.  
Qp-G.: 3, fq gelichtete Wälder, sekundäre Gariden, ruderal.

**USG.:**

- Prim. st fq wie die vorigen, in höhern Lagen r Kalkgeröllhalden, Seslerieto-Semperviretum.
- Sek. 3, fq Waldränder, Xerobromion, trockenere Ass. des Mesobromion, Prunus spinosa-Gebüsche, ruderal.

Zu dieser Gruppe gehört ferner das selten vorkommende *Trifolium medium* Huds.

*bb) Europäische Arten*

Auch diese Gruppe enthält wichtige Arten der *Bromus erectus*-Wiesen.

*Anthericum ramosum* L. ●●●

Geogr. Verbr.: Süd- und Mitteleuropa, Süd- und Mittelrußland, Kaukasus.  
Sippenentw.: Wenig variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: r a z o n a l e Rasen und Wälder: Erica-Bergföhrenwälder, Festucetum variae, Seslerieto-Semperviretum, Felsfluren usw.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: p e x t r a z. Kiefernsteppenwälder (PW-G.) und Trockenwälder, Gariden (Qp-G.); a z o n a l e Rasen, Felsfluren.  
PW-G. *reg.*: st fq Steppenwälder und Wiesensteppen. *lok.*: st fq Hügelsteppen.  
Qp-G. *reg.*: st fq Trockenwälder: Quercetum pubescentis, Orneto-Ostryetum. *lok.*: st fq Gariden.  
St-G. *reg.*: r Stipa-Wiesensteppen.
- Sek. LP-G., Pic-G.: 1, r Magerwiesen.  
FA-G., QTA-G.: 1—2, ± st fq Bromion-Rasen; pseudohemerophob 2.  
PW-G.: 1—2, st fq sekundäre Wiesensteppen.  
Qp-G.: 1—2, st fq sekundäre Gariden.

**USG.:**

- Prim. p Querceto-Lithospermetum, Pineto-Cytisetum nigricantis, Pinetum silvestris jurassicum, Seslerieto-Festucetum glaucae, m fq Pineto-Molinietum litoralis, Seslerieto-Fagetum, in höheren Lagen st r Seslerieto-Semperviretum, Helianthemum canum-Bupleurum ranunculoides-Subass., Calamagrostis varia-Rasen bis auf die Gipfel.
- Sek. 2, st fq Xerobromion, trockene Ass. des Mesobromion; pseudohemerophob 2.

*Geranium sanguineum L.*

- Geogr. Verbr.: Europa (vom nördlichen Mediterrangebiet bis Südsandinavien, östl. bis Nowgorod), Kaukasus, Altai.  
Sippenentw.: W e n i g v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: L a z o n a l e Felsfluren.  
QC-G. *lok.*: L a z o n a l e Vegetation auf Kalkkarren.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: L trockene Laubmischwälder (Osteuropa); st fq besonders e x t r a z. Vegetation (PW-G. und Qp-G.); a z o n a l e Felsfluren.  
PW-G. *reg.*: st fq Steppenwälder. *lok.*: st fq Sandsteppen, Hügelsteppen.  
Qp-G. *reg.*: st fq Trockenwälder: Quercetum pubescentis, Orneto-Ostryetum. *lok.*: st fq Kiefernwälder, Gariden, Felsfluren.
- Sek. LP-G., Pic-G.: hemerophob.  
QC-G.: hemerophob.  
FA-G., QTA-G.: 1, st fq gelichtete Niederwälder, Bromion-Rasen; Laubwiesen (Nordeuropa); pseudohemerophob 2.  
PW-G., Qp-G.: 1—2, st fq sekundäre Wiesensteppen bzw. Gariden.

**USG.:**

- Prim. L st fq wie *Anthericum ramosum*, besonders Seslerieto-Festucetum glaucae, in höhern Lagen r *Sesleria*-Rasen bis über 1000 m.
- Sek. 1, L st fq Teucrieto-Xerobrometum, m fq Teucrieto-Mesobrometum, Tetragonolobus-Molinietum litoralis, Prunus spinosa-Gebüsche; pseudohemerophob 1.

## Peucedanum Cervaria Lap. TT

Geogr. Verbr.: Süd- und Mitteleuropa, Südrußland, Kaukasus, Ural, Altai.  
Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l.

### *Synökologische Amplitude*

#### GSA.:

Prim. wie *Anthericum ramosum*, PW-G. m fq.  
Sek. wie *Anthericum ramosum*.

#### USG.:

Prim. p wie die vorigen, besonders Pineto-Molinietum litoralis, m fq Seslerieto-Festucetum glaucae.  
Sek. 2, st fq Xerobromion, Molinietum litoralis; pseudohemerophob 2.

## Campanula persicifolia L.

Geogr. Verbr.: Europa, Armenien, vereinzelt bis Sibirien.  
Sippenentw.: W e n i g v a r i a b e l.

### *Synökologische Amplitude*

#### GSA.:

Prim. LP-G. *reg.*: p Fichtenmischwälder (Osteuropa).  
FA-G. *lok.*: p e x t r a z. Wälder (QTA-G.), Kiefernsteppenwälder (PW-G.), Trockenwälder (Qp-G.).  
QTA-G. *reg.*: L st fq Laubmischwälder (Osteuropa). *lok.*: st fq Quercetum sessiliflorae usw.  
PW-G. *reg.*: fq Steppenwälder.  
Qp-G. *reg.*: fq Trockenwälder, Orneto-Ostryetum usw.  
Sek. LP-G.: 1, p gelichtete Wälder.  
QC-G.: anthr., gelichtete Wälder.  
FA-G.: 1, st fq gelichtete Niederwälder, Waldränder, r Mesobromion.  
QTA-G.: 1, st fq gelichtete Wälder; Laubwiesen, Alvartriften (Baltikum, Südsandinavien).  
Qp-G.: hemerodiaphor.

#### USG.:

Prim. st fq Querceto-Lithospermetum, Quercetum sessiliflorae, Ulmeto-Tilietum, m fq Kiefernsteppenwälder, p trockene Fagus-Wälder, r Seslerieto-Festucetum glaucae.  
Sek. 1, Randengebiet 2, st fq gelichtete Wälder, Prunus spinosa-Gebüsche; Randengebiet auch Mesobromion-Rasen, Ackerränder.

Zu dieser Gruppe gehören auch die ganz vereinzelt in *Bromus erectus*-Wiesen gedeihenden *Trifolium rubens* L., *Chrysanthemum corymbosum* L. und *Inula hirta* L.

### *cc) Zentraleuropäische Arten*

Obwohl die folgenden Spezies, *Thesium bavarum* und *Cytisus nigricans* im osteuropäisch-sibirischen Kerngebiet des PW-G. fast

fehlen, gehören sie doch zu den bizonalen Arten des PW-G. und Qp-G. Dies zeigt ihr Verbreitungsschwerpunkt in den Kontaktgebieten dieser beiden Gürtel im nördlichen Balkan und in der extrazonalen Vegetation des PW-G. und Qp-G. in Mitteleuropa, ferner ihr Fehlen in weiten, namentlich den westlichen Teilen des Qp-G. Wir beschränken uns im folgenden auf ihr Vorkommen im Untersuchungsgebiet.

### Thesium bavarum Schrank

#### *Synökologische Amplitude im USG.*

Prim. L p Pineto-Cytisetum nigricantis, Querceto-Lithospermetum, st r Quercetum sessiliflorae, Pinetum silvestris jurassicum, r Sesleria-Rasen (besonders Nordostschweiz).

Sek. 2, L st fq Ränder von Föhren- und Eichenwälder, besonders Thesieto bavari-Mesobrometum; pseudohemerophob 2.

### Cytisus nigricans L.<sup>13</sup>

#### *Synökologische Amplitude im USG.*

Prim. L p Pineto-Cytisetum nigricantis, Felsen usw. (Nordostschweiz).

Sek. 2, L st fq Ränder von Föhren- und Eichenwälder, trockene Ass. des Mesobromion; pseudohemerophob 2.

Das Studium der synökologischen Amplitude (vgl. das graphische Schema von *Vincetoxicum officinale*, Abb. 19) ergibt bei allen Arten dieser Gruppe ein starkes Verbreitungszentrum in regionalen Wäldern des PW-G. und Qp-G. und ein nach Westen und Norden sehr deutliches Verbreitungsgefälle im Kerngebiet der mesophilen Laubwald-G. Nicht nur lockern sich die Siedlungen auf, sondern auch die Vorkommen beschränken sich auf extreme, extrazonale oder azonale Vegetation. Im Bereich der Nadelwald-G. vermögen sich diese Arten nur ganz vereinzelt in azonaler Pioniervegetation zu behaupten. Ihre Verbreitung zeigt demnach eine deutliche Bizonalität zwischen der boreomeridionalen und der submeridionalen Gürtelserie. Wir haben sie hier trotzdem unter den boreomeridionalen Elementen behandelt, da sie im Norden, nament-

---

<sup>13</sup> *Cytisus nigricans* bildet ein sehr charakteristisches Beispiel für die starke Abwandlung des Reaktionstypus innerhalb des Gesamtareals. Südlich der Alpen völlig anderes Vorkommen: fq in azidiphilen Kastanienwäldern und Sarothamnus-Heiden, in den Südkarpathen in Buchenwäldern usw.

lich im Kerngebiet des QTA-G., viel weiter verbreitet sind als eigentlich submeridionale Spezies und zudem in Osteuropa und Sibirien, in den submeridionalen Steppen fast vollständig fehlen.

Die Arten der Trockenwald- und Waldsteppenflora verhalten sich gegenüber den *Bromus erectus*-Wiesen des Untersuchungsgebietes in großer Übereinstimmung mit ihrem ursprünglichen Verbreitungszentrum im PW-G. und Qp-G. So kommen sie in den trockenen Assoziationen des Mesobromion und im Xerobromion sehr reichlich vor, fehlen dagegen weitgehend in den frischen Rasen des Colchiceto-Mesobrometum. Die meisten dieser xerothermen Arten sind nur relativ schwach hemerophil und gegenüber Mahd, Beweidung und Düngung empfindlich, dagegen lichtliebend. Damit hängt ihr optimales Gedeihen in den äußerst extensiv bewirtschafteten Rasen des Teucrietum-Xerobrometum über extremen Kalkfelsböden eng zusammen.

*d) Arten der kontinentalen Steppenwälder und Wiesensteppen  
des PW-G.*

Wenn wir die primäre Verbreitung der Wald- und Wiesensteppenarten und die Zusammenhänge zwischen ihren Gesamtarealen und ihrem Auftreten in den *Bromus erectus*-Wiesen des Juras richtig verstehen wollen, ist es nötig, zu Beginn dieses Abschnittes eine genauere Übersicht über die nordsüdliche Zonierung der osteuropäisch-sibirischen Steppenvegetation zu geben. Dabei stützen wir uns auf die sehr eingehenden Arbeiten zahlreicher russischer Forscher (z. B. A. G o r d j a g i n, 1901, B. A. K e l l e r, 1921, 1927, 1931, A. K o r s h i n s k y, 1888/91, J. S p r y g i n, 1926, W. J. B a r a n o w, 1927, A l e c h i n und W a l t e r, 1936).

Boreomeridionale Gürtelserie PW-G.

1. Region der Steppenwälder.

Als regionale Klimaxvegetation auf podsoliertem Tschernosem: lichte, zusammenhängende Steppenwälder, in Rußland vor allem mit *Quercus Robur*, in Sibirien mit *Betula pendula*; daneben lokalbedingte Föhrenwälder auf Sand- und Silikatböden. Baumlose Steppenvegetation nur extrazonal an Steilhängen bei südlicher Exposition usw.

2. Region der dichtrasigen Wiesensteppe.

Als regionale Klimaxvegetation auf tiefgründigem Tschernosem: die

«Plakorsteppe», das Festucetum sulcatae mit reichlich *Bromus riparius* (vgl. S. 172) und zahlreichen Kräutern. Die Wälder sind, abgesehen von den grundwassernahen Alluvialgehölzen, beschränkt auf extreme Fels- und Sandböden, auf Standorte über podsoliertem Tschernosem an vertieften Lokalitäten.

Submeridionale Gürtelserie St-G.

3. Region der Stipa-Wiesensteppe.

Als regionale Klimaxvegetation auf weniger tiefgründigem und humusärmerem Tschernosem: die noch relativ krautreiche Federgrassteppe mit dominierenden *Stipa*-Arten. Die Wälder sind völlig auf die Alluvionen beschränkt. Auf Felsböden noch vereinzelt Gebüsche aus *Amygdalus nana*, *Prunus*-Arten usw.

4. Region der krautarmen Stipa-Steppe.

Als regionale Klimaxvegetation auf kastanienbraunen Böden: die lockere, krautarme Federgrassteppe mit ebenfalls dominierenden *Stipa*-Arten.

Durch alle diese Regionen hindurch finden wir lokal bedingte Sandsteppen, Hügelsteppen felsiger Hänge und Sumpflvegetation. Die letztere ist von Norden nach Süden starken Veränderungen unterworfen. Im Bereich des PW-G. beobachten wir in zeitweise feuchten Vertiefungen die sogenannte «Übergangsteppe» (vgl. z. B. Sprygin, 1926) gewöhnlich mit sehr viel *Agrostis canina*, während im Bereich des St-G. solche Orte ausschließlich mit halophiler Vegetation bedeckt sind, welche auf Solonetzböden große Gebiete einnimmt.

Während die submeridionale Gürtelserie landeinwärts von den submediterran-mediterranen Trockenwäldern zum kontinentalen St-G. überleitet (die Kontakte sind allerdings durch Gebirge und weit in den Kontinent eingreifende Meere stark gestört) bildet der PW-G. innerhalb der boreomeridionalen Gürtelserie die kontinentale Fortsetzung der mesophilen Laubwälder. Trotz großer floristischer Verwandtschaft zwischen Waldsteppe und Wiesensteppe besteht eine ausgeprägte Zäsur zwischen diesen zwei Regionen, bedingt durch den fehlenden Baumwuchs in der dichtrasigen Wiesensteppe. Es mag vielleicht befremden, wenn wir diese beiden Regionen im gleichen Gürtel zusammenfassen. In Wirklichkeit ist aber der Unterschied nicht so scharf, wie es zunächst den Anschein hat. Wald- und Wiesensteppe sind meist sehr ineinander verzahnt und wechseln im gleichen Landschaftsgürtel entsprechend den verschie-

denen Böden miteinander ab. Überdies ist in vielen Fällen die dichtrasige Wiesensteppe nur eine durch Rodung aus Steppenwäldern entstandene Sekundärsteppe (vgl. S. 71). Dazu kommt die viel größere Verschiedenheit der dichtrasigen Wiesensteppe und der Stipa-Steppe nicht nur in bezug auf die Artenzusammensetzung, sondern auch im Hinblick auf die Entwicklungszentren ihrer Florenelemente. In den beiden nördlichen Regionen (P W - G.) finden wir auffallend starke Beziehungen zu den Sippentfaltungscentren borealer und alpinkontinentaler Formenkreise in den südsibirischen und tibetanischen Hochgebirgen oder aber zu den Mannigfaltigkeitscentren ostasiatischer Hochstauden. In den südlichen Regionen (St - G.) liegen die Entwicklungszentren der Formenkreise im meridionalen, irano-turanischen Steppen- und Wüstengebiet oder im tiefer gelegenen Zentralasien (vgl. Handel-Manzetti, 1927; Alechin, 1944; Keller, 1931; Wulff, 1932; Meusel, 1940, 1943; Komarow, Flora der UdSSR. u. a.). Allerdings kommt die starke Differenzierung innerhalb des PW-G. auch in der Verbreitung der einzelnen Vertreter dieses Gürtels deutlich zum Ausdruck. Wir unterscheiden deshalb die folgenden Gruppen von Arten. Die erste Gruppe umfaßt die Spezies mit Hauptverbreitung in der Region der Steppenwälder des PW-G. Zur zweiten gehören die Arten mit Hauptverbreitung in der Region der dichtrasigen Wiesensteppe des PW-G. In der dritten sind die bizonalen Arten des PW-G. und St-G. miteinander vereinigt. Die Verbreitung der letzteren Spezies erinnert schon stark an die Areale der submeridionalen Spezies des St-G. (vgl. S. 184 ff.). Eine solche Einteilung entspricht der auffälligen Nord-Südgliederung der kontinentalen Vegetation und Flora. Diese Abstufung ist für das Vorkommen der einzelnen Arten in den verschiedenen Assoziationen des jurassischen Bromion sehr bedeutsam, jedenfalls wichtiger als die Unterscheidung zwischen boreomeridional-kontinental-sarmatisch und boreomeridional-kontinental-eurasiatisch usw. Zudem müssen wir bei unserer Gruppierung auch berücksichtigen, ob die betreffenden Arten vorwiegend in regionaler Vegetation oder vorwiegend in lokalbedingten Sand-, Übergangs- oder Hügelsteppen gedeihen.

aa) Arten mit Hauptverbreitung in den regionalen Steppenwäldern  
des PW-G.

*Avena pratensis* L. ●●●

Geogr. Verbr.: Mittel- und Nordeuropa (fehlt Arktis), Sibirien.  
Sippenentw.: Stark variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G. (Pic-G.) *lok.*: L azonale Trockenrasen, Felsfluren (Alpen usw.).

QC-G.: ?, wahrscheinlich azonale Rasen.

FA-G., QTA-G. *lok.*: p extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.); azonale Rasen, Felsfluren.

PW-G. *reg.*: ± st fq Steppenwälder.

Sek. LP-G. (Pic-G.): ± L 2—3, L st fq Trockenrasen (Zentralalpen usw.).  
QC-G.: 3, fq *Festuca ovina*-Rasen basischer Böden (England); pseudohemerophob 2.

FA-G., QTA-G.: ± L 2—3, L fq Brachen, Wegränder (Südskandinavien); st fq Magerwiesen (Norddeutschland); L hemerophob.

PW-G.: ?, Ausmaß unsicher Wiesensteppen?

**USG.:**

Prim. r *Caricetum brachystachidis*, trockene *Sesleria*-Rasen der hochmontan-subalpinen Stufe (Creux du Van, Cirque de Moron usw.) rr Pionierstadien des *Pineto-Cytisetum nigricantis*.

Sek. 1, r *Xerobromion*, rr *Mesobromion*.

*Potentilla heptaphylla* L. ●●●

Geogr. Verbr.: Mittel- und Osteuropa (nördlich bis Südschweden).  
Sippenentw.: Stark variabel\*, Mannigfaltigkeitszentrum im PW-G., im USG. ssp. *rubens* (Crantz).

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G. *lok.*: L extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.).

FA-G., QTA-G. *lok.*: L extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.).

PW-G. *reg.*: st fq Steppenwälder. *lok.*: st fq Hügelsteppen, m fq feuchte Uebergangsteppen.

Sek. LP-G.: ?, Ausmaß unsicher.

FA-G., QTA-G.: 3, L fq *Bromion*- und *Festucion vallesiacae*-Rasen; pseudohemerophob 2.

PW-G.: 3, fq sekundäre Wiesensteppen.

**USG.:**

Prim. r *Pineto-Cytisetum nigricantis*, *Pineto-Molinietum litoralis*.

Sek. 3, L fqq *Lathyreto heterophylli-Mesobrometum* usw.; pseudohemerophob 2

*Vicia cracca* L. ssp. *tenuifolia* Gaud.

Geogr. Verbr.: Mittel- und Osteuropa, Kaukasus, Persien, Sibirien.

Sippenentw.: Stark variabel\*, Rasse eines sehr vielgestaltigen Formenkreises.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. QTA-G. *lok.*: ± st fq extra z. Kiefernsteppenwälder (PW-G.), Trockenwälder (Qp-G.).

PW-G. *reg.*: fq Steppenwälder. *lok.*: fq Kiefernwälder über Silikatböden, Alluvialwälder, Gebüsche der Wiesensteppenregion.

Qp-G. *reg.*: L st fq Trockenwälder: Quercetum pubescentis usw.

Sek. FA-G., QTA-G.: 3, L fq trockene Waldränder. Bromion-Rasen, ruderal, im FA-G. anthr.

PW-G.: 3, fqq umgebrochene Sekundärsteppen, segetal.

Qp-G.: 3, L fq trockene Waldränder, sekundäre Gariden usw.

**USG.:**

Anthr.

Sek. L fq Lathyreto heterophylli-Mesobrometum (Randengebiet), L Xerobrometum (Hegau, Elsass), sonst r ruderal.

*Gentiana Cruciata* L. ●●●

Geogr. Verbr.: Süd- und Mitteleuropa, Kaukasus, Kleinasien, Westsibirien.

Sippenentw.: Wenig variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: L extra z. Steppenwälder (PW-G.); azonale Rasen.

FA-G., QTA-G. *lok.*: p extra z. Kiefernsteppenwälder (PW-G.) und Trockenwälder (Qp-G.); azonale Rasen.

PW-G. *reg.*: ± st fq Steppenwälder. *lok.*: p Uebergangsteppen der Wiesensteppenregion.

Qp-G. *reg.*: p Trockenwälder.

Sek. LP-G., Pic-G.: 1—2, L Magerrasen.

FA-G., QTA-G.: 2—3, ± st fq Bromion-Rasen (Mitteleuropa), Alvartriften (Baltikum) usw.; pseudohemerophob 2.

PW-G.: 2—3, st fq sekundäre Wiesensteppen.

Qp-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

Prim. r Pinetum silvestris jurassicum, Querceto-Lithospermetum, Seslerieto-Festucetum glaucae.

Sek. 3, st fq trockene Ass. des Mesobromion, Prunus spinosa-Gebüsche, Föhrenforste; pseudohemerophob 2.

*Veronica Teucrium* L.

Geogr. Verbr.: Süd- und Mitteleuropa, Kaukasus, Sibirien.

Sippenentw.: Stark variabel\*, Art innerhalb eines sehr vielgestaltigen Formenkreises.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. FA-G., QTA-G. *lok.*: p e x t r a z. Vegetation (PW-G. und Qp-G.).  
PW-G. *reg.*: st fq Steppenwälder. *lok.*: st fq Gebüsche der Wiesen-  
steppenregion.  
Qp-G. *reg.*: p Trockenwälder.  
Sek. FA-G., QTA-G.: 3, st fq Waldränder, Bromion-Rasen usw.; pseudo-  
hemerophob 1.  
PW-G.: 3, sekundäre Wiesensteppen.  
Qp-G.: 3, sekundäre Gariden, Bromion-Rasen.

**USG.:**

- Prim. rr Pineto-Cytisetum nigricantis, Pinetum silvestris jurassicum, Quer-  
ceto-Lithospermetum.  
Sek. 3, in höhern Lagen anthr., fq Mesobromion, st fq Xerobromion, st r  
Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum; pseudohemerophob 1.

*Campanula glomerata* L. ●●● T

Geogr. Verbr.: Europa, Kaukasus, Armenien, Persien, Sibirien.  
Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: L st fq grasreiche Larixwälder, Flußböschungen  
(Nordosteuropa, Sibirien); a z o n a l e Rasen (auch Alpen).  
QC-G. *lok.*: L a z o n a l e Felsfluren auf Strandklippen usw.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: st r e x t r a z. Kiefernsteppenwälder (PW-G.);  
a z o n a l e Rasen.  
PW-G. *reg.*: st fq Steppenwälder, m fq Wiesensteppen. *lok.*: st fq  
Kiefernwälder über Silikatböden usw.  
Qp-G. *lok.*: L Trockenwälder: Orneto-Ostryetum.  
Sek. LP-G., Pic-G.: 3, L st fq Alluvialwiesen (Nordosteuropa, Sibirien),  
Magerwiesen (auch Alpen).  
QC-G.: 3, st fq Mesobromion-Rasen basischer Böden.  
FA-G., QTA-G.: 3, st fq Mesobromion usw.  
PW-G.: 3, fq sekundäre Wiesensteppen, Alluvialwiesen.  
Qp-G.: 3, L st fq sekundäre Gariden, Shibljaks usw.

**USG.:**

- Prim. st r Pineto-Molinietum litoralis, Seslerieto-Semperviretum, Calama-  
grostis varia-Rasen, Hochstaudenfluren der Karrenfelder bis in die  
Gipfelregion (z. B. Dôle, Crêt de la Neige).  
Sek. 3, fq Colchiceto-Mesobrometum, schwach gedüngte Arrhenathereten,  
Festuceto-Cynosuretum, p Festuca rubra-Rasen, Trisetetum.

*Carlina vulgaris* L. ●●●

Geogr. Verbr.: Europa, Kaukasus, Sibirien.  
Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. LP-G. *lok.*: p grasreiche Larixwälder (Sibirien).  
QC-G. *lok.*: L a z o n a l e Vegetation von Gebüsch über Kalkfelsböden usw.  
(FA-G.), QTA-G. *reg.*: p Laubmischwälder (Nordrussland, Finnland).  
*lok.*: st f q e x t r a z. Kiefernsteppenwälder (PW-G.).  
PW-G. *reg.*: st f q Steppenwälder, r Wiesensteppen.  
Qp-G. *lok.*: Kiefernwälder über Serpentinböden usw.

**Sek.**

- LP-G.: Ausmaß unsicher.  
QC-G.: 3, L st f q Mesobromion-Rasen basischer Böden.  
FA-G., QTA-G.: 3, st f q Waldränder, Mesobromion-Rasen; pseudohemerophob 2.  
PW-G., Qp-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

- Prim. p Pineto-Molinietum litoralis, Pineto-Cytisetum nigricantis, r Querceto-Buxetum.  
Sek. 3, st f q trockene Waldränder, Mesobromion, m f q Festuceto-Cynosuretum, in höhern Lagen st r Festuca rubra-Rasen; pseudohemerophob 2.

*Crepis praemorsa* Tausch TT

- Geogr. Verbr.: Mittel- und Osteuropa, Kaukasus, Sibirien.  
Sippenentw.: W e n i g v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*  
(Schema Abb. 20)

**GSA.:**

- Prim. LP-G. *lok.*: L Pappel-Fichtenmischwälder (Sibirien).  
FA-G., QTA-G. *lok.*: st r e x t r a z. Kiefernsteppenwälder (PW-G.).  
PW-G. *reg.*: ± st f q Steppenwälder. *lok.*: ± st f q Gebüsch und Übergangsteppen der Wiesensteppenregion.  
Qp-G. *reg.*: r Trockenwälder.  
Sek. LP-G.: 2, L Alluvialwiesen usw.  
FA-G., QTA-G.: 2—3, st r Mesobromion-Wiesen; pseudohemerophob 3 (Mitteleuropa); Laubwiesen, ruderal (Südkandinavien).  
PW-G.: 2—3, f q Bromus inermis-Alluvialwiesen usw.  
Qp-G.: hemerodiaphor.

**USG.:**

- Prim. st r Pineto-Molinietum litoralis, Molinietum litoralis, rr Pinetum silvestris jurassicum, L in höheren Lagen, besonders var. *glabrescens*.  
Sek. 2—3, L p Colchiceto-Mesobrometum, Kiefernforste; pseudohemerophob 3.

Zu den Waldsteppenarten gehört auch die in Mesobromion-Rasen selten vorkommende *Viola collina* Bess., ferner als weiter verbreitete Art *Epipactis atropurpurea* Rafin. Zu dieser Gruppe müssen wir auch die auf das mitteleuropäische Reliktenteilgebiet des PW-G. beschränkte *Pulsatilla vulgaris* zählen.

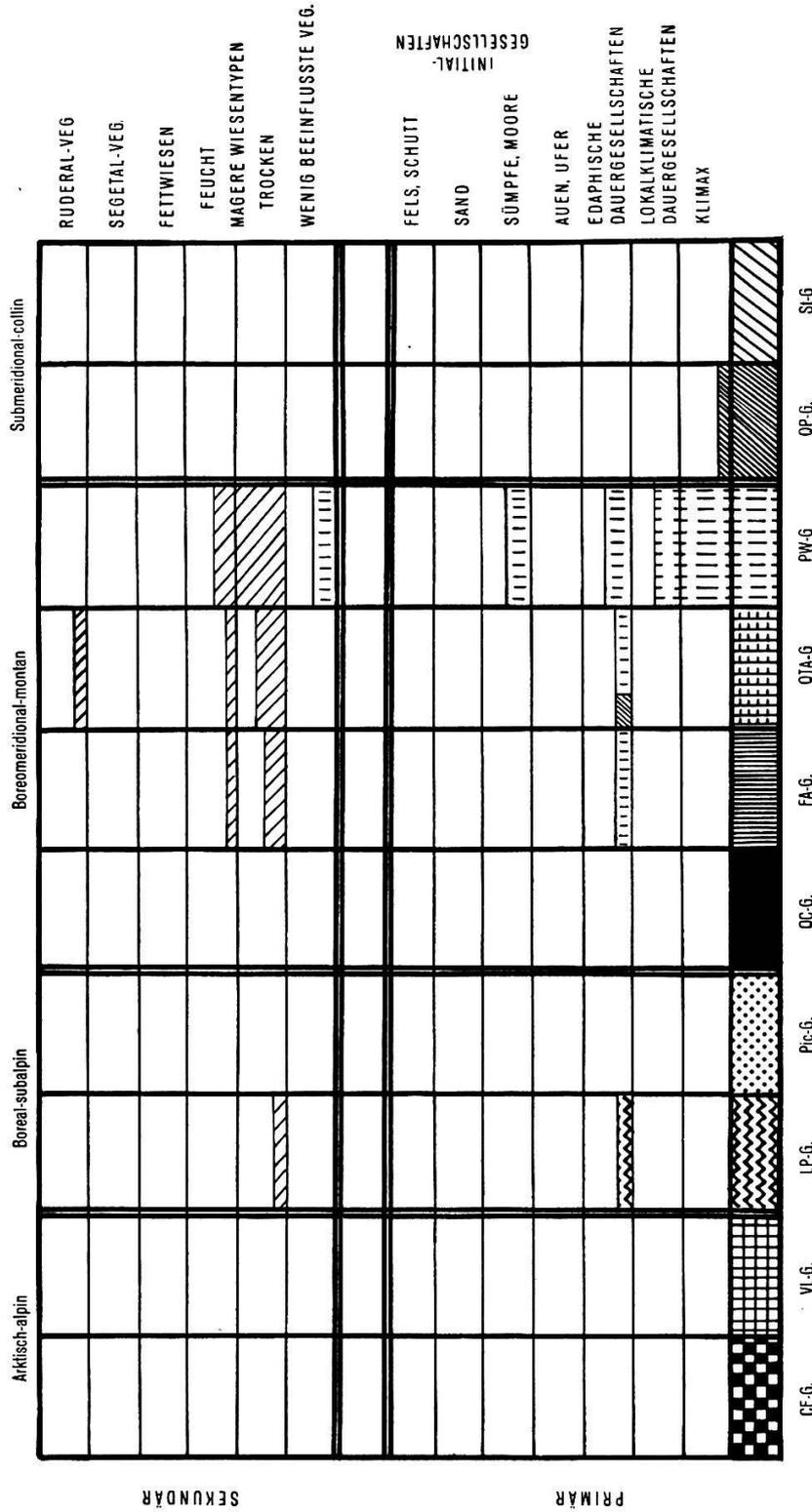


Abb. 20. *Crepis praemorsa*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer Spezies der boreomeridional-kontinentalen Waldsteppen.

*Pulsatilla vulgaris* Mill. ● ●

Geogr. Verbr.: Mitteleuropa.

Sippenentw.: Stark variabel\*, Art innerhalb eines sehr vielgestaltigen Formenkreises mit Entwicklungszentrum im PW-G. Osteuropas, im USG. ssp. *germanica*.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. QC-G. *lok.*: L Kalkfelsfluren.

FA-G., QTA-G. *lok.*: st fq extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.); azonale Trockenrasen, Kalk- und Silikatfelsfluren.

Sek. QC-G.: 2, Magerrasen basischer Böden; pseudohemerophob 3.

FA-G., QTA-G.: 2—3, L st fq Xerobromion, m fq Mesobromion; pseudohemerophob 3.

**USG.:**

Prim. st r Pineto-Cytisetum nigricantis, Pineto-Molinietum litoralis, Massenkalkfelsen (Nordostschweiz), r Querceto-Buxetum, Kreidekalkfelsen (Südwestschweiz).

Sek. 2—3, ± p Xerobromion, m fq Mesobromion; pseudohemerophob 3.

*bb) Arten mit Hauptverbreitung in den regionalen  
Wiesensteppen des PW-G.*

*Carex humilis* Leyss.

Geogr. Verbr.: Süd-, Mittel- und Osteuropa, Kaukasus, Altai, Mandchurei.

Sippenentw.: Wenig variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. VL-G., LP-G. *lok.*: L azonale Erica-Bergföhrenwälder, Sesleria-Rasen (Zentralalpen).

FA-G., QTA-G. *lok.*: extraz. Vegetation (PW-G., Qp-G., St-G.).

PW-G. *reg.*: fq Wiesensteppen, m fq Steppenwälder. *lok.*: st fq Hügelsteppen.

Qp-G. *reg.*: L st fq Trockenwälder.

MG-G. *lok.*: L st fq Sesleria tenuifolia-Rasen (Balkan) usw.

Sek. VL-G., LP-G.: hemerodiaphor.

FA-G., QTA-G.: 1, p bis st fq Xerobromion, Festucion vallesiacaе.

PW-G.: 2, sekundäre Wiesensteppen.

Qp-G.: 1, gelichtete Trockenwälder, sekundäre Gariden.

**USG.:**

Prim. p Pineto-Cytisetum nigricantis, Querceto-Lithospermetum, Seslerieto-Festucetum glaucae, m fq Pinetum silvestris jurassicum, in höhern Lagen r Kerneretum saxatilis, Seslerieto-Semperviretum, Pinetum Mugi jurassicum.

Sek. 1, p Teucrieto-Xerobrometum (z. T. spontan), m fq Mesobromion.

### Filipendula hexapetala Gilib.

Geogr. Verbr.: Europa (nördlich bis Südkandinavien), Kaukasus, Kleinasien, Sibirien.

Sippenentw.: Wenig variabel.

#### *Synökologische Amplitude*

##### **GSA.:**

Prim. LP-G.: ?

QC-G. *lok.*: azonale Vegetation auf Kalkkarren usw.

FA-G., QTA-G. *lok.*: st r extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.) besonders wechselfeuchte Mergelböden.

PW-G. *reg.*: fq Wiesensteppen, fq Steppenwälder. *lok.*: fq Übergangsteppen der Wiesensteppenregion.

Qp-G. *reg.*: ± p Trockenwälder.

St-G. *reg.*: p Stipa-Wiesensteppe.

Sek. LP-G.: u. anthr. st fq Alluvialwiesen.

QC-G.: 3, L st fq Mesobromion-Rasen basischer Böden usw.

FA-G., QTA-G.: 3, p Mesobromion, Molinia-Rietwiesen; pseudohemero-phob 3.

PW-G.: 3, fqq sekundäre Wiesensteppen (Dominanz z. T. sekundär, vgl. Sprygin 1926), Alluvialwiesen.

##### **USG.:**

Prim. st r Pineto-Molinietum litoralis, r Pineto-Cytisetum nigricantis.

Sek. 2—3, L st fq Colchiceto-Mesobrometum, Tetragonolobus-Molinietum litoralis, Molinia-Rietwiesen; pseudohemero-phob 3.

### Trifolium montanum L.

Geogr. Verbr.: Süd-, Mittel- und Osteuropa, Kaukasus, Persien, Westsibirien.

Sippenentw.: Mäßig variabel.

#### *Synökologische Amplitude*

(Schema Abb. 21)

##### **GSA.:**

Prim. VL-G. *lok.*: r Trockenrasen: Seslerietum (Alpen).

LP-G., Pic-G. *lok.*: L extraz. Steppenwälder (PW-G.); azonale Rasen: Seslerietum (Alpen).

FA-G., QTA-G. *lok.*: p extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.).

PW-G. *reg.*: fq Wiesensteppen, fq Steppenwälder. *lok.*: fq Hügelsteppen, Übergangsteppen der Wiesensteppenregion, Alluvialwälder.

Qp-G. *reg.*: ± Trockenwälder.

Sek. VL-G.: 1, Trockenrasen.

LP-G., Pic-G.: 2, L Magerwiesen.

FA-G., QTA-G.: 3, st fq Mesobromion (Mitteleuropa), Laubwiesen, Alvartriften (Südkandinavien, Baltikum); pseudohemero-phob 2.

PW-G.: 3, fqq sekundäre Wiesensteppen (Dominanz z. T. sekundär), Alluvialwiesen.

##### **USG.:**

Prim. r Pineto-Molinietum litoralis, Sesleria-Molinia litoralis-Rasen, in höheren Lagen r Seslerieto-Semperviretum (z. B. Dôle, Chasseron).

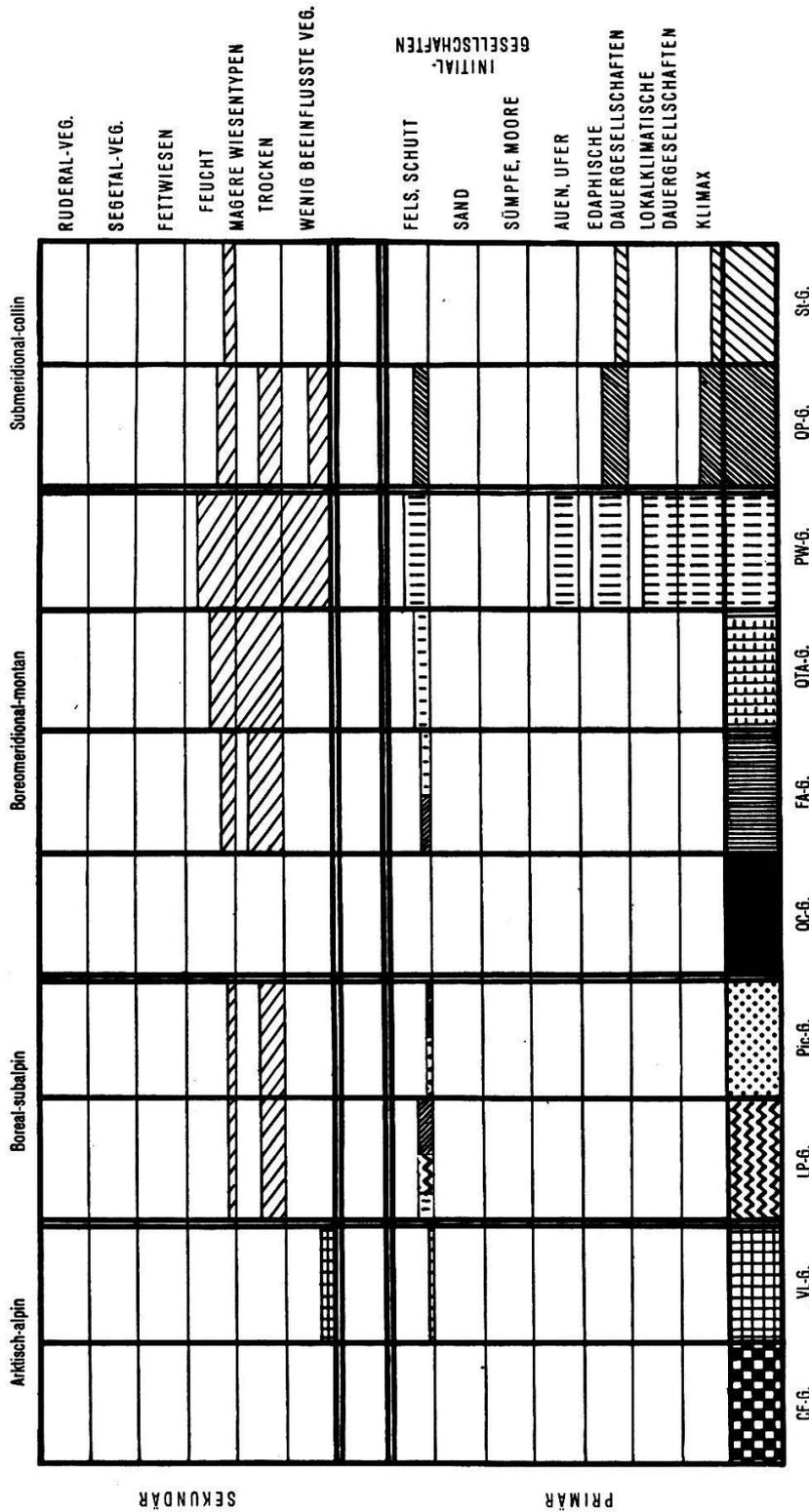


Abb. 21. *Trifolium montanum*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer Spezies mit Hauptverbreitung in den boreo-meridional-kontinentalen Wald- und Wiesensteppen.

Sek. 3, st fq Mesobromion, m fq Molinietum coeruleae, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, p bis st r Festuca rubra-Rasen, Nardetum; pseudohemerophob 2.

### Polygala vulgaris L.

Geogr. Verbr.: Europa (nördl. Medit. geb. bis Skandinavien), gemäßigtes Asien.

Sippenentw.: Stark variabel, in den *Bromus erectus*-Wiesen des USG. ssp. *comosa* Chod.

#### *Synökologische Amplitude*

(ssp. *comosa* Chod.)

#### GSA.:

Prim. FA-G., QTA-G. *lok.*: st r extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.); azonale Rasen auf Alluvionen usw.

PW-G. *reg.*: fq Wiesensteppen. *lok.*: st fq Sand- und Hügelsteppen der Wiesensteppenregion.

Qp-G. *reg.*: L st fq Trockenwälder. *lok.*: L st fq Felsfluren, Gariden, Shiblaks.

Sek. FA-G., QTA-G.: 3, st fq Bromion-Wiesen, m fq Festuca rubra-Rasen, Gehängemoore usw.; pseudohemerophob 2.

PW-G.: 3, fqq sekundäre Wiesensteppen (Dominanz z. T. sekundär), r Alluvialwiesen.

Qp-G.: 3, fq Bromion-Wiesen, sekundäre Gariden.

#### USG.:

Prim. r Pineto-Molinietum litoralis, Sesleria-Rasen.

Sek. 3, fq Mesobromion-Rasen, m fq Festuceto-Cynosuretum, Festuca rubra-Rasen, r Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum; pseudohemerophob 2.

cc) *Bizonale Arten der regionalen Steppenvegetation des PW-G. und St-G. (boreomeridional-submeridionale Arten)*

### Phleum phleoides Karsten ●●●

Geogr. Verbr.: Europa, Nordafrika, Sibirien, Turkestan.

Sippenentw.: Mäßig variabel.

#### *Synökologische Amplitude*

#### GSA.:

Prim. FA-G., QTA-G. *lok.*: st r extraz. Kiefernsteppenwälder und Steppenrasen (PW-G., St-G.); extraz. Trockenrasen (Qp-G.).

PW-G., St-G. *reg.*: fqq Steppenwälder, Wiesensteppen, Stipa-Wiesensteppen, m fq krautarme Stipa-Steppen. *lok.*: fq Sand- und Hügelsteppen von der Waldsteppen- bis in die Stipa-Steppenregion.

Qp-G. *lok.*: L Felsfluren, Gariden.

Sek. FA-G., QTA-G.: 2—3, L st fq Festucion vallesiaceae- und Xerobromion-Rasen; pseudohemerophob 2.

PW-G., St-G.: ?, Ausmass unsicher.

Qp-G.: 2—3, L Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

**USG.:**

Prim. r Initialstadien des Pineto-Cytisetum nigricantis an Nagelfluh- und Malmkalkfelsen (Rheingebiet), Seslerieto-Festucetum glaucae, Teucrieto-Xerobrometum (Jurasüdrand).

Sek. 2—3, p Xerobromion-Rasen; pseudohemerophob 2.

*Koeleria gracilis* Pers. ●●●

Geogr. Verbr.: Europa (nördl. Medit. geb. bis 60° Breite), Asien, Nordamerika.

Sippenentw.: Stark variabel\*, Zentrum des Formenkreises PW-G., St-G.

*Synökologische Amplitude*  
(Schema Abb. 22)

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: L extraz. Rasen (PW-G. und St-G.); azonale Rasen, Felsfluren (Alpen usw.).

QC-G. *lok.*: r azonale Rasen.

FA-G., QTA-G. *lok.*: p extraz. Steppenrasen, m fq Kiefernsteppenwälder (PW-G., St-G.), extraz. Trockenrasen (Qp-G.); azonale Rasen.

PW-G., St-G. *reg.*: fqq Wiesensteppen, Stipa-Wiesensteppen, krautarme Stipa-Steppen, m fq Steppenwälder. *lok.*: fq Sand- und Hügelsteppen von der Wiesensteppen- bis in die Stipa-Steppenregion.

Qp-G., MG-G. *lok.*: st fq Felsfluren, Gariden.

Sek. LP-G., Pic-G.: 3, L st fq Trockenrasen (z. B. Zentralalpen).

QC-G.: 3, L st fq Bromion-Rasen; pseudohemerophob 2.

FA-G., QTA-G.: 3, L st fq Festucion vallesiacae- und Xerobromion-Rasen; pseudohemerophob 2.

PW-G., St-G.: ?, Ausmass unsicher.

Qp-G.: 3, Xerobromion-Rasen, sekundäre Gariden.

**USG.:**

Prim. p Pineto-Cytisetum nigricantis, Seslerieto-Festucetum glaucae, Teucrieto-Xerobrometum.

Sek. 2—3, st fq Xerobromion; pseudohemerophob 2.

*Veronica spicata* L. ●●●

Geogr. Verbr.: Mitteleuropa, Balkanhalbinsel, Südrußland.

Sippenentw.: Stark variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: L azonale Rasen, Felsfluren (Alpen usw.).

FA-G., QTA-G. *lok.*: st r extraz. Steppenrasen, m fq Kiefernsteppenwälder (PW-G., St-G.), extraz. Trockenrasen (Qp-G.); azonale Trockenrasen.

PW-G., St-G. *reg.*: st fq Wiesensteppen, Stipa-Wiesensteppen, m fq Steppenwälder. *lok.*: fq Sand- und Hügelsteppen von der Waldsteppen- bis in die Stipa-Wiesensteppenregion.

Qp-G. *lok.*: L st fq Felsfluren, Gariden.

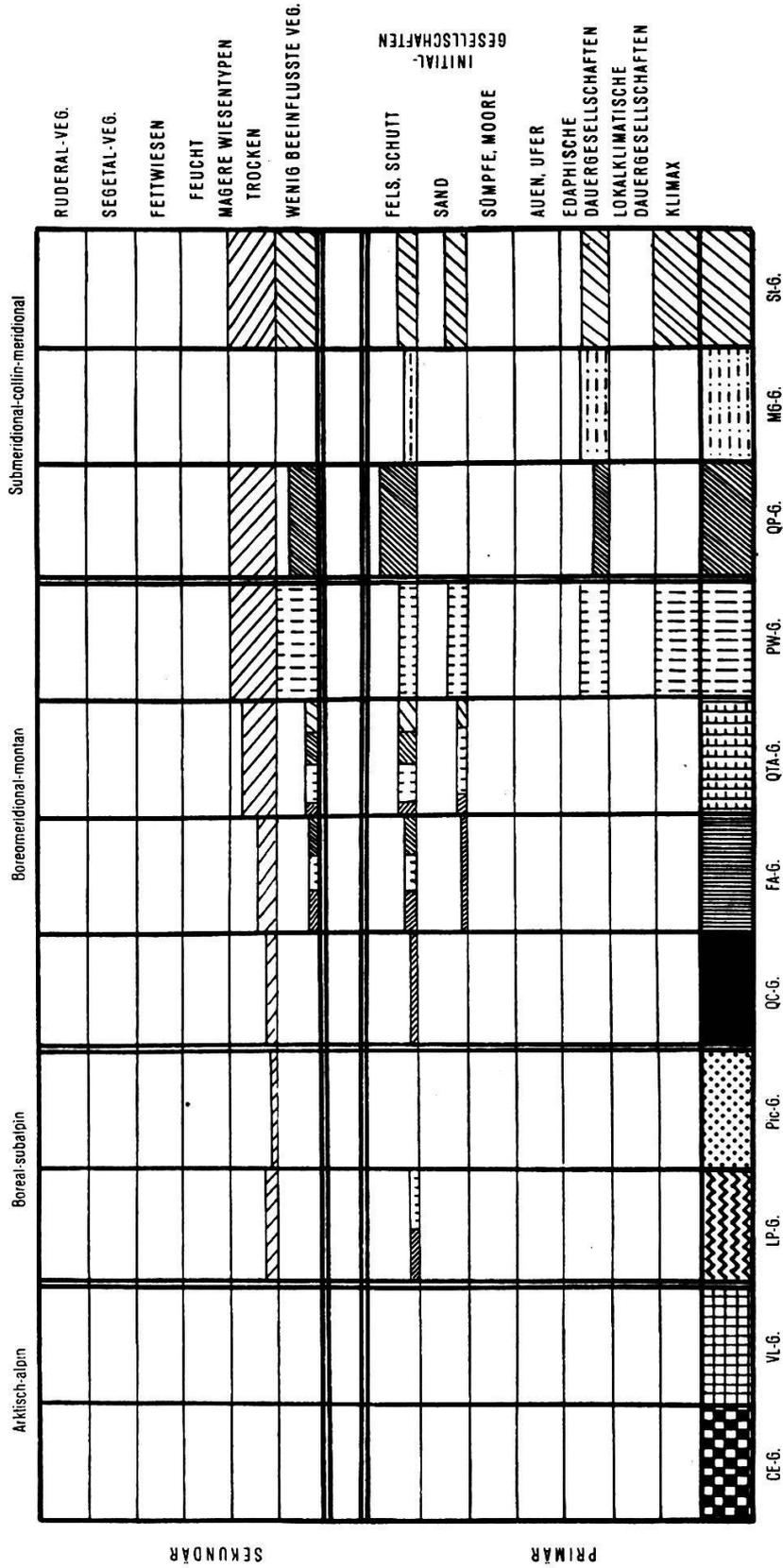


Abb. 22. *Koeleria gracilis*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer Spezies mit bizonaler Hauptverbreitung in den kontinentalen Wald-, Wiesen- und Stipa-Steppen.

- Sek. LP-G., Pic-G.: 2, L p Trockenrasen (z. B. Zentralalpen).  
FA-G., QTA-G.: 2—3, L st fq Festucion vallesiacae- und Xerobromion-Rasen; pseudohemerophob 2.  
PW-G., St-G.: ?, Ausmass unsicher.  
Qp-G.: 3, L fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

**USG.:**

- Prim. r Pineto-Cytisetum nigricantis, Seslerieto-Festucetum glaucae, Teucrieto-Xerobrometum, Karrenfelder (Lâpiaz der hochmontanen Stufe z. B. Sèche de Gimel).  
Sek. 2—3, p Xerobromion, r Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum; pseudohemerophob 2.

### Veronica prostrata L.

Geogr. Verbr.: Mitteleuropa, Osteuropa, Kaukasus, Sibirien.

Sippenentw.: Stark variabel\*, Art innerhalb eines sehr vielgestaltigen Formenkreises mit Entwicklungszentrum im PW-G. und St-G.

#### *Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. LP-G. *lok.*: L extra z. Kiefernsteppenwälder (Zentralalpen).  
QTA-G. *lok.*: st extra z. Kiefernsteppenwälder und Steppenrasen (PW-G., St-G.).  
PW-G., St-G. *reg.*: st fq Wiesensteppen, Stipa-Wiesensteppen. *lok.*: p Kiefernwälder über Silikatböden, Sand- und Hügelsteppen der Wald-, Wiesensteppen- und Stipa-Wiesensteppenregion.  
Sek. LP-G.: 2, L Trockenrasen (Zentralalpen).  
FA-G., QTA-G.: 2—3, L p Festucion vallesiacae- und Bromion-Rasen; pseudohemerophob 2.  
PW-G., St-G.: ?, Ausmass unsicher.

**USG.:**

- Spontaneität wahrscheinlich: rr Trockenbuschvegetation der steilen Böschungen der Birsterrassen (Reinacherheide bei Basel). Kiefern-Flaumeichenwälder grobkiesiger Schotterflächen (Elsass).  
Sek. 2—3, L Xerobromion-Rasen (Rheinebene, Hegau), L st fq Teucrieto-Mesobrometum (unteres Birstal); pseudohemerophob 3.

### Galium verum L.

Geogr. Verbr.: Europa, Kleinasien, Persien, Syrien.

Sippenentw.: Stark variabel.

#### *Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. LP-G., (Pic-G.) *lok.*: L Alluvialwälder, Uferböschungen (Nordosteuropa) usw.  
QC-G. *lok.*: ± st fq Dünen, Corynephorretum.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: p extra z. Kiefernsteppenwälder und Steppenrasen (PW-G., St-G.).  
PW-G., St-G. *reg.*: fq Steppenwälder, Wiesensteppen, krautarme Stipa-Steppen. *lok.*: fq Sand- und Hügelsteppen, Alluvialwälder, Übergangsteppen usw.  
Qp-G. *reg.*: p Trockenwälder. *lok.*: st fq Gariden, Shiblaks.

- Sek. LP-G., Pic-G.: 3, ± st fq Alluvialwiesen, ruderal und segetal (Nordosteuropa); *Festuca rubra*-Rasen usw. (Mitteleuropa).  
QC-G.: 3, st fq Bromion-Wiesen, azidiphile *Festuca-Agrostis*-Wiesen usw.; pseudohemerophob 1.  
FA-G., QTA-G.: 3, fq Festucion vallesiacae und Bromion-Rasen, Molinia-Rietwiesen, *Festuca rubra*-Rasen usw.; pseudohemerophob 1.  
PW-G., St-G.: 3, fqq sekundäre Wiesensteppen, Alluvialwiesen; ruderal und segetal.  
Qp-G.: 2—3, Bromion-Rasen, sekundäre Gariden, Shibljaks.

**USG.:**

- Prim. st r Pineto-Molinietum litoralis, Schotteralluvionen usw.  
Sek. 3, in höhern Lagen anthr.; fq Mesobromion, Molinietum coeruleae, m fq Xerobromion, p Festuceto-Cynosuretum, *Festuca rubra*-Rasen usw.; pseudohemerophob 1.

**Aster Linosyris Bernh. ● ● ●**

- Geogr. Verbr.: Süd-, West-, Mittel- und Osteuropa, Kaukasus, Algier, Armenien.  
Sippenentw.: Wenig variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. QC-G. lok.: r azonale Kalkfelsfluren, Trockenrasen.  
FA-G., QTA-G. lok.: st r extraz. Kiefernsteppenwälder und Steppenrasen (PW-G., St-G.), extraz. Trockenrasen (Qp-G.).  
PW-G., St-G. reg.: fq Wiesensteppen, Stipa-Wiesensteppen, m fq Steppenwälder. lok.: st fq Sand- und Hügelsteppen; salzige Alluvialwiesen der Stipa-Steppenregion.  
Qp-G. lok.: st fq Felsfluren, Gariden, Shibljaks.  
Sek. QC-G.: ± 2, st r Bromion-Rasen über Kalkböden; pseudohemerophob 2.  
FA-G., QTA-G.: 2, p Festucion vallesiacae- und Xerobromion-Rasen; pseudohemerophob 2.  
PW-G., St-G.: ?, Ausmaß unsicher.  
Qp-G.: 3, fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden, Shibljaks.

**USG.:**

- Prim. st r Pineto-Cytisetum nigricantis (Nordostschweiz), Seslerieto-Festucetum glaucae, Pionierstadien des Teucrieto-Xerobrometum.  
Sek. 2, p Teucrieto-Xerobrometum, m fq Cerastieto-Xerobrometum; pseudohemerophob 2.

**Hieracium cymosum L.**

- Geogr. Verbr.: Süd-, Mittel und Osteuropa, Kleinasien, Westsibirien.  
Sippenentw.: Stark variabel\*, im USG. ssp. *cymosum* (L.) NP.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. LP-G. lok.: L azonale Sesleria-Rasen (z. B. Zentralalpen).  
FA-G., QTA-G. lok.: st r extraz. Kiefernsteppenwälder und Steppenrasen (PW-G., St-G.).  
PW-G., St-G. reg.: fq Wiesensteppen, m fq Steppenwälder und Stipa-Wiesensteppen. lok.: st fq Sand- und Hügelsteppen von der Waldsteppen- bis in die Stipa-Steppenregion.

MG-G. *reg.*: L fq *Sesleria tenuifolia*-Rasen (Balkanhalbinsel, vgl. F. Markgraf 1927 u. a.).

Sek. LP-G.: 2, L st fq Trockenrasen (z. B. Zentralalpen).  
FA-G., QTA-G.: 3, L st fq *Festucion vallesiaca*- und Bromion-Rasen; pseudohemerophob 2.  
PW-G., St-G.: ?, Ausmaß unsicher.  
MG-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

Prim. r Pineto-Cytisetum *nigricantis*, Querceto-Lithospermetum (Nordostschweiz).

Sek. 3, Mesobromion-Rasen (Randen), Xerobromion (Hegau); pseudohemerophob 3.

Zu dieser Gruppe gehört ferner die im Xerobromion selten gedeihende *Centaurea Stoebe* L. ssp. *rhenana* Sch. u. Th.

*dd) Arten der Hugelsteppen (meist mit groer Verbreitung in den Gebirgen)*

Die beiden folgenden Arten sind besonders stark verbreitet in den felsigen Hugelsteppen des PW-G. und St-G., und zugleich ist fur sie auch die groe Hufigkeit in Gebirgsgegenden charakteristisch.

**Thalictrum minus L.**

Geogr. Verbr.: Europa (fehlt Arktis), Nordasien.

Sippenentw.: Stark variabel\*; die nahen Verwandtschaftsbeziehungen zu der altaisch-alpinen *Thalictrum foetidum* und anderen Arten dieses Formenkreises, welche der kontinentalen Hochstauden- und Gebirgs-wiesenvegetation angehoren, zeigen die S. 133 betonten, wichtigen Beziehungen der Flora des PW-G. zu alpin-kontinentalen Entwicklungszentren und Formenkreisen besonders deutlich (vgl. Meusel 1943, Bd. II, Karte 11).

*Bemerkungen uber die synokologische Amplitude*

Uber das Vorkommen in der Vegetation dieser in den *Bromus erectus*-Wiesen des Juras selten gedeihenden Spezies sei nur bemerkt, da sie im Bereich des PW-G. auer in lokalbedingten Hugelsteppen auch fq in regionalen Steppenwaldern und Wiesensteppen wachst, auerhalb des PW-G. aber nur in entsprechender extrazonaler oder azonaler Vegetation vorkommt und sowohl in den Gebirgen Innerasiens als auch Mitteleuropas bis uber die obere Grenze der Nadelwald-G. reicht.

**Seseli Libanotis Koch**

Geogr. Verbr.: Europa, Kaukasus, Marokko, Armenien, Persien, Sibirien.

Sippenentw.: Stark variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: ± st fq azonale Rasen, Felsfluren.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: ± st fq extraz. Kiefernsteppenwälder und Steppenrasen (PW-G., St-G.), extraz. Trockenbusch- und Trockenrasengesellschaften (Qp-G.); azonale Rasen: Dünen Meeresstrandfelsen (Ostseegebiet) usw.  
PW-G., St-G. *reg.*: ± p Steppenwälder, Wiesensteppen, Stipa-Wiesensteppen. *lok.*: fq Hügelsteppen von der Waldsteppen- bis in die Stipa-Steppenregion.
- Sek. LP-G., Pic-G.: ± L-3, Trockenrasen; L hemerodiaphor.  
FA-G., QTA-G.: ± L-3, Trockenrasen; meist hemerodiaphor (Mitteleuropa); fq ruderal und segetal (Südsandinavien).  
PW-G., St-G.: 3, fqq ruderal und segetal.

**USG.:**

- Prim. st fq Querceto-Lithospermetum, Querceto-Buxetum, Quercetum sessiliflorae, Pinetum silvestris jurassicum, Seslerieto-Festucetum glaucae, Kerneretum saxatilis, Seslerieto-Semperviretum, Bupleurum ranunculoides-Helianthemum canum-Subass., Kalkschutthalden usw.
- Sek. 1, Randengebiet 3, st fq Teucrieto-Xerobrometum (z. T. spontan), Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum; fqq Seselieto Libanotidis-Mesobrometum, Steinbrüche, Föhrenforste usw. (Randen).

Im Gegensatz zu den vorigen Spezies zeigt *Aster Amellus* keine Verbreitung in azonaler Gebirgsvegetation.

**Aster Amellus L. TT**

Geogr. Verbr.: Mittel- und Osteuropa, Kaukasus, Armenien, Westsibirien.  
Sippenentw.: Wenig variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. QTA-G., FA-G. *lok.*: p extraz. Kiefernsteppenwälder, m fq Steppenrasen (PW-G., St-G.), p extraz. Trockenbuschgesellschaften (Qp-G.).  
PW-G., St-G. *reg.*: st r Steppenwälder, Wiesensteppen, Stipa-Wiesensteppen. *lok.*: st fq felsige Hügelsteppen von der Waldsteppen- bis in die Stipa-Steppenregion.  
Qp-G. *reg.*: L st fq Trockenwälder. *lok.*: L st fq Gariden, Shiblaks.
- Sek. QTA-G., FA-G.: 2, L st fq Bromion-Rasen; pseudohemerophob 2.  
PW-G., St-G.: 2, fq künstliche Ränder von Steppenwäldern usw.  
Qp-G.: 2, st fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden, Shiblaks.

**USG.:**

- Prim. L st fq Pineto-Molinietum litoralis, Pineto-Cytisetum nigricantis, m fq Pinetum silvestris jurassicum, Querceto-Lithospermetum, Seslerieto-Festucetum glaucae.
- Sek. 1—2, st fq Xerobromion, trockene Ass. des Mesobromion, warme Waldränder, Prunus spinosa-Gebüsche, Föhrenforste; pseudohemerophob 2.

ee) Arten der Sandsteppen

Von den hauptsächlich in den Sandsteppen des PW-G. und St-G. verbreiteten Arten kommt in den *Bromus erectus*-Wiesen nur *Peucedanum Oreoselinum* vor.

Peucedanum Oreoselinum Mönch

Geogr. Verbr.: Süd-, Mittel- und Osteuropa.

Sippenentw.: Wenig variabel.

Synökologische Amplitude

GSA.:

Prim. FA-G., QTA-G. *lok.*: st r extraz. Kiefernsteppenwälder und Steppenrasen besonders über Sand- und Silikatfelsböden (PW-G., St-G.), m fq extraz. Trockenbusch- und Trockenrasengesellschaften (Qp-G.).

PW-G., St-G. *reg.*: p bis st r Steppenwälder, Wiesensteppen, Stipa-Wiesensteppen, krautarme Stipa-Steppen. *lok.*: st fq Kiefernsteppenwälder über Silikatböden, Sandsteppen, m fq Hügelsteppen.

Qp-G. *reg.*: L st fq Trockenwälder. *lok.*: L st fq Gariden, Shiblaks.

Sek. FA-G., QTA-G.: 2—3, p Xerobromion-, Festucion vallesiacae-Rasen; pseudohemerophob 2.

PW-G., St-G.: 3, st fq ruderal.

Qp-G.: 3, L st fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

USG.:

Prim. p Pineto-Cytisetum nigricantis, Querceto-Lithospermetum, Seslerieto-Festucetum glaucae, Teucrieto-Xerobrometum.

Sek. 2, ± st fq Xerobromion; ruderal: Bahndämme.

ff) Im Bereich der mesophilen Laubwald-Gürtel stark hemerophile  
Wiesenarten

Gesondert betrachten wir die beiden folgenden, sehr gemeinen Arten der mitteleuropäischen Wiesenflora, die sich im Gegensatz zu den im Kerngebiet der mesophilen Laubwald-G. meist pseudohemerophoben Spezies der Steppengürtel auch in stark bewirtschafteter Vegetation verbreitet haben.

Onobrychis sativa Lam. ●●● T

Geogr. Verbr.: Unsicher (*O. arenaria* Ser. Süd-, Mittel- und Osteuropa).

Sippenentw.: Stark variabel, nächste Verwandte in den Gebirgen des östl. Medit. geb. und Orients. Die zunächst verwandte Sippe *O. arenaria* im PW-G. und St-G. (Sandsteppen).

**GSA.:**

Prim. Indigenat unsicher (vgl. Handel-Manzetti 1909 und Sirjajev 1925/26).

Sek. FA-G., QTA-G.: 4, fqq trockene Futterwiesen, Mesobromion-Rasen, Pionier auf sekundären Rohböden, ruderal.

PW-G.: ?, Ausmaß unsicher, nur r.

**USG.:**

U. anthr. Vielleicht in einer *O. arenaria* nahestehenden Rasse in Molinia-Sesleria-Rasen steiler Hänge (Randen).

Sek. 4, fqq Salvieto-Mesobrometum, fq übrige Mesobromion-Rasen, Futterwiesen, ruderal. Im Thesieto bavari-Mesobrometum L st fq eine *O. arenaria* nahestehende Rasse (Randen).

*Salvia pratensis* L. ●●●

Geogr. Verbr.: Süd-, Mittel- und Osteuropa, Vorderasien.

Sippenentw.: Stark variabel.

*Synökologische Amplitude*

(Schema Abb. 30)

**GSA.:**

Prim. FA-G., QTA-G. *lok.*: p bis st r extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.).

PW-G. *reg.*: fq Steppenwälder, Wiesensteppen. *lok.*: m fq Hügel- und Sandsteppen.

Sek. FA-G., QTA-G.: 3—4, fq Bromion-Magerwiesen, trockene Arrhenatherum-Fettwiesen, ruderal.

PW-G.: 3, fqq sekundäre Wiesensteppen (Dominanz z. T. sekundär), ruderal.

**USG.:**

Prim. rr Pineto-Cytisetum nigricantis.

Sek. 4, fqq Mesobromion, Optimum Salvieto-Mesobrometum, m fq Arrhenatherum-Fettwiesen; fq ruderal: Wegränder, Dämme usw.

Wenn wir zum Schluß dieses Abschnittes die Verbreitungsweise der einzelnen Vertreter der kontinentalen Wald- und Wiesensteppenflora miteinander vergleichen, so finden wir bei allen Arten das schon auf S. 62 erwähnte ost-westliche Verbreitungsgefälle. Dieses besteht nicht nur in einer allmählichen Auflockerung der Siedlungen, sondern ist auch mit einem ganz auffälligen Wechsel der Standorte selbst verbunden. Im Kerngebiet des eurasiatisch-kontinentalen PW-G. vermögen fast alle diese Spezies in sehr verschiedenen Vegetationstypen und unter ganz abweichenden Bodenverhältnissen zu gedeihen, und namentlich sind sie fast durchwegs häufig in den regionalen Klimaxgesellschaften. Im Bereiche der mesophilen Laubwald-G. Mittel- und Westeuropas sind sie ursprünglich auf

lokalbedingte, extrazonale Reliktvorkommen der kontinentalen Steppenvegetation beschränkt und vermögen sich nur an ganz extremen, konkurrenzarmen Standorten zu behaupten (vgl. das graphische Schema von *Trifolium montanum*, Abb. 21). Eine solche Einengung der Siedlungsmöglichkeiten mit steigender Entfernung von den Verbreitungszentren haben wir in analoger Weise S. 92 schon für die arktisch-alpinen Elemente festgestellt, und gerade das umgekehrte Verbreitungsgefälle von West nach Ost zeigen die Vertreter der atlantisch-subatlantischen, azidiphilen Eichenwälder und Heiden (vgl. S. 114). In allen Fällen sind diese Erscheinungen für die Beurteilung der Verbreitung der betreffenden Arten sehr wichtig.

Besonders erwähnen müssen wir die synökologische Verbreitung von *Koeleria gracilis* (vgl. das graphische Schema Abb. 22) und *Hieracium cymosum*. Sie sind namentlich auf der Balkanhalbinsel auch in den Rasen des MG-G. verbreitet. Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Steppen der eurosibirischen Ebenen und der oreophilen Rasenvegetation der mediterranen Gebirge werden dadurch besonders klar, ferner auch durch die Bearbeitung der Gatt. *Onobrychis* von Širjajev (1925/26) und aus der Verbreitung vieler Arten aus den Gatt. *Ornithogalum*, *Tulipa*, *Muscari*, *Alyssum*, *Teucrium* usw. In diesem Zusammenhang ist es höchst interessant, daß in Kleinasien, Armenien und Persien die Vegetation des St-G. und MG-G. in weiten Gebieten unmittelbar aneinandergrenzen (vgl. z. B. Tachtadschan, 1941). Auch die Verbreitung von *Muscari botryoides* muß hier besprochen werden. Die Zuteilung zu einem bestimmten Arealtypus ist wegen der nur ungenügenden Angaben, die mir bekannt geworden sind, allerdings schwierig. Wir beschränken uns auf die folgenden Daten über die synökologische Amplitude.

#### *Muscari botryoides* Lam. und DC.

##### *Bemerkungen über die synökologische Amplitude*

Prim. L dichtrassige Wiesensteppen und Stipa-Steppen (z. B. Siebenbürgen, Walachei, nördlich und südlich vom Kaukasus), L fq Rasen des MG-G. (Balkan), L Gariden des Qp.-G. Im Bereich der mesophilen Laubwald-G., r e x t r a z. Kiefernsteppenwälder des PW-G. und Trockenwälder des Qp.-G. Vielleicht auch in lichten Wäldern (besonders Auenwäldern) des QTA-G. (z. B. oberrheinische Tiefebene).

Sek. ± hemerophil, im Bereich des QTA-G. und FA-G. L 3 und fq in geophytenreichen Fettwiesen und Baumgärten (z. B. Kt. Bern). In anderen Gegenden L st fq in Mesobromion-Wiesen oder Nardeten (z. B. Rauhe Alb). Im Untersuchungsgebiet ist die Spontaneität wie in weiten Gebieten Mitteleuropas sehr fraglich.

Gewisse Steppengewächse, auch solche der regionalen Plakorsteppen sind zu einer sekundären Ausbreitung auf Halbkulturwiesen im Bereiche der Waldgürtel in hohem Maße befähigt, wenigstens soweit das Klima nicht zu feucht und zu kalt wird. Ganz allgemein können wir deshalb sagen, daß die Elemente der Wald- und Wiesensteppe neben den Arten des Qp-G. und neben azonalen, südeuropäisch-montan-mitteleuropäischen Rasenpflanzen die wichtigste Rolle in der Zusammensetzung der *Bromion*-Wiesen des Juras spielen und größtenteils auch zu deren charakteristischen Artenkombination gehören.

Verschiedene Spezies des PW-G. haben sich im Bereich der mesophilen Laubwaldgürtel weit über ihr ursprüngliches Vorkommen hinaus verbreitet, und in großen Teilen ihres Areals überwiegen die sekundären Fundorte. Trotzdem sind nur relativ wenige Wald- und Wiesensteppenarten zu einer stark hemerophilen Ausbreitung befähigt. Meistens sind es auch solche Arten, die schon primär in extrazonaler Reliktvegetation weit über die Kerngebiete der Steppengürtel hinausgehen. Dagegen reicht fast bei keiner einzigen Spezies der artenreichen Geophytenflora des PW-G. und St-G. die sekundäre Ausbreitung bis in die Kerngebiete der Laubwaldgürtel (QTA-G. und FA-G.) hinein. Auch viele Spezies der regionalen Steppenwälder des PW-G., deren primäre Areale mit der ursprünglichen Verbreitung von Arten wie etwa *Avena pratensis*, *Campanula glomerata*, *Crepis praemorsa* usw. wenigstens im Verbreitungszentrum übereinstimmen, sind bis heute auf mehr oder weniger ursprüngliche Vegetation des PW-G. beschränkt geblieben (z. B. *Trifolium Lupinaster*, *Pulmonaria mollissima*, *Dracopetalum Ruyschiana*).

Wir haben schon S. 133 betont, wie wichtig die nord-südliche Gliederung der eurasiatischen Steppenvegetation und Steppenflora für die Verbreitung der kontinentalen Elemente in den *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras ist (vgl. die graphischen Schemata von *Crepis praemorsa*, *Trifolium montanum* und *Koeleria*

*gracilis*, Abb. 20, 21, 22). Tatsächlich können wir bis in die feinsten Einzelheiten hinein Zusammenhänge zwischen der Gesamtverbreitung und dem Auftreten im Untersuchungsgebiet verfolgen (vgl. Z o l l e r , 1947, 1954: Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen usw.). So sind namentlich die stärker xerothermen Arten, die weit in die submeridionale Stipa-Steppe reichen, fast ausschließlich auf das Xerobromion beschränkt. Dagegen finden wir im frischen Colchiceto-Mesobrometum die am meisten mesophilen und am weitesten nach Norden verbreiteten Gewächse des PW-G. in höherer Konstanz wie *Campanula glomerata*, *Crepis praemorsa* usw. Diese gedeihen sonst im Mesobromion nur selten und fehlen im Xerobromion völlig.

#### **4 a. Sippenentwicklung, Einwanderung und Ausbreitung der Elemente der boreomeridionalen Gürtelserie im Untersuchungsgebiet**

Hinsichtlich ihrer Einwanderung in das Untersuchungsgebiet verhalten sich die verschiedenen boreomeridionalen Elementgruppen sehr abweichend.

Deutlich heben sich als älteste Gruppe die k o n t i n e n t a l e n Wald- und Wiesensteppenarten ab. Ihr Alter im Schweizer Jura geht bis in die postglaziale Föhrenzeit zurück. Der Neoendemismus ist allerdings im Vergleich zu den Vertretern der arktisch-alpinen Gürtelserie und den borealen Hochstauden (vgl. S. 107) viel geringer, und auch die Areale sind nach E. S c h m i d (1936) im allgemeinen weniger disjunkt, was offensichtlich mit der späteren Einwanderung zusammenhängt.

Immerhin sind viele Spezies durch eigenartig isolierte, primäre Standorte in der hochmontan-subalpinen Stufe gekennzeichnet (z. B. *Avena pratensis*, *Trifolium montanum*, *Veronica austriaca*, *Veronica spicata*, *Campanula glomerata*). Fast alle finden sich auch an sehr charakteristischen Reliktstellen zusammen mit anderen disjunkt verbreiteten oder hemerophoben Spezies und im engsten Kontakt mit Neoendemismen alpiner Formenkreise. Ein ungewein eindruckliches Beispiel beobachtete ich in dieser Beziehung im Kar des Creux du Van. Hier wachsen unter dem senkrechten Absturz der mächtigen Kalkfelsenwände im gleichen Seslerieto-Semper-

viretum *Avena pratensis* und *Campanula glomerata* neben *Ranunculus geraniifolius* var. *gracilis*, *Poa caesia* und *Androsace lactea*. Während nun im Falle der im Jura schwach apophytischen oder hemerophoben Arten wie *Avena pratensis* und *Veronica austriaca* die ursprüngliche Disjunktion bis heute erhalten geblieben ist, wurde sie bei *Trifolium montanum* und besonders bei *Campanula glomerata* infolge der sekundären Ausbreitung auf Halbkulturwiesen stark verwischt. Die relativ zusammenhängende Verbreitung verschiedener kontinentaler Spezies im Untersuchungsgebiet ist ohne Zweifel nicht ursprünglich, sondern kulturbedingt. Doch liegt bei der Gruppe der Wald- und Wiesensteppenflora zwischen der Einwanderungszeit und dem Beginn intensiver Kultivierung eine große Periode der Vegetationsentwicklung, welche bei der Beurteilung der Spontanität vieler dieser Arten wichtig ist. Dabei ist beachtenswert, daß selbst bei *Campanula glomerata* das Vorkommen an primären Reliktstellen teilweise noch heute von der anthropogenen Ausbreitung scharf getrennt geblieben ist.

Als *anthropochor* betrachte ich aus dieser Gruppe nur *Muscari botryoides* und *Vicia cracca* ssp. *tenuifolia*.

Auch wenn ein spezifisch jurassischer Neoendemismus bei den Elementen der kontinentalen Wald- und Wiesensteppenflora nur in relativ geringem Maße vorkommt, so stimmen unsere Rassen der meist formenreichen Arten mit denjenigen der eigentlichen Kerngebiete des PW-G. und St-G. nicht immer überein, so z. B. bei *Pulsatilla vulgaris*, *Polygala vulgaris* ssp. *comosa*, *Galium verum*. Die systematische Wertigkeit und die Verbreitung dieser Sippen sind noch ungenügend geklärt. Wir fassen deshalb die betreffenden Rassen als Randabspaltungen kontinentaler Gesamtarten mit Hauptverbreitung im Kerngebiet des PW-G. auf. Diese Randabspaltungen haben sich in den extrazonalen Reliktgebieten des PW-G. herausgebildet (vgl. S. 45/46 und S. 194) und können dem Arealtypus der Gesamtart untergeordnet werden und fallen deshalb bei unserer Einteilung nicht so sehr ins Gewicht. Voraussetzung für eine solche Betrachtungsweise ist allerdings, daß die systematische Selbständigkeit der betreffenden Rassen klein ist, und sich die primäre Verbreitung hauptsächlich auf die entsprechende extrazonale und azonale Vegetation beschränkt.

Die ursprünglichen Vorkommen der Wald- und Wiesensteppen-

arten finden sich im Untersuchungsgebiet, wie aus den Analysen der synökologischen Verbreitung hervorgeht: in Kiefernsteppenwäldern (Pinetum silvestris jurassicum, Pineto-Molinietum litoralis, Pineto-Cytisetum nigricantis), in Trockenbuschgesellschaften (Querceto-Lithospermetum, Querceto-Buxetum), in Pionierstadien über Fels und Schutt im Bereiche dieser Wälder, so im Seslerieto-Festucetum glaucae und ähnlichen primären Trockenrasen, nicht selten auch im subalpinen Seslerieto-Semperviretum.

Etwas später müssen wir das Datum der Einwanderung für die bizonalen Arten der Trocken- und Steppenwälder des Qp-G., (QTA-G.) und PW-G. ansetzen. Die Arten dieser Gruppe sind viel kontinuierlicher verbreitet, und der Neoendemismus fehlt bei ihnen. Neben Reliktstandorten finden sie sich auch in allgemeiner verbreiteten Wäldern, doch ist das apophytische Auftreten in allen Fällen so, daß wir sie ohne weiteres als spontan bezeichnen müssen.

Die ursprünglichen Standorte stimmen mit denen der Wald- und Wiesensteppenelemente überein. Die meisten sind aber auch in mesophileren Wäldern verbreitet, namentlich in Quercus sessiliflora-Wäldern, Cariceto-Fagetum, Seslerieto-Fagetum.

Unter den einheimischen Elementen unserer Wiesenflora erleben die Vertreter der europäisch-mesophilen Laubwaldflora die jüngste Einwanderung ins Untersuchungsgebiet. Auch wenn die meisten regionalen Wälder heute stark verändert sind, so ist die Spontaneität dieser Arten in unseren Gegenden eine Selbstverständlichkeit.

Nicht leicht ist dagegen die Beurteilung der Einwanderung der azidiphilen Eichenwald- und Heideflora. Die historisch-genetische Entwicklung der Flora des QC-G. ist nach Schmid (1945) sehr uneinheitlich, und auch die Einwanderung der einzelnen Arten ins Untersuchungsgebiet erfolgte wahrscheinlich in verschiedenen Perioden. Jung ist sie bei den bizonalen Arten des QC-G. und der mesophilen Laubwald-G. (*Potentilla sterilis*, *Lathyrus montanus*). Schwieriger gestaltet sich diese Feststellung und namentlich auch die Bestimmung der primären Assoziations-

zugehörigkeit bei *Cytisus sagittalis* und *Genista tinctoria* (vgl. S. 110).

Die ursprünglichen Standorte der Arten dieser Gruppe befinden sich im Querceto-Betuletum, Querceto-Carpinetum luzuletosum, in der Quercus petraea-Lathyrus niger-Ass., selten im Seslerieto-Festucetum glaucae, zum Teil auf Hochmooren.

Hinsichtlich der Formenmannigfaltigkeit und des phylogenetischen Alters verhalten sich die Arten der boreomeridionalen Gürtelserie wie diejenigen der boreal-subalpinen und der arktisch-alpinen sehr verschieden (vgl. S. 108). Aus unseren Analysen geht deutlich hervor, daß fast in allen Gruppen sowohl formenreiche, plastische als auch formenarme, mehr isolierte Spezies vorhanden sind. Die Tendenz zur Hemerophilie beschränkt sich aber nicht nur auf die ersteren, und auch deren Grad steht keineswegs immer in Zusammenhang mit der Formenmannigfaltigkeit und dem phylogenetischen Alter einer Spezies. Diese Feststellung ist um so interessanter, als wir später sehen werden, daß gerade die absolut hemerophilen Spezies der Halb- und Kulturvegetation, die Fettwiesenpflanzen usw. meist ausgesprochen vielgestaltige Formenkreise darstellen.

### 5. Arten der submeridionalen und meridionalen Gürtelserie

Der ost-westlichen Abstufung in der submeridionalen Gürtelserie entspricht in groben Zügen die Gliederung in den Qp-G. und St-G. Die primären Standorte der hier in Frage stehenden Arten sind ebenfalls recht verschiedenartig. Mit den sekundären Wiesen gemeinsam haben die Spezies der Stipa-Steppe und die Arten der Gariden- und Felsvegetation des Qp-G. die Baumlosigkeit ihrer primären Standorte. So ist es nicht verwunderlich, daß sie in sekundären Trocken- und Steppenrasen oft den Hauptteil der Artenzusammensetzung bilden, dagegen infolge ihrer xerothermen Ansprüche auf den mesophileren Wiesen völlig fehlen.

#### a) Arten der Gariden- und Trockenwälder des Qp-G.

Bei der Beurteilung der Areale von Elementen des Qp-G. müssen wir uns vergegenwärtigen, daß dieser Gürtel im Westen an den

QC-G., im Norden und in den mediterranen Gebirgen an die mesophilen Laubwald-G., im Nordosten und Osten an den PW-G., im Osten und Südosten an den St-G. und im Süden an den mediterranen Qi-G. grenzt (vgl. Abb. 4 u. 5). Dem breiten Kontakt mit den Gürteln der boreomeridionalen Serie entsprechen zahlreiche Arten, deren bizonales Vorkommen von rein boreomeridionaler Verbreitung zu submeridionaler überleitet und von denen wir die bizonalen Arten der Trocken- und Steppenwälder (S. 123 ff.) schon besprochen haben. Auch zwischen den mesophilen Laubwäldern (FA-G. und QTA-G.) und dem Qp-G. gibt es bizonale Arten, von denen *Orchis pallens* L., *Orchis purpurea* Huds., *Cephalanthera rubra* Rich. und *Melittis Melissophyllum* L. selten auf *Bromus erectus*-Wiesen gedeihen.

Die vergleichende Analyse der primären Assoziationszugehörigkeit der Elemente des Qp-G. führt zur Unterscheidung von Spezies mit mehr oder weniger ausschließlicher Verbreitung in der lokalbedingten Vegetation ursprünglicher Gariden- und Felsfluren und solchen, die auch in den regionalen Trockenwäldern mehr oder weniger häufig vorkommen oder sogar überwiegen.

*aa) Arten lokalbedingter Vegetation des Qp-G., aber mit mehr oder weniger ausgesprochener Verbreitung auch in regionalen Trockenwäldern*

Auch wenn die folgenden Spezies größtenteils nicht zu den typischen Vertretern der regionalen Wälder des Qp-G. gehören, so sind sie doch alle in den extremen Felsfluren seltener oder fehlend, wodurch sie sich von den folgenden Gruppen deutlich unterscheiden, und was auch in ihrer synökologischen Verbreitung im Untersuchungsgebiet zum Ausdruck kommt.

### Spezies der Gattung *Ophrys*

Geogr. Verbr.: Südeuropa, nur wenige Arten bis Mitteleuropa.

Sippenentw.: Alle stark variabel, Entwicklungszentrum im Qi-G. und Qp-G.

*Bemerkungen über ihre synökologischen Amplituden innerhalb ihrer Gesamtareale*

**GSA.:**

Prim. FA-G., QTA-G. *lok.:* s t r e t r a z. Trockenrasen und Trockenbuschgesellschaften (Qp-G.), m f q e t r a z. Kiefernsteppenwälder (PW-G.); r a z o n a l e Rasen.

Qp-G., Qi-G. *reg.*: kaum feststellbar, jedenfalls nur st r. *lok.*: kaum feststellbar, ± st fq lichte, buschförmige Wälder, Gariden, z. T. Macchien.

Sek. FA-G., QTA-G.: 3, p bis st fq Bromion-Rasen; pseudohemerophob 3. Qp-G., Qi-G.: 3—4, fq Bromion-Rasen, Therophytengesellschaften; ruderal ± fq: Mauern, Schutt usw.

### Ophrys sphecodes Mill. ● ●

#### USG.:

Prim. r Pineto-Molinietum litoralis wechselfeuchter Mergelhänge, im USG. ssp. *litigiosa* (Camus) Becherer.

Sek. 3, ± p, L st fq Tetragonolobus-Molinietum litoralis; rr Thesieto bavarivari-Mesobrometum (Randen); pseudohemerophob 3.

### Ophrys apifera Huds. ● ● T

#### USG.:

Prim. rr z. B. Kalkschutt lichter Stellen des Querceto-Lithospermetum und Pineto-Cytisetum nigricantis, Kiefernwälder grobkiesiger Flussalluvionen, vielleicht Pineto-Molinietum litoralis.

Sek. 3, st r Teucrieto-Mesobrometum, Seselieto-Libanotidis-Mesobrometum, Tetragonolobus-Molinietum litoralis; pseudohemerophob 3.

### Ophrys fuciflora Mönch. ● ● T

#### USG.:

Prim. r wie *Ophrys apifera*.

Sek. 3, p wie *Ophrys apifera*; pseudohemerophob 3.

### Ophrys muscifera Huds. T

#### USG.:

Prim. st r Pineto-Molinietum litoralis, Pinetum silvestris jurassicum, Pineto-Cytisetum nigricantis, Sesleria-Rasen auf Kalkschutt, Calamagrostis varia-Rasen (im benachbarten Napfgebiet bis über 1000 m).

Sek. 3, p bis st fq Kiefernforste, Teucrieto-Mesobrometum, Seselieto-Libanotidis-Mesobrometum, Molinietum litoralis; pseudohemerophob 3.

### Anacamptis pyramidalis Rich. ● ●

Geogr. Verbr.: Süd-, West- und Mitteleuropa, Kaukasus, Kleinasien, Persien.  
Sippenentw.: Wenig variabel.

#### *Synökologische Amplitude*

#### GSA.:

Prim. Pic-G. *lok.*: r a z o n a l e Sesleria-Rasen.

QC-G. *lok.*: r Sanddünen, Kalkfelsen.

FA-G., QTA-G. *lok.*: r e x t r a z. Trockenrasen und Trockenbuschgesellschaften (Qp-G.), m f e x t r a z. Steppenrasen (PW-G.).

Qp-G. *reg.*: r Trockenwälder. *lok.*: ± st fq Gariden, Shibljaks, Auenwälder.

Qi-G. *lok.*: ± p Ufer, Sümpfe usw.

Sek. Pic-G.: hemerophob.

QC-G.: 3, st fq Bromion-Rasen; pseudohemerophob 2.

FA-G., QTA-G.: 3, Bromion-Rasen; pseudohemerophob 3.

Qp-G.: 3, sekundäre Gariden, Bromion-Rasen, Sumpfwiesen usw.

Qi-G.: 2, Sumpfwiesen (z. B. *Carex punctata*-Bestände, *Holoschoenus*-Bestände usw.); pseudohemerophob 2.

**USG.:**

Prim. rr z. B. *Pinetum silvestris jurassicum* (Bölchenfluh), *Sesleria*-Rasen.

Sek. 3, L st fq trockenere Ass. des Mesobromion, m fq *Teucrieto-Xerobrometum*, austrocknende *Molinia*-Rietwiesen; pseudohemerophob 3.

### *Aceras anthropophorum* Ait. ● ●

Geogr. Verbr.: Süd- und Westeuropa, Nordafrika.

Sippenentw.: Wenig variabel.

#### *Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. QC-G. *lok.*: st r extraz. Trockenrasen- und Trockenbuschgesellschaften (Qp-G.).

FA-G., QTA-G. *lok.*: rr extraz. Trockenrasen- und Trockenbuschgesellschaften (Qp-G.).

Qp-G. *reg.*: ± p Trockenwälder. *lok.*: ± p Gariden.

Sek. QC-G.: 3, p bis st fq Bromion-Rasen; ruderal st fq: Bahndämme usw.

FA-G., QTA-G.: 3, st r Bromion-Rasen, r ruderal; ± pseudohemerophob 2.

Qp-G.: 3, ± st fq sekundäre Gariden, Bromion-Rasen, ruderal.

**USG.:**

U. anthr. fehlt *Teucrieto-Xerobrometum*, *Querceto-Buxetum*, *Querceto-Lithospermetum*, die als ursprüngliche Standorte in Betracht kommen, vielleicht am Rande von Buchsgebüschern ursprünglich.

Sek. 3, r *Trifolium dubium*-*Trifolium striatum*-Subass. des *Cerastieto-Xerobrometum*, *Teucrieto-Mesobrometum*; pseudohemerophob 3.

### *Loroglossum hircinum* Rich. ● ●

Geogr. Verbr.: Süd-, West- und Mitteleuropa, Nordafrika, Kleinasien.

Sippenentw.: Wenig variabel.

#### *Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. und Sek. wie *Aceras anthropophorum*.

**USG.:**

U. anthr. wie *Aceras anthropophorum*.

Sek. 3, r *Cerastieto-Xerobrometum*, *Teucrieto-Mesobrometum*; pseudohemerophob 3.

### Orchis Morio L. ● ● T

Geogr. Verbr.: Süd-, West- und Mitteleuropa, Kaukasus.

Sippenentw.: Stark variabel, Mannigfaltigkeitszentrum im Medit.geb.  
(Qp-G. und Qi-G.).

#### *Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. QC-G.: ?

FA-G., QTA-G. *lok.*: r e x t r a z. Trockenrasen, Trockenbuschgesellschaften (Qp-G.), L Steppenrasen (PW-G.).

Qp-G., Qi-G. *reg.*: ± p Trockenwälder bzw. Hartlaubwälder (meist andere Rassen).

Sek. QC-G.: 3, ± st fq Mesobromion-Rasen, sekundäre Flachmoore.

FA-G., QTA-G.: 3, st fq Mesobromion-Rasen, m fq Molinia-Rietwiesen, L Xerobromion- und Festucion vallesiacaе-Rasen.

Qp-G., Qi-G.: 3, fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden bzw. Macchien (andere Rassen).

**USG.:**

U. a n t h r. vielleicht Teucrieto-Xerobrometum (z. B. auf den extremen Kreidefelsen westl. La Sarraz), Flußalluvionen.

Sek. 3, st fq Mesobromion-Rasen, m fq Xerobromion; pseudohemerophob 2.

### Trifolium ochroleucum Huds.

Geogr. Verbr.: Süd-, West- und Mitteleuropa.

Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l, Mannigfaltigkeitszentrum in Südeuropa.

#### *Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. Qp-G. *reg.*: st fq Trockenwälder, besonders azidiphiles Querceto-Castanetum.

PW-G. *reg.*: ± p Wiesensteppe (Rumänien).

Sek. FA-G., QTA-G.: anthr., L st fq beweidete Bromion-Rasen, Festuceto-Cynosuretum usw.

Qp-G.: 3, fq sekundäre Gariden, Bromion-Rasen, beweidete Kastanienselven usw.

PW-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

A n t h r.

Sek. L st fq beweidetes Teucrieto-Mesobrometum, Festuceto-Cynosuretum.

### Prunella laciniata L. ● ●

Geogr. Verbr.: Südeuropa (nördl. bis Mitteldeutschland), Südrussland, Nordpersien.

Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l, Mannigfaltigkeitszentrum in Südeuropa.

**GSA.:**

Prim. Qp-G. *reg.*: st fq Trockenwälder.

PW-G.: ?

Qi-G.: ?

Sek. QC-G.: anthr., ± st fq Bromion-Rasen, ruderal.  
FA-G., QTA-G.: anthr., r Xerobromion, vorwiegend ruderal.  
Qp-G.: 3, fq sekundäre Gariden, Bromion-Rasen, ruderal.  
PW-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

A n t h r.

Sek. st r Cerastieto-Xerobrometum; st r ruderal: Bahndämme usw.

Zu dieser Gruppe rechnen wir ferner die in den *Bromion*-Rasen seltene *Inula Conyza* DC., deren primäre Standorte im Jura im Pineto-Cytisetum nigricantis, Querceto-Buxetum und Querceto-Lithospermetum liegen.

Bei der Analyse der synökologischen Amplitude der Arten der vorigen Gruppen haben wir gesehen, daß viele auch im Qi-G. mehr oder weniger verbreitet sind. In besonders starkem Maße ist das bei den folgenden Spezies der Fall, die wir im Anschluß an die letzte Gruppe gesondert betrachten.

### Teucrium Chamaedrys L.

Geogr. Verbr.: Süd-, West-, Mittel- und Osteuropa (bis Ural).

Sippenentw.: W e n i g v a r i a b e l, nächste Verwandte mediterran.

#### *Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. QC-G. *lok.*: p e x t r a z. Felsfluren, Trockenrasen, Trockenwälder (Qp-G.).

FA-G., QTA-G. *lok.*: p b i s s t f q e x t r a z. Trockenrasen und Trockenbuschgesellschaften (Qp-G.), e x t r a z. Kiefernsteppenwälder und Steppenrasen (PW-G.) und St-G.); st fq a z o n a l e Felsfluren bis zur Waldgrenze (Gebirge Südeuropas).

Qp-G. *reg.*: st fq Trockenwälder. *lok.*: fq Gariden, Shibljaks, Felsfluren.

Qi-G. *reg.*: st fq Hartlaubwälder. *lok.*: st fq Gariguen, Macchien.

St-G. *reg.*: r Stipa-Wiesensteppen, Stipa-Steppen. *lok.*: ± st fq Hügelsteppen.

Sek. QC-G.: 2, Bromion-Rasen; pseudohemerophob 2, L anthr.

FA-G., QTA-G.: 3, fq Bromion- und Festucion vallesiacaе-Rasen; pseudohemerophob 1.

Qp-G.: 3, fqq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

Qi-G.: 3, fqq sekundäre Macchien.

St-G.: ?, Ausmaß unsicher, wahrscheinlich kleiner.

**USG.:**

Prim. st fq Querceto-Lithospermetum, Querceto-Buxetum, Pinetum silvestris jurassicum, Pineto-Cytisetum nigricantis, Pineto-Molinietum litoralis, besonders Seslerieto-Festucetum glaucae, Sedum-Teucrium Botrys-Initialstadium. In höheren Lagen st r Kerneretum saxatilis, Laserpitium Siler-Bestände.

Sek. 2, st fq Xerobromion, Teucrieto-Mesobrometum, m fq Tetragonolobus-Molinietum litoralis; pseudohemerophob 1.

*Stachys officinalis* Trev.

Geogr. Verbr.: Europa (fehlt im Norden), östlich bis Rußland.

Sippenentw.: Stark variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. QC-G. *reg.*: ± st fq Eichen-Birkenwälder.

FA-G., QTA-G. *lok.*: ± st fq extra z. Eichen-Birkenwälder (QC-G.), extra z. Trockenbuschgesellschaften (Qp-G.), extra z. Kiefernsteppenwälder (PW-G.).

Qp-G. *reg.*: fq Trockenwälder.

Qi-G. *reg.*: fq Hartlaubwälder (z. B. konstant im Quercetum ilicis).

PW-G. *reg.*: ± st fq Steppenwälder.

Sek. QC-G.: 3, fq sekundäre Calluna-Sarothamnus-Heiden, Nardus-Galium saxatilis-Weiden usw.

FA-G., QTA-G.: 3, fq Bromion-Rasen, Festuceto-Cynosuretum-Weiden, Calluna-Genista-Heiden, Molinia-Rietwiesen usw.

Qp-G.: 2, st fq beweidete Kastanienselven usw.

Qi-G.: hemerophob.

PW-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

Prim. p Kiefernsteppenwälder, besonders Pineto-Molinietum litoralis, m fq Querceto-Lithospermetum, Querceto-Betuletum, Quercus petraea-Lathyrus niger-Ass.

Sek. 3, st fq bis fq Mesobromion-Rasen, Festuceto-Cynosuretum, Cytisus sagittalis-Genista tinctoria-Ass., Molinia-Rietwiesen.

*bb) Arten der Gariden (Shibljaks und Felsfluren) des Qp-G.*

Die Elemente der submediterranen Gariden und Felsfluren lassen sich in drei recht gut unterschiedene Gruppen einteilen, die in engem Zusammenhang mit der oben schon erwähnten west-östlichen Gliederung der submeridionalen Gürtelserie stehen. Eine Anzahl von Arten ist zugleich auch verbreitet in Sandfluren des QC-G., eine weitere Anzahl fast ausschließlich nur im Kerngebiet des Qp-G., und endlich gibt es solche, die im Osten mehr oder weniger weit in die kontinentalen Steppengürtel reichen.

Im Zusammenhang mit der submediterranen Garidenflora müssen wir auch eine beträchtliche Zahl submediterran-mediterraner Therophyten besprechen. Sie zeigen alle eine sehr starke Tendenz zu hemerophiler Ausbreitung, und heute liegt ihr Verbreitungsschwerpunkt durchwegs in sekundären, mediterranen Therophyten-gesellschaften, in Trockenrasen des Bromion, in Ackerunkraut-gesellschaften und Ruderalvegetation usw. Die Beurteilung der primären Assoziationszugehörigkeit dieser Therophyten ist deshalb

sehr schwierig und kann hier nur in der Gesamtheit aller Arten einigermaßen beantwortet werden. Wenn wir uns vergegenwärtigen, daß der Qi-G. und Qp-G. primär ein mehr oder weniger geschlossenes Waldland bildeten, so liegt die Annahme nahe, jene Therophyten seien erst nach der Zerstörung dieser Wälder ins Mediterrangebiet gelangt, wo sie nachträglich ein sekundär apophytisches Verbreitungszentrum erlangten. Eine solche Erklärung schließt aber die große Mannigfaltigkeit an endemischen Therophyten im Mediterrangebiet selber aus (vgl. z. B. die Gattungen *Cerastium*, *Trifolium*, *Medicago* usw. und Schmid, 1949). Allerdings fehlen von unseren Spezies sozusagen alle in einigermaßen unbeeinflussten Wäldern des Qp-G. und Qi-G. Nur von *Cerastium brachypetalum* sind mir zahlreichere Angaben dieser Art bekannt geworden so von Italien (Lüdi, Tagebücher), von Albanien (Markgraf, 1927). Nach beiden Autoren gedeiht die Spezies in geschlossenen Wäldern der Eichen-Kastanienstufe (Qp-G.). Sonst müssen wir die primären Verbreitungszentren in lokalbedingten, ursprünglichen Beständen von aufgelockerter Buschvegetation, in Fels- und Sandfluren, auf Dünen und in der Strandvegetation des Qp-G. und Qi-G. suchen. Im Norden sind diese Therophyten in sekundären Trocken- und Steppenrasen, in Sandfluren und besonders in Segetal- und Ruderalvegetation weit über das primäre Areal hinaus verbreitet. Manche sind nach Meusel (1940, 1943) in extrazonaler Reliktvegetation des Qp-G. oder in azonaler Felsvegetation in Mitteleuropa zwar noch spontan, was auch die Beobachtungen im Schweizer Jura gezeigt haben. Sonst lassen sich alle diese Therophyten an eine der Gruppen der Garidenflora anschließen, und wir behandeln im weiteren nur ihre Verbreitung im Untersuchungsgebiet.

\*) Arten der Gariden (*Shibljaks* und *Felsfluren*) des Qp-G., im Westen des Areals mit starker Verbreitung in den (*Corynephorus*)-Sandfluren des QC-G.

*Tunica prolifera* Scop. ●●●

Geogr. Verbr.: Süd-, West- und Mitteleuropa, Kaukasus, Nordafrika.  
Sippenentw.: Wenig variabel, nächste Verwandte mediterran.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. QC-G. *lok.*: st fq Corynephorretum.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: st r extraz. Sandfluren und azidiphile Kiefernwälder (QC-G.); a z o n a l e Rasen auf Flußkies usw.  
Qp-G., Qi-G. *lok.*: st fq Felsfluren, Sandfluren, Kiesböden usw.  
St-G. *lok.*: L Sandsteppen.

Sek. QC-G.: 3, fq sekundäre Sandfluren, ruderal.  
FA-G., QTA-G.: 3, st fq Xerobromion-Rasen, ruderal.  
Qp-G., Qi-G.: 3, fqq Xerobromion-Rasen, sekundäre Gariden, sekundäre Macchien, Therophytenrasen usw.  
St-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

U. a n t h r. vielleicht r Pionierstadien des Teucrieto-Xerobrometum, Flußkies.

Sek. 3, st fq Xerobromion-Rasen, besonders Cerastieto-Xerobromion; ruderal in tieferen Lagen: Bahnhofareale, Schutt usw.

*Sedum rupestre* L. ● ● ●

Geogr. Verbr.: Europa (nördl. bis Mittelskandinavien), Kleinasien.

Sippenentw.: Stark variabel, im USG. ssp. *reflexum* (L.) Hegi et Schmid.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. QC-G. *reg.*: p bis st r trockene Eichen-Birkenwälder. *lok.*: st fq Corynephorretum, Silikatfelsfluren.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: st r extraz. Trockenrasen (Qp-G.), m fq extraz. Kiefernsteppenwälder und Steppenrasen (PW-G.).  
Qp-G. *lok.*: st fq Gariden, Felsfluren, Sandfluren.

Sek. QC-G.: 3, fq sekundäre Corynephoreten und Calluna-Sarothamnus-Heiden, Sieglingia-Weiden, ruderal.  
FA-G., QTA-G.: 2, p Xerobromion-Rasen; pseudohemerophob 2.  
Qp-G.: 3, fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden, Shibljaks, ruderal.

**USG.:**

Prim. r Pionierstadien des Teucrieto-Xerobrometum, Sesleriето-Festucetum glaucae, Terrassenböschungen des Rheins usw.

Sek. ± p Xerobromion; ruderal in tieferen Lagen: Bahndämme, Kiesgruben usw.

*Therophyten*

*Papaver dubium* L.

**USG.:**

A n t h r.

Sek. st r Cerastieto-Xerobrometum; ruderal in tieferen Lagen: Bahnhöfe, Kiesgruben; segetal L: basiphile Ackerunkrautgesellschaften.

*Trifolium striatum* L.

**USG.:**

A n t h r.

Sek.  $\pm$  p Cerastieto-Xerobrometum, Trifolium dubium-Trifolium striatum  
Subass. (Südwestschweiz); pseudohemerophob 2.

Trifolium scabrum L. ●●

USG.:

U. a n t h r. vielleicht rr Teucrietum-Xerobrometum, Dianthus silvester-Fumana vulgaris-Subass.

Sek.  $\pm$  p Xerobromion (Südwestschweiz); pseudohemerophob 3.

\*\*) Arten der Gariden (Shiblücks und Felsfluren) des Qp-G. ohne stärkere Verbreitung außerhalb des Kerngebietes des Qp-G.

Allium sphaerocephalum L. ●●●

Geogr. Verbr.: Süd- und Mitteleuropa, Kaukasus, Nordafrika, Vorderasien.  
Sippenentw.: N i c h t v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

GSA.:

Prim. LP-G., Pic-G. lok.: s t r a z o n a l e Felsfluren (Alpen).

FA-G., QTA-G. lok.: p e x t r a z. Felsfluren, Trockenrasen (Qp-G.):  
Seslerieto-Festucetum glaucae usw., m f q e x t r a z. Steppenrasen  
(PW-G., St-G.): Festucetum vallesiacaе usw.

Qp-G. reg.: r Trockenwälder. lok.: s t f q Gariden, Shiblücks, Felsfluren.

St-G. lok.: r felsige Hügelsteppen.

Sek. LP-G., Pic-G.: h e m e r o p h o b.

FA-G., QTA-G.: 1, p Trocken-, Steppenrasen.

Qp-G.: 2—3, f q Gariden, Bromion-Rasen; segetal f q: basiphile Ackerunkrautgesellschaften.

USG.:

Prim.  $\pm$  p Seslerieto-Festucetum glaucae, m f q Kerneretum saxatilis, r  
Abris-sous-roche in der hochmontan-subalpinen Stufe (z. B. Cirque  
de Moron mit *Hornungia petraea* usw., vgl. F a v r e 1924).

Sek. 1,  $\pm$  p Xerobromion.

Anthericum Liliago L.

Geogr. Verbr.: Süd- und Mitteleuropa, Nordafrika, Kleinasien.  
Sippenentw.: W e n i g v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

GSA.:

Prim. LP-G., Pic-G. lok.: s t r a z o n a l e Felsfluren: Festuca varia-Rasen  
usw. (besonders südlich der Alpen).

FA-G., QTA-G. lok.: p e x t r a z. Trockenrasen (Qp-G.): Seslerieto-Festucetum glaucae usw.; a z o n a l e Rasen.

Qp-G. reg.: s t r Trockenwälder. lok.: s t f q Gariden, Felsfluren (schon im östlichen Teilgebiet r).

Sek. LP-G., Pic-G.: 1, L Trockenrasen; pseudohemerophob 2.  
FA-G., QTA-G.: ± L-3, p Xerobromion-Rasen (nördl. der Alpen), st  
fq Bromion-Rasen, L Fettwiesen, Festuca rubra-Rasen usw. (südl. der  
Alpen); pseudohemerophob 2.  
Qp-G.: 3, L fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

**USG.:**

Prim. ± p Querceto-Lithospermetum, Querceto-Buxetum, Pineto-Cytisetum  
nigricantis, Seslerieto-Festucetum glaucae; in höheren Lagen r La-  
serpitium Siler-Bestände und Seslerieto-Semperviretum, Bupleurum  
ranunculoides-Helianthemum canum-Subass.

Sek. 1, ± p Teurcrieto-Xerobrometum (z. T. spontan).

**Linum tenuifolium L. ●●**

Geogr. Verbr.: Süd- und Mitteleuropa, Kaukasus, Nordafrika, Kleinasien.

Sippenentw.: **W e n i g v a r i a b e l.**

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. FA-G., QTA-G. *lok.*: st r e x t r a z. Trockenbusch- und Trockenrasen-  
gesellschaften (Qp-G.), e x t r a z. Kiefernsteppenwälder (PW-G.) usw.  
(nördlich der Alpen); st fq a z o n a l e Felsfluren (Gebirge Südeuro-  
pas).

Qp-G. *lok.*: st fq Gariden, Shibljaks, Felsfluren, Sandfluren.

Qi-G. *lok.*: L st fq Sandfluren, Dünen.

Sek. FA-G., QTA-G.: 2, p Festucion vallesiacaе- und Xerobromion-, m fq  
Mesobromion-Rasen; pseudohemerophob 2.

Qp-G.: 3, fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

Qi-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

Prim. st r Pinetum silvestris jurassicum, Pineto-Cytisetum nigricantis, Pi-  
neto-Molinietum litoralis, m fq Querceto-Lithospermetum, Querceto-  
Buxetum, Pionierstadien auf Kalkfels.

Sek. 2—3, p Xerobromion, L trockene Ass. des Mesobromion; pseudo-  
hemerophob 2.

**Euphorbia verrucosa L. em. Jacq. T**

Geogr. Verbr.: Nördl. Medit. geb., Mitteleuropa.

Sippenentw.: **S t a r k v a r i a b e l \***, Art innerhalb eines sehr vielgestaltigen  
Formenkreises mit Mannigfaltigkeitszentrum im nördlichen Balkan  
(Qp-G.).

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: L a z o n a l e Sesleria-Rasen.

FA-G., QTA-G. *lok.*: L a z o n a l e Sesleria-Rasen, Karrenfelder usw.

Qp-G. *lok.*: ± st fq Gariden, Shibljaks (besonders «Karstheiden» des  
nördlichen Balkans).

Sek. LP-G., Pic-G.: ?, Ausmaß unsicher; L hemerophob.

FA-G., QTA-G.: 3, L fq Mesobromion-Rasen, Festuceto-Cynosuretum,  
Magerweiden, Festuca rubra-Mähewiesen, Molinia-Rietwiesen; L pseu-  
dohemerophob.

Qp-G.: 3, ± fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

**USG.:**

Prim. st r Pineto-Molinietum litoralis, Pineto-Cytisetum nigricantis und Querceto-Lithospermetum besonders in Initialstadien auf Kalkschutthalden, Kiefernwälder auf Flußschottern, in höhern Lagen st r Karrenfelder, Seslerieto-Semperviretum usw.

Sek. 3, fq Mesobromion, Festuceto-Cynosuretum, m fq Festuca rubra-Mähewiesen, L Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, L Molinietwiesen; pseudohemerophob 2.

**Fumana vulgaris Spach ●●**

Geogr. Verbr.: Süd- und Mitteleuropa, Transkaukasien.

Sippenentw.: N i c h t v a r i a b e l, nächste Verwandte mediterran (Qi-G.).

*Synökologische Amplitude*

(Schema Abb. 23)

**GSA.:**

Prim. FA-G., QTA-G. *lok.*: st r extraz. Trockenrasen (Qp-G.), extraz. Steppenrasen (PW-G. und St-G.).

Qp-G. *lok.*: st fq Gariden, Shiblücks, Felsfluren.

Qi-G. *lok.*: ± st fq Gariguen, Macchien, Dünen.

Sek. FA-G., QTA-G.: 2, p Festucion vallesiaceae und Xerobromion-Rasen.

Qp-G.: 3, fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

Qi-G.: 3, ± fq sekundäre Gariguen, Macchien.

**USG.:**

Prim. st r Seslerieto-Festucetum glaucae, Teucrietum-Xerobrometum, Pionierstadien über Kalkfels.

Sek. 1—2, ± p Teucrietum-Xerobrometum.

**Trinia glauca Dumort ●●**

Geogr. Verbr.: Südeuropa (nördl. bis Südirland, Südengland, Süddeutschland).

Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l, nächste Verwandte medit.-oreophil (MG-G.).

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. QC-G. *lok.*: r extraz. Felsfluren (Qp-G.).

FA-G., QTA-G. *lok.*: st r extraz. Trockenrasen (Qp-G.), extraz. Steppenrasen (PW-G. und St-G.); fq a z o n a l e Felsfluren, Trockenrasen (Gebirge Südeuropas).

Qp-G. *lok.*: fq Felsfluren, m fq Gariden, Shiblücks.

Sek. FA-G., QTA-G.: 1, st r Festucion vallesiaceae- und Xerobromion-Rasen.

QC-G.: 1—2, p Xerobromion-Rasen.

Qp-G.: 2, fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

**USG.:**

Prim. st r wie *Fumana vulgaris*, r in höheren Lagen, Seslerieto-Semperviretum (z. B. Gipfel der Dôle).

Sek. 1—2, wie *Fumana vulgaris*, r beweidetes Seslerieto-Semperviretum (Dôle).

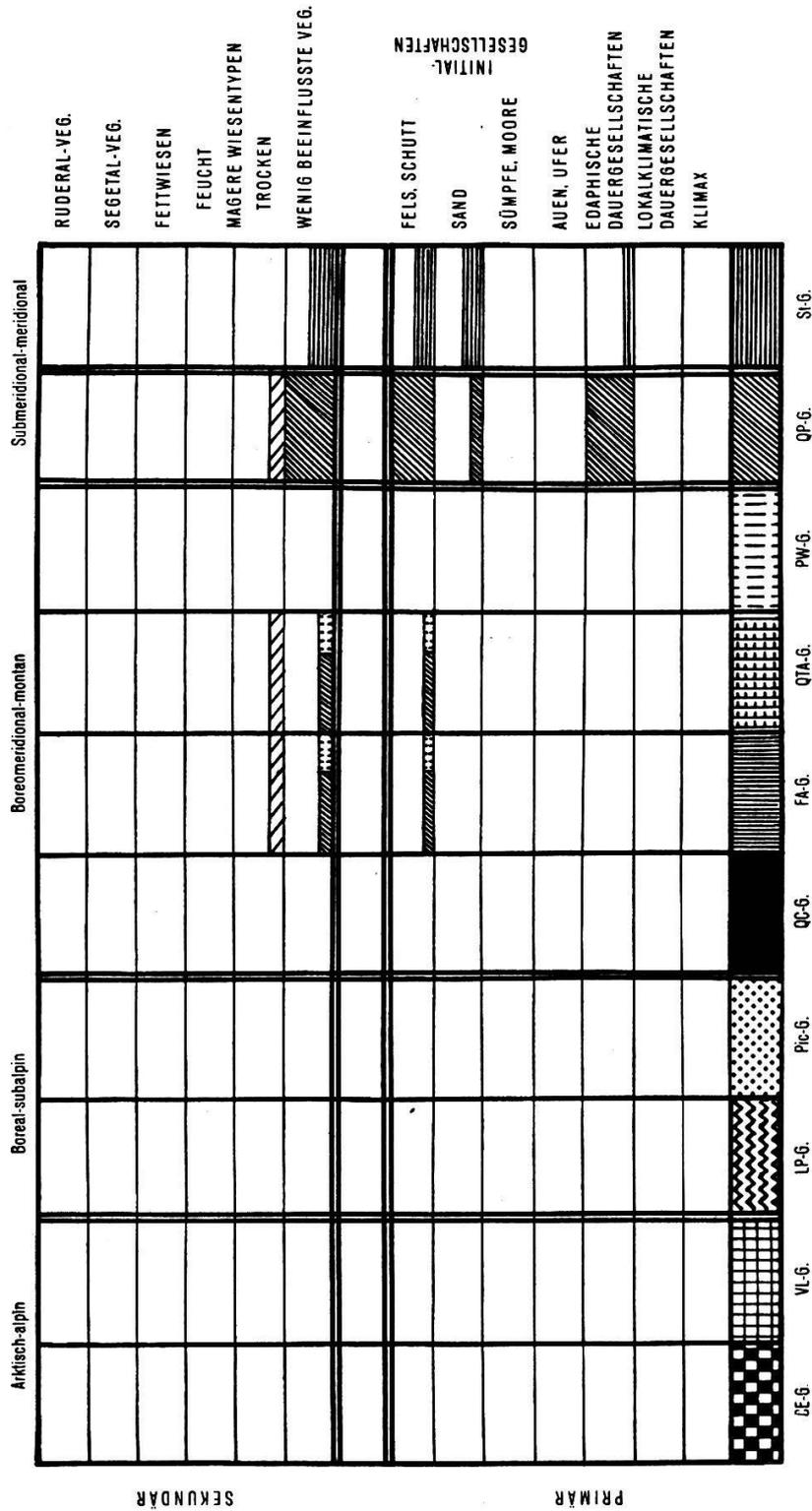


Abb. 23. *Fumana vulgaris*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer submediterranen Garidenpflanze.

*Teucrium montanum* L. ● ●

Geogr. Verbr.: Südeuropäische Gebirge (nördl. bis Südbelgien, Jura, Karpathen).

Sippenentw.: Wenig variabel, nächste Verwandte mediterran.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: L azonale Sesleria-Rasen, Schutt-, Felsfluren. QTA-G., FA-G. *lok.*: st fq extraz. Trockenrasen (Qp-G.), extraz. Steppenrasen (PW-G. und St-G.); azonale Felsfluren und Trockenrasen.

Qp-G. *lok.*: fq Felsfluren, Gariden, Shibljaks.

Sek. LP-G., Pic-G.: 1, L Sesleria-Rasen.

QTA-G., FA-G.: 1—2, st fq Festucion vallesiacaе- und Bromion-Rasen.

**USG.:**

Prim. st fq Seslerieto-Festucetum glaucae, Kerneretum saxatilis, Kiefernsteppenwälder, in höhern Lagen r Seslerieto-Semperviretum, Bupleurum ranunculoides-Helianthemum canum-Subass.

Sek. 2, fq Xerobromion, Teucrieto-Mesobrometum, felsige Pionierstadien.

*Globularia elongata* Hegetschw. ● ●

Geogr. Verbr.: Nördl. Medit. geb., Mitteleuropa.

Sippenentw.: Wenig variabel, Verbreitungszentrum der Gattung mediterran.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. FA-G., QTA-G. *lok.*: ± p extraz. Trockenrasen (Qp-G.), extraz. Kiefernsteppenwälder und Steppenrasen (PW-G.).

Qp-G. *lok.*: st fq Gariden, Shibljaks.

Sek. FA-G., QTA-G.: 2, ± st fq Xero- und Mesobromion-Rasen; pseudo-hemerophob 2.

Qp-G.: 2, fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

**USG.:**

Prim. st r Seslerieto-Festucetum glaucae, Pineto-Cytisetum nigricantis usw.

Sek. 2—3, st fq Xerobromion, trockenere Ass. des Mesobromion; pseudo-hemerophob 2.

*Asperula cynanchica* L. ● ● ●

Geogr. Verbr.: Süd- und Mitteleuropa, Kaukasus, Armenien.

Sippenentw.: Stark variabel, Mannigfaltigkeitszentrum in den medit. Gebirgen, im USG. ssp. *eu-cynanchica* Bég.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. FA-G., QTA-G. *lok.*: p bis st r extraz. Trockenrasen (Qp-G.), extraz. Kiefernsteppenwälder und Steppenrasen (PW-G.); st fq azonale Trockenrasen (besonders medit. Gebirge, andere Rassen). Qp-G. *lok.*: fq Felsfluren, Gariden, Shibljaks (andere Rassen).

Qi-G. *lok.*: m fq Felsfluren, Macchien (andere Rassen).  
MG-G. *lok.*: st fq Felsfluren, Trockenrasen (andere Rassen).  
St-G. *reg.*: L Stipa-Wiesensteppen (Bessarabien).

Sek. FA-G., QTA-G.: 3, st fq Bromion- und Festucion vallesiacaе-Rasen; pseudohemerophob 1.  
Qp-G.: 3, fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.  
Qi-G., MG-G.: ?, Ausmaß unsicher.  
St-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

Prim. p Seslerieto-Festucetum glaucae, Pinetum silvestris jurassicum, Pineto-Cytisetum nigricantis, Pineto-Molinietum litoralis, Flußalluvionen, in höheren Lagen r Kerneretum saxatilis, Laserpitium-Bestände usw.  
Sek. 3, fq Xerobromion, trockenere Ass. des Mesobromion, p Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum; pseudohemerophob 1.

**Lactuca perennis L. ●●●**

Geogr. Verbr.: Nördl. Medit. geb., Mitteleuropa.  
Sippenentw.: Wenig variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. FA-G., QTA-G. *lok.*: L st fq extraz. Trockenrasen (Qp-G.), extraz. Steppenrasen (PW-G., St-G.).  
Qp-G. *lok.*: L st fq Gariden, Felsfluren (nördl. Teil).  
Sek. FA-G., QTA-G.: 2—3, L st fq Bromion- und Festucion vallesiacaе-Rasen; segetal L: basiphile Ackerunkrautgesellschaften.  
Qp-G.: 2—3, L fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

**USG.:**

Prim. ± p Seslerieto-Festucetum glaucae, Teucrieto-Xerobrometum, in höhern Lagen Laserpitium Siler-Bestände, L bis über 1000 m.  
Sek. 1, L 3 (Randen), ± p Teucrieto-Xerobrometum; st fq Seselieto-Libano-tidis-Mesobrometum, trockene Strassenraine, Kiefernforste, segetal usw. (Randen).

Zu dieser Gruppe rechnen wir ferner die in den Xerobromion-Rasen des Juras selten auftretenden *Koeleria vallesiana* Bertol. ●●, *Carex alpestris* All., *Allium pulchellum* Don., *Verbascum Lychnitis* L. ●●●, *Scorzonera austriaca* Willd.

*Therophyten*

**Cerastium brachypetalum Desp. ●●**

**USG.:**

U. an thr. wahrscheinlich r felsige Steilhänge der Flussböschungen des Rheins auf nackten Felsgesimsen der Terrassenschotter usw.  
Sek. 3, in wärmeren Lagen st fq Cerastieto-Xerobrometum; ruderal st fq: Bahnhofareale, Mauerkronen, Kiesplätze usw.

**USG.:** Minuartia fasciculata Hiern. ● ●

U. a n t h r. vielleicht rr Teucrieto-Xerobrometum (für die Spontanität sprechen die disjunkte Verbreitung und die schwache Ausbreitung in etwas stärker beeinflussten Beständen).

Sek. 1, r Xerobromion.

**USG.:** Hornungia petraea Rchb. ● ●

Prim. rr z. B. abris-sous roche der Cirque de Moron (F a v r e 1924).

Sek. 1, rr Cerastieto-Xerobrometum.

**USG.:** Saxifraga tridactylites L. ● ● ●

Prim. st r Seslerieto-Festucetum glaucae, Pionierstadien an Niederterrassenschotterfelsen, r in höhern Lagen z. B. abris-sous roche der Cirque de Moron (F a v r e 1924).

Sek. 3, in wärmeren Lagen st fq Cerastieto-Xerobrometum; ruderal fq: Mauerkronen, Kiesplätze usw.

**USG.:** Teucrium Botrys L. ● ●

Prim. st r Sedum-Teucrium Botrys-Initialstadium des Teucrieto-Xerobrometum und Seslerieto-Festucetum glaucae.

Sek. 3, L st fq Xerobromion-Rasen; ruderal st fq: Pionier auf Kalkrohböden; segetal L st fq: basiphile Ackerunkrautgesellschaften.

Unter den submediterranean-mediterranean Archäophyten der mitteleuropäischen Flora finden sich *Vicia hirsuta* S. F. Gray, *Vicia tetrasperma* Schreb., *Erodium cicutarium* L'Hérit., *Ajuga Chamaepitys* Schreb. im Cerastieto-Xerobrometum. *Valerianella rimosa* Bast. und *Valerianella dentata* Poll. gedeihen versteckt im Lathyreto heterophylli-Mesobrometum in Gesellschaft von weitverbreiteten Segetalpflanzen wie *Vicia sativa* L., *Myosotis arvensis* Hill. und *Veronica arvensis* L. Zusammen mit *Viola tricolor* L. müssen wir diese letzteren Spezies als besondere Gruppe den azonalen Arten mit absolut hemerophiler Ausbreitung in Halbkultur- und Kulturpflanzengesellschaften anschließen.

\*\*\*) Arten der Gariden (Shiblücks und Felsfluren) des Qp-G., im Osten des Areals mit starker Verbreitung in der Steppenvegetation des PW-G. und St-G.

**Bromus erectus** Huds. coll. ● ●

Geogr. Verbr.: Vgl. die Verbreitungskarte, Abb. 25.

Sippenentw.: Vgl. die Verbreitungskarte, Abb. 25. S t a r k v a r i a b e l, Entwicklungszentrum in den Gebirgen der nördlichen Balkan-Halbinsel, be-

sonders in lokalbedingter Kalkfels-, Karst- und Kalkschuttvegetation des Qp-G. Vom gesamten Formenkreis besitzen allein *Bromus riparius* Rehm und *Bromus erectus* Huds. ssp. *eu-erectus* A. und G. ●● eine allgemeinere Verbreitung und nur letztere zeigt die für uns maßgebende starke, hemerophile Ausbreitungstendenz.

Die Verbreitung der Rassen von *Bromus erectus* s. l. bildet ein klassisches Beispiel für die bemerkenswerten phylogenetischen Zusammenhänge der Flora des Qp-G. mit der Flora der kontinentalen Steppengürtel einerseits und der Flora des mediterranen Gebirgssteppengürtels andererseits.

Bei einem mehr westlich verbreiteten Sippen schwarm (Verwandtschaft von *Bromus erectus* Huds. s. str.) bleiben die Blattscheiden ganz. Sein Entwicklungszentrum befindet sich in der Schutt-, Fels- und Karstvegetation Dalmatiens mit zahlreichen zerstreut verbreiteten Rassen, von denen wenige bis in die Südostalpen ausstrahlen (Westgrenze im insubrischen Seengebiet). Nur *Bromus erectus* Huds. ssp. *eu-erectus* A. u. G. ist weitverbreitet. Der gleiche Formenschwarm umfaßt neben den Sippen des Qp-G. auch Rassen, die wie *Bromus reptans* Borb. vorwiegend in den oreophilen Rasen des MG-G. über der Waldgrenze der balkanischen Gebirge verbreitet sind.

Bei der mehr östlich verbreiteten Gruppe (Verwandtschaft von *Bromus fibrosus* Hack.) lösen sich die Blattscheiden am Grunde in netzige Fasern auf. Hieher gehört der in den südrussischen Wiesensteppen konstante *Bromus riparius* Rhem. In den Gebirgen des Balkans wird diese Rasse neben anderen zerstreut verbreiteten Kleinformen des Qp-G. und MG-G. durch den sehr nahe verwandten *Bromus fibrosus* Hack. vertreten, der in Trockenrasen des Qp-G., azonalen Felsfluren, aber auch Gebirgsrasen des MG-G. verbreitet ist. Komarow, Flora der UdSSR, betrachtet *Bromus riparius* Rhem und *Bromus fibrosus* Hack. sogar als identisch. (Vgl. auch S. 132 und über die Rassen von *Bromus erectus* s. l. Degen, Flora Velebitica).

Die Beziehungen zwischen der Steppenvegetation des PW-G. und St-G. und der oreophilen Rasenvegetation des MG-G. kommen auch durch die verschiedenen orientalischen Gebirgsformen zum Ausdruck, die teilweise in große Höhen hinaufsteigen.

#### Synökologische Amplitude

(Schema Abb. 24)

#### GSA.:

- Prim. Areal der in den *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras verbreiteten ssp. *eu-erectus* A. u. G. kaum feststellbar. Das Entwicklungszentrum in lokalbedingter Karst-, Fels- und Schuttvegetation des Qp-G. der Gesamtart gibt wenigstens deutliche Anhaltspunkte. Inwieweit *Bromus erectus* auch in regionalen Trockenwäldern des Qp-G. vorkommt, ist unsicher, denn meist ist er in den gelichteten Partien am häufigsten. Nördlich der Alpen im Bereich des FA-G. u. QTA-G. in extrazonalen Trockenrasen des Qp-G., doch nur st r, so in Xerobromion-Rasen steiler Kalkfelshänge, manchmal als Pionier an fast senkrechten Wänden (vgl. Oettli 1904), ferner auf extremen Kalkschutthaldden (vgl. Lüdi 1921), vielleicht in Kiefernsteppenwäldern.
- Sek. 3—4, Hauptbildner der *Bromus erectus*-Wiesen, im Bereich des Qp-G., FA-G. und QTA-G. Die von Br-BI. und Moor (1938) im Bromion-Verband zusammengefassten Rasen gehen allerdings weit über die Gebiete hinaus, in denen *Bromus erectus* als dominierendes Gras auftritt (vgl. Abb. 25). Schon in Südengland (Tansley 1939), Nord-

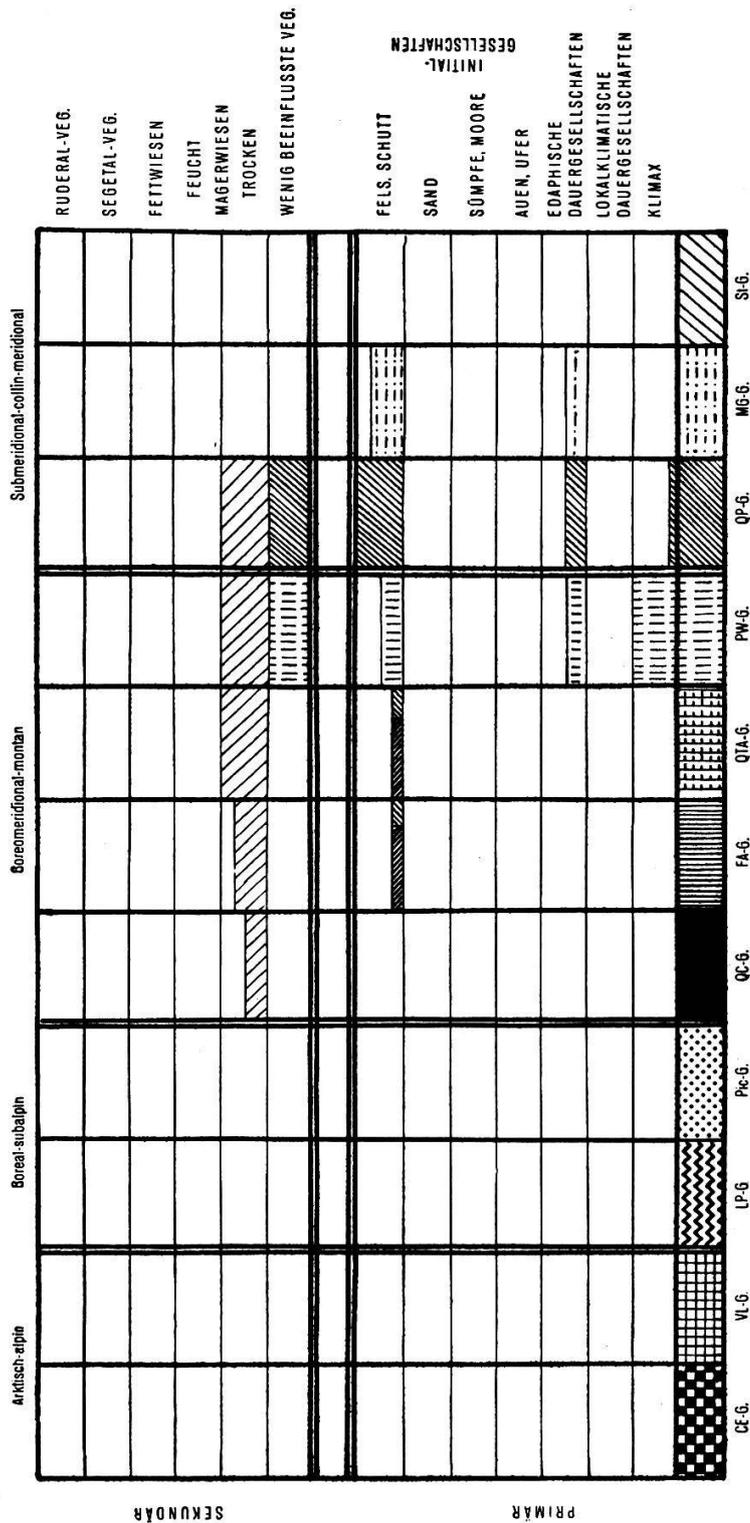


Abb. 24. *Bromus erectus* s. l. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer stark hemerophilen Gesamtart mit prim. Hauptverbr. in submediterranean-oreophiler Felsvegetation und in der dichtstrasigen Wiesensteppe Osteuropas.

frankreich, Mitteleuropa wird *Bromus erectus* durch andere Gräser ersetzt (*Avena pratensis*, *Sesleria coerulea*, *Koeleria pyramidata*, *Festuca ovina*, *Brachypodium pinnatum*). Im Osten wird das Gebiet, in dem *Bromus erectus* als Rasenbildner auftritt, begrenzt durch den Kontakt des Bromion mit dem Festucion vallesiacaee, welche letzteres schon in Schlesien, Mähren, Ungarn vorherrscht. Im Süden geht nach L ü d i (1943) *Bromus erectus* als aufbauendes Gras im Bereich des Qp-G. und FA-G. im Apennin bis nach Calabrien, im Balkan nur bis ins nördliche Kroatien. Die südlichsten Bestände befinden sich nach R i k l i (1947) in der Cedernstufe des mittleren Atlas.

**USG.:**

- Prim. st r Xerobromion über kompaktem Kalkfels oder Nagelfluh, Alluvialbrometum auf Flußschotter, Querceto-Buxetum und Kiefernwälder.
- Sek. 3—4, fq magere Bromion-Wiesen, bestandbildend bis ca. 1250 m, an stark beweideten Stellen oft von *Festuca ovina*, *Carex montana* und *Brachypodium pinnatum* verdrängt, auf tonreichen Böden von *Brachypodium pinnatum* oder *Molinia coerulea* ssp. *litoralis* abgelöst. Auf flachgründigen, basischen Böden sonniger Hänge im Jura auch allgemein auf schwach bis mässig gedüngten Grundstücken dominierend und in Wachstum und Konkurrenzkraft deutlich gefördert (vgl. Z o l l e r 1954, Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen, Salvieto-Mesobrometum). *Bromus erectus* ist im Jura kein düngerfliehendes Gras, wie das S t e b l e r und S c h r ö t e r (1892) bemerken; vertrieben wird er durch die Düngung nur auf frischen Böden, vor allem im Colchiceto-Mesobrometum und ähnlichen Beständen. Die Art vermag im Jura von pH 5,2 bis pH gegen 8 zu dominieren, ist also nicht streng basiphil. Optimum im schwach gedüngten Salvieto-Mesobrometum sonniger, trockener Hänge.

**Melica ciliata L. ●●●**

Geogr. Verbr.: Süd-, Mittel- und Osteuropa, Kaukasus, Nordafrika, Nordpersien.

Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. FA-G., QTA-G. lok.: st fq extraz. Trockenrasen und Felsfluren (Qp-G.), extraz. Steppenrasen (PW-G., St-G.).  
Qp-G. lok.: fq Felsfluren, Gariden, Shiblücks.  
St-G.: vertreten durch *M. transsilvanica*.
- Sek. FA-G., QTA-G.: 1—2, st fq Xerobromion-, Festucion vallesiacaee-Rasen, sekundäre Pionierstadien.  
Qp-G.: 1—2, fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

**USG.:**

- Prim. st fq Seslerieto-Festucetum glaucae, als Pionier an Kalkfelsen, Laserpitium Siler-Bestände.
- Sek. 1, st r Teucrietum-Xerobrometum, r Pionierstadien des Teucrietum-Mesobrometum.

**Allium senescens L.**

Geogr. Verbr.: Süd- und Mitteleuropa, Südrußland, Sibirien, Mandschurei.

Sippenentw.: W e n i g v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: L a z o n a l e Felsfluren und Rasen (z. B. Festucetum variae), L bis über die Waldgrenze.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: s t r e x t r a z. Steppenrasen (PW-G., St-G.).  
Qp-G. *lok.*: s t f q Felsfluren, Gariden, Shibljaks.  
PW-G., St-G. *lok.*: ± s t f q Sand- und Hügelseppen.  
Sek. LP-G., Pic-G.: hemerodiaphor bis hemerophob.  
FA-G., QTA-G.: 1—2, L s t f q sekundäre felsige Pionierstadien von Steppen- und Trockenrasen.  
Qp-G.: 2, f q Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

**USG.:**

- Prim. L p Seslerieto-Festucetum glaucae, Teucrieto-Xerobrometum, Pionier über Kalkfels, in höheren Lagen L trockene Felsfluren.  
Sek. Hemerodiaphor, ± p Teucrieto-Xerobrometum.

*Tunica saxifraga* Scop.

- Geogr. Verbr.: Südeuropa, Kaukasus, Kleinasien, Armenien, Persien.  
Sippenentw.: W e n i g v a r i a b e l, nächste Verwandte mediterran.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. QTA-G. *lok.*: s t r e x t r a z. Trockenrasen (Qp-G.), e x t r a z. Steppenrasen (St-G.).  
Qp-G. *lok.*: f q Fels- und Sandfluren, Gariden.  
Qi-G. *lok.*: f q Fels- und Sandfluren.  
St-G. *reg.*: L f q Stipa-Steppen (Kleinasien, Armenien, Persien). *lok.*: L f q Hügelseppen.  
Sek. QTA-G.: 2, L p Xerobromion- und Festucion vallesiacae-Rasen, L ruderal.  
Qp-G.: 3, f q q sekundäre Gariden, Bromion-Rasen, ruderal.  
Qi-G.: 2, s t f q sekundäre Macchien, ruderal.  
St-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

- U. a n t h r. vielleicht r r Pionierstadien des Teucrieto-Xerobrometum.  
Sek. L s t r besonders Cerastieto-Xerobrometum.

*Echium vulgare* L.

- Geogr. Verbr.: Europa, Kleinasien, Armenien, Uralsibirien.  
Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l, nächste Verwandte in Süd- und Südosteuropa.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. QTA-G.: ?  
Qp-G. *lok.*: wahrscheinlich s t f q Felsfluren, Gariden.  
Qi-G. *lok.*: wahrscheinlich s t f q Felsfluren, Macchien.  
St-G. *reg.*: L s t f q Stipa-Wiesensteppen, Stipa-Steppen.  
Sek. LP-G., Pic-G.: anthr., L ruderal.  
FA-G., QTA-G.: meist anthr. s t f q Bromion- und Festucion vallesiacae-Rasen, ruderal.

Qp-G., Qi-G.: 3, fq sekundäre Gariden bzw. Macchien, ruderal.  
St-G.: 3, ruderal.

**USG.:**

U. a n t h r. vielleicht r Flußschotter, Sedum-Teucrium Botrys-Initialstadium des Xerobromion.

Sek. 3—4, in wärmeren Lagen fq Bromion-Rasen; ruderal fqq: Kiesplätze, Bahnhofareale, Strassenränder usw.

Stachys recta L. ●●●

Geogr. Verbr.: Süd-, Mittel- und Osteuropa.

Sippenentw.: S t a r k v a r i a b e l, Mannigfaltigkeitszentrum in Südeuropa.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. FA-G., QTA-G. *lok.:* p e x t r a z. Trockenrasen, m fq Trockenbuschgesellschaften (Qp-G.), p e x t r a z. Steppenrasen, m fq Steppenwälder (PW-G., St-G.); r a z o n a l e Sesleria-Rasen.

Qp-G. *reg.:* p Trockenwälder. *lok.:* st fq Felsfluren, Gariden, Kiefernwälder.

PW-G., St-G. *reg.:* ± st fq Steppenwälder, Wiesensteppen, Stipa-Wiesensteppen. *lok.:* ± st fq Hügelsteppen.

Sek. FA-G., QTA-G.: 3, st fq Bromion- und Festucion vallesiaceae-Rasen; segetal L st fq: basiphile Ackerunkrautgesellschaften.

Qp-G.: 3, fqq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

PW-G., St-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

Prim. st r Seslerieto-Festucetum glaucae, Pionier an Kalkfelsen, Pineto-Cytisetum nigricantis, Pinetum silvestris jurassicum; Sesleria-Molinia-Rasen steiler Hänge (Randen).

Sek. 3, st fq Xerobromion und Teucrieto-Mesobrometum; segetal L: Äcker auf Kalkböden (z. B. fq im Bugey).

Satureia Acinos Scheele ●●●

Geogr. Verbr.: Europa (fehlt im Norden), Kaukasus, Nordafrika, Kleinasien.

Sippenentw.: S t a r k v a r i a b e l, Mannigfaltigkeitszentrum in Südeuropa.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. FA-G., QTA-G. *lok.:* p e x t r a z. Trockenrasen (Qp-G.), e x t r a z. Steppenrasen (PW-G. und St-G.), Sandfluren.

Qp-G. *lok.:* st fq Fels- und Sandfluren, Gariden.

Qi-G. *lok.:* m fq Fels- und Sandfluren.

Sek. FA-G., QTA-G.: 3, st fq Bromion-, Festucion vallesiaceae-Rasen; ruderal: Mauern, Straßenränder; L segetal st fq: basiphile Ackerunkrautgesellschaften.

Qp-G.: 3, fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden, ruderal und segetal.

Qi-G.: ?, Ausmaß etwas unsicher.

PW-G., St-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

Prim. st r Seslerieto-Festucetum glaucae, Sedum-Teucrium Botrys-Pionierstadium, Teucrieto-Xerobrometum.

Sek. 3, in wärmeren Lagen st fq Xerobromion, Teucrietio-Mesobrometum; ruderal: Mauern, Wegränder usw.; segetal L st fq: Äcker auf flachgründigen Kalkböden usw.

### Therophyten

#### Minuartia tenuifolia Hiern. ●●●

**USG.:**

U. a n t h r. vielleicht r felsige Steilhänge der Flussböschungen des Rheins auf nackten Felsgesimsen der Terrassenschotter usw.

Sek. 3, in wärmeren Lagen p Cerastieto-Xerobrometum; besonders ruderal st fq: Kiesplätze, Bahnhofareale.

#### Cerastium semidecandrum L. ●●●

**USG.:**

U. a n t h r. wahrscheinlich r ähnliche Stellen wie vorige Art (im weiteren Umkreis Silbergrasfluren, Dünen usw.).

Sek. 3, in wärmeren Lagen p Cerastieto-Xerobrometum; ruderal ± st fq: Mauerkronen, Bahnhofareale.

Sehr ähnlich verbreitet sind im Untersuchungsgebiet auch *Cerastium pumilum* Curt. ssp. *obscurum* (Chaub.) ●● und ssp. *pallens* (Schultz) (bei beiden ist die Spontaneität unsicher, vielleicht primär in den Kiefernwäldchen der Kiesbücke in Nordzürich).

Die Mehrzahl der Arten des submediterranen Qp-G. sind auch im Kerngebiet dieses Gürtels vorwiegend an lokalbedingte Vegetation extremer Böden gebunden. Dies stimmt wiederum mit den schon S. 84 erwähnten allgemeinen Gesetzmäßigkeiten der Bildung der Wiesenflora überein (vgl. hierzu die graphischen Schemata von *Fumana vulgaris* und *Bromus erectus* Abb. 23, 24). Alle diese Arten zeichnen sich in Mitteleuropa durch ein süd-nördliches Verbreitungsgefälle aus, welches sich in einer ziemlich raschen Auflockerung der Siedlungen und einer Abnahme der hemerophilen Ausbreitungstendenz bemerkbar macht. Die Abwandlung ihres Reaktionstypus mit steigender Entfernung vom Verbreitungszentrum ist nicht so stark wie bei den Vertretern aus der arktisch-alpinen Gürtelserie oder bei den kontinentalen Wald- und Wiesensteppenarten. Die Beschaffenheit der extrazonalen Reliktstandorte im Bereich des QTA-G. und FA-G. stimmt bei den submediterranen Garidepflanzen relativ stark mit dem Vorkommen in ihrem Verbreitungszentrum im Kerngebiet des Qp-G. überein, jedenfalls stärker als bei Spezies aus der arktisch-alpinen Gürtelserie mit dem Vorkommen im Kerngebiet des VL-G.

Schon früher haben wir hervorgehoben, daß die Elemente des Qp-G. zu den wichtigsten der *Bromus erectus*-Wiesen gehören, wobei wir allerdings sehr bedeutsame Einschränkungen machen müssen. Innerhalb des Xerobromion zählen diese Arten zum größten Teil zur charakteristischen Artenkombination, in den trockeneren Assoziationen des Mesobromion sind sie schon wesentlich spärlicher, und, abgesehen von *Bromus erectus* selber, fehlen die meisten davon in den frischen Assoziationen, namentlich im Colchiceto-Mesobrometum. Die Abnahme der Arten des Qp-G., die wir von den trockensten Rasen des Xerobromion bis zu den frischen Wiesen des Colchiceto-Mesobrometum verfolgen können, entspricht den starken Abwandlungen der jurassischen *Bromus erectus*-Wiesen mit zunehmender Meereshöhe, mit der Exposition und Unterlage, und geht parallel mit der Zunahme der Feuchtigkeit, der Tiefgründigkeit des Bodens und der Temperaturabnahme.

Auch innerhalb des Xerobromion bemerken wir bedeutsame Zusammenhänge zwischen dem Verhalten der submediterranen Arten in ihrem Gesamtareal und im engen Untersuchungsgebiet. Die meist stark ruderalen Therophyten besitzen einen deutlichen Verbreitungsschwerpunkt in den stärker beeinflussten Rasen des Ceraštieto-Xerobrometum, während eine ganze Anzahl schwach hemerophiler oder pseudohemerophober Spezies nur auf das Teucrietum-Xerobrometum über extremen Humuskarbonatböden beschränkt ist.

*b) Bizonale Arten der Gariden des Qp-G. und Steppenrasen des St-G.*

Wir haben für viele Spezies des Qp-G. soeben nachgewiesen, daß sie im Osten zu Arten der regionalen Steppen werden oder doch wenigstens durch vikariierende Rassen vertreten sind, wodurch die wichtigen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen dem Qp-G. und den kontinentalen Steppengürteln erneut zum Ausdruck kommen. Wir können diese ungefähr folgendermaßen zusammenfassen:

1. Vegetation und Flora der regionalen Trockenwälder des Qp-G. sind auffallend verwandt mit den regionalen Steppenwäldern des sarmatischen Teilgebiets des PW-G. Dies beweisen die zahl-

reichen in der Klimaxvegetation beider Gürtel häufigen Spezies wie *Anthericum ramosum*, *Polygonatum officinale*, *Geranium sanguineum*, *Vincetoxicum officinale* usw. In dieser Hinsicht ist es auch bemerkenswert, daß verschiedene Arten mit eindeutigem Verbreitungszentrum im PW-G. wie *Filipendula hexapetala*, *Trifolium montanum*, *Campanula glomerata* in den Wäldern des Qp-G. stellenweise ziemlich reichlich vorkommen.

2. Vegetation und Flora der lokalbedingten Gariden und Felsfluren des Qp-G. weisen starke Beziehungen zum St-G. auf (*Andropogon Ischaemum*, *Stipa pennata*, *Melica ciliata*, *Allium senescens*, *Teucrium Chamaedrys*, viele Therophyten usw.). Von zonalen Spezies des Qp-G. finden wir alle Übergänge zu bizonalen des Qp-G. und St-G. und von diesen wieder zu den zonalen des St-G. Bei den folgenden Arten ist die Verbreitung in den kontinentalen Stipa-Steppen so allgemein, daß wir sie als bizonale Arten beider Gürtel bezeichnen müssen.

Der größte Teil dieser Gruppe wird gebildet von Therophyten. Auch wenn diese Arten primär zu den charakteristischen Vertretern des Frühjahraspektes der Stipa-Steppen und Halbwüsten Südosteuropas, teilweise auch Vorderasiens gehören, so liegt heute ihr Verbreitungsschwerpunkt durchwegs in sekundären Steppen- und Therophytengesellschaften, in Trockenrasen des Bromion, in Ackerunkrautgesellschaften und Ruderalvegetation, weshalb wir uns mit einigen wenigen allgemeinen Angaben über die primäre Verbreitung begnügen müssen und im weiteren nur das Vorkommen im Untersuchungsgebiet betrachten. Im Bereich des Qi-G. und Qp-G. ist ihre primäre Verbreitung beschränkt auf die ursprünglichen Trocken-, Therophytenrasen und lockere Buschvegetation. Im Hinblick auf die schon öfters erwähnten Zusammenhänge zwischen der Flora der kontinentalen Steppen, der submediterran-mediterran-montanen Felsfluren und den mediterranen Gebirgssteppen ist es bemerkenswert, daß verschiedene dieser Therophyten in der oreophilen Steppenvegetation mediterraner Gebirge anscheinend sehr verbreitet sind, z. B. *Minuartia tenuifolia*, *Alyssum Alysoides*, *Thlaspi perfoliatum* (letztere nach F r e i, 1938 und 1940, in Sizilien sogar mit Hauptverbreitung in der waldlosen Stufe der Hochgebirge). Im Bereich der mesophilen Laubwald-G. Mitteleuropas finden wir ihre sehr zerstreuten und fraglichen ursprünglichen

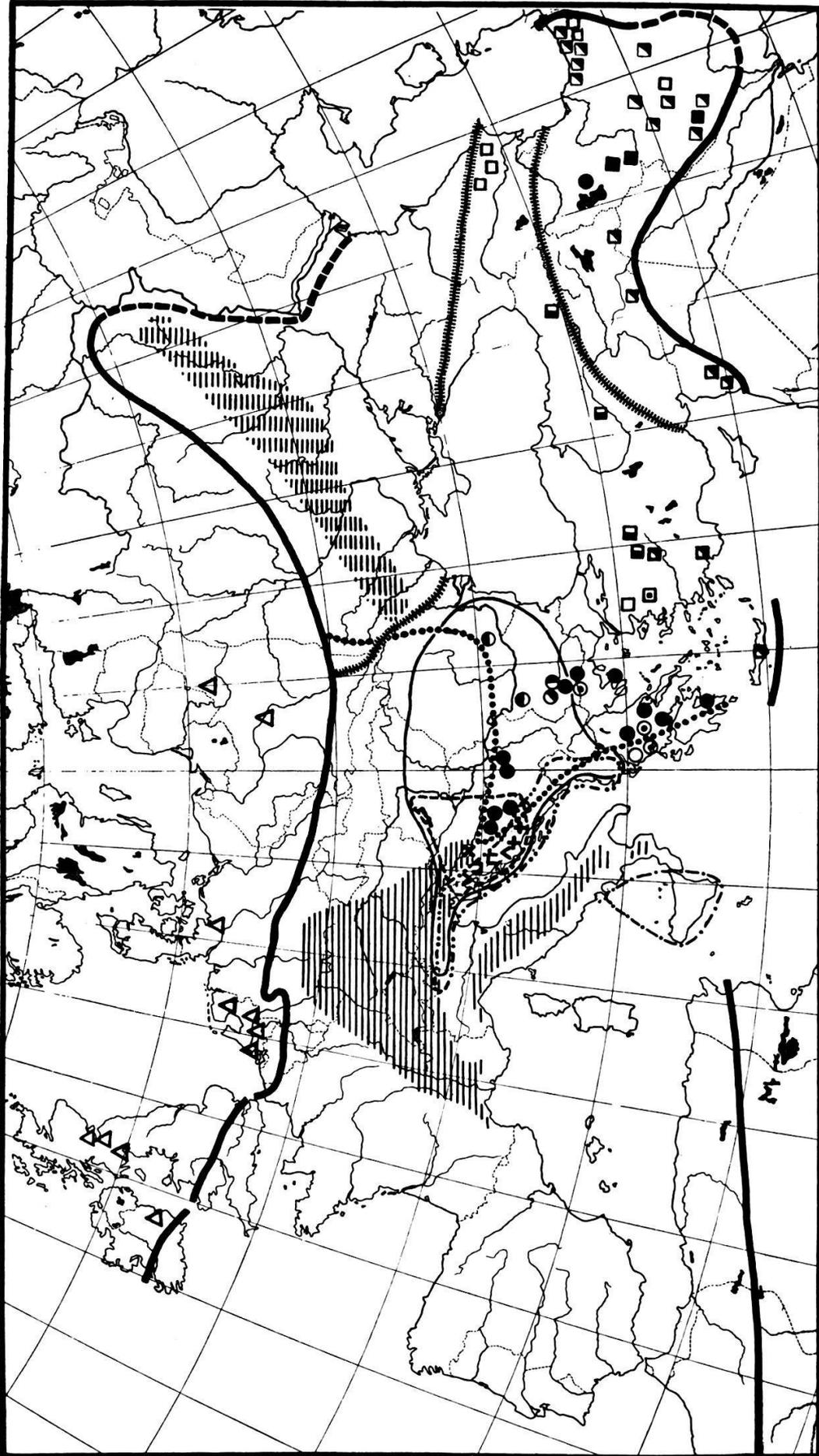


Abb. 25. Arealkarte von *Bromus erectus* s.l.

	Bromus erectus s. l., Gesamtareal	
	Ruderalstandorte im nördlichen Europa	
	Ostgrenze von B. eu-erectus A. u. G. = B. erectus Huds. s. str.	Westl. Sippen, Verwandtschaft von Bromus eu-erectus A. u. G. (Grundst. Blattscheiden nicht zerfasern)
	Dominanz von B. eu-erectus in Bromion-Rasen	
	Areal von B. condensatus Hack. = B. microtrichus Borbas	
	Areal von B. transsilvanicus (Stud.) Beck inkl. B. reptans Borbas	
	Areal von B. pannonicus Kumm. et Sendtn.	
	Areal von B. caprinus	
	Areal von B. Moellendorffianus A. u. G.	
	Areal von B. Hackelii Borbas	
	Areal von B. racemiferus Borbas	
	Areal von B. Borbasii Hack.	
	Areal von B. densiflorus Borbas	
	Areal von B. pubiflorus Borbas	
	Westgrenze v. B. fibrosus s. l. (B. fibrosus Hack. + B. riparius Rehm)	
	Hohe Konstanz v. B. riparius Rehm in den Wiesensteppen Südrußl.	
	Areal von B. fibrosus Hack. s. str. in den Gebirgen des Balkans	
	Areal von B. barcensis Simonkai	
	Areal von B. pindicus Hausskn.	
	Areal von B. lacmonicus Hausskn.	
	Areal von B. orbelicus Vel.	
	Areal von B. moesiacus Vel.	Sippen der orientalischen Hochgebirge
	Areal von B. tomentellus Boiss.	
	Areal von B. sclerophyllus Boiss.	
	Areal von B. variegatus M. B.	
	Areal von B. frigidus Boiss. et Hausskn.	
	Areal von B. cappadocicus Boiss. et Balb.	

Zeichenerklärung zu Abb. 25

Standorte in Stipa- und Festucion vallesiacaе-Steppenrasen, im Seslerio-Festucion und Xerobromion. Auch ihre sekundäre Ausbreitung nimmt von Südosten nach Nordwesten stark ab, im Bereich des St-G., Qi-G. und Qp-G. sind diese Arten häufig, im Bereich des PW-G., QTA-G. und FA-G. wesentlich seltener und meist auf die wärmsten Gebiete beschränkt und nur wenige gehen stellenweise bis in den Bereich der Nadelwald-G.

### Bupleurum falcatum L.

Geogr. Verbr.: Süd-, Mittel- und Osteuropa, gemäßigt Asien.  
Sippenzw.: Stark variabel.

#### Synökologische Amplitude

GSA.:

Prim. FA-G., QTA-G. lok.: p bis st r e x t r a z. Trockenrasen und Trockenbuschgesellschaften (Qp-G.), e x t r a z. Kiefernsteppenwälder und

Steppenrasen (PW-G. und St-G.); r azonale Trockenrasen, L Quellfluren (Gebirge Südeuropas).

Qp-G. *reg.*: ± p Trockenwälder. *lok.*: st fq Felsfluren, Gariden, Shibljaks.

PW-G., St-G. *reg.*: L st fq Wiesensteppen, Stipa-Wiesensteppen, krautarme Stipa-Steppen. *lok.*: st fq Hügelsteppen besonders Stipa-Wiesensteppenregion.

Sek. FA-G., QTA-G.: ± L 2—3, ± st fq Bromion- und Festucion vallesiacae-Rasen; pseudohemerophob 2.

Qp-G.: 3, fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

PW-G., St-G.: 3, fq sekundäre Steppenrasen, L fq segetal.

**USG.:**

Prim. p Querceto-Buxetum, Querceto-Lithospermetum, Pinetum silvestris jurassicum, Pineto-Cytisetum nigricantis, Sesleriето-Festucetum glaucae, Teucrieto-Xerobrometum, in höheren Lagen r Kerneretum saxatile, Laserpitium Siler-Bestände.

Sek.: 2—3, st fq trockene Waldränder, Xerobromion, Teucrieto-Mesobrometum, Seseliето Libanotidis-Mesobrometum, Tetragonolobus-Molinietum litoralis; pseudohemerophob 2.

**Arenaria serpyllifolia L. ●●●**

**USG.:**

Prim. st r Sesleriето-Festucetum glaucae, Sedum-Teucrium Botrys-Pionierstadium, Kiesbänke größerer Flußalluvionen usw.

Sek. 3, in der hochmontan-subalpinen Stufe an thr., fq Xerobromion, Teucrieto-Mesobrometum; ruderal fqq: Bahnhofareale, Mauerkronen, Kiesplätze; segetal L st fq: Ackerunkrautgesellschaften, Hackfruchtgesellschaften.

**Holosteum umbellatum L.**

**USG.:**

An thr. (Im weiteren Umkreis in Steppenrasen und Sandfluren primär).

Sek. st r Cerastieto-Xerobrometum; ruderal: Bahnhofareale; segetal m fq: sandige Aecker.

**Thlaspi perfoliatum L. ●●●**

**USG.:**

Prim. r z.B. steilabfallende Nagelfluhfelsen von Flußterrassen, Sedum-Teucrium Botrys-Initialstadium usw.

Sek. 3, st fq Cerastieto-Xerobrometum, Salvieto-Mesobrometum; ruderal fq; segetal fq: Ackerunkrautgesellschaften, Hackfruchtgesellschaften.

**Draba muralis L.**

**USG.:**

An thr.

Sek. L st r Cerastieto-Xerobrometum; ruderal L p: Kiesplätze, Bahndämme.

*Erophila verna* Chevall.

**USG.:**

Prim. r wie *Thlaspi perfoliatum*.

Sek. L st fq Cerastieto-Xerobrometum; ruderal fq, m fq segetal.

*Arabidopsis Thaliana* Heynh.

**USG.:**

A n t h r.

Sek. L fq Cerastieto-Xerobrometum; fq ruderal und segetal.

*Alyssum Alyssoides* L. ●●●

**USG.:**

U. a n t h r. vielleicht steile Niederterrassenschotterfelsen der Uferböschungen des Rheins, Teucrieto-Xerobrometum, lichter Bergbuschwald (vgl. Heinis 1930).

Sek. 3, L st fq Cerastieto-Xerobrometum, r Teucrieto-Xerobrometum, Sedum-Teucrium Botrys-Initialstadium; ruderal st fq in wärmeren Lagen; segetal L: basiphile Ackerunkrautgesellschaften.

*Medicago minima* Desr. ●●

**USG.:**

U. a n t h r. wahrscheinlich r Teucrieto-Xerobrometum, an Niederterrassenschotterfelsen der Uferböschungen des Rheins usw.

Sek. p Xerobromion, r ruderal.

*Geranium rotundifolium* L.

**USG.:**

U. a n t h r. wahrscheinlich r Niederterrassenschotterfelsen der Uferböschungen des Rheins, Teucrieto-Xerobrometum.

Sek. st r Teucrieto-Xerobrometum, L p Cerastieto-Xerobrometum; ruderal; segetal L st fq: Unkrautgesellschaften in Weinbergen usw.

*Althaea hirsuta* L.

**USG.:**

A n t h r.

Sek. st r Cerastieto-Xerobrometum; ruderal; segetal m fq : basiphile Ackerunkrautgesellschaften.

*Myosotis collina* Hoffm. ●●●

**USG.:**

A n t h r.

Sek. ± st fq Cerastieto-Xerobrometum; ruderal ± st fq: sandig-kiesige Böden.

*Veronica praecox* All.

**USG.:**

A n t h r. (Im weiteren Umkreis primär in Steppenrasen und Sandfluren).

Sek. r Cerastieto-Xerobrometum; ruderal: sandig-kiesige Böden; segetal L: sandige Äcker.

c) Arten des St-G.

Über die Gliederung der Vegetation und Flora des St-G. wurde schon S. 132 ausführlich gesprochen, weshalb wir direkt mit der Behandlung der einzelnen Spezies beginnen können.

Andropogon Ischaemum L. ●●●

Geogr. Verbr.: Wärmere Teile der gemäßigten Zone beider Erdteile, bis in die Tropen.

Sippenentw.: Wenig variabel, nächste Verwandte subtropisch-tropisch.

*Synökologische Amplitude*  
(Eurasien)

**GSA.:**

Prim. QTA-G. lok.: str extraz. Steppenrasen und Kiefernsteppenwälder (PW-G. und St-G.), m fq Trockenrasen (Qp-G.).

PW-G. lok.: ± st fq Sand- und Hügelsteppen.

St-G. reg.: fqq Stipa-Wiesensteppen, krautarme Stipa-Steppen.

lok.: fq Hügel- und Sandsteppen.

Qp-G. lok.: ± st fq Felsfluren, Gariden, Shibljaks.

Qi-G. lok.: ± st fq Fels- und Sandfluren, Macchien.

Sek. QTA-G.: 2, p Xerobromion- und Festucion vallesiacaee-Rasen; pseudohemerophob 2.

PW-G.: 3, fq Ränder von Steppenwäldern, sekundäre Wiesensteppen.

St-G.: 3, fqq sekundäre Steppenrasen (Dominanz z. T. sekundär).

Qp-G.: 3, fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

Qi-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

Prim. r Pineto-Cytisetum nigricantis, Sedum-Teucrium Botrys-Initialstadium, offene Uferböschungen der Niederterrassenschotter am Rhein, Seslerieto-Festucetum glaucae, Teucrieto-Xerobrometum.

Sek. 2—3, p Xerobromion, rr Teucrieto-Mesobrometum; pseudohemerophob 2.

Poa bulbosa L. ●●●

Geogr. Verbr.: Süd-, Mittel- und Osteuropa, Nordafrika, Sibirien, Turkestan.

Sippenentw.: Wenig variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. QTA-G. lok.: r extraz. Steppenrasen (PW-G., St-G.).

PW-G.: reg.: p Wiesensteppen.

St-G. reg.: fqq Stipa-Wiesensteppen, krautarme Stipa-Steppen.

lok.: fq Sandsteppen.

AH-G. reg.: L st fq Artemisia-Halbwüsten.

Qp-G. *lok.*: ± p Fels- und Sandfluren.

Qi-G. *lok.*: ± p Fels- und Sandfluren.

Sek. QTA-G.: 2—3, ± st fq Xerobromion- und Festucion vallesiaceae-Steppenrasen, ruderal.

PW-G.: 3, fq sekundäre beweidete Steppen; ruderal fq.

St-G.: 3, fqq sekundäre beweidete Steppen (Dominanz z. T. sekundär), ruderal fqq.

Qp-G.: 3—4, fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

Qi-G.: 3—4, fq Therophyten-Weiden usw.

**USG.:**

U. a n t h r. vielleicht r steile Uferböschungen des Rheins, Teucrietoxerobrometum usw.

Sek. 3, st fq Cerastieto-Xerobrometum; in wärmeren Lagen ruderal st fq: Bahnhöfe, Mauerkronen, Kiesplätze, Parkanlagen usw.

*Poa pratensis* L. ssp. *angustifolia* (L.) Sm.

Geogr. Verbr.: Europa, Süd- und Ostsibirien.

Sippenentw.: Stark variabel\*, Rasse innerhalb eines sehr vielgestaltigen Formenkreises.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. QTA-G. *lok.*: st r e x t r a z. Steppenrasen und Kiefernsteppenwälder (PW-G. und St-G.).

PW-G. *reg.*: fq Wiesensteppen.

St-G. *reg.*: fq Stipa-Wiesensteppen, krautarme Stipa-Steppen.

Qp-G.: ?

Sek. FA-G.: anthr., L st fq Bromion-Rasen, ruderal.

QTA-G.: 3, L anthr., st fq Bromion- und Festucion-vallesiaceae-Rasen, ruderal.

PW-G.: 3, fq sekundäre Wiesensteppen.

St-G.: 3, fq sekundäre Steppen.

Qp-G.: ?

**USG.:**

U. a n t h r. (Im fränkischen Jura spontan Pineto-Cytisetum nigricantis).

Sek. 3, L st fq Bromion-Wiesen, besonders Lathyreto heterophylli-Mesobrometum, m fq Teucrietoxerobrometum, Xerobromion; ruderal st fq: Mauern, Strassenränder.

*Medicago falcata* L. ●●●

Geogr. Verbr.: Europa (fehlt Norden), Westasien (bis Baikargebiet).

Sippenentw.: Stark variabel.

*Synökologische Amplitude*

(Schema Abb. 26)

**GSA.:**

Prim. QTA-G.: ?

PW-G. *reg.*: ± st fq Wiesensteppen, r felsige Hügelsteppen.

St-G. *reg.*: fqq Stipa-Wiesensteppen, fq Stipa-Steppen. *lok.*: ± p Hügelsteppen.

Qp-G., Qi-G.: ?

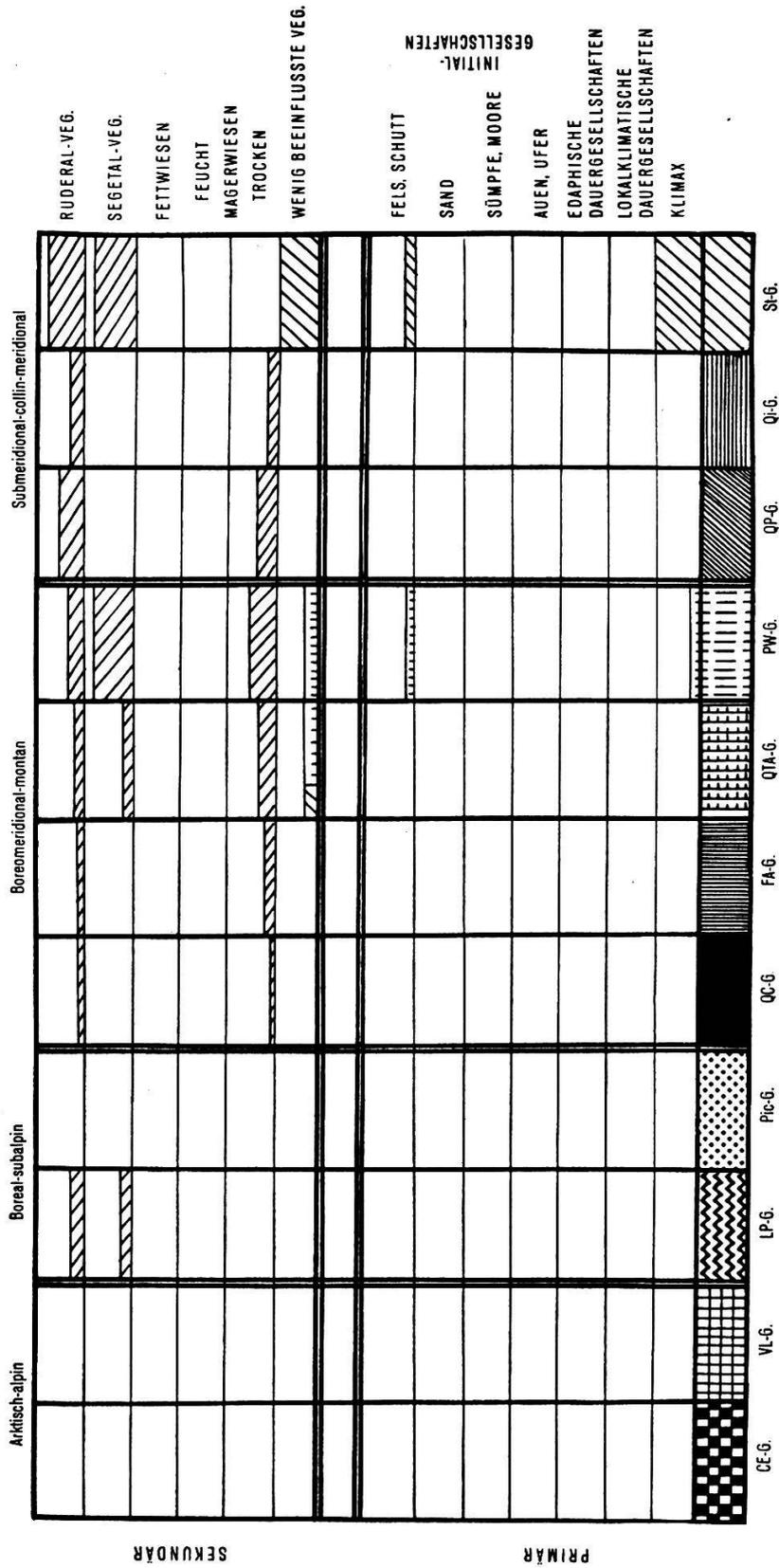


Abb. 26. *Medicago falcata*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer stark hemerophilen Spezies mit primärer Hauptverbreitung in den submeridional-kontinentalen Stipa-Steppen.

- Sek. LP-G.: anthr., L st fq Ackerunkrautgesellschaften, ruderal.  
QC-G., FA-G.: anthr., L Bromion-Rasen, ruderal st fq.  
QTA-G.: 3, L anthr., st fq Bromion- und Festucion vallesiaceae-Rasen,  
ruderal.  
PW-G., St-G.: 3—4, fqq sekundäre Steppenrasen; fq ruderal und  
segetal.  
Qp-G., Qi-G.: 3, fq Bromion-Rasen und sekundäre Macchien.

**USG.:**

A n t h r.

- Sek. L fq Lathyreto heterophylli-Mesobrometum, Föhrenforste usw. (Ran-  
den); sonst m fq, nur r u d e r a l.

Im Untersuchungsgebiet ebenfalls anthropochor ist die auf *Medicago falcata* vorkommende *Orobanche lutea* Baumg. Sie gedeiht in Südeuropa auch auf anderen Schmetterlingsblütlern und ist wohl eher als bizonal (Qp-G. und St-G.) zu bezeichnen.

Wenn wir die synökologischen Amplituden der Arten mit primärer Hauptverbreitung im St-G. miteinander vergleichen, so finden wir bei allen eine Abwandlung ihrer Reaktionstypen, welche derjenigen der Wiesensteppenarten sehr ähnlich ist (vgl. das graphische Schema von *Medicago falcata*, Abb. 26). Auch in diesem Falle ist das Verhältnis der primären und sekundären Siedlungen für das Verständnis ihres südost-nordwestlichen Verbreitungsgefälles sehr wichtig. Im Kerngebiet des St-G. sind die betreffenden Spezies befähigt, in der ursprünglichen Klimaxvegetation reichlich zu gedeihen, und auch ihre sekundäre Ausbreitung ist bedeutend. Gehen wir nach Westen in den Bereich des Qp-G. und Qi-G., so sind diese Arten primär beschränkt auf extreme, lokalbedingte Vegetation. Ihre sekundäre Ausbreitung dagegen ist immer noch sehr groß, so daß sie ihre Häufigkeit im Bereiche jener Gürtel hauptsächlich der Kultur verdanken. Weiter nordwestlich im Kerngebiet der mesophilen Laubwald-G. ist ihr spontanes Vorkommen sehr beschränkt, die sekundären Standorte überwiegen, aber auch ihre Zahl ist bedeutend kleiner. Sind z. B. Arten wie *Poa pratensis* ssp. *angustifolia* und *Medicago falcata* in den kontinentaleren Trockengebieten des östlichen Zentraleuropa oder der Zentralalpen noch in allen möglichen, halbnatürlichen Trockenrasen verbreitet, so vermögen sie sich weiter westlich und nordwestlich in weiten Gebieten nur noch an Ruderalstellen zu behaupten. In diesem Zusammenhang ist es bemerkenswert, daß die obigen Spezies wie auch die boreomeridional-kontinentale *Vicia cracca* ssp. *tenuifolia* in den

Trockengebieten des Hegaus, der Rheinebene und des Randens in *Bromus erectus*-Wiesen ziemlich häufig sind, dagegen im übrigen feuchteren Schweizer Jura nur ruderal vorkommen.

Im Hinblick auf die Verbreitung der kontinentalen Steppenpflanzen in den *Bromus erectus*-Wiesen haben wir schon S. 133 auf die Bedeutung der nord-südlichen Zonierung der eurasiatischen Steppenvegetation hingewiesen (vgl. hiezu Abb. 20, 21, 22 und 26). In noch viel größerem Maße als für die bizonalen Arten des PW-G. und St-G. gilt für die zonalen Arten des St-G., daß sie auf das Xerobromion beschränkt sind. Immerhin gibt es zwei bemerkenswerte Ausnahmen: *Poa pratensis* ssp. *angustifolia* und *Medicago falcata*, welche im Mesobromion des Randens eine wichtige Rolle spielen. Dies ist aber leicht verständlich, wenn wir bedenken, daß diese Rasen vollständig in den von R ü b e l (1930) angegebenen Niederschlagsbereich für das Xerobromion mit weniger als 90 cm Regenmenge pro Jahr fallen.

#### d) Arten des MG-G.

Nach der Beschaffenheit der Vegetation des MG-G. könnte man vermuten, daß die Beziehungen unserer Rasengesellschaften zu diesem Gürtel recht deutlich seien. Dies ist jedoch keineswegs zutreffend, und selbst im Bereiche der Laubwald-G. der mediterranen Gebirge (Qp-G., FA-G.) finden wir in sekundären Rasengesellschaften auffallend wenig Elemente des MG-G. (vgl. L ü d i, 1943, H o r v a t, 1930/31 u. a.). Die Flora des MG-G. zeichnet sich fast in jedem Gebirge durch hochwertige Endemismen aus, und der Großteil der Arten ist hemerophob. Zu den Arten des MG-G. stellt S c h m i d (1942) außer *Poa badensis* auch die folgenden Spezies: *Festuca ovina* ssp. *glauca* und ssp. *duriuscula*, *Dianthus Caryophyllus* ssp. *silvester*. Diese Arten sind in der baumlosen Oreophytenvegetation der Mediterrangebirge zwar durch andere Rassen oder nahe verwandte Spezies vertreten, fehlen aber selber fast völlig. Ihr Verhalten in der ursprünglichen Vegetation erinnert stark an die Gruppe der azonalen, südeuropäisch-montan-mitteuropäischen Rasenflora mit submediterran-mediterraner, bzw. mediterran-montaner Verwandtschaft, weshalb wir sie nur im weitesten Sinne als Elemente des MG-G. auffassen dürfen.

*Poa badensis* Hänke coll.

Geogr. Verbr.: Gebirge Südeuropas (nördl. bis in die Mittelgebirge).

Sippenentw.: Stark variabel, Entwicklungszentrum in mediterr. Gebirgen, im USG. *Poa badensis* Hänke s. str. var. *humilis* Becherer (det. A. Buschmann, Graz). Jurassischer Neoendemismus.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. VL-G., LP-G. *lok.*: L ± p Felsfluren, Sesleria-, Festuca varia-Rasen (vorwiegend azonale Vegetation).

FA-G., QTA-G. *lok.*: str extraz. Trockenrasen (Qp-G.), extraz. Steppenrasen (PW-G.); azonale Trockenrasen und Sandfluren.

Qp-G. *lok.*: str Felsfluren, Gariden.

MG-G. *reg.*: ± fq Sesleria- und Festuca-Rasen. *lok.*: ± st fq Felsfluren.

Sek. VL-G., LP-G.: 2, L st fq Trockenrasen.

FA-G., QTA-G.: ± L st fq Trockenrasen (Gebirge Südeuropas); L hemerophob (nördl. der Alpen).

Qp-G.: 1, str Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

MG-G.: ?, Ausmass unsicher.

**USG.:**

Prim. r Seslerieto-Festucetum glaucae, Teucrieto-Xerobrometum, Sedum-Teucrium Botrys-Initialstadium besonders auf Kreidekalkplatten zwischen La Sarraz und Romainmôtier.

*Festuca ovina* L. ssp. *glauca* (Lamp.) Hack.

Geogr. Verbr.: Gebirge von Süd- und Mitteleuropa.

Sippenentw.: Stark variabel\*, Rasse eines sehr vielgestaltigen Formenkreises, nächste Verwandte in den Gebirgen Südeuropas (MG-G.), im USG. var. *pallens* (Host) Koch.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: L azonale, warme Felsfluren, Sesleria-Rasen. FA-G., QTA-G. *lok.*: L st fq extraz. Trockenrasen (Qp-G.), extraz. Steppenrasen und Kiefernsteppenwälder (PW-G und St-G.); azonale Felsfluren.

Qp-G. *lok.*: L st fq Gariden, Felsfluren.

Sek. LP-G., Pic-G.: hemerophob.

FA-G., QTA-G.: 1, L st fq Bromion-, Sesleria-Rasen.

Qp-G.: 1—2, L st fq sekundäre Gariden usw.

**USG.:**

Prim. ± st fq Seslerieto-Festucetum glaucae, r Pineto-Cytisetum nigricantis, in höhern Lagen p z. B. Karrenfelder, Felsfluren.

Sek. 1, ± st fq Teucrieto-Xerobrometum, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum.

*Festuca ovina* L. ssp. *duriuscula* (L.) Koch

Geogr. Verbr.: Europa, Nordafrika.

Sippenentw.: Stark variabel\*, Rasse eines sehr vielgestaltigen For-

menkreises, nächste Verwandte in den Gebirgen Südeuropas (MG-G.), im USG. var. *genuina* Koch und var. *crassifolia* Hack.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: ± p a z o n a l e Felsfluren und Trockenrasen.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: ± st f q a z o n a l e Felsfluren und Trockenrasen;  
extra z. Trockenrasen (Qp-G.), extra z. Kiefernsteppenwälder (PW-G.).  
Qp-G. *lok.*: ± p Gariden, Felsfluren.  
Sek. LP-G., Pic-G.: ?, Ausmaß unsicher, relativ gering.  
FA-G., QTA-G.: 3, fq Bromion-Rasen usw.  
Qp-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

- Prim. var. *genuina* p bis st fq trockene Felsfluren, Seslerieto-Festucetum glaucae, Pineto-Cytisetum nigricantis, Pinetum silvestris jurassicum, Seslerieto-Semperviretum, Bupleurum ranunculoides-Helianthemum canum-Subass. usw. var. *crassifolia* r wie vorige (südl. Teil).  
Sek. var. *genuina* 2—3, ± st fq Xerobromion und trockene Ass. des Mesobromion, jedoch m fq als *Festuca ovina* L ssp. *vulgaris* Koch var. *firmula* Hack. (vgl. S. 238), fq in höhern Lagen Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum. var. *crassifolia* wie vorige (südl. Teil).

*Dianthus Caryophyllus* L. ssp. *silvester* Rouy u. Fouc.

- Geogr. Verbr.: Gebirge von Südeuropa (nördl. bis Alpen und Jura).  
Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l, nächste Verwandte in den Gebirgen Südeuropas (MG-G).

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. VL-G. *lok.*: p Felsfluren, Trockenrasen: Seslerietum, Festucetum pumilae usw.  
LP-G., Pic-G. *lok.*: L st f q a z o n a l e Felsfluren, Trockenrasen: Seslerietum, Festucetum variae usw.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: L st f q a z o n a l e Felsfluren, Trockenrasen; L extra z. Trockenrasen (Qp-G.).  
Qp-G. *lok.*: L st f q Gariden, Felsfluren.  
Sek. VL-G.: 1—2, p bis st fq Seslerietum usw.  
LP-G., Pic-G.: 2, ± fq Trockenrasen.  
FA-G., QTA-G.: 2, ± st fq Seslerion-, Bromion-, Festucion vallesiacaee-Rasen.  
Qp-G.: 2, Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

**USG.:**

- Prim. ± st fq Kerneretum saxatilis, Seslerieto-Festucetum glaucae, Teucrieto-Xerobrometum, Seslerieto-Semperviretum, Bupleurum ranunculoides-Helianthemum canum-Subass.  
Sek. 1—2, ± st fq Teucrieto-Xerobrometum, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum.

Zu dieser Gruppe gehört auch das in wenigen Aufnahmen des Xerobromion vorkommende *Sempervivum tectorum* L.

### 5a. Sippenentwicklung, Einwanderung und Ausbreitung der Elemente der submeridionalen Gürtelserie im Untersuchungsgebiet

Die Einwanderung der submeridionalen Spezies ins Untersuchungsgebiet erfolgte wie bei den Elementen der boreomeridionalen Gürtelserie zu recht verschiedenen Zeiten.

Bei vielen mediterranen Oreophyten liegt sie im frühen Postglazial oder früher, also ebenso weit zurück wie bei den Spezies der arktisch-alpinen Gürtelserie (vgl. S. 107). Dies beweisen so disjunkt verbreitete Spezies wie *Iberis saxatilis* oder *Alyssum montanum* und auch ein so interessanter Neoendemismus wie *Poa badensis* s. str. var. *humilis* (vgl. auch Pottier-Alapetite, 1943). Alle diese Arten kommen mit anderen mediterran-montanen Spezies an ganz typischen, wenig beeinflussten Reliktstandorten vor. Sie gedeihen, wie es für solche Stationen charakteristisch ist, oft in bunter Mischung zusammen mit arktisch-alpinen Arten, kontinentalen Wald- und Wiesensteppenpflanzen oder mit Spezies des Qp-G. Ihre sekundäre Ausbreitung ist meist gering, so daß die Spontaneität mit Ausnahme von *Sempervivum tectorum* leicht zu beantworten ist.

Ihre primären Vorkommen liegen im Schweizer Jura im Seslerieto-Festucetum glaucae, in der Helianthemum canum-Bupleurum ranunculoides-Subass. des Seslerieto-Semperviretum und im Kerneretum saxatilis.

Viel später als die Arten der arktisch-alpinen Gürtelserie, die Spezies des MG-G. und die Wald- und Wiesensteppenpflanzen wanderten die Elemente des Qp-G. ins Untersuchungsgebiet ein. Ihre Einwanderung vollzog sich im postglazialen Wärmeoptimum und fällt damit in eine Zeit mit beginnender, stärkerer Kultivierung und Umgestaltung der Landschaft. Deshalb ergeben sich erhebliche Schwierigkeiten bei der Beurteilung ihrer ursprünglichen Vorkommnisse im Jura. So vermögen wir oft nicht mehr zu entscheiden, ob zur Eichenmischwaldzeit die Kultur die Einwanderung einzelner Spezies schon damals gefördert oder sogar erst ermöglicht hat. Die meisten charakteristischen Reliktstellen befinden sich in nächster Nähe alter Siedlungsgebiete und wurden von jeher etwas beeinflußt (vgl. auch Tüxen, 1931). Diese Beeinflussung ist während den Klimaänderungen seit dem

postglazialen Wärmeoptimum für die Erhaltung vieler submeridionaler Arten von ausschlaggebender Bedeutung gewesen, so daß wir von einer sekundären Erhaltung vieler Reliktpflanzen des Qp-G. sprechen können. Darauf beruht ein wichtiger Gegensatz zu manchen Reliktstandorten der früheren Einwanderer in der hochmontan-subalpinen Stufe an oft sehr unzugänglichen, kaum beeinflussten Lokalitäten. Eine größere Anzahl von Spezies des PW-G. kommt ebenfalls an solchen Orten vor, da sie infolge ihrer geringeren thermischen Ansprüche auch in größeren Höhen zu gedeihen vermögen als die Arten des Qp-G. Die Spontaneität vieler Arten des Qp-G. und auch der bizonalen des Qp-G. und St-G. (namentlich der stark hemerophilen Therophyten) kann deshalb nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Die primären Siedlungsmöglichkeiten dieser Arten finden wir im Untersuchungsgebiet im Querceto-Lithospermetum und Querceto-Buxetum, besonders im Seslerieto-Festucetum glaucae und in den damit verbundenen Felsfluren, ferner im Pineto-Cytisetum nigricantis, an nackten Schotterfelsen und Kalkfelsen, im Teucrium Botrys-Pionierstadium des Xerobromion, nur selten im Seslerieto-Semperviretum.

Als *a n t h r o p o c h o r* im engeren Untersuchungsgebiet müssen wir die folgenden Spezies betrachten: *Holosteum umbellatum*, *Papaver dubium*, *Trifolium striatum*, *Trifolium ochroleucum*, *Vicia hirsuta*, *Vicia tetrasperma*, *Erodium cicutarium*, *Althaea hirsuta*, *Myosotis collina*, *Ajuga Chamaepitys*, *Prunella laciniata*, *Veronica praecox*, *Valerianella dentata* und *Valerianella rimosa*.

Weiter zurück liegt wahrscheinlich die Einwanderung (wenigstens in Mitteleuropa) bei den zonalen Arten des St-G. und wohl auch bei manchen bizonalen Arten des Qp-G. und St-G. Im Schweizer Jura kommt es aber nirgends zur Ausbildung von auch nur fragmentarischer Reliktvegetation dieses Gürtels. Dafür sind die Niederschläge viel zu groß.

Die primären Standorte vereinzelt vorkommender Arten des St-G. liegen im Pineto-Cytisetum nigricantis und besonders in felsigen Pionierstadien des Xerobromion.

Als *a n t h r o p o c h o r* im engeren Untersuchungsgebiet betrachte ich *Medicago falcata* und *Orobanche lutea*.

Für die Formenmannigfaltigkeit und das phylogenetische Alter können die schon früher S. 108 und 156 gemachten Feststellungen gelten. Immerhin sind aber die formenreichen Spezies in der Mehrzahl. Meistens handelt es sich gerade bei den in *Bromus erectus*-Wiesen häufigen Arten und bei den Spezies mit stark hemerophiler Ausbreitungstendenz um vielgestaltige Formenkreise wie *Bromus erectus*, *Poa pratensis* ssp. *angustifolia*, *Arenaria serpyllifolia*, *Thlaspi perfoliatum*, *Medicago falcata*, *Asperula cynanchica*.

## B. Die azonalen Arealtypen

Zu Beginn des Abschnittes über die azonalen Arten müssen wir uns vergegenwärtigen, daß es in der Natur zwischen zonaler und bizonaler Verbreitung einerseits und azonaler Verbreitung andererseits keine scharfen Grenzen gibt. Viele der bis jetzt besprochenen Spezies besitzen große Areale und weite synökologische Amplituden. Wir haben sie aber trotzdem mit Vorteil im Zusammenhang mit den zonalen und bizonalen Elementen betrachtet, besonders da sie ein ausgesprochenes Optimum und primäres Häufungszentrum im Kerngebiet eines ganz bestimmten oder höchstens in zwei Gürteln zeigen. Betrachten wir solche Spezies als die am weitesten verbreiteten Glieder eines zonalen oder bizonalen Arealtypus, so geben wir uns damit Rechenschaft über dessen mannigfache Abwandlungen, und überdies wird auch die ganze Einteilung wesentlich einfacher. Wir müssen uns bewußt sein, daß ein Arealtypus (Element) nie auf Übereinstimmung, sondern immer nur auf einer mehr oder weniger großen Ähnlichkeit der Areale beruht. Bei den zonalen und bizonalen Arten ist dabei die Ähnlichkeit im Verbreitungszentrum innerhalb bestimmter Vegetationsgürtel ausschlaggebend. Für die Feststellung des Verbreitungszentrums verwenden wir neben Sippenentwicklung und Häufungszentrum mit Vorteil auch das Vorkommen in regionaler Vegetation eines Vegetationsgürtels. Die Arealgrenzen und die sekundäre Ausbreitung kommen erst in zweiter Linie.

Bei den azonalen Arten finden wir meistens kein so ausgesprochenes Verbreitungszentrum innerhalb eines bestimmten Vegetationsgürtels. Eine größere Zahl — wenn auch lange nicht

alle — sind als edaphische Standortsspezialisten durch die Kerngebiete vieler Gürtel hindurch in relativ wenig sich ändernder, azonaler Vegetation mehr oder weniger regelmäßig verbreitet. Auch die Sippenentwicklung verhält sich bei azonalen Arten anders als bei den meisten zonalen und bizonalen. Bei den letzteren fällt der größte Formenreichtum oft mit dem Verbreitungszentrum in einem bestimmten Vegetationsgürtel zusammen. Vielfach finden wir an den Arealgrenzen zahlreiche Randabspaltungen (vgl. S. 45). Diese gedeihen in azonaler Vegetation oder in extrazonalen Relikten jenes Vegetationsgürtels, in dessen Kerngebiet das Verbreitungszentrum der Gesamtart liegt. Bei den azonalen Spezies lösen sich dagegen von Gebiet zu Gebiet die einzelnen Formen ab (z. B. *Lotus corniculatus*: behaarte Formen im Bereich des Qp-G., fast kahle Rassen im Bereich der mesophilen Laubwald- und der Nadelwaldgürtel, niedrige Zwergformen im VL-G. usw.).

Trotzdem können wir in allen Gruppen der azonalen Elemente auch wichtige Beziehungen zur zonal-regionalen Vegetation und Flora bestimmter Gürtel nachweisen. Diese werden deutlicher, wenn wir die einzelnen azonalen Arten im größeren Verwandtschaftskreis der betreffenden Gattung betrachten. Sie sind z. B. von hervorragender Bedeutung bei der Gliederung der azonalen, südeuropäisch-montan-mitteuropäischen Rasenflora.

### 1. Azonale, boreomeridional-montan-(boreal)-subalpine Waldarten

Hierher gehören Spezies, welche in den mehr oder weniger regionalen Wäldern sehr verschiedener Vegetationsgürtel verbreitet sind. Sie reichen einerseits vom PW-G. bis in den QTA-G. und FA-G., andererseits auch bis in die Nadelwald-G. In den einzelnen Gürteln ist es zur Ausbildung verschiedener Rassen gekommen. Ihre Beziehungen zu den zonalen Laubwaldelementen sind groß.

#### *Aquilegia vulgaris* L.

Geogr. Verbr.: Europa (fehlt im Norden), Nordafrika, gemäßigtes Asien.

Sippenentw.: Stark variabel, im USG: ssp. *vulgaris* (L.) u. ssp. *atrata* (Koch).

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. ssp. *vulgaris* QC-G. lok.: p e x t r a z. Laubwälder (FA-G., QTA-G.).  
FA-G., QTA-G. lok.: ± st fq lichte Buchen- und Laubmischwälder;  
e x t r a z. Kiefernsteppenwälder (PW-G.).  
PW-G. reg.: ± st fq Steppenwälder.  
Qp-G. reg.: ± p Fraxinus Ornus-Ostrya-Wälder.
- Prim. ssp. *atrata* FA-G., QTA-G. lok.: ± st fq besonders Auenwälder usw.  
(Gebirge Mitteleuropas).  
Pic-G. lok.: ± st fq lichte Fichtenwälder, Erica-Föhrenwälder usw.
- Sek. ssp. *vulgaris* PW-G., QTA-G.: 2, ± st fq künstliche Waldlichtungen,  
Waldwiesen usw.  
FA-G.: 2—3, st fq künstliche Waldlichtungen, Waldwiesen, Bromion-  
Rasen, Festuca rubra-Mähewiesen, Festuceto-Cynosuretum-Weiden  
usw.; pseudohemerophob 2.
- Sek. ssp. *atrata* FA-G., Pic-G.: 1—2, ± st fq Waldlichtungen, L st fq se-  
kundäre Gehängemoore, st r Mesobromion-Rasen; pseudohemero-  
phob 3.

**USG.:**

- Prim. ssp. *vulgaris* st fq Quercetum sessiliflorae, Seslerieto- und Cariceto-  
Fagetum, Pineto-Molinietum litoralis, Alnetum incanae usw.  
ssp. *atrata* ± r Quercetum sessiliflorae, Pineto-Molinietum litoralis,  
Acereto-Fraxinetum, Gehängemoore, Dryopteridetum Robertianae  
usw.
- Sek. ssp. *vulgaris* 2—3, st fq Waldlichtungen, Hecken, Colchiceto-Meso-  
brometum, Festuceto-Cynosuretum; pseudohemerophob 2.  
ssp. *atrata* 2, L Waldlichtungen, Caricetum Davallianae, Juncetum  
subnodulosi, Colchiceto-Mesobrometum (Randen); pseudohemerophob  
3.

*Ranunculus breyninus* Crantz

Geogr. Verbr.: Vor allem Gebirge Mitteleuropas, in Nord- und Osteuropa  
ersetzt durch *Ranunculus polyanthemus* L.

Sippenentw.: S t a r k v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. VL-G. lok.: ± p Frischwiesen: Caricetum ferrugineae, Festucetum  
rubrae usw. (Gebirge Mitteleuropas).  
LP-G., Pic-G. lok.: ± st fq besonders Hochstaudenfluren (Gebirge  
Mitteleuropas).  
FA-G., QTA-G. reg.: ± st fq Buchen- und Laubmischwälder. lok.: ±  
st fq Auenwälder, L Flachmoore.  
PW-G. reg.: st fq Steppenwälder (nahe verwandte Arten).
- Sek. VL-G.: 2—3, st fq magere, frische Weiderasen und Mähewiesen.  
LP-G., Pic-G.: 3, st fq besonders Festuca rubra-Weiden.  
FA-G., QTA-G.: 3, st fq Festuca rubra-Rasen, Festuceto-Cynosure-  
tum, Molinia-Rietwiesen usw.; pseudohemerophob 1.  
PW-G.: 2, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

Prim. st fq Quercetum sessiliflorae, Fagus-Wälder, Waldbäche, Quellen, m fq Querceto-Lithospermetum, Pineto-Molinietum litoralis, in höhern Lagen Hochstaudenfluren.

Sek. 3, fq Festucetum rubrae, Festuceto-Cynosuretum, Sesleriето-Semperviretum sanguisorbetosum, in tiefern Lagen m fq vorwiegend Gehängemoore, Molinia-Rietwiesen, Colchiceto-Mesobrometum.

Eine sehr ähnliche Verbreitung wie die vorigen Arten zeigt auch das im Colchiceto-Mesobrometum selten vorkommende *Lilium Martagon* L. Auffallend ist bei diesen drei Spezies, daß sie in den subalpinen Nadelwald-G. der Alpen und Mittelgebirge sehr verbreitet, zum Teil sogar häufiger als in den Laubwald-G. sind, während sie in der borealen Taiga wesentlich seltener vorkommen und in weiten Gebieten überhaupt fehlen.

Innerhalb der *Bromus erectus*-Wiesen verhalten sie sich übereinstimmend, indem sie nur im Colchiceto-Mesobrometum auftreten, *Aquilegia vulgaris* und *Ranunculus breyninus* sogar sehr reichlich. Dies verdeutlicht noch einmal die relativ großen Beziehungen dieser frischen Magerwiesen zur Vegetation der mesophilen Laubwald-G. der boreomeridionalen Gürtelserie.

## **2. Azonale Arten der boreal-boreomeridionalen Auen- und Sumpfvegetation**

Die Gesamtheit der auf den jurassischen *Bromus erectus*-Wiesen gedeihenden Sumpf- und Auenpflanzen zerfällt in verschiedene Untergruppen. Neben Arten, die sich durch eine fast ausschließliche Verbreitung in Flachmoor- und Verlandungsgesellschaften auszeichnen, gibt es zahlreiche andere, welche auch in boreal-subalpinen Hochstaudenfluren verbreitet sind. Ferner unterscheiden wir eine Gruppe stark hemerophiler Spezies und endlich eine solche mit Arten von größerer Verbreitung in den Steppenwäldern und Wiesensteppen des PW-G. und Trockenwäldern des Qp-G.

### *a) Flachmoorarten*

Die eigentlichen Flachmoorpflanzen spielen in den *Bromus erectus*-Wiesen selbstverständlich eine untergeordnete Rolle. Nur zwei Spezies, *Carex panicea* und *Orchis latifolia* finden sich selten in unseren Aufnahmen.

b) *Alluvialarten mit großer Verbreitung auch in den boreal-subalpinen Hochstaudenfluren*

*Dianthus superbus* L.

Geogr. Verbr.: Europa (fehlt Arktis und Mediterrangebiet), gemäßigtes Asien.

Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. VL-G. *lok.*: L frische Rasengesellschaften, Felsfluren.

LP-G., Pic-G. *lok.*: L frische Rasen, Hochstaudenfluren, Felsen (Gebirge Mitteleuropas); L fq Alluvialwälder, Alluvialwiesen, Kiesbänke, Hochstaudenfluren (boreales Eurasien).

QC-G. *reg.*: st r azidiphile Eichen-Birkenwälder.

FA-G., QTA-G. *lok.*: p Auenvegetation, kalkreiche Gehängemoore.

PW-G. *lok.*: ± p Alluvialwälder usw.

Sek. VL-G.: hemerodiaphor.

LP-G., Pic-G.: 2—3, L st fq magere Wiesen (Gebirge Mitteleuropas); ± st fq sekundäre Alluvialwiesen (boreales Eurasien).

QC-G.: ?, Ausmaß unsicher.

FA-G., QTA-G.: 2—3, L st fq Flachmoore, Bromion-Rasen, Festuca-rubra-Wiesen; pseudohemerophob 2.

PW-G.: 2—3, ± st fq sekundäre Alluvialwiesen.

**USG.:**

Prim. st r Pineto-Molinietum litoralis, in höhern Lagen L Seslerieto-Semperviretum an Mergelsteilhängen, Karrenfelder.

Sek. 2—3, ± p Molinia-Rietwiesen, Gehängemoore, Colchiceto-Mesobrometum, Lathyreto heterophylli-Mesobrometum, Festuca rubra-Wiesen, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum; pseudohemerophob 2.

*Sanguisorba officinalis* L.

Geogr. Verbr.: Europa (im Süden nur Gebirge), Orient, Sibirien, Japan, Nordamerika.

Sippenentw.: S t a r k v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

(Schema Abb. 14)

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: st fq Alluvialwälder, Röhrichte, Hochstaudenfluren (in letzteren L auch Gebirge Mitteleuropas).

QC-G. *lok.*: p Flachmoore, Ufer usw.

FA-G., QTA-G. *lok.*: p Ufer, Röhrichte, Flachmoore.

PW-G. *reg.*: L st fq Birkensteppenwälder (Westsibirien). *lok.*: st fq Alluvialwälder, Übergangssteppen.

Sek. LP-G., Pic-G.: 3, fq sekundäre Alluvialwiesen usw.; L st fq Fettwiesen, Nardetum-Magerrasen (Alpen).

QC-G.: 3, Flachmoore.

FA-G., QTA-G.: 3, fq Molinia-Rietwiesen, m fq Festuca rubra-Wiesen, Nardetum.

PW-G.: 3, fq Alluvialwiesen, sekundäre Übergangsteppen.

**USG.:**

Prim. p Flachmoore, Röhrichte an größeren Flüssen, *Agrostis alba*-Rasen auf Flußkiesbänken, L feuchtes *Pineto-Molinietum litoralis*, in höheren Lagen r Hochstaudenfluren.

Sek. 3, st fq *Molinia*-Rietwiesen, L *Colchiceto-Mesobrometum*, auf entkalkten, zeitweise nassen Tonböden eine besondere Variante bildend; in höheren Lagen st fq *Festuca rubra*-Mähewiesen, gemähte Nardeten, *Trisetetum flavescens* usw.

*Galium boreale* L.

Geogr. Verbr.: West-, Mittel- und Nordeuropa, Kaukasus, Armenien.

Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: fq Alluvial- und Hochstaudenwälder (Nord- und Nordosteuropa, m fq Alpen).

QC-G. *lok.*: L a z o n a l e Vegetation von Kalkkarren usw.

FA-G., QTA-G. *lok.*: ± p Auenvegetation; e x t r a z. Kiefernsteppenwälder (PW-G.) und Trockenbuschgesellschaften (Qp-G.); a z o n a l e Felsfluren.

PW-G. *reg.*: st fq Steppenwälder. *lok.*: st fq Übergangsteppen, st r Hügelsteppen.

Sek. LP-G., Pic-G.: 2—3, fq Alluvialwiesen, Flachmoore.

QC-G.: 2—3, ± st fq Rasen über basischen Böden.

FA-G., QTA-G.: 2—3, ± st fq *Molinia*-Rietwiesen, m fq Bromionwiesen, *Festuca rubra*-Rasen; pseudohemerophob 2.

**USG.:**

Prim. st r Flachmoore, Uferkies von Flüssen und Seen, *Querceto-Lithospermetum*, *Pineto-Cytisetum nigricantis*, Pionier auf Kalkfels-, Kalkschutt- und an Mergelsteilhängen, *Molinia litoralis*-Rasen, *Festuca amethystina*-*Seslerieto-Semperviretum*.

Sek. 2, L st fq *Molinia*-Rietwiesen, *Colchiceto-Mesobrometum*, *Festuca rubra*-Mähewiesen; pseudohemerophob 2.

Im Anschluß an diese Gruppe betrachten wir *Listera ovata*, jedoch gesondert, da sie im Bereich des PW-G. viel weniger verbreitet ist als die vorigen Spezies.

*Listera ovata* R. Br.

Geogr. Verbr.: Europa (nördl. bis Mittelskandinavien), Westasien bis Altai.

Sippenentw.: W e n i g v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: p bis st fq Hochstaudenfluren, Quellfluren.

QC-G. *lok.*: p bis st fq Auenwälder, Flachmoore, Dünen, Kalkfelsböden.

FA-G., QTA-G. *lok.*: ± st fq Auenwälder, Flachmoore.  
PW-G.: ?

Sek. LP-G., Pic-G.: 3, fq frische Magerwiesen, Flachmoore usw.  
QC-G.: 2, ± st fq feuchte Weiderasen.  
FA-G., QTA-G.: 3, fq Molinia-Rietwiesen, frische Magerwiesen.  
PW-G.: ?

**USG.:**

Prim. st fq Auenwälder, Pineto-Molinietum litoralis, quellige Waldstellen, Waldbäche, m fq Fagetum, Flachmoore.

Sek. 3, fq Molinia-Rietwiesen, kalkreiche Gehängemoore, frische Mesobromion- und Festuca rubra-Rasen; pseudohemerophob 1.

*c) Alluvialarten mit besonders stark hemerophiler Ausbreitung*

Bei diesen Arten ist die sekundäre Ausbreitung so allgemein, daß ihre Zugehörigkeit zur Alluvialflora besonders in Mitteleuropa kaum ersichtlich ist. Dennoch ergeben die Analysen ihrer synökologischen Amplituden teilweise ein deutliches primäres Optimum in entsprechender Vegetation der großen Stromtäler des kontinentalen Eurasiens.

*Stellaria graminea* L.

Geogr. Verbr.: Europa, Sibirien, Transkaukasien, Afghanistan, Tibet, China.  
Sippenentw.: S t a r k v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: L st fq Alluvialwälder.  
QC-G. *lok.*: st r z. B. Strandwiesen.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: r Auenvegetation, Meeresstrandwiesen.  
PW-G. *lok.*: st fq Alluvionen besonders Kiesbänke, Erlenbrüche, L Kiefernwälder auf Silikatböden, Übergangsteppen.  
Sek. LP-G., Pic-G.: ?. Ausmaß unsicher.  
QC-G.: 3—4, fq Festuca-Agrostis-Mähewiesen, Cynosuretum- und Nardus-Weiden usw.; segetal fq: azidiphile Ackerunkrautgesellschaften.  
FA-G., QTA-G.: 3—4, ± st fq frische Fett- und Magerwiesen; segetal st fq: azidiphile Ackerunkrautgesellschaften.  
PW-G.: ?

**USG.:**

Prim. rr Alnus incana- und andere Auenwälder, Ufergebüsche.

Sek. 4, fq Festuca rubra-Rasen, Cytisus sagittalis-Genista tinctoria-Ass., m fq Nardetum, Trisetetum, Arrhenatheretum, Colchiceto-Mesobrometum; segetal fq: azidiphile Ackerunkrautgesellschaften besonders auf Lößböden.

*Cerastium caespitosum* Gilib.

Geogr. Verbr.: Kosmopolitisch.  
Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*  
(Eurasien)

**GSA.:**

Prim. Areal nur schwer feststellbar. Alle Angaben über Vorkommen in einigermaßen unbeeinflusster Vegetation weisen auf die Alluvialvegetation hin (vgl. Cajander 1909).

Sek. LP-G., Pic-G.: 4, fqq Läger, frische Wiesen, ruderal und segetal.  
QC-G.: 4, fqq frische Rasen über neutralen Böden, ruderal.  
FA-G., QTA-G.: 4, fqq trockene bis frische Rasen, ruderal und segetal.  
PW-G.: 4.

**USG.:**

Prim. wahrscheinlich Auenvegetation, Bachufer, Quellen.

Sek. 4, fqq frische Rasen; ruderal fq: Mauern, Kiesplätze usw.; segetal fqq: azidiphile und basiphile Ackerunkrautgesellschaften und Hackfruchtgesellschaften.

*Vicia cracca* L. ssp. *vulgaris* Gaud.

Geogr. Verbr.: West-, Mittel- und Nordeuropa, Südeuropa r, Nordasien.

Sippenentw.: **S t a r k v a r i a b e l.**

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: L fq Alluvialwälder, Alluvialwiesen (Nordosteuropa, vgl. Sambuk 1929), krautreiche Nadelwälder.

QC-G. *lok.*: ± p Auenvegetation.

FA-G., QTA-G. *lok.*: ± p Auenwälder, Röhrichte usw.

PW-G. *reg.*: L Birkensteppenwälder (Sibirien). *lok.*: ± st fq Alluvialwälder.

Sek. LP-G., Pic-G.: 4, fqq sekundäre Alluvialwiesen (Nordosteuropa), Zäune, L segetal.

QC-G.: 4, fq Wiesen, segetal.

FA-G., QTA-G.: 4, fqq Hecken, frische bis feuchte Mähewiesen; segetal fqq: alle Ackerunkrautgesellschaften.

PW-G.: 4, fqq besonders segetal, in der Wiesensteppenregion anthr.

**USG.:**

Prim. p Auenwälder, Röhrichte, *Equisetum maximum*-Bestände usw.

Sek. 4, fqq *Molinia*-Rietwiesen, *Arrhenatheretum*, *Trisetetum flavescens*, *Festuca rubra*-Mähewiesen, *Colchiceto-Mesobrometum*, besonders Hecken und Zäune; segetal fq.

*Lathyrus pratensis* L.

Geogr. Verbr.: Europa, Nordafrika, gemäßigtes Asien bis Transbaikalien.

Sippenentw.: **S t a r k v a r i a b e l.**

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: L fq Alluvialwälder, Alluvialwiesen (Nordosteuropa). Hochstaudenfluren; *a z o n a l e* Rasen an Mergelsteilhängen usw. (Alpen).

QC-G. *lok.*: ± p feuchte Eschenwälder usw.

FA-G., QTA-G. *lok.*: ± p Auenvegetation; a z o n a l e Rasen feuchter Steilhänge usw.

PW-G. *lok.*: ± st fq Alluvialwälder.

Sek. LP-G., Pic-G.: 3, fq sekundäre Alluvialwiesen (nördl. Eurasien), frische Mähewiesen usw.

QC-G.: 3, ± fq Rasengesellschaften auf neutralen Böden, Hecken.

FA-G., QTA-G.: 3—4, fqq Hecken, frische bis feuchte Rasen; segetal m fq.

PW-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

Prim. p Ufergebüsche, Auenwälder an größeren Flüssen, in höheren Lagen Quellfluren, Hochstaudenfluren, Calamagrostis varia-Rasen steiler Mergelhänge (z. B. besonders üppig an der Rötifluh).

Sek. 3—4, fqq Hecken, frische bis feuchte Mähewiesen, m fq Weiden.

Eine sehr große, hemerophile Ausbreitung unter den Alluvialpflanzen besitzt ferner die im Cerastieto-Xerobrometum selten vorkommende *Saponaria officinalis* L.

*d) Alluvialarten mit mehr oder weniger starker Verbreitung auch in den regionalen Steppenwäldern und Wiesensteppen des PW-G. sowie in Trockenwäldern des Qp-G.*

**Agrimonia Eupatoria L. ●●● T**

Geogr. Verbr.: Gemäßigtes Eurasien, Nord- und Mittelamerika, Brasilien.

Sippenentw.: Stark variabel, in Sibirien ersetzt durch *A. asiatica* Juz.

*Synökologische Amplitude*  
(Eurasien)

**GSA.:**

Prim. QC-G.: ?

FA-G., QTA-G. *lok.*: ± st r Auenvegetation größerer Flüsse.

PW-G. *reg.*: L st fq Steppenwälder, Wiesensteppen. *lok.*: st fq Alluvialwälder.

Qp-G. *reg.*: L st fq Trockenwälder. *lok.*: L Auenwälder.

Sek. QC-G.: 3, ± st fq Waldränder, Mesobromion-Rasen.

FA-G., QTA-G.: 3—4 fq künstliche Waldlichtungen, Hecken, Mesobromion-Rasen.

PW-G.: 3, fq Alluvialwiesen, sekundäre Wiesensteppen.

**USG.:**

Prim. r Pineto-Molinietum littoralis, Kiefernwälder trockener Flußauen, Alluvialbrometum.

Sek. 3—4, fq Mesobromion, warme Waldränder, Waldlichtungen und Waldwege im Querceto-Carpinetum, Festuceto-Cynosuretum.

**Silaum Silaus Sch. u. Th.**

Geogr. Verbr.: Süd- und Mitteleuropa, Sibirien bis Altai.

Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. FA-G., QTA-G., PW-G. *lok.*: ± p Wassergräben, Kiesbänke der Flußalluvionen, lichte Wälder über wechselfeuchten Böden.

Sek. FA-G., QTA-G., PW-G.: 3, ± st fq Alluvial- und Sumpfwiesen; pseudohemerophob 2.

**USG.:**

Prim. r Gräben, Auengebüsche, Kiesbänke, Pineto-Molinietum litoralis.

Sek. 3, fq Molinia-Rietwiesen, Tetragonolobus-Molinietum litoralis, Wassergräben an Straßenrändern, m fq Colchiceto-Mesobrometum; pseudohemerophob 2.

*Succisa pratensis* Mönch

Geogr. Verbr.: Europa, Kaukasus, Westsibirien.

Sippenentw.: Wenig variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: st fq Verlandungs-, Flach- und Zwischenmoorgesellschaften, m fq Hochstaudenwälder.

QC-G. *lok.*: st fq Verlandungs-, Flach- und Zwischenmoorgesellschaften, Auenwälder.

FA-G., QTA-G. *lok.*: st fq wie im QC-G., ferner extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.); azonale Rasen wechselfeuchter Steilhänge.

PW-G. *reg.*: ± p Steppenwälder. *lok.*: st fq wie im FA-G. und QTA-G.

Sek. LP-G., Pic-G.: 3, fq sekundäre Flachmoore, Alluvialwiesen, frische Weiderasen usw.

QC-G.: 3, fq sekundäre Flachmoore; pseudohemerophob 2.

FA-G., QTA-G.: 3, fq Molinia-Rietwiesen, Gehängemoore usw.; pseudohemerophob 2.

PW-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

Prim. st fq Verlandungsgesellschaften, Flach- und Zwischenmoore, Hochmoorränder, kalkreiche Gehängemoore, Waldsümpfe, Pineto-Molinietum litoralis, Calamagrostis varia-Rasen.

Sek. 3, fq Molinia-Rietwiesen, Tetragonolobus-Molinietum litoralis, st fq Colchiceto-Mesobrometum, Festuceto-Cynosuretum, Caricetum Davallianae; in höhern Lagen Festuca rubra-Rasen, Nardus-Weiden usw.; pseudohemerophob 2.

*Senecio erucifolius* L.

Geogr. Verbr.: Süd-, Mittel- und Osteuropa, Kaukasus, Armenien, Sibirien.

Sippenentw.: Mäßig variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. Areal nur schwer feststellbar. p Röhrichte, Auengebüsche im Bereich des QTA-G. und FA-G., ± st fq regionale Trockenwälder des Qp-G., ± st fq Alluvialvegetation, Steppenwälder, Wiesensteppen des PW-G.

Sek. 3, L fq Sumpf- und Alluvialwiesen, wechselfeuchte Magerrasen, warme Waldränder; ruderal: Steinbrüche usw., im Bereich des FA-G., QTA-G., Qp-G. und PW-G.

**USG.:**

Prim. r Röhrichte, Weiden- und Erlengebüsche der Flußalluvionen, vielleicht *Pineto-Molinietum litoralis*.

Sek. 3, st fq *Molinia-Rietwiesen*, *Tetragonclobus-Molinietum litoralis*, warme Waldränder; ruderal: Steinbrüche usw.

Als weitere, besonders charakteristische Spezies dieser Gruppe kommen in unseren Aufnahmen selten auch *Carex tomentosa* L., *Serratula tinctoria* L., *Inula salicina* L. vor. In gewisser Hinsicht gehört auch *Orchis militaris* L. zu dieser Gruppe, wenigstens ist sie im Untersuchungsgebiet ähnlich verbreitet.

Zur Alluvialflora rechnet S t e r n e r (1922) auch *Campanula patula* L. Diese Art ist auf Alluvialwiesen z. B. des zentralen Rußland gemein; inwiefern sie auch in ursprünglicher Alluvialvegetation vorkommt, vermag ich nicht zu beurteilen; jedenfalls gedeiht sie dort primär in Laubmisch- und Fichtenmischwäldern. S t e r n e r rechnet sie in Südschweden zu den Anthropochoren, und auch in Mitteleuropa ist ihre Spontaneität wenig wahrscheinlich.

Wenn wir die synökologischen Amplituden der verschiedenen Alluvial- und Sumpfpflanzen überblicken, so finden wir bei den meisten ausgesprochene Breitgürtelareale, welche in ost-westlicher Richtung vom PW-G. oft bis in den QC-G. reichen, in nord-südlicher Richtung von den Nadelwald-G. bis in die Region der Steppenwälder des PW-G. und in den Qp-G. Dabei bleibt das synökologische Verhalten über weite Gebiete sich gleich. Es ist bemerkenswert, daß mehrere Arten auch in Felsfluren zu gedeihen vermögen wie z. B. *Galium boreale*. Ferner ist bei manchen Spezies auch die Ausbildung oreophiler Rassen charakteristisch, in den süd-mittel-europäischen Gebirgen z. B. von *Dianthus superbus*, *Cerastium caespitosum*, *Sanguisorba officinalis* und *Serratula tinctoria*. Die subalpinen Formen dieser weitverbreiteten Gesamtarten fehlen in den *Bromus erectus*-Wiesen vollständig, obwohl sie in den höheren Ketten des Juras teilweise vorkommen.

Das Verhalten der ganzen Artengruppe gegenüber den *Bromus erectus*-Wiesen ist sehr einheitlich. Alle bleiben im Untersuchungsgebiet beschränkt auf das frische Colchiceto-Mesobrometum oder das wechselfeuchte *Tetragonolobus-Molinietum litoralis*. Wir sehen

hierin wiederum eine deutliche Beziehung zwischen der Gesamtverbreitung und dem Vorkommen im engeren Untersuchungsgebiet. Auch wenn diese Arten in den Mesobromion-Rasen meistens nicht als charakteristisch gelten können, so sind sie in den genannten Ausbildungen auch keine zufälligen Begleiter. Ihr Vorhandensein oder Nichtvorhandensein steht in engem Zusammenhang mit den ökologischen Verhältnissen dieser Rasen, und bei der arealtypischen Betrachtung ihrer Artenkombination bilden sie einen wichtigen Bestandteil.

### 3. Azonale Arten der azidiphilen, boreal-boreomeridionalen Heidevegetation

Zu dieser Gruppe gehören die im Mesobromion zerstreut vorkommenden *Luzula multiflora*, *Calluna vulgaris* und *Antennaria dioeca*, deren Verbreitung wir aus Raumparsnis nicht näher betrachten können.

### 4. Azonale Arten der boreomeridionalen Sandflur- und Felsvegetation

Die Zahl und auch der soziologische Wert der Arten, deren ursprüngliche Standorte vorwiegend in Sandfluren (in den Gebirgen auch in Silikatfelsfluren) liegen, ist in den *Bromus erectus*-Wiesen ebenfalls gering.

#### Rumex Acetosella L.

Geogr. Verbr.: Gemäßigte Zone beider Hemisphären.

Sippenentw.: Stark variabel.

#### *Synökologische Amplitude*

(Eurasien)

#### GSA.:

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: L st fq azonale Silikatfelsfluren (Gebirge Mitteleuropas).

QC-G. *lok.*: st fq sandige Eichen-Birkenwälder, Corynephorum usw.

FA-G., QTA-G. *lok.*: p extraz. Sandfluren (QC-G. und PW-G.); azonale Silikatfelsfluren.

PW-G. *lok.*: ± p sandige Steppenwälder, Koeleria glauca-Sandsteppen.

Qp-G.: ?

Sek. LP-G., Pic-G.: 3, L fq sekundäre Initialstadien auf Silikatfels, azidiphile Trockenrasen usw. (Gebirge Mitteleuropas).

QC-G.: 3—4, fq sekundäre Genista-Sarothamnus-Heiden, Sandfluren usw.; segetal fq: azidiphile Ackerkrautgesellschaften; ruderal.

FA-G., QTA-G.: 3—4, ± st fq Trockenrasen; segetal ± fq: azidiphile Ackerkrautgesellschaften; ruderal.

PW-G.: ?, Ausmaß unsicher.

Qp-G.: 3, ± st fq Trockenrasen; segetal ± st fq: azidiphile Ackerunkrautgesellschaften.

**USG.:**

U. a n t h r. vielleicht r Teucrieto-Xerobrometum. In der Umgebung in Silikatfelsfluren (Vogesen) spontan.

Sek. 3, L st fq Cerastieto-Xerobrometum; ruderal ± st fq: Bahnhofareale, Kiesplätze; segetal L: azidiphile Ackerunkrautgesellschaften.

### Potentilla argentea L.

Geogr. Verbr.: Europa, Westasien, Nordamerika.

Sippenentw.: S t a r k v a r i a b e l. \*

#### *Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: L a z o n a l e Silikatfelsfluren (besonders Alpen).

QC-G. *lok.*: p Corynephorretum usw.

FA-G., QTA-G. *lok.*: ± st fq e x t r a z. Sandfluren (QC-G. und PW-G.); a z o n a l e Silikatfelsfluren.

PW-G. *lok.*: ± st fq sandige Steppenwälder und Koeleria glauca-Sandsteppen.

Qp-G.: 3, st fq Bromion-Rasen.

Sek. QC-G.: 3, ± st fq sekundäre Sandfluren; segetal ± st fq: azidiphile Ackerunkrautgesellschaften, ruderal.

FA-G., QTA-G.: 3, st fq Bromion- und Festucion vallesiacae-Rasen, ruderal.

PW-G.: ?, Ausmaß unsicher.

Qp-G.: 3, st fq Bromion-Rasen.

**USG.:**

U. a n t h r. vielleicht r Teucrieto-Xerobrometum. In der Umgebung in Silikatfelsfluren (Vogesen) spontan.

Sek. 3, p Cerastieto-Xerobrometum; in wärmeren Lagen ruderal: Wegränder, Bahndämme usw.

### Trifolium arvense L.

Geogr. Verbr.: Europa, Nordafrika, Nord- und Westasien, Kanaren.

Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l.

#### *Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. wie *Potentilla argentea*, PW-G. auch st fq regionale Wiesensteppen.

Sek. LP-G., Pic-G.: 3, L Trockenrasen; segetal: azidiphile Ackerunkrautgesellschaften.

QC-G.: 3, fq sekundäre Sandfluren; segetal fq: azidiphile Ackerunkrautgesellschaften.

FA-G., QTA-G.: 3, L st fq Bromion- und Festucion vallesiacae-Rasen; segetal L: azidiphile Ackerunkrautgesellschaften.

PW-G.: 3, L st fq sekundäre Steppenrasen; segetal: Ackerunkrautgesellschaften.

**USG.:**

U. a n t h r. vielleicht Teucrieto-Xerobrometum.

Sek. 3, p Xerobromion; segetal nur r.

*Hypochoeris radicata* L.

Geogr. Verbr.: Süd-, West- und Mitteleuropa (nördl. bis Mittelschweden, östl. bis Nowgorod).

Sippenentw.: Wenig variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. QC-G. *reg.*: p Querceto-Betuletum. *lok.*: fq Corynephorretum, Genista-Sarothamnus-Heiden; a z o n a l e Meeresstrandvegetation.

FA-G., QTA-G. *lok.*: p bis st fq extra z., azidiphile Kiefernwälder und Sandfluren (QC-G.); a z o n a l e Meeresstrandvegetation: z. B. Ammophiletum usw.

PW-G. *lok.*: st r azidiphile Steppenwälder, Sandsteppen.

Sek. QC-G.: 3, fqq Nardus-Galium saxatilis-Weiden usw.

FA-G., QTA-G.: 3, st fq Nardus-Weiden, Festuceto-Cynosuretum-Weiden, L Xerobromion und Festucion vallesiaceae-Rasen.

**USG.:**

U. a n t h r. vielleicht Querceto-Betuletum.

Sek. 3, st fq Nardus- und Festuceto-Cynosuretum-Weiden, Cytisus sagittalis-Genista tinctoria-Ass., m fq Meso- und Xerobromion.

Außer den genannten Arten müssen wir die primären Standorte von *Trifolium procumbens* L. und *Trifolium dubium* Sibth. in der Vegetation der Sandböden, Silikatfelsen und Dünen suchen. In noch viel höherem Maße als die vorigen Spezies sind *Sedum acre* und *Sedum mite* neben ihrem reichlichen Vorkommen auf Dünen und Sandböden eigentliche Felspflanzen. Die Verbreitung dieser Spezies nimmt eine intermediäre Stellung zwischen der Gruppe der azonalen Sandflurpflanzen und den azonalen Felspflanzen ein. Wir betrachten von *Sedum acre* und *Sedum mite* nur die synökologische Verbreitung im Untersuchungsgebiet und schließen diese beiden Arten samt *Sedum album* L. wegen der Vereinfachung der Arealtypenspektren in der Arbeit über die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen an die Gruppe der Sandpflanzen an.

*Sedum acre* L.

**USG.:**

Prim. st fq Felsspalten sonniger Flühe bis auf die Gipfel, Karrenfelder, vielleicht Flußkiesbänke, Alluvialbrometum.

Sek. 3, fq Mesobromion-Rasen (Randen), m fq Xerobromon-Rasen; ruderal besonders fq: Mauernkronen, Dächer; segetal L fq: basiphile Ackerunkrautgesellschaften (Randen).

USG.:

Sedum mite Gilib. ●●

Prim. st r Felsspalten sonniger Felshänge warmer Lagen, Laserpitium Siler-Bestände, vielleicht Alluvialbrometum.

Sek. 3, L fq Mesobromion-Rasen (Randen), m fq Teucrietio-Xerobrometum; ruderal st fq; segetal L fq: Ackerunkrautgesellschaften (Randen).

Die vergleichend chorologische Analyse der boreomeridionalen Sandflurelemente ergibt bei allen Arten ein mehr oder weniger deutliches, ost-westliches Verbreitungsgefälle. Dieses äußert sich nicht nur in der Auflockerung der Siedlungen im östlichen Europa, sondern auch im Vorkommen der einzelnen Spezies innerhalb der Vegetation. Die meisten primären Siedlungsmöglichkeiten findet die Mehrzahl dieser Arten im QC-G., und auch ihre sekundäre Ausbreitung ist dort besonders groß. Sie verhalten sich demnach etwa ähnlich wie die Arten der azidiphilen, atlantisch-subatlantischen Eichenwald- und Heideflora und wie die azonalen Spezies der azidiphilen, boreal-boreomeridionalen Heidevegetation.

Innerhalb der jurassischen *Bromus erectus*-Wiesen sind die einzelnen Arten ziemlich verschieden verbreitet, spielen aber beim arealtypischen Vergleich der Xerobromion-Rasen eine gewisse Rolle, da sie eindeutig das Cerastieto-Xerobrometum sandig-kiesiger Böden bevorzugen, wodurch gewisse, wenn auch geringe Beziehungen zum Corynephorion zum Ausdruck kommen.

### 5. Azonale, südeuropäisch-montan-mitteuropäische Rasenarten

Unter dieser Gruppe befinden sich zahlreiche, zum Teil auch aufbauende Arten der *Bromus erectus*-Wiesen. Die weitere Gliederung ist nur möglich, wenn wir neben der synökologischen Amplitude die einzelnen Arten auch innerhalb ihres weiteren Verwandtschaftskreises betrachten. Wir kommen dabei zur Unterscheidung der folgenden Untergruppen: Arten mit submediterran-mediterraner, bzw. mediterran-oreophiler Verwandtschaft und Ausbreitung, Arten mit subalpin-alpiner Verwandtschaft und Ausbreitung, Arten mit kontinentaler Verwandtschaft und Ausbreitung, Arten mit submediterran-mediterran-atlantischer Verwandtschaft und Ausbreitung.

a) Arten mit submediterran-mediterraner, bzw. mediterran-oreophiler Verwandtschaft und Ausbreitung

aa) Arten mit starker Häufung in den Alpen und Nachbargebirgen (Pyrenäen, Apennin, nördlicher Balkan)

Die Gesamtheit der folgenden Spezies bildet zusammen mit andern Arten, wie z. B. *Biscutella laevigata*, *Polygala Chamaebuxus* (im Mesobromion der Nordalpen fq), *Erica carnea* und *Carduus defloratus* (in wenigen Aufnahmen) ein gut umgrenztes Florenelement.

### Saponaria Ocymoides L.

Geogr. Verbr.: Gebirge von Südwesteuropa (nördl. bis Alpen, Jura, Karawanken).

Sippenentw.: Wenig variabel, nächste Verwandte in Südeuropa.

#### Synökologische Amplitude

(Schema Abb. 27)

#### GSA.:

Prim. VL-G. lok.: L Seslerietum, trockene Fels- und Schuttfluren.  
LP-G., Pic-G. lok.: L st fq azonale Trockenrasen, Schutt- und Felsfluren, Erica-Bergföhrenwälder.  
FA-G., QTA-G. lok.: L st fq azonale Schutt- und Felsfluren; extraz. Gariden (Qp-G.).  
Qp-G. (Qi-G.) lok.: ± fq Gariden, Schuttfluren.

Sek. VL-G.: hemerodiaphor.  
LP-G., Pic-G.: 2, L Trockenrasen; ruderal: sekundäre Initialstadien auf Schutt, Bahndämme usw.  
FA-G., QTA-G.: 2, Trockenrasen; ruderal: Bahndämme, Schutt.

#### USG.:

Prim. ± p Seslerieto-Festucetum glaucae, Sedum-Teucrium Botrys-Initialstadium, Kentranthus angustifolius-Scrophularia Hoppei-Ass., Sesleria-Rasen.

Sek. 2, ± st fq Teucrieto-Xerobrometum, ruderal.

### Coronilla vaginalis Lam.

Geogr. Verbr.: Alpen, Apenninen, Gebirge von Kroatien und Serbien.

Sippenentw.: Wenig variabel, nächste Verwandte mediterran.

#### Synökologische Amplitude

#### GSA.:

Prim. VL-G. lok.: st fq Seslerietum, Fels- und Schuttfluren.  
LP-G., Pic-G. lok.: st fq azonale Trockenrasen, Schutt- und Felsfluren, Erica-Bergföhrenwälder.  
FA-G., QTA-G. lok.: st fq azonale Trockenrasen, Felsfluren; L extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.).

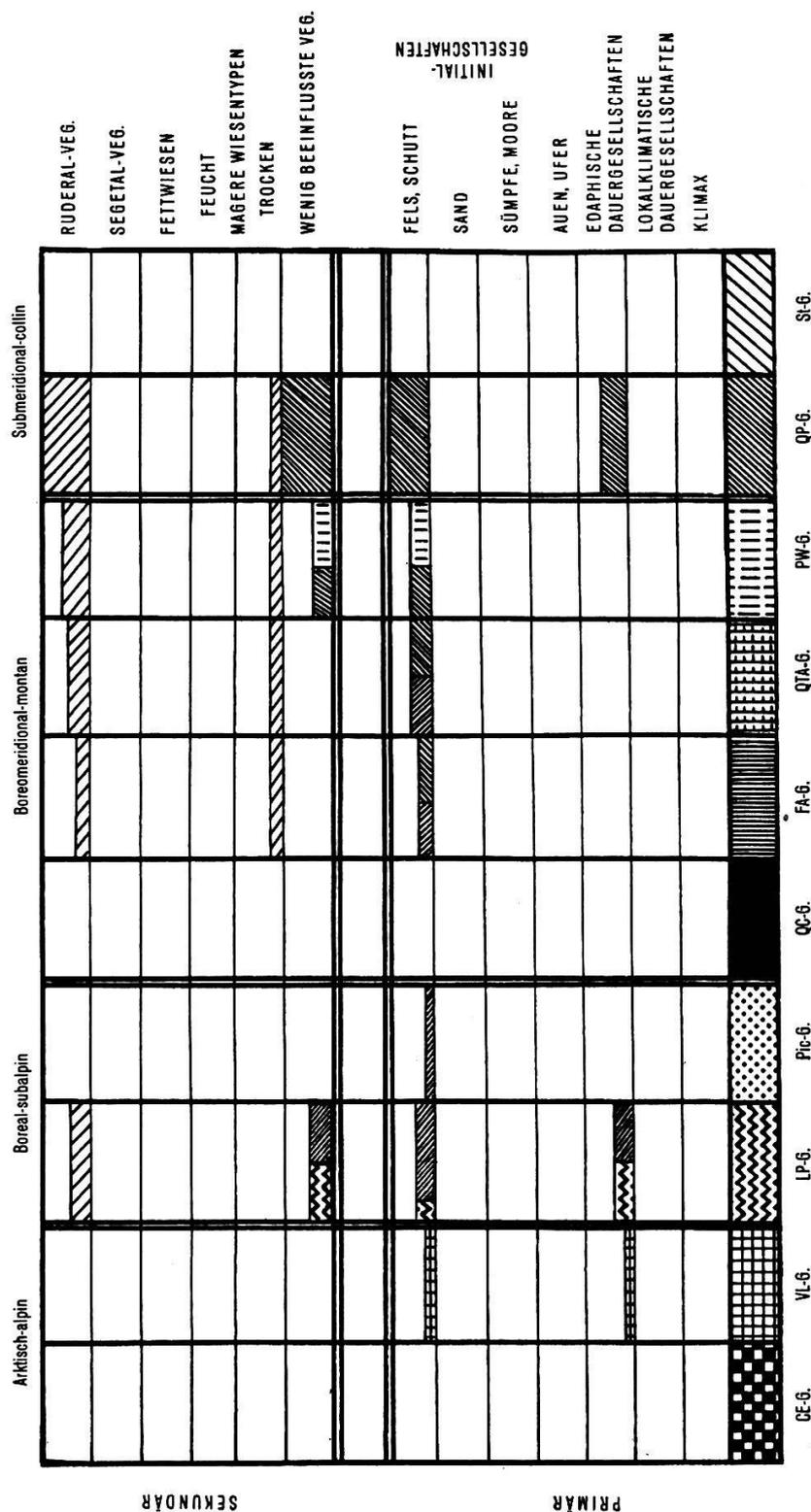


Abb. 27. *Saponaria Ocymoides*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer azonalen, südeuropäisch-montan-mitteleuropäischen Rasenpflanze mit submediterraner Verwandtschaft und Ausbreitung.

Qp-G. *lok.*: ± p Gariden, Felsfluren.  
MG-G. *lok.*: st fq Sesleria- und Festuca-Rasen.

- Sek. VL-G.: hemerodiaphor.  
LP-G., Pic-G.: 1—2, st fq sekundäre Sesleria-Rasen usw.  
FA-G., QTA-G.: 1, p bis st fq sekundäre Sesleria-Rasen, L Mesobromion-Weiden.  
Qp-G.: hemerodiaphor.  
MG-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

- Prim. ± st fq Kerneretum saxatilis, Seslerieto-Festucetum glaucae, Seslerieto-Semperviretum, Helianthemum canum-Bupleurum ranunculoides-Subass., m fq Pinetum Mugi jurassicum, Pinetum silvestris jurassicum.  
Sek. 2, ± fq Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, Teucrieto-Mesobrometum.

### Lathyrus heterophyllus L.

Geogr. Verbr.: Alpen, Mittelgebirge (nördl. bis Südschweden, östl. bis Westrußland).

Sippenentw.: Stark variabel, nächste Verwandte in Südeuropa.

#### *Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. Areal nicht vollständig feststellbar. st r vom Bereich des Qp-G. bis in den Bereich der Nadelwald-G.: Stipa Calamagrostis-Bestände, Rumicetum scutati, Pineto-Molinietum litoralis, Calamagrostidetum variae, Seslerieto-Semperviretum, Pionier auf Kalkfelsen.  
Sek. LP-G., Pic-G.: ± L 2—3, L st fq Hecken, sekundäre Initialstadien; L hemerophob.  
FA-G., QTA-G.: ± L —3, L st fq Bromion-Rasen, Steinbrüche, Schutt; L hemerophob.  
Qp-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

Vgl. hierzu die eingehenden Angaben S. 75/76.

### Globularia cordifolia L.

Geogr. Verbr.: Pyrenäen, Alpen, Jura, Apennin, Karpathen, nördl. Balkan.  
Sippenentw.: Mäßig variabel, nächste Verwandte in Südeuropa.

#### *Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. VL-G. *lok.*: fq Fels- und Schuttfluren, trockene Rasengesellschaften: Seslerieto-Semperviretum, Firmetum, Seslerietum usw.  
LP-G., Pic-G. *lok.*: fq azonale Fels- und Schuttfluren, Trockenrasen, Erica-Bergföhrenwälder.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: st fq azonale Fels- und Schuttfluren, Trockenrasen.  
Qp-G. *lok.*: p Felsfluren, Gariden.  
Sek. VL-G.: hemerodiaphor.  
LP-G., Pic-G.: 1—2, fq sekundäre Sesleria-Rasen usw.  
FA-G., QTA-G.: 1, p bis st fq sekundäre Sesleria-Rasen, L Mesobro-

mion-Rasen.

Qp-G.: Ausmaß unsicher.

**USG.:**

Prim. ± st fq wie *Coronilla vaginalis*.

Sek. 2, wie *Coronilla vaginalis*.

**Buphthalmum salicifolium L.**

Geogr. Verbr.: Alpen, Mittelgebirge, Westkarpathen, nördl. Balkan.

Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l, nächste Verwandte in Südeuropa.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: ± p bis st fq a z o n a l e Schutt- und Felsfluren, Trockenrasen: Seslerieto-Semperviretum, Festucetum pungentis usw. FA-G., QTA-G. *lok.*: L st fq a z o n a l e Schutt- und Felsfluren, Sesleria-, Calamagrostis varia-Rasen, L kalkreiche Gehängemoore usw. Qp-G. *reg.*: L Trockenwälder. *lok.*: L fq Schutt- und Felsfluren, Gariden.

Sek. LP-G., Pic-G.: ± L 3, L st fq Trockenrasen usw.

FA-G., QTA-G.: ± L 3, L st fq Mesobromion-Rasen, Molinia-Rietwiesen, Gehängemoore usw.

Qp-G.: ± L 3, L fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden.

**USG.:**

Prim. L st fq Pineto-Molinietum litoralis, m fq Pineto-Cytisetum nigricantis, Querceto-Lithospermetum, Sesleria-Rasen, in höheren Lagen r Laserpitium Siler-Bestände usw.

Sek. ± L 3, fqq Mesobromion-Rasen, sekundäre Föhrenforste, sekundäre Initialstadien auf Kalkschutt (Randen), fq Tetragonolobus-Molinietum litoralis (Aargauerjura), sonst p Colchiceto-Mesobrometum usw.; pseudohemerophob 2.

Es ist auffallend, wie verschieden die Areale dieser Spezies bisher beurteilt worden sind. In der Arealkunde von M e u s e l (1943) sind die eben erwähnten Arten unter einem «d e a l p i n e n» Element aufgezählt. Die schon besprochene Häufung gewisser Arten im Alpengebiet und die starke Auflockerung ihrer Siedlungen im nördlichen Alpenvorland waren bei der Definition des Begriffes «dealpin» maßgebend. Auf der Basis rein geographisch-topographischer Eigenschaften des Areals vereinigt M e u s e l unsere azonalen Fels-, Schutt- und Trockenrasenpflanzen südlicher Verwandtschaft mit völlig anderen Elementen. In der gleichen «dealpinen» Gruppe finden wir typisch submediterranean-montane Arten (z. B. *Anthyllis montana*), ferner Arten mit subalpin-alpinen oder borealen Verwandtschaftsbeziehungen und ganz anderer primärer Assoziationszugehörigkeit (z. B. *Tofieldia calyculata*, *Orchis Traunsteineri*, *Bel-*

*lidiastrum Micheli*) und sogar zonale Arten des FA-G. (z. B. *Cardamine trifolia*). Deshalb müssen wir auf eine Ausscheidung von dealpinen Elementen im Sinne von M e u s e l verzichten. Dagegen können wir innerhalb der einzelnen Gruppen der südeuropäisch-montan-mitteuropäischen Rasenflora zwischen Arten mit deutlicher Häufung im Alpengebiet und solchen mit größerer Verbreitung unterscheiden.

*bb) Arten mit größerer Verbreitung*

*Anthyllis vulneraria* L. ●●●

Geogr. Verbr.: Europa (bis Nordskandinavien), Kaukasus, Nordafrika, Vorderasien.

Sippenentw.: S t a r k v a r i a b e l \*, im USG. ssp. *eu-vulneraria* L. und ssp. *alpestris* (Kit.) Br.-Bl., Mannigfaltigkeitszentrum der Gattung mediterran.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. VL-G. *lok.*: st fq basiphile Trockenrasen (z. T. andere Rassen).  
LP-G., Pic-G. *lok.*: st fq a z o n a l e Trockenrasen über Kalkböden usw. (bis in das nordeuropäisch-boreale Teilgebiet des Pic-G., z. T. andere Rassen).  
QC-G. *lok.*: p a z o n a l e Vegetation von Kalkfelsfluren.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: st fq e x t r a z. Kiefernsteppenwälder (PW-G.); a z o n a l e Trockenrasen (vorwiegend ssp. *eu-vulneraria*).  
Qp-G. *lok.*: st fq Gariden, Shibljaks, Felsfluren.  
Qi-G. *lok.*: L ± st fq Gariguen, Macchien, Felsfluren (andere Rassen).
- Sek. VL-G.: 1, st fq magere, trockene Rasengesellschaften.  
LP-G., Pic-G.: 2—3, fq frische bis trockene Rasen.  
QC-G.: 3, st fq Bromion-Rasen basischer Böden.  
FA-G., QTA-G.: 3, fqq Bromion- und Festuca rubra-Rasen.  
Qp-G.: 2, st fq sekundäre Gariden, Shibljaks.  
Qi-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

- Prim. ssp. *eu-vulneraria* p bis st fq Pineto-Cytisetum nigricantis, Pinetum silvestris jurassicum, Pineto-Molinietum litoralis, Sesleriето-Festucetum glaucae, Sesleriето-Semperviretum usw.  
ssp. *alpestris* in höhern Lagen p Leontodonteto-Anthyllidetum, Sesleriето-Semperviretum, Pinetum Mugi jurassicum.
- Sek. 3, fqq Mesobromion, m fq Xerobromion, Festuceto-Cynosuretum, Festuca rubra-Mähewiesen, Sesleriето-Semperviretum sanguisorbetum, in höhern Lagen z. T. ssp. *alpestris*.

*Hippocrepis comosa* L. ●●

Geogr. Verbr.: Süd-, West- und Mitteleuropa.

Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l, nächste Verwandte mediterran.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. wie die Gesamtart *Anthyllis vulneraria*, VL-G. m fq.

Sek. wie die Gesamtart *Anthyllis vulneraria*, doch überall fq als Pionier auf sekundären Kalkröhböden.

**USG.:**

Prim. st fq Kiefernsteppenwälder, Kerneretum saxatilis, Seslerieto-Festucetum glaucae, Seslerieto-Semperviretum, Pinetum Mugi jurassicum, Flußkies, Kalkschutthalden usw.

Sek. 3, fqq Mesobromion, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, m fq Xerobromion, Festuca rubra-Rasen; fq Pionier auf Kalkschutt und in Steinbrüchen.

*Lotus corniculatus* L.

Geogr. Verbr.: Europa (bis Nordskandinavien), Nordafrika, gemäßigtes Asien.

Sippenentw.: Stark variabel, Mannigfaltigkeitszentrum in den Gebirgen Süd- und Mitteleuropas, im USG. var. *arvensis* (Pers.) Ser. und var. *hirsutus* (Koch) u. a.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. VL-G. *lok.*: st fq frische bis trockene Rasengesellschaften (z. T. andere Rassen).

LP-G., Pic-G. *lok.*: st fq extraz. Rasen (VL-G.); azonale Rasen: Ferrugineetum, Calamagrostidetum variae usw., vorwiegend var. *arvensis*.

QC-G. *lok.*: fq Dünen, Sandfluren; azonale Vegetation von Kalkfels usw.

FA-G., QTA-G. *lok.*: p extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.); azonale Trockenrasen, Flußalluvionen, Gehängemoore (vorwiegend var. *arvensis*); L extraz. Trockenbuschgesellschaften (Qp-G., var. *hirsutus*).

Qp-G. *lok.*: st fq Gariden, Shiblücks, lichte Trockenwälder (var. *hirsutus*).

Sek. VL-G.: 2—3, fq besonders Festucetum rubrae usw.

LP-G., Pic-G.: 3, fqq frische Fett- und Magerwiesen.

QC-G.: 3, fqq Fett- und Magerwiesen.

FA-G., QTA-G.: 3, fqq Fett- und Magerwiesen.

Qp-G.: 3, fq sekundäre Gariden und Shiblücks.

**USG.:**

Prim. var. *arvensis* st fq Kiefernsteppenwälder, besonders Pineto-Molinietum litoralis, Flußkies, Gehängemoore, in höhern Lagen Calamagrostis varia-Rasen, Festuca amethystina-Seslerieto-Semperviretum schattiger Mergelsteilhänge usw.

var. *hirsutus* st r Querceto-Buxetum, Teucrietum-Xerobrometum.

Sek. var. *arvensis* 3, fqq Mesobromion-Wiesen, Festuca-rubra-Rasen, Arrhenatheretum- und Trisetetum-Fettwiesen usw.

var. *hirsutus* 2, Xerobromion; pseudohemerophob 2.

## Helianthemum nummularium Mill.

Geogr. Verbr.: Süd- West- und Mitteleuropa, Vorderasien.

Sippenentw.: Stark variabel\*, im USG. ssp. *nummularium* (L.), ●● ssp. *ovatum* (Viv.) ●●● und ssp. *grandiflorum* (Scop.). Nächste Verwandte in Südeuropa.

### Synökologische Amplitude

#### GSA.:

Prim. VL-G. *lok.*: st fq frische bis trockene Rasengesellschaften (vorwiegend ssp. *grandiflorum*).

LP-G., Pic-G. *lok.*: st fq extraz. Rasen (VL-G.); azonale Trockenrasen, Erica-Bergföhrenwälder usw. (ssp. *grandiflorum* und *ovatum* u. a.)

FA-G., QTA-G. *lok.*: st fq extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.) und Gariden (Qp-G.); azonale Trockenrasen usw. (vorwiegend ssp. *ovatum*, L ssp. *nummularium* u. a.).

Sek. VL-G.: 1, st fq magere, trockene Rasengesellschaften.

LP-G., QTA-G.: 2—3, fq Trockenrasen.

QC-G.: 3, st fq Bromion-Rasen basischer Böden.

FA-G., QTA-G.: 3, fq Festuca rubra-Rasen, Bromion- und Festucion vallesiacaе-Rasen.

Qp-G.: 3, ± fq sekundäre Gariden, Shibljaks.

#### USG.:

Prim. ssp. *ovatum* st fq Kerneretum saxatilis, Seslerieto-Festucetum glaucae, Kiefernsteppenwälder, besonders Pinetum Mugi jurassicum, Kiesalluvionen; in höhern Lagen Seslerieto-Semperviretum.

ssp. *nummularium* r Teucrieto-Xerobrometum, Sedum-Teucrium Botrys-Initialstadium, Seslerieto-Festucetum glaucae.

ssp. *grandiflorum* p in höhern Lagen Seslerieto-Semperviretum, Pinetum Mugi jurassicum.

Sek. ssp. *ovatum* 3, fq Bromion-Rasen, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, m fq Festuca rubra-Rasen.

ssp. *nummularium* 2, st r Xerobromion.

ssp. *grandiflorum* 2, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum.

## Galium pumilum Murr.

Geogr. Verbr.: West- und Mitteleuropa.

Sippenentw.: Stark variabel\*, im USG. ssp. *vulgatum* (Gaud.) Sch. u. Th. und ssp. *anisophyllum* Vill.

### Synökologische Amplitude

#### GSA.:

Prim. Areal nicht völlig feststellbar. Gesamtart von den extraz. Trockenbuschgesellschaften (Qp-G) und extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.) im Bereich der Laubwaldgürtel (QC-G., FA-G., QTA-G.), durch die Nadelwaldgürtel bis in den Bereich des VL-G. und CE-G. verbreitet.

Sek. ssp. *vulgatum* 3, st fq Mesobromion-Rasen, Festuca rubra-Rasen, Nardus-Weiden im Bereich des QC-G., FA-G., QTA-G. usw.

ssp. *anisophyllum* 2, st fq Seslerietum, Seslerieto-Semperviretum usw. im Bereich des LP-G., Pic-G. und CE-G.

**USG.:**

- Prim. ssp. *vulgatum* p Kerneretum saxatilis, Pinetum silvestris jurassicum, Seslerieto-Fagetum, Querceto-Buxetum, Flußkies usw.  
ssp. *anisophyllum* p bis st fq besonders in höhern Lagen Kerneretum saxatilis, Seslerieto-Semperviretum, Pinetum Mugi-jurassicum.
- Sek. ssp. *vulgatum* 3, fq Mesobromion-Rasen, Cytisus sagittalis-Genista tinctoria-Ass., Nardetum. Festuceto-Cynosuretum, Festuca rubra-Mähewiesen.  
ssp. *anisophyllum* 2—3, fq Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, auch in Übergängen zum Teucrieto-Mesobrometum.

**Scabiosa Columbaria L. ● ●**

Geogr. Verbr. Europa (fehlt Arktis), Kaukasus, Nordwestafrika.  
Sippenentw.: Stark variabel, Mannigfaltigkeitszentrum in Südeuropa.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. VL-G. lok.: st r Sesleria-Rasen (meist *Scabiosa lucida*).  
LP-G., Pic-G. lok.: p azonale Rasen: Seslerietum, Calamagrostidetum variae usw.  
QC-G. lok.: p bis st r azonale Felsfluren, Trockenrasen.  
FA-G., QTA-G. lok.: p bis st fq extraz. Trockenbuschgesellschaften (Qp-G.), extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.); azonale Trockenrasen (Seslerietum, Molinietum litoralis), Kiesalluvionen usw.  
Qp-G. lok.: st fq Gariden, Shiblaks (meist *Scabiosa gramuntia* u. a.).
- Sek. VL-G.: hemerodiaphor.  
LP-G., Pic-G.: 2, p bis st fq Trockenrasen.  
QC-G.: 3, st fq Bromion-Rasen basischer Böden.  
FA-G., QTA-G.: 3, fq Mesobromion, m fq Xerobromion.  
Qp-G.: 3, fq Bromion-Rasen, sekundäre Gariden (andere Rassen).

**USG.:**

- Prim. p bis st fq Pineto-Molinietum litoralis, Pineto-Cytisetum nigricantis, Pinetum silvestris jurassicum, Flußkies; in höheren Lagen Calamagrostidetum variae, Festuca amethystina-Seslerieto-Semperviretum, Mugeto-Molinietum litoralis usw.
- Sek. 3, fq Mesobromion-Rasen, Festuceto-Cynosuretum, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, m fq Festuca rubra-Mähewiesen, Arrhenatheretum usw.

**Carlina acaulis L.**

Geogr. Verbr.: Pyrenäen, Alpen, Mittelgebirge, Balkan, Mittelrußland.  
Sippenentw.: M ä s s i g v a r i a b e l, Mannigfaltigkeitszentrum der Gattung mediterran.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. VL-G. lok.: p Seslerietum, Seslerieto-Semperviretum usw.  
LP-G., Pic-G. lok.: p azonale Erica-Bergföhrenwälder, Sesleria-Rasen, Calamagrostis varia-Rasen usw.  
FA-G., QTA-G. lok.: p extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.): azonale Sesleria- und Calamagrostis varia-Rasen usw.

Sek. VL-G.: 2, ± st fq Festuca rubra-Weiden usw.  
LP-G., Pic-G.: 3, fq Festuca rubra-Weiden, Seslerieto-Semperviretum.  
FA-G., QTA-G.: 3, st fq sekundäre Föhrenforste, Mesobromion-Rasen, Festuceto-Cynosuretum-Weiden.

**USG.:**

Prim. p Pinetum silvestris jurassicum, Pineto-Cytisetum nigricantis, Pineto-Molinietum litoralis, Calamagrostidetum variae, Seslerieto-Semperviretum, Laserpitium Siler-Bestände usw.

Sek. 3, fq Festuceto-Cynosuretum, Nardetum, Cytisus sagittalis-Genista tinctoria-Ass., Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, m fq Festuca rubra-Mähewiesen, Mesobromion-Wiesen.

Im Gegensatz zu den Arten mit stärkerer Bindung an die Alpen und Nachbargebirge sind die letzteren Spezies weiter verbreitet und in ganze Sippenschwärme aufgegliedert. Damit stimmt auch ihre bedeutend stärkere Ausbreitung in sekundären Halbkulturpflanzengesellschaften überein.

*b) Arten mit subalpin-alpiner Verwandtschaft und Ausbreitung*

Im Gegensatz zu den vorigen Spezies fehlen die folgenden Arten im Bereich des Qp-G. und bevorzugen mesophile, vielfach schattige, ja sogar feuchte Standorte (vgl. hierzu die graphischen Schemata von *Saponaria Ocymoides* und *Tofieldia calyculata*, Abb. 27 und 28). Trotz diesen bedeutsamen Unterschieden finden wir charakteristische Übergänge zwischen der Verbreitungsweise dieser beiden Gruppen. So besitzt z. B. *Sesleria coerulea* ein ausgesprochenes Verbreitungszentrum in der subalpinen und untern alpinen Stufe der Alpen, geht aber andererseits reichlich bis in die Trockenrasen des Qp-G. und zeigt zudem recht deutliche Verwandtschaftsbeziehungen zu mediterranen Oreophyten des MG-G.

*aa) Arten mit starker Häufung in den Alpen und Nachbargebirgen (Pyrenäen, Apennin, nördlicher Balkan)*

*Sesleria coerulea* Ard.

Geogr. Verbr.: Pyrenäen, Alpen, nördl. Apennin, Mittelgebirge, sonst p.  
Sippenentw.: *M ä ß i g v a r i a b e l*, Mannigfaltigkeitszentrum der Gattung in den Gebirgen Südeuropa.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. CE-G., VL-G. *lok.*: fq Felsfluren, basiphile Trockenrasen: Seslerietum, Seslerieto-Semperviretum usw.

LP-G., Pic-G. *lok.*: fq extra z. Rasen (VL-G.); a z o n a l e Rasen.  
QC-G. *lok.*: p a z o n a l e Vegetation von Kalkfelsen, Flachmoore.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: st fq Kalkfelsfluren, Trockenrasen (Seslerio-  
Festucion), L Quellfluren, Gehängemoore.  
Qp-G. *lok.*: L st fq Felsfluren, Gariden, Shibljaks.

Sek. CE-G., VL-G.: hemerodiaphor.  
LP-G., Pic-G.: 3, fq Trockenrasen.  
QC-G.: L st fq Trockenrasen, Flachmoore.  
FA-G., QTA-G.: 2, st fq Bromion-Rasen (Mitteleuropa); Alvartriften,  
Laubwiesen (Nordeuropa).  
Qp-G.: 2, L st fq sekundäre Gariden, Shibljaks.

**USG.:**

Prim. fq bestandbildend im Seslerieto-Semperviretum, Seslerieto-Festuce-  
tum glaucae, Pinetum Mugi jurassicum und Seslerieto-Fagetum, m  
fq Kerneretum saxatilis, Querceto-Lithospermetum, Pineto-Cytisetum  
nigricantis usw.

Sek. 3, fqq in höhern Lagen Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum,  
m fq in tiefern Lagen Teucrieto-Mesobrometum, Teucrieto-Xerobro-  
metum.

### *Tofieldia calyculata* Wahlenb.

Geogr. Verbr.: Pyrenäen, Alpen, Karpathen, sonst r, östl. bis Rußland.

Sippenentw.: Wenig variabel, nächste Verwandte boreal oder ark-  
tisch-alpin.

#### *Synökologische Amplitude*

(Schema Abb. 28)

**GSA.:**

Prim. VL-G., CE-G. *lok.*: st fq kalkreiche Quellfluren, frische bis trockene  
Rasengesellschaften: Firmetum, Seslerieto-Semperviretum, Ferrugi-  
neetum usw.

LP-G., Pic-G. *lok.*: st fq Quellfluren, Bergföhrenwälder usw.; e x t r a z.  
Rasen (VL-G.) und a z o n a l e Rasen (besonders wechselfeuchte  
Mergelsteilhänge).

FA-G., QTA-G. *lok.*: p a z o n a l e Rasen, Gehängemoore: Caricetum  
Davallianae, Eriophoretum usw. Molinia litoralis-Rasen.

Sek. VL-G.: 1—2, st fq Quellfluren, frische Magerrasen.

LP-G., Pic-G.: 2, st fq Quellfluren, Gehängemoore usw.

FA-G., QTA-G.: 2, L st fq Gehängemoore, Molinia-Rietwiesen, wech-  
selfeuchte Bromion-Rasen usw.; pseudohemerophob 2.

**USG.:**

Prim. ± st fq Festuca amethystina-Seslerieto-Semperviretum, Calamagrostis  
varia-Rasen, Molinietum litoralis, Schoenetum, Caricetum Davallianae,  
Uferkies von Seen usw.

Sek. 3, L fq Gehängemoore, Tetragonolobus-Molinietum litoralis, Molinia-  
Rietwiesen, r Colchiceto-Mesobrometum; pseudohemerophob 2.

### *Thesium alpinum* L.

Geogr. Verbr.: Gebirge von Süd- und Mitteleuropa, Kaukasus.

Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l.

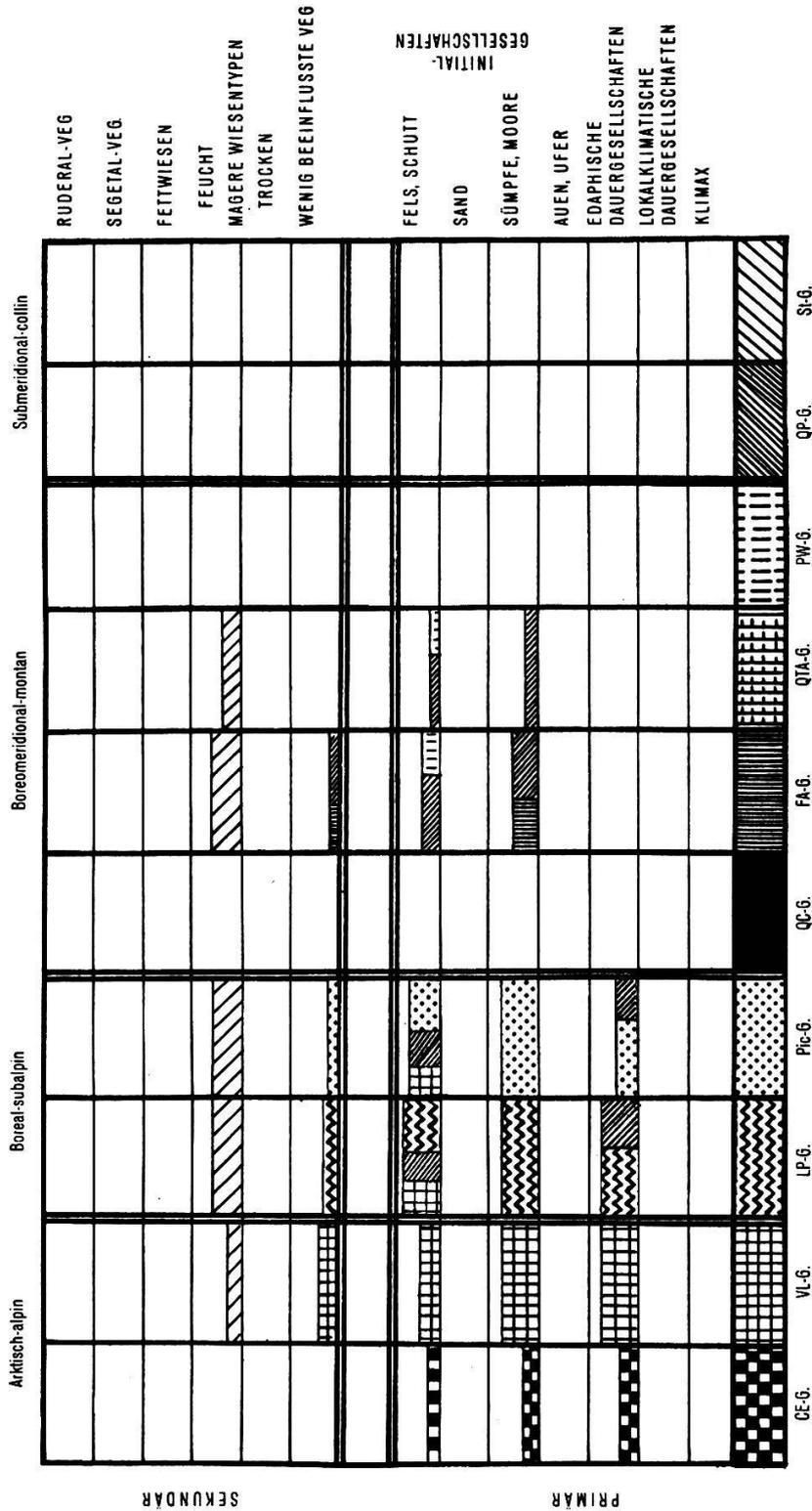


Abb. 28. *Tofieldia calyculata*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer azonalen, südeuropäisch-montan-mittleuropäischen Rasenpflanze mit borealer Verwandtschaft und subalpin-alpiner Ausbreitung.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. VL-G. *lok.*: st fq frische bis trockene Rasengesellschaften: Seslerieto-Semperviretum, Ferrugineetum, Festucetum violaceae, Firmetum usw.  
LP-G., Pic-G. *lok.*: st fq extraz. Rasen (VL-G.); azonale Felsfluren, Erica-Bergföhrenwälder.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: p azonale Sesleria-Rasen, Kiesalluvionen, schattige Felsfluren.
- Sek. VL-G.: 1, st fq frische bis trockene Rasengesellschaften, besonders Weiderasen.  
LP-G., Pic-G.: 2, st fq frische bis trockene Rasen, auch Nardus-Weiden.  
FA-G., QTA-G.: 1, L Mesobromion-Rasen.

**USG.:**

- Prim. st fq Kerneretum saxatilis, Caricetum brachystachidis, Seslerieto-Semperviretum, Pinetum Mugi jurassicum, Karrenfelder, in tieferen Lagen p bis st r Seslerieto-Festucetum glaucae, Pinetum silvestris jurassicum.
- Sek. 2--3, fq Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, p Teucrietum-Mesobrometum, r Xerobromion.

*Rhinanthus angustifolius* Gmel.

Geogr. Verbr.: Alpen, Schwarzwald, Vogesen, Jura.

Sippenentw.: Stark variabel\*, Kleinart innerhalb eines sehr vielgestaltigen Formenkreises mit Mannigfaltigkeitszentrum in den Alpen.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. Areal nur schwer feststellbar. Zentrum in der subalpinen Stufe der Alpen.
- Sek. 2, L st fq Magerrasen auf wechselfeuchten Böden im Bereich des QTA-G., FA-G., Pic-G., LP-G.

**USG.:**

- Prim. L st fq Pineto-Molinietum litoralis.
- Sek. ± L 3, fq sekundäre Föhrenforste, Thesieto bavari-Mesobrometum (Randen); L Tetragonolobus-Molinietum litoralis; pseudohemerophob 2.

*Crepis alpestris* Tausch

Geogr. Verbr.: Ostalpen, östlicher Jura, Illyrische Gebirge.

Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. VL-G. *lok.*: L st fq Seslerietum, Kalkschutthalden usw.  
LP-G., Pic-G. *lok.*: L st fq Seslerietum, Felsfluren, Kalkschutthalden, Erica-Bergföhrenwälder, Kiesalluvionen.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: L st fq extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.); azonale Trockenrasen, Kiesalluvionen usw.

Sek. VL-G.: hemerodiaphor.  
LP-G., Pic-G.: 1—2, L st fq Trockenrasen, sekundäre Initialstadien auf Kalkschutt usw.  
FA-G., QTA-G.: 2, L st fq Mesobromion-Rasen, m fq Xerobromion.

**USG.:**

U. a n t h r. In der Umgebung in Sesleria-Rasen extremer Steilhänge (Rauhe Alb) spontan.

Sek. 3, L st fq Mesobromion-Wiesen, Brachypodium-Föhrenforste (Randen); pseudohemerophob 2.

Zu dieser Gruppe gehören ferner die im Mesobromion des Juras seltenen *Calamagrostis varia* Host, *Gymnadenia odoratissima* Rich. und *Bellidiastrum Michellii* Cass.

*bb) Arten mit größerer Verbreitung*

*Carex ornithopoda* Willd.

Geogr. Verbr.: Gebirge Süd- und Mitteleuropas, im Norden m fq, Kleinasien.  
Sippenentw.: W e n i g v a r i a b e l, nächste Verwandte alpin.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. VL-G. *lok.*: st fq Trockenrasen, Felsfluren.  
LP-G., Pic-G. *lok.*: st fq a z o n a l e Sesleria-Rasen, Erica-Bergföhrenwälder, Felsfluren usw.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: st fq Sesleria-Buchenwälder; e x t r a z. Kiefernsteppenwälder (PW-G.); e x t r a z. Trockenbuschgesellschaften (Qp-G.); a z o n a l e Trockenrasen, Felsfluren, Kiesalluvionen.

Sek. VL-G.: 1—2, st fq trockene Magerrasen.  
LP-G., Pic-G.: 2, st fq trockene Magerrasen, Gehängemoore.  
FA-G., QTA-G.: 2, L st fq Mesobromion-Wiesen, Molinia-Rietwiesen, Gehängemoore; pseudohemerophob 2.

**USG.:**

Prim. st fq Kerneretum saxatilis, Caricetum brachystachidis, Seslerieto-Semperviretum, Seslerieto-Fagetum, Pinetum Mugi jurassicum, Pinetum silvestris jurassicum, Quercetum sessiliflorae, m fq Querceto-Lithospermetum, Seslerieto-Festucetum glaucae usw.

Sek. 2, st fq Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, L st fq Mesobromion-Rasen (besonders Randen), sekundäre Föhrenforste, Waldwege, Kahlschläge, m fq Gehängemoore; pseudohemerophob 1.

*Polygala amarella* Crantz

Geogr. Verbr.: Europa (von den Gebirgen des nördl. Medit. geb. bis Mittelekandinavien).

Sippenentw.: S t a r k v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: st fq a z o n a l e Rasen, Gehängemoore: Caricetum Davallianae, Eriophoretum usw.; Trockenrasen: Seslerietum, Erica-Föhrenwälder.

FA-G., QTA-G. *lok.*: st fq Sesleria-Buchenwälder, e x t r a z. Kiefernsteppenwälder (PW-G.), e x t r a z. Trockenbuschgesellschaften (Qp-G.); a z o n a l e Rasen.

Sek. LP-G., Pic-G.: 2, st fq trockene Magerrasen, Gehängemoore.  
FA-G., QTA-G.: 2, ± st fq Mesobromion-Wiesen, Molinia-Rietwiesen, Gehängemoore usw.

**USG.:**

Prim. st fq Pinetum Mugi jurassicum, Caricetum brachystachidis, Seslerieto-Semperviretum, Gehängemoore, in tieferen m fq Pinetum silvestris jurassicum, Pineto-Molinietum litoralis, r Querceto-Lithospermetum, Seslerieto-Fagetum.

Sek. 2, st fq Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, Gehängemoore, L Mesobromion-Rasen (z. B. Randen); pseudohemerophob 2.

*Gentiana ciliata* L. T

Geogr. Verbr.: Süd- und Mitteleuropa, Kaukasus, Orient.

Sippenentw.: W e n i g v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: ± p a z o n a l e Rasen an Mergelsteilhängen: Calamagrostidetum variaae, Ferrugineetum usw. Pionier auf Mergelrohböden, m fq Alnus viridis-Gebüsch.

FA-G., QTA-G. *lok.*: p b i s s t r a z o n a l e Rasen an Mergelsteilhängen, besonders Molinietum litoralis usw.

Sek. LP-G., Pic-G.: 3, st fq magere frische bis trockene Weiden: Seslerieto-Semperviretum, Festuca rubra-Rasen; pseudohemerophob 1.

FA-G., QTA-G.: 3, ± st fq magere Weiden: Mesobromion, Festuceto-Cynosuretum; pseudohemerophob 2.

**USG.:**

Prim. p b i s s t r Pineto- und Mugeto-Molinietum litoralis, Festuca amethystina-Seslerieto-Semperviretum, Leontodonteto-Anthyllidetum.

Sek. 3, st fq Festuceto-Cynsuretum, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, m fq Mesobromion, besonders Tetragonolobus-Molinietum litoralis; pseudohemerophob 2.

*Gentiana germanica* Willd. ● ● T

Geogr. Verbr.: West- und Mitteleuropa, Schweden.

Sippenentw.: S t a r k v a r i a b e l \*, Kleinart innerhalb eines sehr vielgestaltigen Formenkreises mit Mannigfaltigkeitszentrum in den Alpen, im USG. ssp. *eu-germanica* Br.-Bl.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. Areal nicht vollständig feststellbar. ssp. *germanica* p a z o n a l e Rasen: Calamagrostis varia-Rasen, Molinietum litoralis, Caricetum

ferrugineae, Sesleria-Rasen schattiger Hänge, Flachmoore im Bereich des QC-G., QTA-G., Pic-G., LP-G.

- Sek. LP-G., Pic-G.: 3, fq besonders beweidete Magerrasen: Festucetum rubrae.  
FA-G., QTA-G.: 2—3, st fq magere Festuceto-Cynosuretum-Weiden, Mesobromion-Rasen, Molinia-Rietwiesen; pseudohemerophob 2.  
QC-G.: 3, ± st fq Mesobromion-Rasen basischer Böden.

**USG.:**

- Prim. st r Pineto-Molinietum litoralis, Seslerieto-Semperviretum schattiger Mergelsteilhänge, Gehängemoore.  
Sek. 3, in höhern Lagen fq Festuca rubra-Weiden, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum; in tiefern Lagen m fq Molinia-Rietwiesen, Mesobromion; pseudohemerophob 2.

### Euphrasia Rostkoviana Hayne

Geogr. Verbr.: Mitteleuropa (von Frankreich bis Russland, von Norditalien bis nach Südkandinavien).

Sippenentw.: **S t a r k v a r i a b e l**, Mannigfaltigkeitszentrum der Gattung in der boreal-subalpinen und arktisch-alpinen Gürtelserie.

#### *Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. VL-G. *lok.*: st fq Quellfluren, frische Rasen.  
LP-G., Pic-G. *lok.*: st fq **a z o n a l e** Rasen: besonders Flachmoore, Quellfluren, Kiesalluvionen.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: **p a z o n a l e** Flachmoore, Kiefernwälder über wechselfeuchten Mergelböden usw.  
Sek. VL-G.: 2, st fq magere Festuca rubra-Weiden usw.  
LP-G., Pic-G.: 3, fq Magerweiden, Flachmoore.  
FA-G., QTA-G.: 3, fq Festuca rubra-Rasen, Mesobromion-Rasen, Molinia-Rietwiesen, Gehängemoore.

**USG.:**

- Prim. st r Pineto-Molinietum litoralis, Flach- und Zwischenmoore, Seslerieto-Semperviretum, Calamagrostidetum variae.  
Sek. 3, fq Festuca rubra-Rasen, m fq Trisetetum flavescens, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum; in tieferen Lagen Molinia-Rietwiesen, Colchiceto-Mesobrometum, Tetragonolobus-Molinietum litoralis.

### Cirsium acaule Scop. T

Geogr. Verbr.: Süd-, West- und Osteuropa, p bis Westasien.

Sippenentw.: **W e n i g v a r i a b e l**.

#### *Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. VL-G. *lok.*: p bis st fq frische bis trockene Magerrasen.  
LP-G., Pic-G. *lok.*: **p a z o n a l e** Trockenrasen, Erica-Bergföhrenwälder.

QC-G. *lok.*: ?

FA-G., QTA-G. *lok.*: p extra z. Kiefernsteppenwälder (PW-G.);  
azonale Sesleria-Rasen, Alluvionen.

PW-G. *reg.*: L Steppenwälder. *lok.*: L Hügelsteppen.

Sek. VL-G.: 2—3, st fq besonders Magerweiden.

LP-G., Pic-G.: 3, fq magere Festuca rubra-Weiden, m fq. Nardus-Weiden usw.

QC-G.: 3, st fq Mesobromion-Rasen, Festuceto-Cynosuretum-Weiden.

FA-G., QTA-G.: 3, fq Mesobromion-Rasen, Festuceto-Cynosuretum-Weiden.

PW-G.: ?, Ausmaß unsicher, wahrscheinlich hemerophob.

**USG.:**

Prim. p bis st fq Sesleriето-Semperviretum, Pinetum Mugi jurassicum, Karrenfelder, in tieferen Lagen Pineto-Molinietum litoralis, auf Flußkies usw

Sek. 3, fq Festuceto-Cynosuretum, Cytisus sagittalis-Genista tinctoria-Ass., Sesleriето-Semperviretum sanguisorbetosum, Mesobromion-Rasen.

### Leontodon hispidus L.

Geogr. Verbr.: Europa (vom nördl. Medit. geb. bis Mittelskandinavien, Kaukasus, Kleinasien, Persien).

Sippenentw.: Stark variabel, Mannigfaltigkeitszentrum in den Alpen, im USG. var. *vulgaris* (Koch) Hayek, var. *glabratus* (Koch) Bischoff, var. *hyoseroides* (Welw.) Beck.

#### *Synökologische Amplitude*

(GSA. Gesamtart)

**GSA.:**

Prim. VL-G. *lok.*: st fq Schuttfluren, frische bis trockene Rasengesellschaften: Festucetum rubrae, Sesleriето-Semperviretum usw.

LP-G., Pic-G. *lok.*: st fq azonale Felsfluren, Pionierstadien an Mergelsteilhängen, Kiesalluvionen, Sesleria-Rasen usw.

FA-G., QTA-G. *lok.*: p azonale Molinia litoralis-Rasen, Pionier an Mergelsteilhängen, Alluvionen usw.

Sek. VL-G.: 3, fq magere und fette Weiderasen.

LP-G., Pic-G.: 3, fq Trisetetum flavescens, Festuca rubra-Rasen usw.

FA-G., QTA-G.: 3, fq Arrhenatheretum, frische Mesobromion- und Festuca rubra-Rasen.

**USG.:**

Prim. var. *vulgaris*, *glabratus* und *hyoseroides* p Pineto- und Mugeto-Molinietum litoralis, oft bestandbildend im Leontodonteto-Anthyllidetum, Kiesalluvionen.

Sek. var. *vulgaris* 3, fqq Arrhenatheretum, Mesobromion, Festuca rubra-Rasen, Föhrenforste usw.

var. *glabratus* wie var. *vulgaris*, doch m fq.

var. *hyoseroides* hemerophob wie überall nördlich der Alpen (südlich der Alpen ebenfalls fqq in Fett- und Magerwiesen).

Bei den folgenden Spezies dieser Gruppe ist die vollständige Ermittlung der synökologischen Amplitude fast unmöglich. Wir beschränken uns deshalb auf das Vorkommen im Untersuchungsgebiet.

### *Thesium pyrenaicum* Pourr.

#### *Synökologische Amplitude im USG.*

- Prim. p bis st r Pineto-Molinietum litoralis, Kiefernwälder auf Flußalluvionen, Alluvialbrometum; in höhern Lagen p Mugeto-Molinietum litoralis, Seslerieto-Semperviretum.
- Sek. 3, st fq Colchiceto-Mesobrometum, m fq Lathyreto heterophylli-Mesobrometum; in höhern Lagen Festuca rubra-Rasen, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, Nardetum; pseudohemerophob 2.

### *Rhinanthus Alectorolophus* Lam.

#### *Synökologische Amplitude im USG.*

- Prim. r z. B. Seslerieto-Semperviretum, in etwas schattigen Felsnischen am Steilabfall der Dôle, Hochstaudenfluren der Karrenfelder usw.
- Sek. 3—4, fq Arrhenatheretum, Trisetetum, m fq Festuca rubra-Mähewiesen, Colchiceto-Mesobrometum.

#### *c) Arten mit kontinentaler Verwandtschaft und Ausbreitung*

In dieser Gruppe finden wir diejenigen Arten der azonalen, südeuropäisch-montan-mitteuropäischen Rasenpflanzen vereinigt, welche deutliche Beziehungen zur Vegetation und Flora der Steppenwälder und Wiesensteppen des PW-G. zeigen. Wir haben S. 45 und 137 gesehen, daß es innerhalb der eurasiatisch-boreomeridional-kontinentalen Verwandtschaftskreise des PW-G. Arten gibt, deren Verbreitung ausschließlich auf das extrazonale, mitteleuropäische Reliktenteilgebiet des PW-G. beschränkt ist (*Pulsatilla vulgaris*, *Pulsatilla montana* usw.). Die meisten der folgenden Spezies zeichnen sich durch ähnliche Verwandtschaftsbeziehungen aus und können im Hinblick auf ihre Sippenentwicklung zum Teil als Randabspaltungen kontinentaler Formenkreise bezeichnet werden (vgl. S. 154); ihre Verbreitung ist aber, im Gegensatz zu den vorherigen Spezies, nicht auf die extrazonalen Vorkommen des PW-G. beschränkt, sondern azonal, weshalb wir sie an dieser Stelle einordnen müssen.

*Koeleria ciliata* Kern. ● ● T

Geogr. Verbr.: Mitteleuropa.

Sippenentw.: Stark variabel, nächste Verwandte in den kontinentalen Steppengürteln.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. VL-G. *lok.*: L Sesleria-Rasen.

LP-G., Pic-G. *lok.*: L st fq azonale Sesleria-Rasen, Erica-Föhrenwälder usw.

FA-G., QTA-G. *lok.*: st fq extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.); azonale Sesleria- und Molinia litoralis-Rasen usw.

Sek. VL-G.: hemerodiaphor.

LP-G., Pic-G.: 2, L st fq Trockenrasen.

FA-G., QTA-G.: 3, st fq Mesobromion-Rasen; pseudohermerophob 2.

**USG.:**

Prim. p bis st fq Pineto-Molinietum litoralis, Pinetum silvestris jurassicum, Pineto-Cytisetum nigricantis, in höhern Lagen st r Mugeto-Molinietum litoralis, Seslerieto-Semperviretum, Calamagrostidetum variae.

Sek. 3, fq Mesobromion, in höhern Lagen L st fq Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, st r Festuca rubra-Rasen; pseudohermerophob 2.

*Dianthus Carthusianorum* L. ● ● ●

Geogr. Verbr.: Süd- und Mitteleuropa, Kleinasien.

Sippenentw.: Stark variabel, zahlreiche Rassen sowohl in azonalen Gebirgsrasen als auch in extraz. Steppenrasen (PW-G.), im USG. ssp. *eu-carthusianorum* (Will.) Hegi.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. VL-G. *lok.*: L Trockenrasen, Felsfluren.

LP-G., Pic-G. *lok.*: L st fq azonale Felsfluren, Trockenrasen Festucetum variae, Seslerietum usw. (besonders Südalpen, meist ssp. *vaginatus* u. a.).

FA-G., QTA-G. *lok.*: p bis st fq extraz. Kiefernsteppenwälder und Steppenrasen (PW-G.), extraz. Felsfluren und Gariden (Qp-G.); azonale Trockenrasen (nördl. der Alpen ssp. *eu-carthusianorum*).

Sek. VL-G.: hemerodiaphor.

LP-G., Pic-G.: 2, L st fq Trockenrasen.

FA-G., QTA-G.: 3, st fq Bromion- und Festucion vallesiaceae-Rasen; pseudohermerophob 2.

**USG.:**

Prim. r Initialstadien des Pineto-Cytisetum nigricantis an Deckenschotterfelsen, Seslerieto-Festucetum glaucae usw.

Sek. 3, L st fq Meso- und Xerobromion-Rasen; pseudohermerophob 2.

*Potentilla verna* L. em. Koch ●● inkl. *Potentilla puberula* Kras.

Geogr. Verbr.: West- und Mitteleuropa.

Sippenentw.: Stark variabel\*, nächste Verwandte in den kontinentalen Steppengürteln.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: p extraz. Kiefernsteppenwälder und Steppenrasen (PW-G.); azonale Felsfluren, Trockenrasen.

QC-G. *lok.*: Felsfluren.

FA-G., QTA-G. *lok.*: st fq extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.); azonale Felsfluren und Trockenrasen.

Sek. LP-G., Pic-G.: hemerodiaphor.

QC-G.: 3, st fq Bromion-Rasen, ruderal fq.

FA-G., QTA-G.: 3, st fq trockene Mesobromion- und Xerobromion-Rasen; ruderal fq.

**USG.:**

Prim. ± st fq Felsfluren, Pinetum silvestris jurassicum, Seslerieto-Festucetum glaucae, m fq Pineto-Cytisetum nigricantis, L in höheren Lagen Seslerieto-Semperviretum, Helianthemum canum-Bupleurum ranunculoides-Subass.; *Potentilla puberula* st r Teucrieto-Xerobrometum, Seslerieto-Festucetum glaucae.

Sek. 3, fq Mesobromion-Rasen, m fq Xerobromion-Rasen, Seslerieto-Semperviretum; ruderal fq: Mauern, Wegböschungen, Dämme; *Potentilla puberula* 1—2, Xerobromion.

*Prunella grandiflora* Jacq. em. Koch ●●●

Geogr. Verbr.: Nördl. Medit.-Gebiet, Mittel- und Osteuropa (bis Ural).

Sippenentw.: Mäßig variabel.

*Synökologische Amplitude*

(Schema Abb. 29)

**GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: p azonale Rasen: Calamagrostidetum variae, Seslerieto-Semperviretum usw., Kalkschutthalden.

FA-G., QTA-G. *lok.*: p bis st fq extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.), m fq extraz. Trockenbuschgesellschaften (Qp-G.); azonale Rasen: Gehängemoore, Kiesalluvionen, Mergelsteilhänge.

PW-G. *reg.*: p Steppenwälder, Wiesensteppen. *lok.*: p Hügelsteppen.

Sek. LP-G., Pic-G.: 1—2, p Trockenrasen, sekundäre Initialstadien auf Kalkschutt.

FA-G., QTA-G.: 2—3, st fq Bromion-Rasen, m fq Festucion vallesiacae-Rasen; pseudohemerophob 2.

PW-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

Prim. p kalkreiche Gehängemoore, Pineto-Molinietum litoralis, m fq Pinetum silvestris jurassicum, Querceto-Lithospermetum, st r Calamagrostis varia-Rasen, Seslerieto-Semperviretum.

Sek. 3, fq Mesobromion-Rasen, m fq Xerobromion, Festuceto-Cynosuretum; in höhern Lagen p Festuca rubra-Rasen, Seslerieto-Semperviretum; überall in Gehängemooren; pseudohemerophob 2.

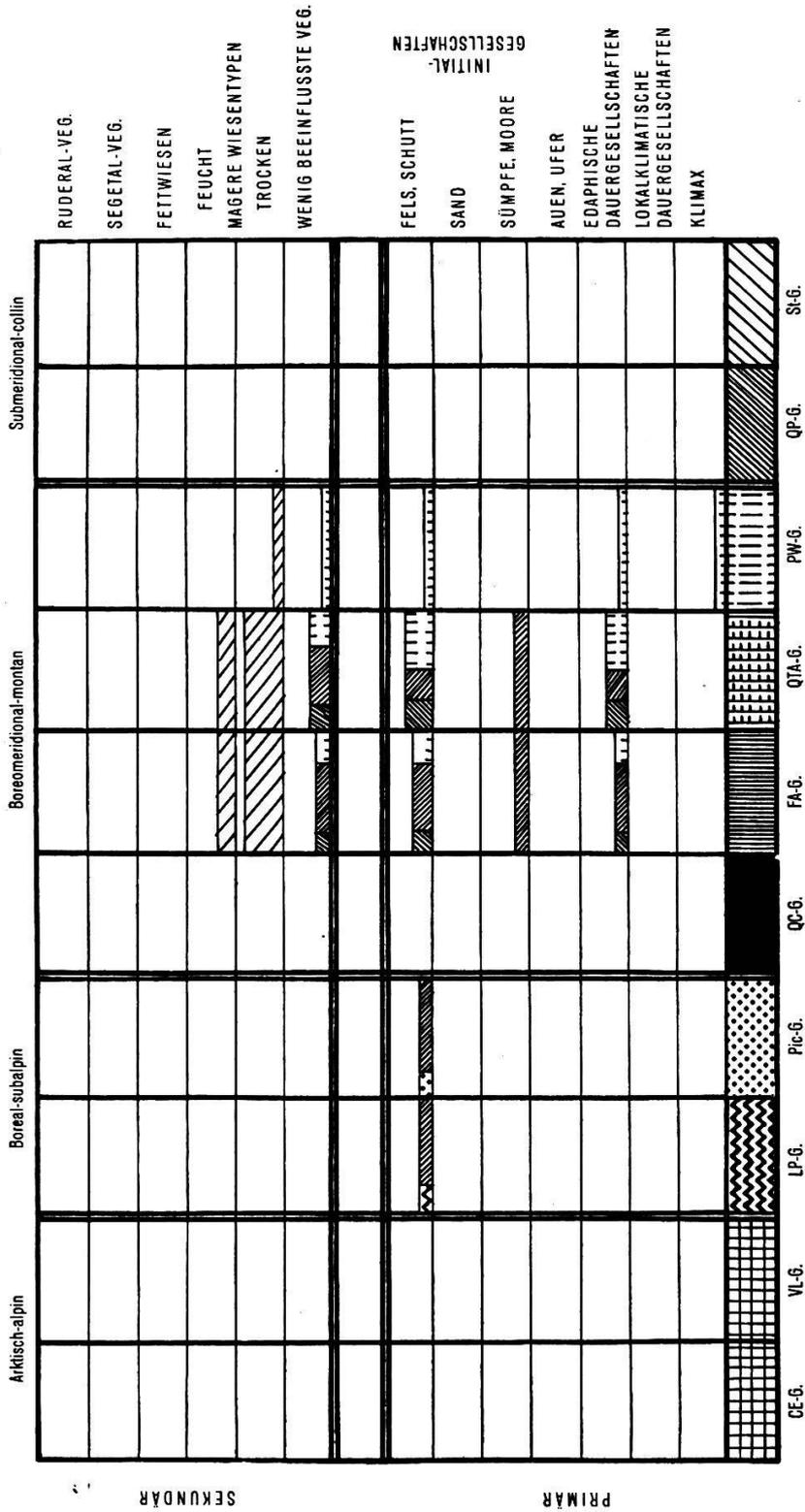


Abb. 29. *Prunella grandiflora*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer azonalen, südeuropäisch-montan-mittel-europäischen Rasenpflanze mit kontinentaler Ausbreitung. .

## Centaurea Scabiosa L. ●●

Geogr. Verbr.: Europa, Kaukasus, Westasien (bis Baikalsee).

Sippenentw.: Stark variabel\*, besonders zahlreiche Rassen in den kontinentalen Steppengürteln, im USG. ssp. *communis* (Briq.) Fiori.

### *Synökologische Amplitude*

#### **GSA.:**

Prim. LP-G., Pic-G. *lok.*: p a z o n a l e, trockene Felsfluren, Trockenrasen: Seslerietum usw. (vorwiegend ssp. *alpina* [Gaud.] Fiori).

FA-G., QTA-G. *lok.*: s t f q e x t r a z. Kiefernsteppenwälder und Steppenrasen (PW-G. und St-G.), extraz. Felsfluren und Trockenrasen (Qp-G.); a z o n a l e Rasen: Alluvionen usw. (vorwiegend ssp. *communis*).

PW-G., St-G. *reg.*: f q Steppenwälder, Wiesensteppen (andere Rassen). *lok.*: s t f q Hügelsteppen (andere Rassen).

Sek. LP-G., Pic-G.: 3, s t f q gemähte Trockenrasen, auch Fettwiesen (Trisetetum *flavescentis*) usw.

FA-G., QTA-G.: 3, f q Bromion- und Festucion *vallesiacae*-Rasen.

PW-G., St-G.: ?, Ausmaß unsicher.

#### **USG.:**

Prim. s t f q trockene Felsfluren; Seslerieto-Festucetum *glaucae*, Pinetum *silvestris jurassicum* usw., in höhern Lagen Laserpitium-Bestände, Seslerieto-Semperviretum trockener Hänge.

Sek. 3, f q trockene Mesobromion-Rasen, Xerobromion, m f q Seslerieto-Semperviretum *sangisorbetosum*, Salvieto-Mesobrometum; ruderal f q; segetal L: basiphile Ackerunkrautgesellschaften.

Die synökologischen Amplituden der zuletzt besprochenen Arten (vgl. die graphischen Schemata von *Saponaria Ocymoides*, *Tofieldia calyculata* und *Prunella grandiflora*, Abb. 27, 28, 29) reichen im Gegensatz zu den Spezies mit subalpin-alpiner Verwandtschaft und Ausbreitung viel weniger weit in den Bereich der Nadelwald-G. und des VL-G. Wir finden wie bei den Arten mit Beziehungen zur submediterran-mediterranen Vegetation und Flora die Optima vorwiegend an trockenen Standorten, dagegen Gesamtareale, die im Osten teilweise weit in die Kerngebiete des PW-G. und St-G. reichen.

#### *d) Arten mit mediterran-submediterran-atlantischer Verwandtschaft und Ausbreitung*

Für die Spezies dieser Gruppe ist charakteristisch, daß sie größtenteils zu Verwandtschaftskreisen mit Zentrum im atlantischen Teil der meridionalen bis submeridionalen Gürtelserie (EG-G.) gehören. Ferner zeichnen sich alle durch ein ausgeprägtes süd-

west-nordöstliches Verbreitungsgefälle aus. Dazu kommt bei vielen die große Verbreitung auf suprasalinen Wiesen der Meeresküste und anderen Standorten mit extremer Bodenlösung oder extremen Durchlüftungsverhältnissen des Bodens.

*Ononis spinosa* L. *Ononis repens* L.

Geogr. Verbr.: Fast ganz Europa (fehlt nördl. Fennoskandien, Nordrußland), West- und Zentralasien.

Sippenentw.: Stark variabel\*, Rassen eines sehr vielgestaltigen Formenkreises, Mannigfaltigkeitszentrum der Gattung und nächste Verwandte in Südwesteuropa.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. Areal infolge der unklaren Nomenklatur und der sehr schwankenden systematischen Bewertung sehr schwer feststellbar. Die folgenden Angaben beschränken sich auf das USG.

**USG.:**

Prim. *Ononis spinosa* r Pineto-Molinietum litoralis, Molinia-Rasen an ver-rutschten Mergelsteilhängen, vielleicht auf Flußkies.

*Ononis repens* p Pinetum silvestris jurassicum, Pineto-Molinietum litoralis, auf Flußkies im Alluvialbrometum.

Sek. *Ononis spinosa* 3, L fq Tetragonolobus-Molinietum litoralis, sonst nur st r Mesobromion-Rasen.

*Ononis repens* 3, st fq Mesobromion-Rasen.

*Tetragonolobus siliquosus* Roth.

Geogr. Verbr.: Süd-, West- und Mitteleuropa, Kaukasus, Kleinasien.

Sippenentw.: Wenig variabel, nächste Verwandte im Mediterrangebiet.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. QC-G. lok.: ± p azonale Vegetation salzhaltiger Böden am Meeresstrand usw.

FA-G., QTA-G. lok.: st r azonale Vegetation salzhaltiger Böden, Pionier auf Mergelböden; Kiesalluvionen, kalkhaltige Sanddünen, Kiefernwälder wechselfeuchter Steilhänge.

PW-G. lok.: L Steppenrasen auf salzhaltigen Böden.

Qp-G., Qi-G. lok.: ± st fq azonale Vegetation salzhaltiger Böden usw.

EG-G.: ?

Sek. QC-G.: ?

FA-G., QTA-G.: 3, st fq wechselfeuchte Mesobromion-Rasen, Schoenetum, Juncetum compressi, sekundäre Initialstadien auf Mergelroh-böden usw.

Qp-G., Qi-G.: 3, st fq wechselfeuchte Bromion-Rasen, bzw. Thero-phyten-Rasen auf Mergelböden usw.

EG-G.: ?

**USG.:**

Prim. r Pineto-Molinietum litoral, Schoenetum, vielleicht Flußalluvionen.  
Sek. 3, L fq Tetragonolobus-Molinietum litoralis, Schoenetum, Erdanrisse  
mergeliger Rutschhänge; pseudohemerophob 2.

**Blackstonia perfoliata Huds.**

Geogr. Verbr.: Mittelmeergebiet (östl. bis Persien), Westeuropa.

Sippenentw.: M ä ß i g v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. QC-G. *lok.*: st fq kalkreiche Flachmoore, Teichschlammgesellschaften,  
Dünen, Gebüsche auf Kalkfels.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: r Teichschlammgesellschaften; a z o n a l e R a -  
sen an Mergelsteilhängen usw.  
Qp-G. *lok.*: ± st fq a z o n a l e Flachmoore, wechselfeuchte Mergel-  
steilhänge.  
EG-G., Qi-G. *lok.*: ± st fq a z o n a l e Schoenus nigricans-Bestände  
steiler Meeresstrandfelsen, Dünen, suprasaline Wiesen.  
Sek. QC-G.: 3, st fq Rasen basischer Böden.  
FA-G., QTA-G.: 3, p Mesobromion-Rasen, Gehängemoore; pseudo-  
hemerophob 3.  
Qp-G.: 3, fq Bromion-Rasen.  
Qi-G.: 3, fq Therophytengesellschaften.  
EG-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

Prim. rr Pineto-Molinietum litoralis, vielleicht auf Flußkies.

Sek. 2—3, st r Tetragonolobus-Molinietum litoralis (starkes südwest-nord-  
östliches Verbreitungsgefälle: im Bugey fq, im Schweizer Jura r, in  
der Rauhen Alb fehlend); pseudohemerophob 3.

**Centaurium pulchellum Druce**

Geogr. Verbr.: Europa, West- und Zentralasien, Madeira.

Sippenentw.: W e n i g v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. wie *Tetragonolobus siliquosus*.

Sek. wie *Tetragonolobus siliquosus*.

**USG.:**

U. a n t h r. vielleicht rr Kiesalluvionen der Flüsse, Molinietum lito-  
ralis.

Sek. 3, p Juncetum compressi, Tetragonolobus-Molinietum litoralis.

Hierher gehört neben der in wenigen Aufnahmen vorkommenden  
*Orobanche gracilis* Sm. die subatlantische *Cirsium tuberosum*, die  
wir wegen ihrer etwas abweichenden synökologischen Amplitude  
gesondert betrachten müssen.

Cirsium tuberosum All. TT

Geogr. Verbr.: West- und Mitteleuropa.  
Sippenentw.: Wenig variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

- Prim. QC-G. *lok.*: L Mergelhänge, Flachmoore.  
FA-G., QTA-G. *lok.*: L st fq Kiefernwälder wechselfeuchter Mergelsteilhänge, Molinia- und Calamagrostis-varia-Rasen, Flachmoore.  
Qp-G. *lok.*: L lichte Waldgesellschaften wechselfeuchter Steilhänge.  
Sek. QC-G.: ?, Ausmaß unsicher.  
FA-G., QTA-G.: ± L 2—3, L st fq Molinia litoralis-Rasen, Molinia-Rietwiesen; pseudohemerophob 2; L hemerophob.  
Qp-G.: ?, Ausmaß unsicher (Bromion-Rasen).

**USG.:**

- Prim. L Pineto- und Mugeto-Molinietum litoralis, Festuca amethystina-Seslerieto-Semperviretum, Calamagrostidetum variaae, Flachmoore.  
Sek. 2—3, L st fq Tetragonolobus-Molinietum litoralis, Molinia-Rietwiesen, m fq Colchiceto-Mesobrometum (vgl. S. 77/78 u. Abb. 7); pseudohemerophob 3.

Auch bei den verschiedenen Gruppen der südeuropäisch-montan-mitteleuropäischen Rasenflora bestehen zwischen der Gesamtverbreitung der einzelnen Spezies und der lokalen Verbreitung in den *Bromus erectus*-Wiesen enge Beziehungen. Wir beobachten die Arten mit submediterranean-mediterranean Verwandtschaft und Ausbreitung vor allem in den trockenen Assoziationen. Dies entspricht auch ihrer primären Verbreitung in trockenen Felsspaltengesellschaften, Schuttfluren und xerischen Rasen. Das gleiche gilt auch für die Spezies aus der Gruppe mit kontinentaler Verwandtschaft und Ausbreitung. Dagegen bemerken wir Vertreter aus der Gruppe mit subalpiner Verwandtschaft und Ausbreitung vorwiegend in den frischen Mesobromion-Rasen, namentlich im Tetragonolobus-Molinietum litoralis und im Colchiceto-Mesobrometum. Dies stimmt mit ihrem primären Vorkommen an mesophilen bis feuchten Standorten gut überein. Endlich gedeihen die Arten mit mediterran-submediterran-atlantischer Verwandtschaft und Ausbreitung vorwiegend im Tetragonolobus-Molinietum litoralis.

Zur südeuropäisch-montan-mitteleuropäischen Rasenflora gehört endlich als Rasse einer formenreichen eurasiatischen Gesamtart *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*. Ihre arealtypische Stellung ist

schwierig zu beurteilen, zumal die Verbreitung und die systematische Wertigkeit dieser Sippe nicht völlig abgeklärt ist.

*Molinia coerulea* Mönch ssp. *litoralis* (Host) Br.-Bl. TT

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. Areal schwer feststellbar. ± st fq lichte Waldgesellschaften wechselfeuchter Mergelböden, Gehängemoore, azidiphile Eichen-Birkenwälder im Bereich des QTA-G., FA-G. usw.

Sek. FA-G., QTA-G.: 3, st fq Föhrenforste (auch innerhalb relativ ursprünglicher Vegetation sich ausbreitend), wechselfeuchte Mesobromion-Rasen, Gehängemoore usw.

**USG.:**

Prim. st fq Pineto-Molinietum *litoralis* und andere Wälder wechselfeuchter, toniger Hänge, in höheren Lagen Mugeto-Molinietum *litoralis*, Calamagrostis *varia*-Rasen.

Sek. 2—3, st fq bestandbildend in Molinia-Föhrenwälder, im Tetragonolobus-Molinietum *litoralis*, m fq Colchiceto-Mesobrometum, Gehängemoore, Molinia-Rietwiesen.

**6. Azonale, allgemein europäische bis westasiatische Rasenarten**

Von der azonalen, südeuropäisch-montan-mitteuropäischen Rasenflora trennen müssen wir eine größere Anzahl weiter verbreitete, europäische bis eurasiatische Rasenpflanzen. Die Areale dieser Elemente reichen entweder weiter nach Norden oder weiter nach Osten, und ferner fehlt die so charakteristische Häufung in den Gebirgen des südlichen und mittleren Europa. Wir können im folgenden aus Raumersparnis nur das synökologische Verhalten im Untersuchungsgebiet betrachten. Nach der primären Gesamtverbreitung der einzelnen Spezies müssen wir zwei Gruppen unterscheiden. Die Arten der ersten kommen vorwiegend in xerothermer Vegetation vor und haben eine relativ große Verbreitung im Qp-G. und PW-G. Die Arten der zweiten Gruppe sind besonders in mesophiler Vegetation im Bereich der borealen und boreomeridionalen Gürtelserie verbreitet.

*a) Xerothermere Arten mit relativ großer Verbreitung im Qp-G. und PW-G.*

Es sei vorausgeschickt, daß die synökologischen Amplituden der folgenden Arten in ost-westlicher Richtung vom Kerngebiet

des PW-G. bis in den Bereich des QC-G. reichen, in nord-südlicher Richtung vom Bereich des Qp-G. bis in das Kerngebiet der Nadelwald-G., in den Gebirgen auch des VL-G.

*Silene nutans* L.

**USG.:**

Prim. st fq Sesleriето-Festucetum glaucae, Kalkschutthalden, Querceto-Lithospermetum, Pinetum silvestris jurassicum, Pineto-Cytisetum nigricantis, Kerneretum saxatilis, L bis auf die höchsten Gipfel.

Sek. 3, fq Xerobromion- und trockene Mesobromion-Rasen; ruderal fq: sekundäre Rohböden, Schutt usw.

*Arabis hirsuta* Scop. ●●●

**USG.:**

Prim. p Querceto-Lithospermetum, Querceto-Buxetum, Pinetum silvestris jurassicum, Pineto-Cytisetum nigricantis, Sesleriето-Festucetum glaucae, st r in höheren Lagen Laserpitium Siler-Bestände, Sesleriето-Semperviretum trockener Hänge.

Sek. 3, fq Xerobromion-, trockene Mesobromion-Rasen, L Sesleriето-Semperviretum sanguisorbetosum; ruderal fq: Mauern, Wegränder.

*Sanguisorba minor* Scop. ●●●

**USG.:**

Prim. p Pineto-Molinietum litoralis, Pinetum silvestris jurassicum, Pineto-Cytisetum nigricantis, Sesleriето-Festucetum glaucae; st r in höhern Lagen Sesleriето-Semperviretum, Helianthemum canum-Bupleurum ranunculoides-Subass., vielleicht Kiesalluvionen.

Sek. 3, fqq Mesobromion, fq trockene Arrhenatheretum-Fettwiesen, m fq Trisetetum flavescens, fq Festuceto-Cynosuretum, Sesleriето-Semperviretum sanguisorbetosum usw.

*Euphorbia Cyparissias* L. ●●●

**USG.:**

Prim. st fq alle Kiefernsteppenwälder, m fq Trockenbuschgesellschaften, Sesleriето-Festucetum glaucae, Kalkschutthalden, L Sesleriето-Semperviretum, Helianthemum canum-Bupleurum ranunculoides-Subass., vielleicht Kiesalluvionen.

Sek. 3, fqq trockene Mesobromion-Rasen, Festuceto-Cynosuretum-Weiden, m fq Xerobromion, Nardus-Weiden, Sesleriето-Semperviretum sanguisorbetosum; ruderal fqq.

*Pimpinella saxifraga* L. ●●●

**USG.:**

Prim. p Pinetum silvestris jurassicum, Pineto-Molinietum litoralis, Pineto-Cytisetum nigricantis, Sesleria- und Molinia litoralis-Rasen steiler Hänge, in höhern Lagen L Sesleriето-Semperviretum, Helianthemum canum-Bupleurum ranunculoides-Subass.

Sek. 3, fq Mesobromion- und Xerobromion-Rasen, m fq in höhern Lagen Festuca rubra-Rasen, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum; pseudohermerophob 1.

### Galium Mollugo L.

**USG.:**

Prim. ssp. *corrudifolium* (Vill.) Briq. ●●, r Seslerieto-Festucetum glaucae, Teucrieto-Xerobrometum (vielleicht nur Annäherungsformen).

ssp. *erectum* (Huds.) Lange, st fq Seslerieto-Festucetum glaucae, Teucrieto-Xerobrometum, Trockenbuschgesellschaften, Kiefernsteppenwälder.

ssp. *elatum* (Thuill.) Lange, st fq Seslerieto- und Cariceto-Fagetum, Alnetum incanae usw.

Sek. ssp. *corrudifolium* hemerodiapher.

ssp. *erectum* 2, Xerobromion- und trockene Mesobromion-Rasen; pseudohermerophob 2.

ssp. *elatum* 3, fqq Arrhenatheretum- und Trisetetum-Fettwiesen, frische Mesobromion-Rasen, Festuca rubra-Rasen usw.

Zu dieser Gruppe stellen wir der Einfachheit halber auch *Erigeron acer* L. und *Hieracium piloselloides* Vill., deren primäre Hauptverbreitung auf trockenen Schotteralluvionen liegt.

### Erigeron acer L. ●●●

**USG.:**

Prim. st r trockener Flußkies größerer Flüsse.

Sek. 3, L st fq Bromion-Rasen, besonders fq Lathyreto heterophylli-Mesobrometum (Randen); ruderal st fq.

### Hieracium piloselloides Vill. coll.

**USG.:**

Prim. p Kiefernsteppenwälder, besonders auf den Kiesalluvionen größerer Flüsse, Alluvialbrometum, m fq Seslerieto-Festucetum glaucae.

Sek. 3, st fq Meso- und Xerobromion-Rasen; besonders ruderal: Mauern, Schutt, Steinbrüche usw.

Hierher auch die in *Bromus erectus*-Wiesen selten auftretende *Coronilla varia* L.

Schwierig ist die Zuteilung zu einem bestimmten Arealtypus bei *Ranunculus bulbosus*. Die heutige Verbreitung ist nahezu allgemein europäisch, ihre primäre Verbreitung erstreckt sich wahrscheinlich nur über den Qp-G. und die extrazonale Reliktvegetation des PW-G. im Bereich der mesophilen Laubwald-G.

Ranunculus bulbosus L. ●●●

USG.:

U. a n t h r. vielleicht Kiefernsteppenwälder, Alluvialbrometum.

Sek. 3—4, fqq trockene Mesobromion-Wiesen, Massenausbreitung im Salvieto-Mesobrometum, fq auch Arrhenatheretum-Fettwiesen, st r Xerobromion.

*b) Mesophile Arten mit Hauptverbreitung in der boreal-boreomeridionalen Waldregion*

Die synökologischen Amplituden dieser Spezies reichen durch fast alle Gürtel der borealen und boreomeridionalen Gürtelserie, dagegen sind sie im submeridionalen Qp-G. selten, mit Ausnahme von *Carex flacca*, die in besonderen Rassen selbst noch in regionaler Vegetation des Qi-G. vorkommt. Viele der folgenden Arten sind im Gegensatz zu den vorigen durch ihr ganzes Areal hindurch auch in Flachmooren und Quellfluren sehr verbreitet.

Briza media L.

USG.:

Prim. p Pineto-Molinietum litoralis, m fq Pinetum silvestris jurassicum, Calamagrostidetum variaae; vielleicht Gehängemoore.

Sek. 3, fq frische Magerwiesen, m fq Fettwiesen bis in höhere Lagen; Gehängemoore.

Carex flacca Schreb.

USG.:

Prim. fq besonders Wälder über quelligen, wasserzügigen Böden, Gehängemoore usw., m fq Fagus-Wälder, Querceto-Carpinetum, Querceto-Lithospermetum, Pinetum silvestris jurassicum, Pionier an Mergelsteilhängen und auf Kalkschutthalden.

Sek. 3, fqq trockene, lichte Waldgesellschaften (vielfach durch Niederwaldbetrieb starke sekundäre Ausbreitung), Gehängemoore, Mesobromion-Rasen, Festuceto-Cynosuretum-Weiden, in höheren Lagen Festuca rubra-Rasen usw. ●

Orchis maculata L.

USG.:

Prim. st fq Flach- und Gehängemoore, Alnetum glutinosae, Saliceto-Alnetum incanae, Fichtenmoorwälder, Hochstaudenfluren, Festuca amethystina-Seslerieto-Semperviretum, Calamagrostidetum variaae.

Sek. 3, fq Flach- und Gehängemoore, frische Mesobromion-Rasen (Colchiceto-Mesobrometum, Tetragonolobus-Molinietum litoralis), Festuceto-Cynosuretum, in höheren Lagen Festuca rubra-Rasen; pseudohemeprophob 1.

*Gymnadenia conopea* R. Br.

**USG.:**

- Prim. st fq kalkreiche Gehängemoore: Caricetum Davallianae, Juncetum subnodulosi, Equisetum maximum-Bestände usw.; Hochstaudenfluren, Seslerieto-Semperviretum, Calamagrostidetum variae, Pionier im Leontodonteto-Anthyllidetum an Mergelsteilhängen, m fq Pinetum silvestris jurassicum, Pinetum Mugi jurassicum, Pineto-Molinietum litoralis, Pineto-Cytisetum nigricantis, Querceto-Lithospermetum.
- Sek. 3, fq Molinia-Rietwiesen, kalkreiche Gehängemoore, Mesobromion-Rasen, Festuceto-Cynsuretum; in höheren Lagen Festuca rubra-Rasen, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum; pseudohemerophob 2.

*Platanthera chlorantha* Rchb.

**USG.:**

- Prim. p lichte, basiphile Eichenwälder, Pineto-Molinietum litoralis, Pinetum silvestris jurassicum, in höheren Lagen m fq Mugeto-Molinietum litoralis, Calamagrostis varia-Rasen.
- Sek. 2—3, st fq Mesobromion, m fq Gehängemoore, L fq sekundäre Föhrenforste (Randen); pseudohemerophob 2.

*Parnassia palustris* L.

**USG.:**

- Prim. ± st fq Flachmoore, Quellfluren: Pineto-Molinietum litoralis, Mugeto-Molinietum litoralis, Festuca amethystina-Seslerieto-Semperviretum, Seslerieto-Semperviretum, Androsace lactea-Carex brachystachys-Subass., schattige Felsfluren usw.
- Sek. 2—3, st fq, L fq Molinia-Rietwiesen, Gehängemoore, feuchte Weiderasen, Festuca rubra-Rasen höherer Lagen, m fq Colchiceto-Mesobrometum, Tetragonolobus-Molinietum litoralis; pseudohemerophob 2.

*Potentilla erecta* Räuschel

**USG.:**

- Prim. st fq Hochmoore, Vaccinio uliginosi-Pinetum, Fichtenmoorwälder, kalkreiche Flach- und Gehängemoore, Pionier an Mergelsteilhängen, Pineto- und Mugeto-Molinietum litoralis, Pinetum Mugi jurassicum usw.
- Sek. 3, fqq Nardus-Weiden, Festuca rubra-Rasen, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, Gehängemoore, Weidesümpfe; in tieferen Lagen m fq Molinia-Rietwiesen, Cytisus sagittalis-Genista tinctoria-Ass., frische Mesobromion-Rasen.

*Linum catharticum* L.

**USG.:**

- Prim. st fq Kiefernsteppenwälder, besonders Pineto-Molinietum litoralis, Gehängemoore; in höhern Lagen Pinetum Mugi jurassicum, Seslerieto-Semperviretum, Calamagrostidetum variae.
- Sek. 3, fqq Flach- und Gehängemoore, Mesobromion- und m fq Xerobromion-Rasen, Festuceto-Cynsuretum; in höheren Lagen Festuca rubra-Rasen, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum.

Rhinanthus minor L.

USG.:

Prim. st r Flachmoore.

Sek. 3, fq Molinia-Rietwiesen, Trisetetum flavescens, Gehängemoore, frische Mesobromion-Rasen, Festuca rubra-Rasen.

Die Arten dieser beiden Gruppen verhalten sich gegenüber den *Bromus erectus*-Wiesen des Untersuchungsgebietes recht interessant, und wiederum in engem Zusammenhange mit ihrer Gesamtverbreitung. Die ersteren sind entsprechend ihrer Vorliebe für trockene Fels-, Schuttflur- und Trockenrasengesellschaften am meisten verbreitet in den xerischen Ausbildungen des Bromion (Xerobromion, Teucrieto-Mesobrometum usw.). Die letzteren dagegen sind entsprechend ihres relativ häufigen Vorkommens in Flachmooren oder in Quellfluren am meisten verbreitet in den frischen Ausbildungen des Mesobromion (besonders Colchiceto-Mesobrometum).

An diese Gruppe schließe ich ferner auch *Orchis ustulata* an, eine Spezies mit ziemlich weiter, leider ungenügend bekannter, synökologischer Amplitude, ferner *Myosotis silvatica* Hoffm.

*Orchis ustulata* L. ●●

USG.:

Prim. r z. B. Mugeto-Molinietum litoralis, Pineto-Molinietum litoralis.

Sek. 3, st fq Mesobromion-Rasen, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, Festuca rubra-Rasen; pseudohemerophob 2.

**7. Azonale Arten mit ubiquistischer und mehr oder weniger kosmopolitischer Verbreitung**

Viele der folgenden Arten sind in der gemäßigten Zone fast weltweit verbreitet, und wir können bei allen von typischen Breitgürtelarealen (vgl. Meusel, 1943) sprechen; denn ihre Amplituden reichen in primärer, meist azonaler Vegetation (Felsfluren, Trockenrasen, Flachmoore usw.) von der meridionalen Gürtelserie bis in die arktisch-alpine. In sekundären Rasengesellschaften sind sie sehr ubiquistisch verbreitet. Wir beschränken uns auch bei dieser Gruppe aus Raumersparnis auf das synökologische Verhalten im Untersuchungsgebiet.

*Festuca ovina* L. ssp. *vulgaris* Koch

**USG.:**

Prim. var. *firmula* (Hack.) Kraj., st r Kiefernsteppenwälder.

Sek. var. *firmula* 3, fq trockene Mesobromion-Wiesen, m fq Xerobromion (nach der Bestimmung zahlreicher Belege durch Frau Prof. I. Markgraf-Dannenberg in den Bromion-Wiesen des Schweizer Juras vielerorts häufiger als ssp. *duriuscula*).

*Carex verna* Vill.

**USG.:**

Prim. st r Kiefernsteppenwälder, Seslerieto-Festucetum glaucae, Seslerieto-Semperviretum.

Sek. 3—4, fqq Mesobromion-Rasen, fq Xerobromion-Rasen; in höhern Lagen L fq Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum.

*Luzula campestris* Lam. und DC.

**USG.:**

Prim. rr Flußalluvionen usw.

Sek. 3—4, fqq Arrhenatheretum, Trisetetum, frische Mesobromion-Rasen, *Festuca rubra*-Rasen, Nardetum usw.

*Silene Cucubalus* Wib.

**USG.:**

Prim. st fq lichte, felsige Laubwälder, Felsspalten, Kalkschutthalden; in höhern Lagen (z. T. ssp. *alpina*) Hochstaudenfluren, Karrenfelder, Seslerieto-Semperviretum usw.

Sek. 3, fqq Arrhenatheretum, Trisetetum, m fq Mesobromion; ruderal fq: Ödland, Wegränder usw.

*Hypericum perforatum* L.

**USG.:**

Prim. st fq Kiefernsteppenwälder, Trockenbuschgesellschaften, Flußkies.

Sek. 3, fqq trockene Waldschläge, sonnige Waldränder, beweidete Bromion-Rasen, Festuceto-Cynosuretum, *Prunus spinosa*-Gebüsche.

*Prunella vulgaris* L.

**USG.:**

Prim. st r Flachmoore, quellige Waldstellen, Bachläufe usw.

Sek. 3—4, Festuceto-Cynosuretum, Lolieto-Cynosuretum, Parkanlagen, fq Mesobromion-Wiesen, *Molinia*-Rietwiesen, Arrhenatheretum-Fettwiesen, *Festuca rubra*-Rasen, Gehängesümpfe usw.

*Thymus Serpyllum* L. coll.

**USG.:**

Prim. st fq Kiefernsteppenwälder, Kerneretum saxatilis, Seslerieto-Festucetum glaucae, Kalkschutthalden, Pinetum Mugi jurassicum, Seslerieto-Semperviretum, Karrenfelder (zahlreiche Rassen).

Sek. 3, fqq Mesobromion-Rasen, Xerobromion-Rasen, Festuceto-Cynosuretum, Festuca rubra-Rasen, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum; ruderal: Mauern, Wegböschungen.

*Plantago lanceolata* L.

USG.:

Prim. r z. B. Pionier auf Flußschotter.

Sek. 3—4, fqq Mesobromion-Rasen, m fq Xerobromion, fq Festuceto-Cynosuretum; in höhern Lagen besonders Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum, ruderal.

*Plantago media* L. ●●●

USG.:

Prim. r wie *Plantago lanceolata*.

Sek. 3—4, fqq Fettwiesen, Lolieto-Cynosuretum (Optimum), Mesobromion-Wiesen, Festuceto-Cynosuretum usw., ruderal.

*Achillea millefolium* L.

USG.:

Prim. r Kiesalluvionen größerer Flüsse, Seslerieto-Semperviretum, Karrenfelder.

Sek. 3—4, fqq frische bis trockene Magerwiesen, m fq Fettwiesen, fq ruderal.

*Campanula rotundifolia* L.

USG.:

Prim. st fq Kerneretum saxatilis, Karrenfelder, Seslerieto-Semperviretum, m fq Kiefernsteppenwälder, Trockenbuschgesellschaften.

Sek. 3, fqq Fett- und frische Magerwiesen.

*Leontodon autumnalis* L.

USG.:

Prim. r Kiesalluvionen größerer Flüsse, sandig-tonige, zeitweise überschwemmte Ufer von Flüssen und Seen.

Sek. 3—4, fqq Lolieto-Cynosuretum-Fettweiden, Festuceto-Cynosuretum-Magerweiden, Blysmetum, Teucrieto-Mesobrometum; Tretgesellschaften feuchter, toniger Wege: Cyperetum flavescens, Juncetum compressi; zeitweise beweidete Arrhenatheretum-Fettwiesen, ruderal.

*Hieracium pilosella* L. coll.

USG.:

Prim. st fq Kiefernsteppenwälder, Schotteralluvionen, Felsfluren, Karrenfelder usw. (zahlreiche Rassen).

Sek. 3, fqq frische bis trockene Magerrasen.

Auch die primäre Verbreitung von *Pteridium aquilinum* Kuhn und *Equisetum arvense* L., welche beide in wenigen Aufnahmen vorkommen, ist ubiquistisch und fast weltweit.

## 8. Azonale Arten mit besonders starker Ausbreitung in intensiv kultivierter Vegetation

Allen folgenden Spezies ist die absolut hemerophile Ausbreitung auf mehr oder weniger intensiv bewirtschafteten Halbkulturwiesen gemeinsam. Schon auf S. 67 habe ich darauf hingewiesen, daß die Ermittlung der primären Verbreitung absolut hemerophiler Spezies außerordentlich schwierig ist. Die folgenden Angaben können deshalb keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben und die synökologische Verbreitung innerhalb des Gesamtareals wurde nur bei den in den *Bromus erectus*-Wiesen häufigeren Arten berücksichtigt. Wenn wir die Areale der meist stark variablen Gesamtarten miteinander vergleichen, so kommen wir zur Unterscheidung von drei recht charakteristischen Gruppen (vgl. hiezu die graphischen Schemata von *Salvia pratensis*, *Bellis perennis* und *Dactylis glomerata*, Abb. 30, 31 und 32 und S. 149, 244 und 247).

### a) Boreomeridional-kontinentale Arten

Die Arten dieser Gruppe zeigen in ihrer Verbreitung oder in ihren Verwandtschaftsbeziehungen mehr oder weniger ausgesprochene Relationen zur Vegetation und Flora der Steppenwälder und Wiesensteppen des PW-G. Diese Beziehungen sind besonders stark bei den schon S. 149 ff. im Zusammenhang mit den Wald- und Wiesensteppenelementen behandelten *Onobrychis sativa* und *Salvia pratensis* (vgl. das graphische Schema der letzteren in Abb. 30).

#### *Avena pubescens* Huds.

Geogr. Verbr.: Mittel- und Nordeuropa (fehlt Arktis), Balkan, Sibirien.  
Sippenentw.: Stark variabel.

#### *Synökologische Amplitude*

##### GSA.:

Prim. VL-G. *lok.*: L st fq basiphile Trockenrasen: Seslerieto-Semperviretum usw. (Alpen).

LP-G., Pic-G. *lok.*: L p azonale Trockenrasen.

FA-G., QTA-G.: ?

PW-G. *reg.*: ± st fq Wiesensteppen. *lok.*: ± st fq Hügelsteppen.

Sek. VL-G.: hemerodiaphor.

LP-G., Pic-G.: 2, st fq Magerwiesen.

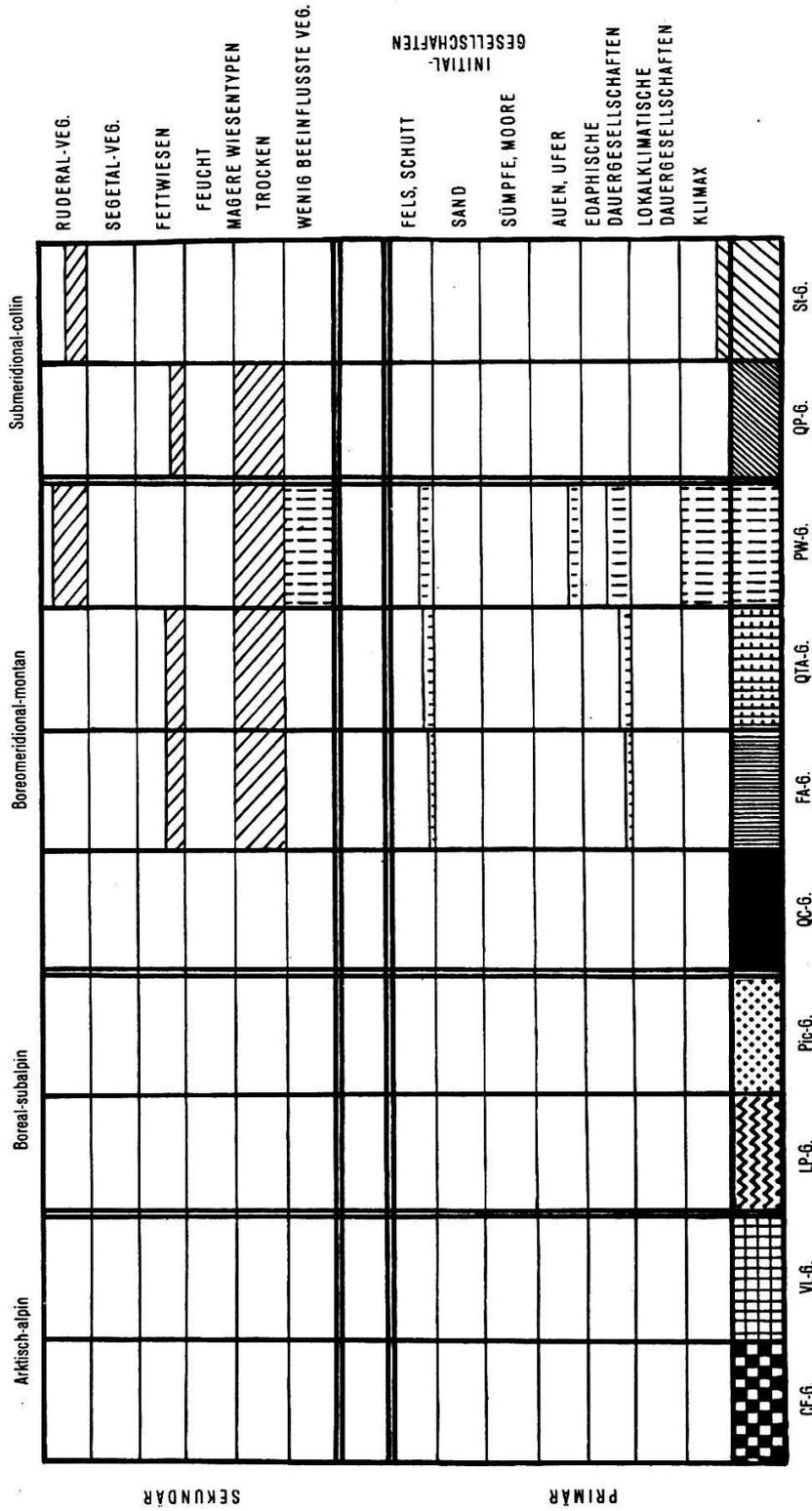


Abb. 30. *Salvia pratensis*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer Spezies der mitteleuropäischen Wiesenflora mit primärer Hauptverbreitung in den kontinentalen Wald- und Wiesensteppen.

FA-G., QTA-G.: 4, fqq Arrhenatheretum-Fettwiesen, Mesobromion-Rasen usw.

PW-G.: ?, Ausmaß unsicher (sekundäre Wiesensteppen).

**USG.:**

Prim. var. *alpina*, r Seslerieto-Semperviretum, Laserpitium Siler-Bestände (Dôle). Wie in fast ganz Mitteleuropa stimmen auch im Schweizer Jura die Rassen der sekundären Wiesen nicht mit den Sippen der primären Standorte überein; von den ersteren ist deshalb die Spontanität sehr zweifelhaft.

Sek. 4, fqq Arrhenatheretum, Trisetetum, Colchiceto-Mesobrometum, m fq Salvieto-Mesobrometum, Festuca rubra-Rasen, Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum usw.

### Chrysanthemum Leucanthemum L.

Geogr. Verbr.: Europa, Kaukasus, Sibirien (bis Altai).

Sippenentw.: Stark variabel\*, im USG. ssp. *triviale* Gaudin und ssp. *montanum* (All.) Gaudin.

#### *Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. VL-G. *lok.*: st fq frische bis trockene Rasengesellschaften: Seslerieto-Semperviretum, Ferrugineetum usw. (ssp. *montanum*).

LP-G., Pic-G. *lok.*: st fq extraz. Rasen (VL-G.); azonale Rasen (Seslerietum usw., z. T. ssp. *montanum*).

QC-G.: ?

FA-G., QTA-G. *lok.*: p extraz. Kiefernsteppenwälder (PW-G.); azonale Felsfluren, Trockenrasen (ssp. *triviale*).

PW-G. *reg.*: fq Steppe-wälder. *lok.*: fq Übergangsteppen der Wiesensteppenregion.

Qp-G. *lok.*: L st fq Gariden, Shiblajaks (z. T. andere Rassen).

Sek. VL-G.: hemerodiaphor.

LP-G., Pic-G.: 3, fq magere und fette Rasengesellschaften.

QC-G.: 4, fqq Fettwiesen, Magerwiesen.

FA-G., QTA-G.: 4, fqq Fettwiesen, Magerwiesen; segetal fq: Getreide- und Hackfruchtgesellschaften.

PW-G.: 3, fq sekundäre Wiesensteppen.

Qp-G.: 3—4, fq Fett- und Magerwiesen, segetal.

**USG.:**

Prim. ssp. *triviale* p Kalkfelsen, Seslerieto-Festucetum glaucae, Seslerieto-Semperviretum.

ssp. *montanum* p Seslerieto-Semperviretum, Calamagrostidetum variae, Pinetum Mugi jurassicum.

Auch bei dieser Art stimmen die Rassen der sekundären Wiesen nicht mit den Sippen der primären Standorte überein; von den ersteren ist die Spontanität zweifelhaft.

Sek. ssp. *triviale* 4, fqq wie *Avena pubescens*; segetal fq: brachliegende Äcker.

ssp. *montanum* 1—2, p Seslerieto-Semperviretum sanguisorbetosum.

*Centaurea Jacea* L.

Geogr. Verbr.: Europa, Kaukasus, Nordwestafrika, Nordasien.

Sippenentw.: Stark variabel\*, im USG. ssp. *eu-jacea* (Gugler) und ssp. *angustifolia* (Schrank) Gremli.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. Areal nur schwer feststellbar. ssp. *eu-jacea* ± st fq Flachmoore, Alluvionen, Meeresstrandwiesen im Bereich der boreomeridionalen Gürtelserie.

ssp. *angustifolia* ± st fq in Steppenwald- und Steppenrasengesellschaften des PW-G.

Sek. ssp. *eu-jacea* LP-G., Pic-G.: 4, fqg Fettwiesen, frische Magerwiesen. QC-G.: 4, fqg Fettwiesen, frische Magerwiesen.

FA-G., QTA-G.: 4, fqg Fettwiesen, frische Magerwiesen, Rietwiesen. PW-G.: ?, Ausmaß unsicher.

ssp. *angustifolia* FA-G., QTA-G.: 2, ± st fq Xerobromion- und Festucion vallesiacaе-Rasen, m fq Mesobromion-Rasen; L ruderal: Erdanrisse, Lesesteinhaufen usw.

PW-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

Prim. ssp. *angustifolia* st r Pineto-Molinietum litoralis.

ssp. *eu-jacea* r Flachmoore, Kiesalluvionen.

Sek. ssp. *angustifolia* 2, L st fq Xero- und Mesobromion-Rasen, namentlich Tetragonolobus-Molinietum litoralis; pseudohemerophob 2.

ssp. *eu-jacea* 4, fqg Arrhenatheretum, Molinia-Rietwiesen, Mesobromion-Rasen, Festuceto-Cynosuretum; in höhern Lagen Trisetetum flavescens, Festuca rubra-Rasen.

*Tragopogon pratensis* L.

*Synökologische Amplitude im USG.*

U. a n t h r. wahrscheinlich r Sesleriето-Semperviretum, Helianthemum canum-Bupleurum ranunculoides-Subass., Laserpitium Siler-Bestände (z. B. Dôle), quellige Stellen steiler Mergelhänge (Leontodonteto-Anthyllidetum).

Sek. 4, fqg Arrhenatheretum, Trisetetum flavescens, m fq Salvieto-Mesobrometum, Colchiceto-Mesobrometum.

Zu dieser Gruppe auch die im Mesobromion seltene *Medicago sativa* L.

*b) Submediterranean-mediterranean, bzw. mediterranean-oreophile Arten*

Im Gegensatz zu den vorigen Arten sind die Vertreter dieser Gruppe im PW-G. relativ wenig verbreitet und ihre Entfaltungszentren liegen im Mittelmeergebiet. Die beiden ersten sind beson-

ders in Wäldern der südeuropäischen Gebirge verbreitet, die übrigen vorwiegend in azonaler Vegetation. Die meisten sind in weiten Gebieten Mitteleuropas anthropochor.

### Arrhenatherum elatius Presl.

Geogr. Verbr.: Süd-, West- und Mitteleuropa, Kaukasus, Nordafrika.

Sippenentw.: Stark variabel.

#### *Synökologische Amplitude*

##### GSA.:

Prim. FA-G., QTA-G. *reg.*: L st fq Laubwälder (Kolchis, Kaukasus, Nordarmenien, vgl. z. B. Tachtadschan 1941). *lok.*: ± p Schuttfluren (Gebirge Südeuropas), r extra z. Stipetum Calamagrostidis-Schuttfluren (Qp-G.); Calamagrostis arundinacea-Rasen (Mitteleuropa), L kiesiger Meerestrand (Schärengebiete Südkandinaviens (vgl. Stormer 1938, Eklund 1947).

Qp-G., C-G. *lok.*: ± p Schuttfluren.

Qi-G.: ?

Sek. QC-G.: 4, anthr., st fq basiphile Rasengesellschaften. FA-G., QTA-G.: ± 4, fqq bestandbildend im Arrhenatheretum (Mitteleuropa), ± st fq Weiderasen (Gebirge Südeuropas), L anthr. Qp-G.: 3, fq Arrhenatheretum, Weiderasen. C-G.: 3, L st fq Weiderasen. Qi-G.: ?

##### USG.:

U. anthr. wahrscheinlich r Kentranthus angustifolius-Scrophularia-Hoppei-Ass. (mehrfach z. B. Chasseral, im Bugey sicher spontan), Molinia-Calamagrostis varia-Rasen steiler Mergelhänge (z. B. Wandfluh).

Sek. 4, fqq bestandbildend im Arrhenatheretum, m fq Trisetetum, Colchiceto-Mesobrometum.

### Bellis perennis L.

Geogr. Verbr.: Südeuropa, sonst eingebürgert.

Sippenentw.: Mäßig variabel, nächste Verwandte mediterran.

#### *Synökologische Amplitude*

(Schema Abb. 31)

##### GSA.:

Prim. FA-G., QTA-G. *reg.*: ± st fq Laubwälder (Gebirge Südeuropas). *lok.*: ± st fq Quellfluren, Bachläufe.

Qp-G. *reg.*: ± st fq Trockenwälder. *lok.*: ± st fq Bachläufe.

Qi-G. *reg.*: ± st fq Hartlaubwälder. *lok.*: ± st fq Bachläufe, Salzsümpfe.

Sek. QC-G.: 4, anthr., fqq Fett- und Magerweiden. FA-G., QTA-G.: 4, L anthr., fqq Lolieto-Cynosu- retum, Arrhenatheretum, Festuceto-Cynosu- retum, Parkanlagen, m fq Mesobromion, Trisetetum (Mitteleuropa); L fqq beweidete Laubwälder, frische Weiderasen (Gebirge Südeuropas).

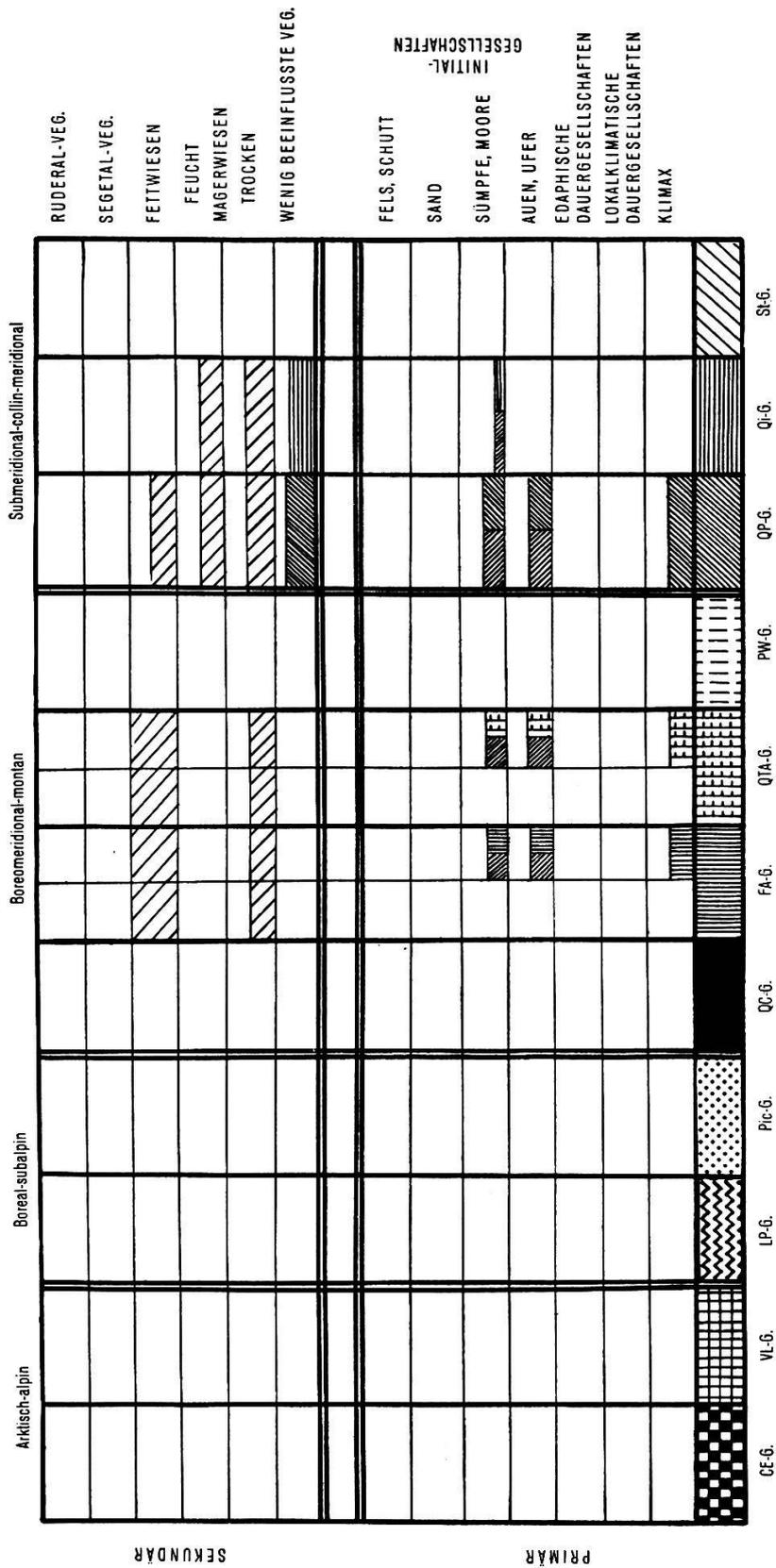


Abb. 31. *Bellis perennis*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer Spezies der süd-mitteleuropäischen Wiesenflora mit primärer Hauptverbreitung in der Waldregion der mediterranen Gebirge.

Sowohl Buchen- als Laubmischwald-Gürtel sind in zwei Teile gegliedert. Die Teile rechts stellen die südeuropäisch-montane Hauptzönose, die Teile links die mitteleuropäische Hauptzönose dar (vgl. hierzu S. 69).

Qp-G.: 3, fqq fette und magere Weiderasen usw.  
Qi-G.: 3, fq besonders Olivenhaine.

**USG.:**

A n t h r.

Sek. fqq Lolieto-Cynosuretum, Arrhenatheretum, Festuceto-Cynosuretum, Parkanlagen, m fq Trisetetum, Mesobromion.

**Daucus Carota L.**

Geogr. Verbr.: Europa, Nordafrika, Südwestasien, Indien.

Sippenentw.: S t a r k v a r i a b e l, Mannigfaltigkeitszentrum im Meditgeb.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. Areal nicht vollständig feststellbar. L st fq Meeresstrandfelsen im Bereich des Qi-G. (vgl. Onno 1936), Felsfluren (im Bereich der meridionalen Gürtelserie hoch ansteigend), L Wälder des Qp-G., QTA-G. (Südeuropa).

Sek. Ausmaß nicht vollständig feststellbar, im Bereich des FA-G., QTA-G. fqq trockene Arrhenatheretum-Fettwiesen, Mesobromion-Rasen, ruderal und segetal.

**USG.:**

A n t h r.

Sek. fqq trockene Arrhenatheretum-Fettwiesen, Salvieto-Mesobrometum, m fq andere Mesobromion-Rasen; ruderal fqq; segetal ± fq: basiphile Ackerunkrautgesellschaften.

**Knautia arvensis Duby**

Geogr. Verbr.: Europa, Kaukasus, Westsibirien.

Sippenentw.: S t a r k v a r i a b e l, Mannigfaltigkeitszentrum in Südeuropa.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. Areal nicht vollständig feststellbar. ± p Felsfluren und Trockenbuschgesellschaften (Qp-G.), Hügelsteppen (PW-G.), r regionale Wiesensteppen (PW-G.).

Sek, QC-G.: 4, anthr., st fq basiphile Rasengesellschaften.

FA-G., QTA-G.: anthr., fqq Arrhenatheretum-Fettwiesen, fq Mesobromion-Rasen usw.

Qp-G.: 4, fqq Arrhenatheretum-Fettwiesen, Bromion-Rasen.

PW-G.: ?, Ausmaß unsicher.

**USG.:**

A n t h r.

Sek. fqq Arrhenatheretum, Salvieto-Mesobrometum, fq übrige Mesobromion-Rasen.

Picris hieracioides L.

Geogr. Verbr.: Süd-, Mittel- und Osteuropa, Sibirien (bis Altai).

Sippenentw.: Stark variabel\*, nächste Verwandte mediterran.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. Areal nicht vollständig feststellbar. ± p Felsfluren, Schutthalden, Trockenwälder des Qp-G. und Qi-G., regionale Steppenwälder (PW-G.), st r Auenwälder, Hochstaudenfluren im Bereich der Laubwald- und Nadelwald-G. in den Gebirgen Mitteleuropas.

Sek. Ausmaß nicht vollständig feststellbar. fqq trockene Arrhenatheretum-Fettwiesen, m fq Mesobromion-Rasen; ruderal und segetal, im Bereich des FA-G., QTA-G., Qp-G.

**USG.:**

Prim. ssp. *sonchioides* (Vest) Thell. rr Molinia-Calamagrostis varia-Rasen (Wandfluh ob Grenchen); vielleicht Kalkschutthalden innerhalb des Querceto-Lithospermetum und Querceto-Buxetum. Die Spontaneität vieler Rassen sekundärer Wiesen ist zweifelhaft.

Sek. 4, fqq Arrhenatheretum, Salvieto-Mesobrometum, p Colchiceto-Mesobrometum; ruderal fq: Wegränder, Steinbrüche usw.

Zu dieser Gruppe rechnen wir ferner auch als alten Kulturbegleiter *Medicago lupulina* L. und ferner die im Salvieto-Mesobrometum auftretende *Crepis vesicaria* L. ssp. *taraxacifolia* Thell.

*c) Boreomeridional-boreal-montan-subalpine Arten*

Aus der Analyse der synökologischen Verbreitung geht hervor, daß diese Arten durchwegs mesophile bis feuchte Standorte bevorzugen, daß die primären Siedlungsmöglichkeiten bei vielen in den boreal-subalpinen Nadelwald-G. oder sogar nördlich, bzw. oberhalb der Waldgrenze liegen. Sie fehlen dementsprechend der Vegetation des PW-G., Qp-G. und Qi-G. und wenn sie schon vorkommen, wie *Dactylis glomerata* und *Anthoxanthum odoratum*, so doch in ökologisch und morphologisch stark verschiedenen Rassen, die in den Wiesen Mitteleuropas nicht gedeihen.

*Anthoxanthum odoratum* L.

Geogr. Verbr.: Europa, Kaukasus, Nordwestafrika, Nordasien.

Sippenentw.: Mäßig variabel.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. CE-G. lok.: L Läger, Balmen.

VL-G. lok.: st fq frische Rasengesellschaften: Festucetum rubrae usw.

LP-G., Pic-G. *lok.*: st fq gras- und krautreiche Nadelwälder, Moorwälder, Hochmoorränder usw.

QC-G. *reg.*: p Eichen-Birkenwälder. *lok.*: p Moore, feuchte Heidevegetation usw.

FA-G., QTA-G. *lok.*: st r azidiphile Kiefernwälder, Hochmoorränder usw.

Qp-G. *reg.*: L. azidiphile Eichen-Kastanienwälder.

Sek. CE-G.: 2, ± st fq Lägerstellen usw.

VL-G.: 3, fqq alle Rasengesellschaften.

LP-G., Pic-G.: 4, fqq alle Rasengesellschaften.

QC-G.: 4, fqq alle Rasengesellschaften.

FA-G., QTA-G.: 4, fqq alle Rasengesellschaften.

Qp-G.: 3, fq Arrhenatheretum, azidiphile Weiderasen.

**USG.:**

Prim. st r Equisetum silvaticum-Piceetum, Hochmoorränder, Rhodoretum, moosige, schattige Stellen im Pinetum Mugi jurassicum, Querceto-Betuletum.

Sek. 4, fqq Fett- und Magerrasen, Optimum im Festucetum rubrae höherer Lagen, fehlend oder r Xerobromion.

### Agrostis capillaris L.

#### *Synökologische Amplitude im USG.*

Prim. st r Equisetum silvaticum-Piceetum, Hochmoorränder, Flußufer, Callamagrostidetum variae- und Carex ferruginea-Rasen steiler, schattiger Mergelhänge, vielleicht Querceto-Betuletum.

Sek. 4, fqq Fett- und Magerwiesen, Optimum im Trisetetum flavescens, Waldschläge; segetal: azidiphile Ackerunkrautgesellschaften.

### Holcus lanatus L.

#### *Synökologische Amplitude im USG.*

U. a n t h r. vielleicht Flachmoore, feuchte Wälder über tonigen Böden z. B. Cariceto remotae-Fraxinetum.

Sek. 4, fqq feuchte Arrhenatheretum-Fettwiesen, Molinia-Rietwiesen, Trisetetum flavescens, m fq Colchiceto-Mesobrometum, Weidesümpfe, nasse Waldwege usw.

### Trisetum flavescens P. B.

Geogr. Verbr.: Europa (fehlt im Norden), Algier, gemäßigtes Asien.

Sippenentw.: S t a r k v a r i a b e l.

#### *Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. Areal nicht vollständig feststellbar. L Legföhrenbestände, ursprüngliche Frischwiesen, Felsbänder im Bereich der Nadelwald-G. (z. B. Ostalpen, Karpathen, nördl. Balkan), L p Alluvialgehölze, Uferböschungen im Bereich der ganzen borealen- und boreomeridionalen Gürtelserie; ± st fq Hochstaudenwälder des LP-G. (Nordasien) usw.

Sek. Ausmaß nicht vollständig feststellbar. 4, fqq Fettwiesen (*Optimum Trisetetum flavescens*) im Bereich der Laub- und Nadelwald-G. Mitteleuropas. Die Rassen der sekundären Wiesen stimmen meist mit den Rassen primärer Standorte nicht überein.

**USG.:**

U. a n t h r.

Sek. 4, fqq Fettwiesen besonders *Trisetetum flavescens*, st fq *Festuceto-Cynosuretum*, *Lolieto-Cynosuretum*, p *Mesobromion*.

### *Dactylis glomerata* L.

Geogr. Verbr.: Europa (fehlt Arktis), gemäßigtes Asien.

Sippenentw.: Stark variabel.

#### *Synökologische Amplitude*

(Schema Abb. 32)

**GSA.:**

Prim. VL-G. *lok.*: st fq frische Rasengesellschaften.

LP-G., Pic-G. *lok.*: ± p bis st fq a z o n a l e Rasen; besonders fq z. B. Larix-Wälder des LP-G. (Nordasien) usw.

QC-G. *reg.*: p Eichen-Birkenwälder. *lok.*: p Auenwälder, Erlenbrüche.

FA-G., QTA-G. *reg.*: ± st fq Fagus-Wälder (Gebirge Südeuropas).

*lok.*: p Auengehölze, Erlenbrüche usw.

PW-G. *lok.*: p bis st r Alluvialwälder, Ufer usw.

Sek. VL-G.: 3. fqq alle Rasengesellschaften, m fq *Nardetum*.

LP-G., Pic-G.: 4, fqq alle Rasengesellschaften, m fq *Nardetum*, Trockenrasen.

QC-G.: 4. fqq alle Rasengesellschaften, m fq *Nardetum*.

FA-G., QTA-G.: 4, fqq Waldschläge, alle Rasengesellschaften, r nur *Xerobromion*- und *Festucion vallesiaca*-Rasen.

PW-G.: 2—3, L ± st fq Alluvialwiesen.

**USG.:**

Prim. p *Seslerieto-Semperviretum*, *Calamagrostidetum varia* besonders an schattigen Mergelsteilhängen, vielleicht Auenwälder längs größerer Flüsse.

Sek. 4, fqq Fett- und Magerwiesen, r nur *Xerobromion*, fqq Waldwege, Waldschläge besonders im Bereich des *Querceto-Carpinetum*.

### *Festuca rubra* L.

Geogr. Verbr.: Europa, Nordafrika, gemäßigtes Asien, Nordamerika.

Sippenentw.: Stark variabel\*, in den *Bromus erectus*-Wiesen des USG. ssp. *eu-rubra* Hack. var. *genuina* Hack.

#### *Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. Areal nicht vollständig feststellbar. var. *genuina* ± p Flachmoore, Hochmoorränder im Bereich des FA-G., QTA-G. usw.

Sek. Ausmaß nicht vollständig feststellbar. var. *genuina* 4, fqq bestandbildend im *Lolieto-Cynosuretum* und *Festuceto-Cynosuretum*, Flachmoore, Weidewälder.

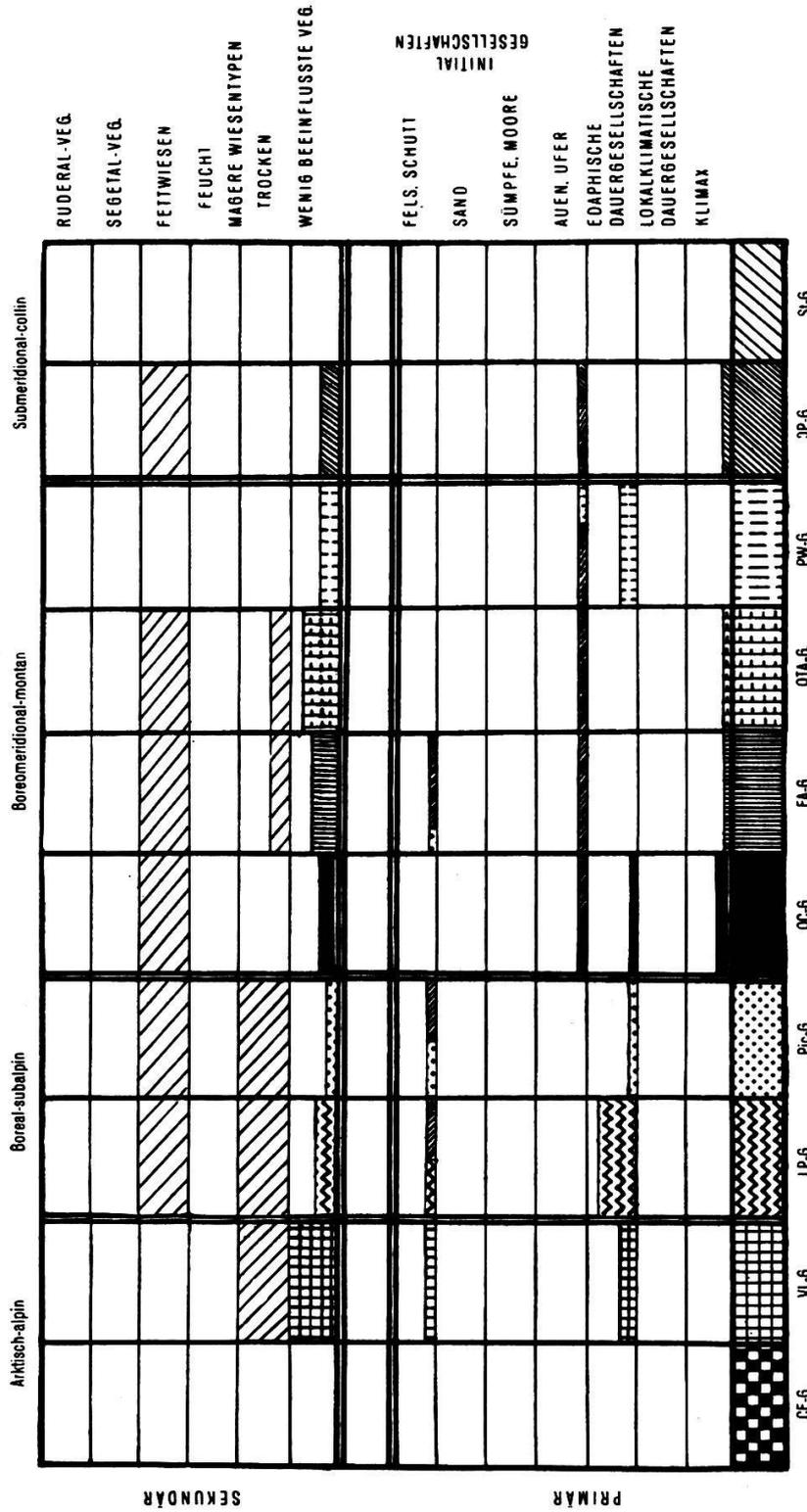


Abb. 32. *Dactylis glomerata*. Versuch einer schematischen Darstellung der synökologischen Amplitude einer Spezies der eurasiatischen Wiesenflora mit ursprünglicher Hauptverbreitung in der boreal-boreo-meridionalen Waldregion (excl. der mediterranean *Dactylis hispanica*).

**USG.:**

Prim. p Flach- und Gehängemoore, *Festuca amethystina*-*Seslerieto-Semperviretum*, *Calamagrostidetum variae*, Karrenfelder usw., in höheren Lagen vielfach var. *commutata*.

Sek. 4, fqq *Festuceto-Cynosuretum*, *Lolieto-Cynosuretum*, *Trisetetum flavescens*, *Festuca rubra*-Mähewiesen; in höheren Lagen oft mit var. *commutata*, fq Flachmoore, Torfstiche; in tieferen Lagen L nur st r besonders *Colchiceto-Mesobrometum*.

***Festuca pratensis* Huds.**

*Synökologische Amplitude im USG.*

U. a n t h r.

Sek. 4, fqq *Arrhenatheretum-Fettwiesen*, *Lolieto-Cynosuretum*, m fq *Festuceto-Cynosuretum*, *Trisetetum flavescens*, *Colchiceto-Mesobrometum*.

***Rumex Acetosa* L.**

Geogr. Verbr.: Europa, gemäßigtes Asien, Nordamerika, Kap, Chile.  
Sippenentw.: Stark variabel\*.

*Synökologische Amplitude*  
(Eurasien)

**GSA.:**

Prim. Areal nicht vollständig feststellbar. Gesamtart Verbreitungszentrum in Hochstaudenvegetation der Nadelwald-G. und Alluvialvegetation im Bereich der borealen und boreomeridionalen Gürtelserie. *Rumex acetosa* L. s. str. vorwiegend boreomeridional.

Sek. Ausmaß nicht vollständig feststellbar. 4, fqq Fettwiesen im Bereiche der ganzen borealen- und boreomeridionalen Gürtelserie, m fq PW-G.

**USG.:**

Prim. r Auengebüsche, *Agrostis alba*-Rasen auf Kies an Flüssen usw.; in höhern Lagen nur *Rumex arifolius* All.

Sek. 4, fqq *Arrhenatheretum-Fettwiesen*, p *Colchiceto-Mesobrometum*.

***Ranunculus acer* L.**

Geogr. Verbr.: Europa, Asien, Nordafrika, Kapland, Nordamerika.  
Sippenentw.: Stark variabel, im USG. ssp. *Steveni* Hartm.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. Areal nicht vollständig feststellbar. Gesamtart Verbreitungszentrum in Hochstaudenfluren, Quellfluren, Frischwiesen im Bereich der Nadelwald-G. und des VL-G. Ssp. *Steveni* L st fq Auenwälder, Bachläufe im Bereich des FA-G. und QTA-G., doch lange nicht im heutigen Verbreitungsgebiet ursprünglich.

Sek. Ausmaß nicht vollständig feststellbar. 4, fqq Fettwiesen im Bereiche der ganzen borealen und boreomeridionalen Gürtelserie, m fq PW-G. Ssp. *Steveni* L fqq (vielerorts einzige Rasse) *Arrhenatheretum*- und *Trisetetum-Fettwiesen* im Bereich des FA-G., QTA-G., m fq Pic-G., LP-G. (Mitteleuropa).

**USG.:**

U. a n t h r. vielleicht Waldsümpfe, Bachläufe, Cariceto remotae-Fraxinetum.

Sek. 4, fqq Arrhenatheretum- und Trisetetum-Fettwiesen, m fq Molinia-Rietwiesen, Colchiceto-Mesobrometum, Festuceto-Cynosuretum, Lolieto-Cynosuretum; in höhern Lagen auch beweidete Buchen-Weißtannenwälder, Festuca rubra-Mähewiesen.

**Cardamine pratensis L.**

*Synökologische Amplitude im USG.*

Prim. st fq Alnetum incanae, Cariceto elongatae-Alnetum glutinosae, Verlandungsgesellschaften, Bachläufe, Equisetum silvaticum-Piceetum, Rumiceto-Fagetum, Seslerieto-Semperviretum schattiger Hänge, Karrenfelder.

Sek. 3, fqq Arrhenatheretum- und Trisetetum-Fettwiesen, m fq Molinia-Rietwiesen, Colchiceto-Mesobrometum, Festuca rubra-Rasen.

**Alchemilla vulgaris L. coll.**

*Synökologische Amplitude im USG.*

Prim. st fq (zahlreiche Rassen) Hochstaudenfluren, Karrenfelder, Seslerieto-Semperviretum, in tieferen Lagen r Bachläufe usw.; L anthr.

Sek. 4, fqq Fett- und Magerwiesen der hochmontan-subalpinen Stufe, in tiefern Lagen m fq feuchte Waldränder, Waldwiesen, Colchiceto-Mesobrometum.

**Trifolium repens L.**

Geogr. Verbr.: Europa, Nord- und Westasien.

Sippenentw.: S t a r k v a r i a b e l.

*Synökologische Amplitude*

**GSA.:**

Prim. Areal nicht vollständig feststellbar. Meiste Angaben über Vorkommen in einigermaßen unbeeinflusster Vegetation stammen aus dem Bereich der Nadelwald-G. (boreale Teilgebiete und besonders LP-G.) L st fq Alluvialwiesen, Alluvialgehölze, Flußkies, Bachläufe, Waldschluchten (vgl. z. B. Gordjagin 1901, Sambuk 1929).

Sek. Ausmaß nicht vollständig feststellbar. 4, fqq Fettweiden, fq gemähte Fettwiesen, Lägergesellschaften, Tretgesellschaften, Parkanlagen usw. im Bereich der ganzen borealen und boreomeridionalen Gürtelserie und L auch des VL-G. (Alpen).

**USG.:**

U. a n t h r.

Sek. 4, fqq nicht zu trockene Fett- und Magerwiesen, Optimum Lolieto-Cynosuretum.

### Trifolium pratense L.

Geogr. Verbr.: Europa, Algier, Westasien (bis Altai).

Sippenentw.: Stark variabel.

#### *Synökologische Amplitude*

##### GSA.:

Prim. Areal nicht vollständig feststellbar. Meiste Angaben über Vorkommen in einigermaßen unbeeinflusster Vegetation stammen aus dem Bereich des VL-G. und der Nadelwald-G. (süd-mitteuropäisch-subalpines Teilgebiet bzw. alpines Teilgebiet). fq frische Rasengesellschaften des VL-G. (vorwiegend ssp. *nivale*), st fq quellige Waldstellen, wasserzügige Geröllhalden, Hochstaudenfluren im Bereich der Nadelwald-G., st fq regionale Steppenwälder und Wiesensteppen des PW-G. (besondere Rassen).

Sek. Ausmaß nicht vollständig feststellbar. 4, fqq Fett- und frische Magerwiesen im Bereich des VL-G. und der ganzen borealen und boreomeridionalen Gürtelserie.

##### USG.:

Prim. rr hochstaudenreiche Gebüsche, schattiger, wasserzügiger Geröllhalden der hochmontan-subalpinen Stufe (Sorbeto-Aceretum), frisches, krautreiches Seslerieto-Semperviretum schattiger Felsabsätze usw.

Sek. 4, fqq Fett- und frische Magerwiesen.

### Carum Carvi L.

#### *Synökologische Amplitude im USG.*

##### GSA.:

U. a n t h r.

Sek. 4, fq Trisetetum *flavescentis*, hochmontane Festuca *rubra*-Mähe-wiesen, Optimum Lolieto-Cynosuretum, ferner Festuceto-Cynosuretum, Blysmetum, p Colchiceto-Mesobrometum.

### Heracleum Sphondylium L.

Geogr. Verbr.: Europa, Nordwestafrika, West- und Nordasien, atlantisches Nordamerika.

Sippenentw.: Stark variabel\*, Mannigfaltigkeitszentrum in der boreal-subalpinen Gürtelserie, im USG. ssp. *australe* Neum. und ssp. *montanum* Briq.

#### *Synökologische Amplitude*

##### GSA.:

Prim. Areal nicht vollständig feststellbar. Gesamtart st fq Hochstauden- und Alluvialvegetation fast im ganzen Bereich der borealen und boreomeridionalen Gürtelserie, m fq PW-G. Ssp. *australe* ± st fq krautreiche Waldgesellschaften über nährstoffreichen, wasserzügigen Böden, Hochstauden- und Auenvegetation des QTA-G., FA-G. Ssp. *montanum* st fq Hochstaudenfluren der Nadelwald-G. (Gebirge Mitteleuropas).

Sek. Ausmaß nicht vollständig feststellbar. ssp. *australe* 4, fqq Arrhenatheretum-Fettwiesen, m fq frische Magerwiesen im Bereich des FA-G. und QTA-G.

ssp. *montanum* 4, fqq Trisetetum *flavescentis*-Fettwiesen im Bereich der Nadelwald-G. (Gebirge Mitteleuropas).

USG.:

Prim. ssp. *australe* p Fagus-Wälder, besonders aber Auengehölze, Waldbäche; hemerophobe Rassen auch im Calamagrostidetum *variae* schattiger Hänge der hochmontan-subalpinen Stufe usw.

ssp. *montanum* st fq Hochstaudenfluren in höheren Lagen.

Sek. ssp. *australe* 4, fqq Arrhenatheretum-Fettwiesen, fq Colchiceto-Mesobrometum, Salvieto-Mesobrometum.

ssp. *montanum* 4, fqq Trisetetum *flavescentis*.

Taraxacum officinale Web.

*Synökologische Amplitude im USG.*

ssp. *officinale* Becherer und ssp. *levigatum* Kotula

Prim. ssp. *officinale* st r feuchte Waldgesellschaften, Bachläufe; vielleicht Quercus *sessiliflora*-Wälder, in höheren Lagen Hochstaudenfluren.

ssp. *levigatum*, vielleicht Teucrietum-Xerobrometum.

Sek. ssp. *officinale* 4, fqq Fettwiesen, m fq Mesobromion- und Festuca *rubra*-Rasen.

ssp. *levigatum* nur r Xerobromion-Rasen.

Als weitere Spezies vorwiegend mesophiler Standorte schließe ich dieser Gruppe *Poa pratensis* L. s. str. das im Mesobromion seltene *Charefolium silvestre* Sch. u. Th. ssp. *silvestre* (Briq.) Sch. u. Th., ferner auch die im Jura anthropochoren *Cynosurus cristatus* L. und *Crepis biennis* L. an.

Auch bei den absolut hemerophilen Fettwiesenpflanzen können wir deutliche Beziehungen zwischen ihrem Gesamtvorkommen und dem Auftreten auf kleinstem Raum beobachten. Während in den feuchten Subassoziationen des Arrhenatheretum vorwiegend Spezies aus der boreomeridional-boreal-montan-subalpinen Gruppe dominieren, herrschen schon auf der kleinsten trockenen Erhebung und besonders im Salvieto-Mesobrometum die Spezies der mediterranen oder kontinentalen Gruppe vor (vgl. Zoller, 1954, Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen usw.). Auffallend ist auch die große Zahl und die völlige Dominanz der ersteren Gruppe im montan-subalpinen Trisetetum *flavescentis*, während die übrigen Arten in den Bergfettwiesen bedeutend seltener sind oder fehlen. Diese Feststellung steht in voller Übereinstimmung mit der schon früher erwähnten Tatsache (vgl. S. 42 und 106), daß die charakteristische Artenkombination des Trisetetum *flavescentis* vorwiegend aus Spe-

zies besteht, deren primäre Assoziationszugehörigkeit in den boreal-subalpinen Hochstaudenfluren der Nadelwald-G. liegt. Aber auch innerhalb des Mesobromion finden wir ein ganz entsprechendes Verhalten dieser Spezies. Relativ groß ist die Zahl der boreo-meridional-boreal-montan-subalpinen Spezies im ungedüngten, frischen Colchiceto-Mesobrometum, während sie im gedüngten, trockenen Salvieto-Mesobrometum zurücktreten und die submediterran-mediterranen und kontinentalen dominieren.

### **8a. Sippenentwicklung, Einwanderung und Ausbreitung der azonalen Elemente im Untersuchungsgebiet**

In florensgeschichtlicher Hinsicht verhalten sich die azonalen Elemente sehr verschieden, selbst auch die einzelnen Spezies innerhalb der gleichen Gruppe.

#### **Auen- und Sumpfpflanzen**

Neben der *anthropochoren* *Campanula patula* finden wir auch Arten, die außer ihrer ziemlich weiten Verbreitung auf Sekundärwiesen in der hochmontan-subalpinen Stufe an unbeeinflussten Reliktstandorten in mehr oder weniger hochwertigen Rasen ein disjunktes, anscheinend primäres Areal besitzen. In besonders hohem Maße ist das der Fall bei *Serratula tinctoria* ssp. *macrocephala*, weniger ausgeprägt bei *Dianthus superbus*, *Sanguisorba officinalis* und *Galium boreale*. Das Alter dieser Spezies reicht im Untersuchungsgebiet mindestens bis in die postglaziale Föhrenzeit zurück, jedenfalls ist die Entstehung und Disjunktion ihrer Gebirgsformen viel älter als die sekundäre Ausbreitung ihrer weitverbreiteten Ebenenformen.

Die ursprünglichen Standorte sind im Untersuchungsgebiet Auenwälder, Kiesalluvionen der Flüsse, Röhrichte, Flach- und Gehängemoore, Erlenbrüche, seltener *Molinia*-Föhrenwälder, Trockenbuschgesellschaften, Felsfluren oder Rasen des Seslerieto-Sempreviretum.

#### **Sandflur- und Felspflanzen**

Die Spontanität der Arten aus dieser Gruppe ist meist schwierig zu beurteilen, und neben den sicher *anthropochoren* *Tri-*

*folium dubium*, *Trifolium procumbens* in vielen weiteren Fällen fraglich. Die meisten primären Siedlungsmöglichkeiten sind beeinflusst, und eigentliche Sand- und Silikatfelsböden fehlen.

#### Südeuropäisch-montan-mittleuropäische Rasenpflanzen

Viele dieser Arten zeigen neben ihrer mehr oder weniger großen, sekundären Ausbreitung, in ausgesprochener Reliktvegetation eine sehr zerstreute, spontane Verbreitung wie z. B. *Lathyrus heterophyllus*, *Buphthalmum salicifolium*, *Cirsium tuberosum* (vgl. S. 75—81). Die Einwanderung liegt deshalb weit zurück, vermutlich in der postglazialen Föhrenzeit oder noch früher. Auch bei häufigen Arten lassen sich ähnliche Feststellungen machen. Untersuchen wir die Populationen von *Leontodon hispidus*, wie wir sie an offenen Mergelsteilhängen antreffen, so beobachten wir einen großen Reichtum an Formen und auch solche, die, wie var. *hyoserooides* (vgl. S. 223) kaum in anderer Vegetation vorkommen. Eine sekundäre Einwanderung in solche ursprüngliche Vegetationsflecke ist deshalb ganz ausgeschlossen.

Die primären Vorkommen liegen im Untersuchungsgebiet bei der Gruppe mit submediterran-mediterraner, bzw. mediterran-oreophiler Verwandtschaft und Ausbreitung und bei derjenigen mit kontinentaler Verwandtschaft und Ausbreitung im Seslerieto-Festucetum glaucae, in trockenen Felsspaltengesellschaften, in Trockenbusch- und Kiefernsteppenwäldern, in der *Kentranthus angustifolius*-*Scrophularia Hoppei*-Schuttflur, im Seslerieto-Semperviretum sonniger Felshänge.

Bei der Gruppe mit subalpin-alpiner, bzw. borealer Verwandtschaft und Ausbreitung liegen die ursprünglichen Standorte im Seslerieto-Semperviretum und in Felsspaltengesellschaften vorwiegend schattiger, feuchter Hänge, ferner in *Molinia*-Föhrenwäldern, in Gehängesümpfen und Quellfluren und nur selten in Trockenbusch- oder Kiefernsteppenwäldern.

Die Arten der Gruppe mit mediterran-submediterran-atlantischer Verwandtschaft und Ausbreitung finden endlich in *Molinia*-Föhrenwäldern, zum Teil auch in Gehängesümpfen, in Teichschlammgesellschaften, auf Flußkies und an sandigen Ufern primäre Siedlungsmöglichkeiten. Die Beantwortung der Spontaneität ist bei dieser letzteren Artengruppe allerdings ziemlich schwierig.

### Übrige Rasenpflanzen

Ähnliches, wie wir z. B. von *Leontodon hispidus* erörtert haben, gilt zum Teil auch für die übrigen Gruppen azonaler Spezies und selbst für einige absolut hemerophile Fettwiesenpflanzen wie *Avena pubescens*, *Chrysanthemum Leucanthemum*, *Picris hieracioides*, *Heracleum Sphondylium* (vgl. S. 240, 242, 247, 253). Neben vermutlich spätestens in der postglazialen Föhrenzeit eingewanderten, disjunkt verbreiteten, durchaus hemerophoben und nur an extremen Reliktstandorten gedeihenden Rassen, finden wir allgemein verbreitete, absolut hemerophile Wiesenformen, deren primäre Verbreitung im Untersuchungsgebiet wir nicht kennen und deren Spontaneität und Herkunft in vielen Fällen sehr fraglich ist. Über ihre Entstehung und Herkunft wissen wir bis heute nichts oder nur sehr wenig. Die primären Standorte der weitverbreiteten Rasenpflanzen sind im Untersuchungsgebiet sehr verschieden.

Als anthropochor betrachte ich im Schweizer Jura *Bellis perennis*, *Medicago lupulina*, *Daucus Carota*, *Knautia arvensis*, *Carum Carvi*, *Cynosurus cristatus*, *Crepis biennis*. Bei vielen weiteren ist die Spontaneität unsicher.

Hinsichtlich der Formenmannigfaltigkeit und des phylogenetischen Alters zeigt sich, daß nicht alle azonalen Arten zu den formenreichen Spezies gehören, daß aber die stark und absolut hemerophilen fast durchwegs vielgestaltig und plastisch sind. Allerdings gibt es auch einige charakteristische Ausnahmen wie *Cynosurus cristatus*, *Carum Carvi* usw. Bei zahlreichen azonalen Spezies kommt es zur Abgliederung von Rassen, die sich mit größerer Regelmäßigkeit von Gürtelserie zu Gürtelserie ablösen. Hier handelt es sich nicht um Vikarianten oder Randabspaltungen, sondern um synökologisch sehr verschieden verbreitete Sippen (vgl. S. 194). Zahlreiche sind auch für die arealtypische Gliederung der Assoziationen der *Bromus erectus*-Wiesen wichtig, man denke nur an die submeridionale ssp. *nummularium*, die boreomeridional-montane ssp. *ovatum* und die subalpin-alpine ssp. *grandiflorum* innerhalb der Gesamtart *Helianthemum nummularium*.

## C. Übersicht über die Arealtypen der Arten der *Bromus erectus*-Wiesen und Zusammenfassung

### 1. Knappe Übersicht über die einzelnen Arten

Erklärung zur arealtypischen Übersicht der Flora der Bromion-Wiesen.

Es bedeutet:

n. v.	Nicht variabel	st. v.*	Außerordentlich variabel
w. v.	Wenig variabel	sp.	Spontan
m. v.	Mäßig variabel	u. anthr.	Unsicher anthropochor
st. v.	Stark variabel	anthr.	Anthropochor

Mit einem ' sind die konstanten Arten bezeichnet, wobei die Ziffern in Übereinstimmung mit den Assoziationen in Zoller, 1954, Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen usw. angeben, in welchen Ausbildungen die einzelnen Spezies als Konstante vorkommen.

Es bedeutet:

- 1a Teucrieto-Xerobrometum, *Dianthus silvester*-*Fumana vulgaris*-Subass.
- 1b Teucrieto-Xerobrometum, wenige Aufnahmen (Schwäbisch-nordschw. Fazies).
- 2a Cerastieto-Xerobrometum, *Trifolium striatum*-*Trifolium dubium*-Subass.
- 2b Cerastieto-Xerobrometum, *Erophila*-*Arabidopsis*-Subass.
- 3a Teucrieto-Mesobrometum, *Ophrys*-*Globularia elongata*-Subass.
- 3b Teucrieto-Mesobrometum, *Coronilla vaginalis*-*Globularia cordifolia*-Subass.
- 4 Orchideto Morionis-Mesobrometum.
- 5 Colchiceto-Mesobrometum.
- 5F Colchiceto-Mesobrometum, doch nur gebietsweise.
- 6a Tetragonolobus-Molinietum *litoralis*, *Asperula cynanchica*-Subass.
- 6b Tetragonolobus-Molinietum *litoralis*, *Tofieldia calyculata*-Subass.

- 7a Lathyreto heterophylli-Mesobrometum, Hieracium cymosum-Subass.
- 7b Lathyreto heterophylli-Mesobrometum, Vicia tenuifolia-Subass.
- 8 Thesieto bavari-Mesobrometum.
- 9 Seselieto Libanotidis-Mesobrometum.
- 10 Salvieto-Mesobrometum.

Auf der linken Seite sind für jede Elementgruppe die in den Vegetationstabellen der Arbeit über die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen (Zoller, 1954) angewandten Abkürzungen angegeben. Bei eingeklammerten Arten ist die Zuteilung zu einem bestimmten Arealtyp unsicher. Die von Braun-Blanquet und Moor (1938) als Charakterarten bezeichneten Spezies sind durch einen vorgesetzten, schwarzen Kreis besonders hervorgehoben.

## ZONALE ARTEN

### Arten der arktisch-alpinen Gürtelserie

#### Rasenubiquisten

ARsm	<i>Alchemilla hybrida</i>	st. v.*	sp.	Zentrum in meridionalen Gebirgen.
ARub	<i>Gentiana verna</i>	st. v.	sp.	
	<i>Botrychium Lunaria</i>	w. v.	sp.	Übergang zu boreal-subalpiner Verbr.
	<i>Coeloglossum viride</i>	w. v.	sp.	
	<i>Potentilla Crantzii</i>	st. v.	sp.	Übergang zur Verbr. basiphiler Trockenrasenarten des VL-G.

### Bizonale Arten der arktisch-alpinen und boreal-subalpinen Gürtelserie

#### Bizonale, azidiphile Rasenarten

ABRad	<i>Nardus stricta</i>	n. v.	sp.	
-------	-----------------------	-------	-----	--

### Bizonale Arten der boreal-subalpinen Gürtelserie

#### Bizonale Arten der Hochstauden- und Grasfluren der Nadelwald-G.

Bstas	<i>Trollius europaeus</i>	w. v.	sp.	Eurasiatische Arten,
	<i>Geranium silvaticum</i>	m. v.	sp.	Hochstauden

Bstme	<i>Astrantia major</i>	m. v.	sp.	Europäisch-subalpine Arten, Hochstauden.
	<i>Knautia silvatica</i>	st. v.*	sp.	
	<i>Campanula rhomboidalis</i>	w. v.	sp.	
BRme	<i>Gentiana lutea</i>	n. v.	sp.	Europäisch-subalpine Arten, Rasenbewoh- ner.
	<i>Phyteuma orbiculare</i>	st. v.	sp.	
	<i>Crepis mollis</i>	m. v.	sp.	

### Arten der boreomeridionalen Gürtelserie

Bizonale, azidiphile Arten der atlantisch-subatlantischen Eichenwälder und Heiden

BMatsm	<i>Genista pilosa</i>	m. v.	sp.	Bizonale Arten des QC-G. und Qp-G.
	<i>Genista tinctoria</i>	st. v.	sp.	
	<i>Cytisus sagittalis</i>	w. v.	sp.	
BMatB	<i>Sieglingia decumbens</i> ' 3 b	w. v.	sp.	Bizonale Arten des QC-G. und Pic-G.
	<i>Carex pilulifera</i>	w. v.	sp.	
BMatBmI	<i>Potentilla sterilis</i>	w. v.	sp.	Bizonale Arten des QC-G., FA-G. und QTA-G.
	<i>Lathyrus montanus</i>	m. v.	sp.	

Europäisch-mesophile Laubwaldarten des FA-G und QTA-G.

Bmlrfq	<i>Neottia Nidus avis</i>	n. v.	sp.	Bizonale Arten der regionalen Wälder des FA-G. und QTA- G.
	<i>Cephalanthera alba</i>	w. v.	sp.	
	<i>Anemone nemorosa</i>	w. v.	sp.	
	<i>Euphorbia dulcis</i>	w. v.	sp.	
	<i>Phyteuma spicatum</i>	w. v.	sp.	
Bmlrw	<i>Luzula pilosa</i>	w. v.	sp.	Weiter verbr. Arten regionaler Laubwald- vegetation.
	<i>Epipactis latifolia</i>	m. v.	sp.	
	<i>Fragaria vesca</i>	m. v.	sp.	
	<i>Hieracium murorum</i>			
	Gruppe <i>silvaticum</i>	st. v.*	sp.	
<i>Hieracium vulgatum</i>	st. v.*	sp.		
Bmlrq	<i>Carex montana</i> ' 3b, 4, 5	m. v.	sp.	± zonale Arten des QTA-G.
	<i>Primula veris</i> ssp. <i>genuina</i> ' 4, 5	st. v.	sp.	
Bmlau	<i>Equisetum maximum</i>	st. v.	sp.	Bizonale Arten des FA-G. und QTA-G. mit Hauptverbr. in Auenwäldern.
	<i>Colchicum autumnale</i>	w. v.	sp.	
	<i>Lychnis Flos cuculi</i>	w. v.	sp.	
	<i>Ranunculus auricomus puberulus</i>	st. v.*	sp.	
	<i>Aegopodium Podagraria</i>	w. v.	sp.	
	<i>Pimpinella major</i>	m. v.	sp.	
	<i>Primula elatior</i>	m. v.	sp.	
	<i>Valeriana dioeca</i>	w. v.	sp.	
	<i>Cirsium oleraceum</i>	st. v.	sp.	
	Bmlwh	<i>Vicia sepium</i>	m. v.	
<i>Ajuga reptans</i>		w. v.	sp.	
<i>Veronica Chamaedrys</i>		m. v.	sp.	
( <i>Orchis mascula</i> )' 5		st. v.	sp.	

Bizonale Arten der Trocken- und Steppenwälder des Qp-G. ((QTA-G.) und PW-G.

Mtas	● <i>Brachypodium pinnatum</i> ' 7b, 8 <i>Polygonatum officinale</i> ' 1b <i>Trifolium medium</i> <i>Viola hirta</i> <i>Vincetoxicum officinale</i> <i>Origanum vulgare</i> ' 9	st. v. sp. w. v. sp. st. v. sp. st. v. sp. st. v.* sp. st. v. sp.	Eurosibirische Arten.
BMte	● <i>Anthericum ramosum</i> <i>Trifolium rubens</i> <i>Geranium sanguineum</i> ' 1a, b ● <i>Peucedanum Cervaria</i> ' 1b <i>Campanula persicifolia</i> <i>Inula hirta</i> <i>Chrysanthemum corymbosum</i>	w. v. sp. w. v. sp. w. v. sp. m. v. sp. w. v. sp. w. v. sp. m. v. sp.	Europäische Arten.
BMtme	<i>Thesium bavarum</i> <i>Cytisus nigricans</i>	m. v. sp. m. v. sp.	Zentraleuropäische Arten.
Arten der kontinentalen Steppenwälder und Wiesensteppen des PW-G.			
BMkwa	● <i>Avena pratensis</i> <i>Epipactis atropurpurea</i> ● <i>Potentilla heptaphylla</i> ssp. <i>rubens</i> ' 7, 8 <i>Vicia cracca</i> ssp. <i>tenuifolia</i> ' 7b <i>Viola collina</i> ● <i>Gentiana Cruciata</i> <i>Veronica Teucrium</i> ● <i>Campanula glomerata</i> ● <i>Carlina vulgaris</i> ● <i>Crepis praemorsa</i> ● <i>Pulsatilla vulgaris</i> ssp. <i>germanica</i>	st. v. sp. w. v. st. v.* sp. st. v.* anthr. st. v. sp. w. v. sp. st. v.* sp. m. v. sp. m. v. sp. m. v. sp. st. v.* sp.	Arten mit Hauptverbr. in den regionalen Steppenwäldern des PW-G.
BMkwi	<i>Carex humilis</i> <i>Filipendula hexapetala</i> <i>Trifolium montanum</i> <i>Polygala vulgaris</i> ssp. <i>comosa</i>	w. v. sp. w. v. sp. m. v. sp. st. v. sp.	Arten mit Hauptverbr. in den regionalen Wiesensteppen des PW-G.
BMkSMk	● <i>Phleum phleoides</i> ● <i>Koeleria gracilis</i> ● <i>Veronica spicata</i> <i>Veronica prostrata</i> <i>Galium verum</i> ● <i>Aster Linosyris</i> <i>Centaurea Stoebe</i> ssp. <i>rhenana</i> <i>Hieracium cymosum</i> ssp. <i>cymosum</i>	m. v. sp. st. v.* sp. st. v. sp. st. v.* sp. st. v. sp. w. v. sp. st. v. sp. st. v.* sp.	Bizonale Arten der regionalen Steppenvegetation des PW-G. und St-G.
BMkhü	<i>Thalictrum minus</i> <i>Seseli Libanotis</i> ' 9  <i>Aster Amellus</i>	st. v.* sp. st. v. sp.  w. v. sp.	Arten der kontinentalen Hugelsteppen mit großer Verbr. in Gebirgen.  Art der kontinentalen Hugelsteppen.
BMksd	<i>Peucedanum Oreoselinum</i> <i>Onobrychis arenaria</i>	m. v. sp. st. v. u. anthr.	Arten der kontinentalen Sandsteppen.

BMkh	● <i>Onobrychis sativa</i> ' 4, 7b, 10	st. v. u. anthr.	Im Bereich der mesophilen Laubwald-G stark hemerophile Wiesenarten.
	● <i>Salvia pratensis</i> ' 2a, 4. 5F, 7b, 10	st. v. sp.	
	( <i>Muscari botryoides</i> )	m. v. u. anthr.	

Arten der submeridionalen und meridionalen Gürtelserie

Arten der Gariden- und Trockenwälder des Qp-G.

BMISMr	<i>Orchis pallens</i>	w. v. sp.	Bizonale Arten der Trockenwälder des Qp-G. und der regionalen Wälder des QTA-G. und FA-G.
	<i>Orchis purpurea</i>	m. v. sp.	
	<i>Cephalanthera rubra</i>	w. v. sp.	
	<i>Melittis Melissophyllum</i>	m. v. sp.	
SMgr	● <i>Ophrys sphecodes</i> ssp. <i>litigiosa</i>	st. v. sp.	Arten lokalbedingter Vegetation des Qp-G., aber mit ± ausgesprochener Verbr. auch in regionalen Trockenwäldern.
	● <i>Ophrys apifera</i>	st. v. sp.	
	● <i>Ophrys fuciflora</i>	st. v. sp.	
	● <i>Ophrys muscifera</i>	st. v. sp.	
	● <i>Anacamptis pyramidalis</i>	w. v. sp.	
	● <i>Aceras anthropophorum</i>	w. v. u. anthr.	
	● <i>Loroglossum hircinum</i>	w. v. u. anthr.	
	● ( <i>Orchis Morio</i> )	st. v. u. anthr.	
	● <i>Trifolium ochroleucum</i>	m. v. anthr.	
	● <i>Prunella laciniata</i>	m. v. anthr.	
	<i>Inula Conyza</i>	w. v. sp.	
SMrMr	<i>Teucrium Chamaedrys</i> ' 1a, b	w. v. sp.	Arten mit großer Verbr. auch im Qi-G.
	<i>Stachys officinalis</i>	st. v. sp.	
SMgat	● <i>Tunica prolifera</i>	w. v. u. anthr.	Arten der Gariden des Qp-G, im Westen des Areals mit starker Verbreitung in den Sandfluren des QC-G.
	● <i>Papaver dubium</i> ssp. <i>Lecoquii</i>	m. v. anthr.	
	● <i>Sedum rupestre</i> ssp. <i>reflexum</i>	st. v. sp.	
	● <i>Trifolium scabrum</i>	m. v. u. anthr.	
	<i>Trifolium striatum</i> ' 2a	m. v. anthr.	
Smg	● <i>Koeleria vallesiana</i>	m. v. sp.	Arten der Gariden des Qp-G.
	● <i>Carex alpestris</i>	m. v. sp.	
	● <i>Allium sphaerocephalum</i>	n. v. sp.	
	● <i>Allium pulchellum</i>	w. v. sp.	
	● <i>Anthericum Liliago</i>	w. v. sp.	
	● <i>Cerastium brachypetalum</i> ' 2a, b,	w. v. u. anthr.	
	● <i>Minuartia fasciculata</i>	w. v. u. anthr.	
	● <i>Hornungia petraea</i>	w. v. sp.	
	● <i>Saxifraga tridactylites</i>	w. v. sp.	
	● <i>Lotus corniculatus</i> var. <i>hirsutus</i>	st. v. sp.	
	● <i>Linum tenuifolium</i>	w. v. sp.	
	● <i>Euphorbia verrucosa</i>	st. v.* sp.	
	● <i>Fumana vulgaris</i>	n. v. sp.	
	● <i>Helianthemum nummularium</i>		
	ssp. <i>nummularium</i>	st. v. sp.	
	● <i>Trinia glauca</i>	m. v. sp.	
	● <i>Teucrium Botrys</i>	w. v. sp.	
	● <i>Teucrium montanum</i> ' 1a, 3b	w. v. sp.	
	● <i>Verbascum Lychnitis</i>	st. v. sp.	
	● <i>Globularia elongata</i> ' 1a	w. v. sp.	
	● <i>Asperula cynanchica</i> ' 1b, 3, 6b, 8, 9	st. v. sp.	
	● <i>Lactuca perennis</i>	w. v. sp.	
	● <i>Scorzonera austriaca</i>	m. v. sp.	

SMh	<i>Vicia hirsuta</i>	w. v.	anthr.	in Mitteleuropa Archäophyten.
	<i>Vicia tetrasperma</i>	m. v.	anthr.	
	<i>Erodium cicutarium</i>	st. v.	anthr.	
	<i>Ajuga Chamaepitys</i>	m. v.	anthr.	
	<i>Valerianella rimosa</i> und <i>dentata</i>	m. v.	anthr.	
SMgk	● <i>Bromus erectus</i>			Arten der Gariden des Qp-G., im Osten des Areals mit starker Verbr. in der Steppenvegetation des PW-G. und St-G.
	ssp. <i>eu erectus</i> ' 1—10	st. v.	sp.	
	● <i>Melica ciliata</i> ssp. <i>nebrodensis</i>	m. v.	sp.	
	<i>Allium senescens</i>	w. v.	sp.	
	<i>Tunica saxifraga</i>	m. v. u.	anthr.	
	● <i>Minuartia tenuifolia</i>	w. v.	anthr.	
	● <i>Cerastium semidecandrum</i>	m. v. u.	anthr.	
	● <i>Cerastium pumilum</i>	st. v. u.	anthr.	
	<i>Echium vulgare</i>	m. v. u.	anthr.	
	● <i>Stachys recta</i> ' 1a, b	st. v.	sp.	
	● <i>Satureia Acinos</i>	st. v.	sp.	
Arten der Gariden- und Steppenrasen des Qp-G. und St-G.				
SMgstp	● <i>Arenaria serpyllifolia</i> ' 2a, b	st. v.	sp.	
	<i>Holosteum umbellatum</i>	w. v.	anthr.	
	● <i>Thlaspi perfoliatum</i>	st. v.	sp.	
	● <i>Alyssum Alyssoides</i>	w. v. u.	anthr.	
	<i>Erophila verna</i> ' 2b	st. v.*	sp.	
	<i>Arabidopsis Thaliana</i> ' 2b	w. v.	anthr.	
	<i>Draba muralis</i>	w. v.	anthr.	
	● <i>Medicago minima</i>	st. v. u.	anthr.	
	<i>Geranium rotundifolium</i>	w. v. u.	anthr.	
	<i>Althaea hirsuta</i>	w. v.	anthr.	
	<i>Bupleurum falcatum</i>	st. v.	sp.	
	● <i>Myosotis collina</i>	w. v.	anthr.	
	<i>Veronica praecox</i>	w. v.	anthr.	
Arten der Stipa-Steppen				
SMstp	● <i>Andropogon Ischaemum</i>	w. v.	sp.	
	● <i>Poa bulbosa</i>	w. v. u.	anthr.	
	<i>Poa pratensis</i> ssp. <i>angustifolia</i> ' 7a, b	st. v. u.	anthr.	
	● <i>Medicago falcata</i>	st. v.	anthr.	
	( <i>Orobanche lutea</i> )	w. v.	anthr.	
Arten der mediterranen Gebirgssteppen				
MG	<i>Poa badensis</i> s. str. var. <i>humilis</i>	st. v.	sp.	Fast alle von ± azonaler Verbr. aber mit großer Verwandtschaft zu zonalen Arten des MG-G.
u. MGaz	( <i>Festuca ovina</i> ssp. <i>glauca</i> )	st. v.*	sp.	
	( <i>Festuca ovina</i> ssp. <i>duriuscula</i> )' 1b	st. v.*	sp.	
	( <i>Dianthus Caryophyllus</i> ssp. <i>silvester</i> )' 1a	st. v.	sp.	
	( <i>Sempervivum tectorum</i> )	m. v.	anthr.	

### AZONALE ARTEN

#### Azonale, boreomeridional-montan-boreal-subalpine Waldarten

AZL	<i>Lilium Martagon</i>	m. v.	sp.
	<i>Aquilegia vulgaris</i>		
	ssp. <i>vulgaris</i> u. <i>atrata</i> ' 5F	st. v.	sp.
	<i>Ranunculus breyninus</i>	st. v.	sp.

Azonale Arten der boreal-boreomeridionalen Auen- und Sumpflvegetation

Flachmoorarten

AZSfl	<i>Carex panicea</i> ' 6b	m. v.	sp.
	<i>Orchis latifolia</i>	st. v.	sp.

Alluvialarten mit großer Verbr. auch in boreal-subalpinen Hochstaudenfluren

AZSalb	<i>Dianthus superbus</i>	m. v.	sp.
	<i>Sanguisorba officinalis</i>	st. v.	sp.
	<i>Galium boreale</i>	m. v.	sp.
	( <i>Listera ovata</i> )	w. v.	sp.

Alluvialarten mit besonders stark hemerophiler Ausbreitung

AZSalh	<i>Saponaria officinalis</i>	w. v.	sp.
	<i>Stellaria graminea</i>	st. v.	sp.
	<i>Cerastium caespitosum</i>	m. v.	sp.
	<i>Vivia cracca</i> ssp. <i>vulgaris</i> ' 7a	st. v.	sp.
	<i>Lathyrus pratensis</i>	st. v.	sp.
	( <i>Campanula patula</i> )	w. v.	anthr.

Alluvialarten mit ± starker Verbr. auch in regionalen Steppenwäldern und Wiesensteppen des PW-G. sowie in Trockenwäldern des Qp-G.

AZSalt	<i>Carex tomentosa</i>	w. v.	sp.
	( <i>Orchis militaris</i> )	w. v.	sp.
	● <i>Agrimonia Eupatoria</i>	st. v.	sp.
	<i>Silaum Silaus</i>	m. v.	sp.
	<i>Succisa pratensis</i>	w. v.	sp.
	<i>Senecio erucifolius</i>	m. v.	sp.
	<i>Inula salicina</i>	w. v.	sp.
	<i>Centaurea jacea</i> ssp. <i>angustifolia</i>	st. v.	sp.
	<i>Serratula tinctoria</i>	m. v.	sp.

Azonale Arten der azidiphilen boreal-boreomeridionalen Heidevegetation

AZHD	<i>Luzula multiflora</i>	st. v.	sp.
	<i>Calluna vulgaris</i>	n. v.	sp.
	<i>Antennaria dioeca</i>	m. v.	sp.

Azonale Arten der boreomeridionalen Sandflur- und Felsvegetation

AZSD	<i>Rumex Acetosella</i>	st. v. u.	anthr.
	<i>Potentilla argentea</i>	st. v. u.	anthr.
	<i>Trifolium arvense</i>	m. v. u.	anthr.
	<i>Trifolium procumbens</i>	m. v.	anthr.
	<i>Trifolium dubium</i> ' 2a	m. v.	anthr.
	<i>Hypochoeris radicata</i>	w. v. u.	anthr.

AZSDFS	<i>Sedum acre</i>	m. v.	sp.	Sand- und Felsflurpflanzen
	● <i>Sedum mite</i>	n. v.	sp.	
	<i>Sedum album</i>	m. v.	sp.	

Azonale, südeuropäisch-montan-mitteuropäische Rasenarten

Arten mit submedit.-medit. bzw. medit.-oreophiler Verwandtschaft und Ausbreitung

AZRsm	<i>Saponaria Ocymoides</i>	w. v.	sp.	Arten mit starker Häufung in den Alpen und Nachbargebirgen.
	<i>Coronilla vaginalis</i> ' 3b	w. v.	sp.	
	<i>Lathyrus heterophyllus</i> ' 7b, 9	st. v.	sp.	
	<i>Globularia cordifolia</i> ' 3b	m. v.	sp.	
	<i>Buphthalmum salicifolium</i> ' 8, 9	m. v.	sp.	
	<i>Carduus defloratus</i>	m. v.	sp.	
AZRsmw	● <i>Anthyllis vulneraria</i>			Arten mit größerer Verbr.
	ssp. <i>eu-vulneraria</i> ' 3a, b; 4, 5, 7, 8	st. v.*	sp.	
	● <i>Hippocrepis comosa</i> '			
	1b, 3a, b, 4, 7b, 8, 9	m. v.	sp.	
	<i>Lotus corniculatus</i> var. <i>arvensis</i>	st. v.	sp.	
	● <i>Helianthemum nummularium</i>			
	ssp. <i>ovatum</i> ' 3a, b	st. v.*	sp.	
	<i>Galium pumilum</i> ssp. <i>vulgatum</i>	st. v.*	sp.	
	● <i>Scabiosa Columbaria</i> ' 5F	st. v.	sp.	
	<i>Carlina acaulis</i> ' 3b	m. v.	sp.	

Arten mit subalpin-alpiner Verwandtschaft und Ausbreitung

AZRsb	<i>Calamagrostis varia</i>	w. v.		Arten mit starker Häufung in den Alpen und Nachbargebirgen.
	<i>Sesleria coerulea</i> ssp. <i>calcareo</i>	m. v.	sp.	
	<i>Tofieldia calyculata</i> ' 6b	w. v.	sp.	
	<i>Gymnadenia odoratissima</i>	w. v.	sp.	
	<i>Thesium alpinum</i>	m. w.	sp.	
	<i>Rhinanthus angustifolius</i>	st. v.*	sp.	
	<i>Bellidiastrum Michellii</i>	w. v.	sp.	
	<i>Crepis alpestris</i>	m. v.	sp.	
AZRsbw	<i>Carex ornithopoda</i>	w. v.	sp.	Arten mit größerer Verbr.
	( <i>Thesium pyrenaicum</i> )	w. v.	sp.	
	<i>Polygala amarella</i>	st. v.	sp.	
	● <i>Gentiana ciliata</i>	w. v.	sp.	
	● <i>Gentiana germanica</i>	st. v.*	sp.	
	<i>Euphrasia Rostkoviana</i>	st. v.	sp.	
	( <i>Rhinanthus Alectorolophus</i> )	st. v.	sp.	
	● <i>Cirsium acaule</i> ' 3b	w. v.	sp.	
	<i>Leontodon hispidus</i> ' 8	st. v.	sp.	

Arten mit kontinentaler Verwandtschaft und Ausbreitung

AZRk	● <i>Koeleria ciliata</i> ' 3b	st. v.	sp.
	● <i>Dianthus Carthusianorum</i> ' 5F	st. v.	sp.
	● <i>Potentilla verna</i> ' 1a, b; 2a, b; 3a, b	st. v.*	sp.
	<i>Prunella grandiflora</i> ' 4, 6a, b	m. v.	sp.
	● <i>Centaurea Scabiosa</i> ssp. <i>communis</i>	st. v.*	sp.

Arten mit medit.-submediterranean-atlantischer Verwandtschaft und Ausbreitung

AZRsmat	<i>Ononis spinosa</i> ' 6a	st. v.*	sp.
	<i>Ononis repens</i> ' 8	st. v.*	sp.
	<i>Tetragonolobus siliquosus</i> ' 6a, b	w. v.	sp.
	<i>Blackstonia perfoliata</i>	m. v.	sp.
	<i>Centaureum pulchellum</i>	m. v. u. anthr.	
	( <i>Orobanche gracilis</i> )	w. v.	sp.
	● <i>Cirsium tuberosum</i> ' 6a, b	w. v.	sp.



Azonale Arten mit besonders starker Ausbreitung in intensiv  
kultivierter Vegetation

Boreomeridional-kontinentale Arten

AZRhk	<i>Avena pubescens</i> ' 7a	st. v. sp.
	( <i>Medicago sativa</i> )	st. v. anthr.
	<i>Chrysanthemum Leucanthemum</i> ' 5, 7a, 10	st. v.* anthr.
	<i>Cetarea Jacea</i> ' ssp. <i>eu-jacea</i>	st. v. sp.
	<i>Tragopogon pratensis</i>	st. v. u. anthr.

Submediterranean-mediterranean bzw. mediterran-oreophile Arten

AZRhsm	<i>Arrhenatherum elatius</i>	st. v. u. anthr.
	<i>Bellis perennis</i>	m. v. anthr.
AZRhsm	( <i>Medicago lupulina</i> ) ' 7a, b	m. v. u. anthr.
	<i>Daucus Carota</i> ' 10	st. v. anthr.
	<i>Knautia arvensis</i> ' 10	st. v. anthr.
	<i>Picris hieracioides</i>	st. v.* sp.
	<i>Crepis taraxacifolia</i>	st. v. sp.

Boreomeridional-boreal-montan-subalpine Arten

AZRhbmm	<i>Anthoxanthum odoratum</i> ' 5, 7a	m. v. sp.
	<i>Agrostis capillaris</i>	st. v. sp.
	( <i>Cynosurus cristatus</i> )	w. v. anthr.
	<i>Holcus lanatus</i> ' 5F	w. v. u. anthr.
	<i>Trisetum flavescens</i> ' 7a	st. v. u. anthr.
	<i>Dactylis glomerata</i>	st. v. sp.
	<i>Poa pratensis</i> s. str. ' 10	st. v. sp.
	<i>Festuca rubra</i>	
	ssp. <i>eu-rubra</i> var. <i>genuina</i>	st. v.* sp.
	<i>Festuca pratensis</i>	w. v. u. anthr.
	<i>Rumex Acetosa</i>	st. v.* sp.
	<i>Ranunculus acer</i> ssp. <i>Steveni</i>	st. v. u. anthr.
	<i>Cardamine pratensis</i>	st. v. sp.
	<i>Alchemilla vulgaris</i>	st. v.* sp.
	<i>Trifolium pratense</i> ' 3a, b; 4, 5, 7a, b	st. v. sp.
	<i>Trifolium repens</i> ' 7a	st. v. u. anthr.
	<i>Carum Carvi</i>	w. v. u. anthr.
	<i>Chaerophyllum silvestre</i>	
	ssp. <i>eu-silvestre</i>	st. v.* sp.
	<i>Heracleum Sphondylium</i>	
	ssp. <i>australe</i>	st. v.* sp.
	<i>Taraxacum officinale</i>	
	Gruppe <i>vulgare</i> und <i>levigatum</i>	st. v.* sp.
	( <i>Crepis biennis</i> )	st. v. anthr.

Eurasiatische Segetalarten

AZSEG	<i>Vicia sativa</i>	st. v. anthr.
	<i>Viola tricolor</i> ssp. <i>arvensis</i>	st. v. anthr.
	<i>Myosotis arvensis</i>	m. v. anthr.
	<i>Veronica arvensis</i>	w. v. anthr.

## 2. Zusammenfassung

### *Ausgangssituation* (S. 11—39)

Einleitend wurde in der vorliegenden Arbeit darauf hingewiesen, daß primäre Wiesen im Waldgebiet des Schweizer Juras nur an wenigen, engbegrenzten und extremen Standorten vorkommen. Der größte Teil der Wiesen und damit auch die *Bromus erectus*-Wiesen sind kulturbedingt und weisen einen ganz besonderen sekundär anthropogenen Charakter auf. Dieser sekundär anthropogene Charakter ist durch die folgenden Eigenschaften gekennzeichnet:

1. Die Artenzusammensetzung weicht stark von der entsprechenden Flora standortsgemäßer, ursprünglicher Vegetation ab. Neben spontanen Arten findet sich immer ein mehr oder weniger hoher Prozentsatz anthropochorer Arten (S. 31 ff.).
2. Die Vegetation besteht besonders auf den extensiv bewirtschafteten Wiesen der Waldgebiete aus einer Mischung ganz verschiedener Assoziationselemente, deren primäre Verbreitung in stark abweichenden, ursprünglichen Pflanzengesellschaften liegt (S. 33 ff.).
3. Die Vegetation zeichnet sich durch eine ganz besondere Folge der phänologischen Aspekte aus, die in ursprünglicher Vegetation nicht vorkommt (S. 36 ff.).
4. Die Flora enthält von zahlreichen Arten nur ganz bestimmte Rassen, die mit den spontanen Sippen des betreffenden Untersuchungsgebietes oft nicht übereinstimmen und die teilweise erst auf den sekundären Wiesen entstanden sind (S. 38 ff.).

### *Problemstellung* (S. 39—41)

Die Untersuchung der primären Assoziationszugehörigkeit hemerophiler Spezies bildet die notwendige Voraussetzung für die logisch richtige und naturgemäße Betrachtung sekundärer Halbkultur- und Kulturpflanzengesellschaften. Sie bildet das Kernproblem der vorliegenden Arbeit und scheint deshalb besonders dringlich, weil sie trotz ihrer grundlegenden Bedeutung bei Studien über kulturbedingte Vegetation bisher viel zu wenig Beachtung gefunden hat. Für eine solche Untersuchung über die primäre Assoziationszugehörigkeit hemerophiler Spezies zeigt sich die Flora der *Bromus erectus*-Wiesen in hohem Maße aussichtsreich, da sie in jeder Hinsicht außerordentlich vielgestaltig ist.

Die Problemstellung beschränkt sich aber nicht auf die Untersuchung der ursprünglichen Verbreitung der einzelnen Arten im

engbegrenzten Untersuchungsgebiet. Eine Lösung der Frage nach der primären Assoziationszugehörigkeit der verschiedenen Spezies ist nur im Rahmen einer vergleichend chorologischen Analyse der Gesamtareale möglich. So bildet die vergleichend chorologische Untersuchung der Arten der *Bromus erectus*-Wiesen den Hauptinhalt der vorliegenden Studie. Sie führt zur Bildung möglichst natürlicher Arealtypen oder Elemente, in welchen Spezies mit ähnlicher Gesamtverbreitung vereinigt werden.

#### *Untersuchungsmethoden* (S. 39—81)

Bei der Untersuchung des Gesamtareals einer Spezies müssen die folgenden Teilprobleme berücksichtigt werden: Die Sippenentwicklung der Spezies, die historische Entwicklung ihres Areals, die geographisch-topographische Ausdehnung ihres Areals, ihre synökologische Amplitude und ihr Reaktionstypus gegenüber den anthropogenen Einflüssen.

Dabei erweisen sich die folgenden Punkte für die richtige Durchführung vergleichend chorologischer Untersuchungen als besonders wichtig:

1. Die Rassen einer Spezies müssen im Rahmen des gesamten Formenkreises betrachtet werden; denn die mehr oder weniger starke Aufspaltung in verschiedene Oekotypen bildet einen spezifischen Charakter der Linnéschen Gesamtart (S. 46).
2. Die geographisch-topographischen Eigenschaften des Areals sind für die Beurteilung der Verbreitung einer Art ungenügend. Sie müssen ergänzt werden durch die Untersuchung der synökologischen Amplitude (S. 48).
3. Die synökologische Amplitude kann sich über einen einzigen Vegetationsgürtel (zonale Arten), über zwei Vegetationsgürtel (bizonale Arten) und über mehrere Vegetationsgürtel (azonale Arten) erstrecken. Wir müssen deshalb in erster Linie unterscheiden zwischen zonalen bis bizonalen Arealtypen und azonalen Arealtypen (S. 49 und 82).
4. Reicht die synökologische Amplitude in einem bestimmten Vegetationsgürtel hauptsächlich über die Klimaxvegetation, so ist die Verbreitung der betreffenden Art regionalbedingt. Erstreckt sich die synökologische Amplitude in einem bestimmten Vegetationsgürtel hauptsächlich auf Pioniervegetation und Dauergesellschaften, so ist die Verbreitung der betreffenden Art lokalbedingt (S. 50).
5. Jeder Vegetationsgürtel zerfällt in das zusammenhängende Kerngebiet mit gürtel eigener, regionaler Klimaxvegetation und in die unzusammenhängenden, extrazonalen Reliktgebiete mit nur lokalbedingter Vegetation im Kerngebiet anderer Gürtel (S. 61).
6. Bei der Beurteilung über den Grad der Ursprünglichkeit eines Standortes erweisen sich als die besten Kriterien: Die Sukzessionsverhältnisse,

der Reliktcharakter der Flora und das Vorkommen von besonderen Rassen, die an stärker beeinflussten Lokalitäten fehlen (S. 65).

7. Der Kultureinfluß wechselt von Vegetationsgürtel zu Vegetationsgürtel, und der gleiche Eingriff übt in verschiedenen Gürteln eine verschieden starke oder andersartige Wirkung aus. Dieser Wechsel ist bei der Beurteilung des primären und sekundären Areals einer Spezies von grundlegender Bedeutung (S. 67 ff.).
8. Nur die Untersuchung über die primäre Assoziationszugehörigkeit und über das Ausmaß der hemerophilen Ausbreitung innerhalb des Gesamtareals einer Spezies ermöglicht die Kenntnis der synökologischen Amplitude (S. 67 ff.).
9. Pseudohemerophobe Arten, die bei intensiverer Kultur an ihren sekundären Vorkommen wieder verdrängt werden, dürfen nicht verwechselt werden mit wirklich hemerophoben Spezies, die von vorherein unter dem Einfluß der Kultur zurückgehen (S. 74).
10. Die Teilerscheinungen der Verbreitung innerhalb eines begrenzten Gebietes müssen immer mit dem Gesamtareal und dem Verbreitungszentrum der betreffenden Spezies in Beziehung gebracht werden (S. 78 ff.).

### *Ergebnisse* (S. 82—267)

Die Hauptresultate der vergleichend chorologischen Untersuchungen über die Flora der jurassischen *Bromus erectus*-Wiesen sind auf S. 258 ff. in einer knappen Übersicht zusammengestellt. Diese Einteilung der Elemente bildet eine Verknüpfung des rein geographisch-topographischen Systems der Arealtypen von H. Meusel (1943) mit den vorwiegend synökologisch und florenge-schichtlich begründeten Vegetationsgürteln von E. Schmid (1936). Über die Sippenentwicklung, Einwanderung, primäre Assoziationszugehörigkeit und sekundäre Ausbreitung im Untersuchungsgebiet wird für jede Elementengruppe eine kurze Zusammenfassung gegeben. Diese befindet sich für die Elemente der arktisch-alpinen und borealen Gürtelserie auf S. 107/108, für die Elemente der boreomeridionalen Gürtelserie auf S. 153—156, für die Elemente der submeridionalen Gürtelserie auf S. 191—193 und für die azonalen Elemente auf S. 255—257.

Aus den vergleichend chorologischen Untersuchungen über die Flora der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras ergeben sich die folgenden allgemeinen Gesetzmäßigkeiten:

1. Die zonalen und bizonalen Arten zeichnen sich durch eine Häufung des Vorkommens und der primären Siedlungsmöglichkeiten in einem oder zwei bestimmten Vegetationsgürteln aus. Der steigenden Entfernung von ihrem Verbreitungszentrum geht ein deutliches Verbreitungsgefälle parallel. Dieses Verbreitungsgefälle drückt sich nicht nur in der Ab-

nahme der Fundorte sondern oft auch in einer starken Abwandlung der ökologischen Ansprüche aus, z. B. zeichnet sich das synökologische Vorkommen zonaler Arten im Verbreitungszentrum oft durch große Häufigkeit in regionalbedingter Klimaxvegetation aus, während es in den Randgebieten auf extreme, lokalbedingte Pflanzengesellschaften beschränkt ist (S. 62/63 und 87—193).

2. Die größte Formenmannigfaltigkeit zonaler Arten und Sippenschwärme stimmt meistens mit dem Verbreitungszentrum überein, befindet sich in manchen Fällen auch in den Randgebieten des Areals (S. 87—193 und 194).
3. Die azonalen Arten sind in mehr oder weniger gleicher Häufigkeit und an relativ sich gleich bleibenden Lokalstandorten durch viele Vegetationsgürtel hindurch verbreitet. Die Rassen formenreicher Spezies verteilen sich meistens ziemlich regelmäßig über das ganze Areal (S. 62/63 und 193—257).
4. Mit Ausnahme von Arten der kontinentalen Steppengürtel fehlen auf den sekundären Wiesen der Waldgebiete Spezies, welche primär vor allem in regionalbedingter Klimaxvegetation vorkommen. Es überwiegen Spezies aus lokalbedingter Vegetation extremer Standorte und azonale Arten (S. 87—257).
5. Die meisten Wiesenpflanzen erweisen sich hinsichtlich ihrer ökologischen Ansprüche als euryözisch, dagegen im Wettbewerb mit andern Arten als relativ konkurrenzschwach. Dies beweisen ihre großen Gürtelamplituden, ihre Fähigkeit zur Besiedlung sehr verschiedenartiger Standorte und ihre starke, hemerophile Ausbreitung (S. 87—257).
6. Die Art und Weise und die Häufigkeit des hemerophilen Auftretens wechseln von Vegetationsgürtel zu Vegetationsgürtel. Sie sind sogar bei vielen Arten auf kleine Strecken im Kerngebiet ein und desselben Vegetationsgürtels großen Schwankungen unterworfen (S. 75—78 und 87—257).
7. Sowohl wenig variable, isolierte und daher phylogenetisch ältere Spezies als auch plastische, stark variable, phylogenetisch jüngere Spezies sind zu hemerophiler Ausbreitung befähigt. Die letzteren überwiegen auf den sekundären Wiesen allerdings beträchtlich (S. 87—257).
8. Hinsichtlich der Spontanität verteilen sich die Arten der jurassischen *Bromus erectus*-Wiesen wie folgt:

Spontane Arten	79%	
Unsichere Antropochoren	11%	
Vollantropochoren	10%	(S. 258 ff.)

9. Entsprechend der extensiven Bewirtschaftung treten die pseudohemerophoben Arten auf den *Bromus erectus*-Wiesen viel stärker in Erscheinung als auf den Fettwiesen (S. 87—257).
10. Die Zahl der Florenelemente auf den jurassischen *Bromus erectus*-Wiesen ist wie auf allen Magerwiesen besonders groß. Mit zunehmender Düngung nimmt die Artenzahl ab, und damit wird auch die Zahl der verschiedenen Florenelemente geringer (S. 87—267).
11. Sowohl die Gruppe der konstanten und dominanten Arten als auch die Gruppe der gesellschaftstreuen Spezies (im Sinne von Br.-Bl. und Moor 1938) enthalten Spezies, welche den verschiedensten Florenelementen angehören. Die einzelnen Arten verhalten sich somit auch in autökologischer Hinsicht sehr verschieden (S. 87—267).

Gruppe der Konstanten und Dominanten<sup>14</sup>

Zonale Arten des QTA-G.	7%	
Bizonale Trockenwald- und Waldsteppenarten	8%	
Kontinentale Wald- und Wiesensteppenarten	11%	
Submediterrane Garidenarten	8%	
		Zonale Arten 34%
Azonale, südeuropäisch-montan-mitteuropäische Rasenarten		
submediterran-mediterrane Gruppe	15%	
kontinentale Gruppe	7%	
Azonale, europäisch bis eurasiatische Rasenarten xerothermere Gruppe	15%	
Azonale Arten ubiquistischer, ± kosmopolitischer Verbreitung	18%	
Azonale Arten mit besonders starker Ausbreitung auf Fettwiesen		
boreomeridional-kontinentale Gruppe	4%	
boreomeridional-boreal-mont.-subalp. Gruppe	7%	
		Azonale Arten 66%

Gruppe der Gesellschaftstreuern

Bizonale Trockenwald- und Waldsteppenarten	4,5%	
Kontinentale Wald- und Wiesensteppenarten	15%	
Submediterrane Garidenarten	47%	
Bizonale Arten des Qp-G. und St-G.	4,5%	
Zonale Arten des St-G.	3%	
		Zonale Arten 74%
Azonale, südeuropäisch-montan-mitteuropäische Rasenarten		
submediterran-mediterrane Gruppe	6%	
kontinentale Gruppe	8%	
subalpin-alpine Gruppe	4,5%	
submediterran-atlantische Gruppe	1%	
weitere Arten	2%	
Azonale, europäisch bis eurasiatische Rasenarten xerothermere Gruppe	4,5%	
		Azonale Arten 26%

12. Die gesellschaftstreuern Arten scheinen eine besonders starke Beziehung der Bromion-Wiesen mit den Gariden des Qp-G. zu dokumentieren. Diese würde gut mit der primären Verbreitung des dominierenden *Bromus erectus* übereinstimmen. Von der Gesamtheit der Garidenpflanzen des Qp-G. sind aber im Mesobromion nur 39% verbreitet und auch diese sind zum Teil selten und finden sich nur in den trockeneren Assoziationen. Die Verwandtschaft mit den Gariden des Qp-G. ist deshalb nur im Xerobromion größer. Im Mesobromion überwiegen durchaus die azonalen Arten (S. 87—267).

13 Fast für jedes Florenelement wurden deutliche Beziehungen zwischen der Gesamtverbreitung der einzelnen Arten und ihrem Auftreten in den *Bromus erectus*-Wiesen festgestellt (S. 87—267).

<sup>14</sup> Unter konstanten Arten werden in die folgende Berechnung solche Spezies einbezogen, welche in mindestens 2 Assoziationen der jurassischen *Bromus erectus*-Wiesen in über 80% der Aufnahmen vorkommen (vgl. S. 258—267).

Die wichtigsten seien im folgenden aufgezählt:

Zonale Arten der arktisch-alpinen und der boreal-subalpinen Gürtelserie finden sich fast ausschließlich im Colchiceto-Mesobrometum.

Von der atlantisch-subatlantischen, azidiphilen Eichenwald- und Heideflora finden sich die bizonalen Arten des Qc-G. und Qp-G. im Xerobromion und Teucrieto-Mesobrometum, die bizonalen Arten des Qc-G. und der mesophilen Laubwaldgürtel im Colchiceto-Mesobrometum.

Die Beziehungen zu den Wäldern des FA-G. und QTA-G. und damit zur regionalen Vegetation Mitteleuropas sind im Colchiceto-Mesobrometum am größten.

Die bizonalen Trockenwald- und Waldsteppenarten gedeihen vorwiegend im Xerobromion und in den trockeneren Assoziationen des Mesobromion, fehlen dagegen im Colchiceto-Mesobrometum.

Von den kontinentalen Wald- und Wiesensteppenarten sind diejenigen Spezies, welche im Süden weit in den St-G. reichen, fast ausschließlich auf das Xerobromion beschränkt. Dagegen sind die am weitesten nach Norden gehenden Spezies des PW-G. im Colchiceto-Mesobrometum am häufigsten.

Die submediterranen Garidenarten haben ihre größte Verbreitung im Xerobromion, sie sind in den trockeneren Assoziationen des Mesobromions wesentlich seltener und fehlen fast völlig im frischen Colchiceto-Mesobrometum. Ähnlich verhalten sich auch die bizonalen Arten des Qp-G. und St-G. und die zonalen Arten des St-G.

Sowohl die Gruppe der azonalen, boreomeridional-borealen Waldarten als auch die Gruppe der boreomeridional-borealen Alluvial- und Sumpffarten finden wir nur in frischen Mesobromion-Rasen (Colchiceto-Mesobrometum, *Tetragonolobus-Molinietum litoralis*).

Von den südeuropäisch-montan-mitteuropäischen Rasenarten beobachten wir die submediterran-mediterrane und die kontinentale Gruppe vorwiegend in den trockeneren Assoziationen des Mesobromion, die subalpin-alpine Gruppe in den frischeren Assoziationen, während die submediterran-atlantische Gruppe fast ausschließlich im *Tetragonolobus-Molinietum litoralis* vorkommt.

Unter den europäisch bis eurasiatischen Rasenarten sind die xerothermeren Arten mit relativ großer Verbreitung im Qp-G. und PW-G. in den trockeneren Assoziationen des Mesobromion am häufigsten. Die mesophileren Arten mit Hauptverbreitung in der boreal-boreomeridionalen Waldregion sind dagegen in den frischen Assoziationen des Mesobromion am meisten verbreitet.

Von den Arten mit besonders starker Ausbreitung auf Fettwiesen haben die Spezies der kontinentalen und mediterranen Gruppe das Optimum in den trockenen Subassoziationen des *Arrhenatheretum* und zum Teil auch im *Salviato-Mesobrometum*. Im Gegensatz dazu gedeihen die Spezies der boreal-boreomeridionalen Gruppe vorwiegend in den frischen bis feuchten Subassoziationen des *Arrhenatheretum* oder im Colchiceto-Mesobrometum.

### *Schlußfolgerungen*

Mit den obigen Resultaten der vergleichend chorologischen Analyse wurde eindeutig bewiesen, daß die einzelnen Spezies, welche die charakteristische Artenkombination der sekundären *Bromus erectus*-Wiesen bilden, ursprünglich sehr verschiedenen Vegetationstypen angehört haben (vgl. Zusammenfassung, Ergebnisse

Punkt 11). Deshalb werden die einzelnen Assoziationen durch die Feststellung der charakteristischen Artenkombination (Konstanten, Dominanten, lokale Gesellschaftstreue) noch nicht genügend charakterisiert. Einen Schritt weiter führt uns dagegen die arealtypische Gliederung der gesamten Artenkombination. Denn nur die Übersicht über die verschiedenen Florenelemente, welche in den untersuchten Assoziationen vorkommen, mit andern Worten das Arealtypenspektrum gibt uns in pflanzengeographischer, vegetationskundlicher und ökologischer Hinsicht eine erschöpfende Auskunft.

Mit den obigen Resultaten der vergleichend chorologischen Analyse wurde ferner nachgewiesen, daß zwischen der Gesamtverbreitung der einzelnen Arten und ihrem Auftreten innerhalb der *Bromus erectus*-Wiesen des Untersuchungsgebietes enge Beziehungen bestehen (vgl. Zusammenfassung, Ergebnisse Punkt 13). Diese Beziehungen und Übereinstimmungen zwischen Gesamtareal und Verbreitung im Teilgebiet gehen fast bei jeder Elementengruppe bis in kleinste Einzelheiten hinein. Wir können daraus schließen, daß die Abwandlung des Arealtypenspektrums von Assoziation zu Assoziation parallel dem Wechsel der Standortsökologie verläuft. Damit erweist sich das Arealtypenspektrum als adäquater Ausdruck der Umweltsbedingungen, unter welchen sich die betreffende Vegetation entwickelt hat.

Soll das Arealtypenspektrum in der eben erwähnten Weise ausgewertet werden, so ist es nötig, die einzelnen Elemente (Arealtypen) nicht nur auf geographisch-topographischer Basis gegeneinander abzugrenzen, sondern bei dieser Begrenzung auch die florengeschichtlichen und in besonderem Maße auch die synökologischen Charaktere der Verbreitung zu berücksichtigen.

*Alphabetisches Verzeichnis der zitierten Literatur*

- Alechin, W.: Die Alluvionen der Flußtäler in Rußland. Fedde Rep. spec. nov. regn. veg. Beiheft 47, Berlin 1927.  
— Pflanzengeographie (ruß.). Moskau 1944.  
— und Walter, H.: Grundzüge der Pflanzengeographie (ruß.). Leningrad 1936.
- Aubert, S.: La flore de la vallée de Joux. Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles, 36, 1901.  
— La végétation des Creux à Neige du Mont Tendre. — La végétation des Prairies du Mont d'Or. Bulletin Naturalistes et Archéologues de l'Ain. Bourg 1937.
- Babcock, E. B.: The genus *Crepis*, University of California Publications in Botany, vol. 22, Berkeley 1947.
- Bach, R.: Systematik der Buchenwälder des Jura und ihrer Böden. Agrikulturchemisches Institut der ETH, Zürich 1946.  
— Die Standorte jurassischer Buchenwaldgesellschaften mit besonderer Berücksichtigung ihrer Böden. Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft 60, 1950.
- Bangerter, H.: Die submediterrane Flora in der Umgebung von Aarau. Mitteilungen der Aargauischen Naturforschenden Gesellschaft 21, 1943.
- Baranow, B. J.: The vegetation of the chernozem zone of Western Siberia. Notes of Western Siberian Section of Govern. Geogr. Society Omsk 39, 1927 (russ. und engl.).
- Becherer, A.: Fortschritte in der Systematik und Floristik der Schweizer Flora (Gefäßpflanzen). Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft 1927—52.
- Binz, A.: Schul- und Exkursionsflora der Schweiz, 6. Aufl., Basel 1949.
- Braun-Blanquet, J.: Zur Kenntnis nordschweizerischer Waldgesellschaften. Beihefte zum Botanischen Centralblatt 49, Ergänzungsband 1932.  
— und Jenny, H.: Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchung des Nationalparks 4 und Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft 63, 2, 1926.  
— und Moor, M.: Prodrömus der Pflanzengesellschaften, Fasz. 5, Verband des Bromion erecti, 1938.  
— und Rübel, E.: Flora von Graubünden. Veröffentlichungen des Geobotanischen Instituts Rübel 7, 1932—1936.
- Brockmann, H.: Das Lauben und sein Einfluß auf die Vegetation der Schweiz. Mitteilungen der geographisch-ethnographischen Gesellschaft, Zürich, 18, 1917/1918. 1918.
- Burckhardt, G.: Basler Heimatkunde. Basel 1925—1933.
- Cajander, A. K.: Beiträge zur Kenntnis der Alluvionen des nördlichen Eurasiens. I. Die Alluvionen des unteren Lenatales, Acta Soc. Scientiae Fennicae 32, 1903. II. Die Alluvionen der Tornio- und Kemitäler, Acta Soc. Scientiae Fennicae 37, 1909.
- Degen, A. von: Flora Velebitica. Budapest 1936—1938.
- Drude, O.: Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart 1890.
- Eklund, Ole.: Neue Gesichtspunkte auf die Verbreitung und Einwanderung einiger Pflanzenarten Südwestfinnlands. Memorandae Societatis pro Fauna et Flora Fennica 23, 1947.
- Englund, B.: Die Pflanzenverbreitung auf den Meeresufern von Gotland. Acta Botanica Fennica 32, 1942.

- E t t e r, H.: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Studien an schweizerischen Laubwäldern. Mitteilungen der Schweizerischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen 23, 1943.
- F a v r e, J.: La flore du Cirque de Moron et des hautes Côtes du Doubs. Bulletin de la Société neuchâteloise des Sciences Naturelles 49, 1924.
- F r e i, M.: Die Gliederung der sizilianischen Flora und Vegetation und ihre Stellung im Mittelmeergebiet. Zürich 1938.
- Die Pflanzenassoziationen der alpinen Stufe des Aetna. Bericht über das Geobotanische Institut Rübel 1939, Zürich 1940.
- F r ü h, J.: Geographie der Schweiz. St. Gallen 1930—38.
- G o r d j a g i n, A.: Materialien zur Erforschung des Bodens und der Pflanzenwelt Westsibiriens (russ.). Kazan. 1901.
- G r a b e r, A.: La Flore des Gorges de l'Areuse et du Creux du Van. Bulletin de la Société neuchâteloise des Sciences Naturelles 48, 1924.
- G r a d m a n n, R.: Unsere Flußtäler im Urzustand. Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde, Berlin 1932.
- Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb. 3. Aufl. Stuttgart 1936.
- G r o ß - C a m e r e r, H.: Arealmäßige und oekologische Beziehungen verschiedener Waldpflanzen zur Formation des Rotbuchenwaldes. Fedde rep. spec. nov. regn. veg., Beiheft 64, 1931.
- H a n d e l - M a n z e t t i, H. von: Revision der balkanischen und vorderasiatischen Onobrychis-Arten aus der Sektion Eubrychis. Österr. Bot. Zeitschr. 59, 1909.
- H a n d e l - M a n z e t t i, H. von: Leontopodium. Die Pflanzenareale 1, 6. Jena 1927.
- H e i m, A.: Geologie der Schweiz, I. Band, 2. Teil, Das Juragebirge der Schweiz. Leipzig 1919.
- H e i n i s, F.: Der Bölchen und seine Pflanzenwelt. Tätigkeitsbericht d. Naturforsch. Ges. Basell. 8, 1930.
- H e u e r, J.: Vergleichende Untersuchungen an den Föhrenbeständen des Pfynwaldes (Wallis). Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme der Schweiz 28, 1949.
- H o r v a t, J.: Vegetationsstudien in den kroatischen Alpen. I. und II. Bulletin Intern. de l'Académie Yougoslave des Sciences et des Arts 24—25, 1930/31.
- K e l h o f e r, E.: Beiträge zur Pflanzengeographie des Kantons Schaffhausen. Zürich 1915.
- K e l l e r, B. A.: In Berg und Tal des Altai (ruß.). Kazan 1914.
- Die Vegetation des Woronescher Gouvernement (russ.). Woronescher Staatl. Ökonom. Konferenz, Bibliothek des Landwirtschaftlichen Gouvernements 5, 1921.
- Distribution of Vegetation on the plains of european Russia. Journal of Ecology 15, 1927.
- Die Steppen des Zentralen Schwarzerdegebietes (ruß.). Leningrad 1931.
- K o c h, W.: Die Vegetationseinheiten der Linthebene. Jahrbuch der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft St. Gallen 61, 1925, 1926.
- K o m a r o w, V. L.: Flora der UdSSR, Bd. 1—18 (ruß.). Leningrad 1934-52.
- K o r s h i n s k y, S.: Die nördliche Grenze des Steppengebietes in dem östlichen Landstriche Rußlands in Beziehung auf Boden und Pflanzenverbreitung. I. Phytogeographischer Umriß des Kazanschen Gouvernements. Trav. Soc. Nat. Univ. Kazan, Vol 18, Livre 5, Kazan 1888 (Ref. in Botan. Centralblatt Bd. 50, 1889). II. Phytogeographische Untersuchungen in den Gouvernements Simbirsk, Samara, Ufa, Perm und zum Teil Wiatka. Ebenda Vol 22, Livre 6, Kazan 1891 (Ref. in Botan. Centralblatt Bd. 54, 1893).

- Krause, E. H. L.: Beiträge zur Geschichte der Wiesenflora in Norddeutschland. Englers Botanische Jahrbücher 15, 1892.
- Krause, Joh.: Das Pflanzenleben der heimischen Wiesen im Lichte des Entwicklungsgedankens. Schlesische Gesellschaft für vaterländische Cultur, Gartenbau und Gartenkunst 1928.
- Beiträge zum Problem wiesenartiger Halbkulturpflanzenvereine, I. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Jahrgang 24, 1936.
- Krause, Joh.: Beiträge zum Problem wiesenartiger Halbkulturpflanzenvereine, II. Studien über den Saisondimorphismus der Pflanzen. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Jahrgang 27, 1940.
- Krause, K.: Über die Vegetationsverhältnisse des Erdjijas-Dagh im Innern Kleinasiens. In Rikli das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer 1942—48.
- Kuhn, K.: Die Pflanzengesellschaften im Neckargebiet der Schwäbischen Alb. Oehringen 1937.
- Kummer, G.: Flora des Kantons Schaffhausen. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen 1937—46.
- Linkola, K.: Studien über den Einfluß der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee 1—2. Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica 1916—21, 45, 1—2.
- Lippmaa, Th.: Areal- und Altersbestimmung einer Union (Galeobdolon-Asperula-Asarum-U.) sowie das Problem der Charakterarten und Konstanten. Acta Instituti et Horti Botanici Universitatis Tartuensis 44, 1938.
- Lüdi, W.: Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzessionen. Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme der Schweiz 9, 1921.
- Über Rasengesellschaften und Zwergstrauchheiden in den Gebirgen des Apennins. Bericht über das Geobotanische Institut Rübel 1942, 1943.
- und Zoller, H.: Einige Beobachtungen über die Dürreschäden des Sommers 1947 in der Nordschweiz und am schweizerischen Jurarand. Bericht über das Geobotanische Institut Rübel 1948, 1949.
- Markgraf, F.: Pflanzengeographie von Mittelalbanien. Fedde rep. spec. nov. regn. veg., Beiheft 45, 1927.
- Marschall, F.: Die Goldhaferwiese der Schweiz. Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme der Schweiz 26, 1947.
- Meusel, H.: Die Vegetationsverhältnisse der Gipsberge im Kyffhäuser und im südlichen Harzvorland. Hercynia 2, Heft 4, 1939.
- Die Grasheiden Mitteleuropas. Versuch einer vergleichend pflanzengeographischen Gliederung 1 und 2. Botan. Archiv 41, 1940.
- Vergleichende Arealkunde. Berlin 1943.
- Molinier, R.: Les associations végétales du Massif de la Sainte-Baume. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelles de Toulouse 73, 1939.
- Moor, M.: Zur Systematik der Fagetalia. Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft 48, 1938.
- Pflanzengeographische Beobachtungen in den Wäldern des Chasseralgebietes, ebenda 50, 1940.
- Die Pflanzengesellschaften der Freiberge (Berner Jura), ebenda 52, 1942.
- Das Fagetum im nordwestlichen Tafeljura. Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft Basel 56, 1945.
- Die Waldpflanzengesellschaften des Schweizer Juras und ihre Höhenverbreitung. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 1947.
- Die Fagion-Gesellschaften im Schweizer Jura. Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme der Schweiz, Heft 31, 1952.

- Murbeck, Sv.: Monographie der Gattung *Verbascum* Lunds Universitets Arsskrift, Neue Folge 29, 1933.
- Nägeli, O. und Thellung, A.: Die Flora des Kantons Zürich. Zürich 1905.
- Nordhagen, R.: Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes 1 und 2. Norske Videnskaps-Akademi Skrifter i Oslo 1927/28.  
— Sikilsdalen og Norges fjellbeiter. En plantensosiologisk monografi. Bergens Museum Skrifter 22, 1943.
- Oberdorfer, E.: Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Südwestdeutschland. Stuttgart 1949.
- Onno, M.: Die Wildformen von *Daucus* Sect. *Carota*. Beihefte zum Botanischen Centralblatt 54, 1936.
- Oettli, M.: Beiträge zur Ökologie der Felsflora. Untersuchungen aus dem Churfürsten- und Säntisgebiet. Zürich 1904.
- Pohle, R.: Pflanzengeographische Studien über die Halbinsel Kanin und das angrenzende Waldgebiet. Acta Horti Petropolitani II. 1903.
- Pottier-Alapetite, G.: Recherches phytosociologiques et historiques sur la végétation du Jura central et sur les origines de la flore jurassienne. Station Intern. de Géobotanique Médit. et Alpine, Communication 81, Tunis 1943.
- Regel, C. von: Entstehung und Zusammensetzung (Assoziationen) der natürlichen und künstlichen Wiesen in Nordeuropa. Zesde Intern. Bot. Congr. Proceedings II. Leiden 1935.  
— Über litauische Wiesen 2. und 3. Folge. Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft 46, Festband Rübel, 1936, und Festgabe A. Volkart Bd. 53a, 1943.  
— Die Vegetationsverhältnisse der Halbinsel Kola. Fedde, Rep. spec. nov. regn. veg., Beiheft 82, Berlin 1941.
- Rikli, M.: Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer. Bern 1942—1947.
- Rübel, E.: Die Pflanzengesellschaften der Erde. Bern 1930.
- Ruoff, S.: Das Dachauer Moor. Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft 17, 1922.
- Sambuk, F.: Über die Natur der Alluvialwiesen des Petschoratales. Englers Botanische Jahrbücher 63, 1929.
- Scharfetter, R.: Pflanzenleben der Ostalpen. Wien 1938.
- Schennikow, R.: Wiesenkunde (ruß.). Leningrad 1941.
- Schmid, E.: Vegetationsstudien in den Urner Reußtälern. Ansbach 1923.  
— Beziehungen zwischen Florengeschichte und Geomorphologie im Schweizerischen Mittellande. Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft 42, 1933.  
— Die Reliktföhrenwälder der Alpen. Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme der Schweiz 21, 1936.  
— Vegetationsgürtel und Biocoenose. Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft 51, 1941.  
— Über einige Grundbegriffe der Biocoenologie. Bericht über das Geobotanische Institut Rübel 1941, 1942.  
— Die Biocoenosen des mediterranen Gebirgssteppengürtels. Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft, 1942.  
— Der mediterrane Gebirgssteppengürtel. Bericht über das Geobotanische Institut Rübel 1942, 1943.  
— Die atlantische Flora, eine kritische Betrachtung. Bericht über das Geobotanische Institut Rübel 1944, 1945.  
— Vegetationskarte der Schweiz. Bern 1945—1950.  
— Prinzipien der natürlichen Gliederung der Vegetation des Mittelmeergebietes. Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft 59, 1949.

- Schwabe, E.: Morphologie der Freiberge (Berner Jura). Diss. Universität Basel 1939.
- Sendtner, O.: Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns. München 1854.
- Siegrist, R.: Die letzten Sanddornbestände der unteren Aare. Mitteilungen der Aargauischen Naturforschenden Gesellschaft 18, 1928.
- Simmons, H. G.: Die Flora und Vegetation von Kiruna im schwedischen Lappland. Englers Botanische Jahrbücher 48, 1912.
- Širjaev, G.: Onobrychis generis revisio critica. Publicationes Facultatis Scientiarum Masaryk 56, 1925/26.
- Spinner, H.: Le Haut-Jura Neuchâtelois nord-occidental. Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme der Schweiz 17, 1932.
- Sprygin, J.: Aus dem Gebiete der Pensaer Waldsteppe. I. Die Grassteppen des Gouvernements Pensa (ruß. u. deutsch.). Leningrad 1926.
- Stamm, E.: Die Eichen-Hainbuchenwälder der Nordschweiz. Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme der Schweiz 22, 1938.
- Stebler, F. G. und Schröter C.: Beiträge zur Kenntnis der Matten und Weiden der Schweiz X.: Versuch einer Übersicht über die Wiesentypen der Schweiz. Landwirtschaftliches Jahrbuch der Schweiz, 6, 1892.
- Steffen, H.: Beiträge zur Begriffsbildung und Umgrenzung einiger Florenelemente Europas. Beihefte zum Botanischen Centralblatt 53B, 1935.
- Sternner, R.: The continental element of the Flora of South-Sweden. Geografiska Annaler, 1922.
- Stojanoff, N. und Steffanoff, B.: Flore de la Bulgarie. Sofia 1924.
- Stormer, Per.: Vegetationsstudien auf der Insel Haya im Oslofjord. Norske Videnskaps-Akademi Skrifter i Oslo 1938.
- Tachtadschan, A.: Pflanzengeographische Skizze von Armenien (russ. und engl.). Arbeiten des Biologischen Institutes Arfan. Tiflis 1941.
- Tanfiljef, G. J.: Natürliche Wiesen in Rußland. Veröffentlichungen des Geobotanischen Instituts Rübél 3, Festschrift Schröter, 1925.
- Tansley, A. G.: The British Islands and their Vegetation. Cambridge 1939.
- Tengwall, T. A.: Die Vegetation des Sarekgebietes. Stockholm 1920.
- Teräsvoori, K.: Wiesenuntersuchungen I und II. Annales Societatis Zool.-Bot. Fennicae Vanamo, Tom 5 und 7, 1926/27.
- Tessendorf, F.: Vegetationsskizze vom Oberlauf der Schtschara. Berichte der freien Vereinigung für Pflanzengeographie und systematische Botanik. Berlin 1920.
- Tichomirow, B. A.: On the origin of meadow-type vegetation in the arctic Eurasia. Vol. of scientific work carried out in Leningrad 1941—1943. Leningrad 1946 (russ. und engl.).
- Turesson, G.: The Plant Species in Relation to Habitat and Climate. Hereditas 6, 1925.
- Die Bedeutung der Rassenökologie für die Systematik und Geographie der Pflanzen. Fedde, Rep. spec. nov. regn. veg., Beiheft 41, 1926.
- Tüxen, R.: Die Grundlagen der Urgeschichtsforschung. Ein Beitrag zur Erforschung der anthropogenen Beeinflussung der Vegetation Mitteleuropas. Nachrichten aus Niedersachsens Urgeschichte 5, 1931.
- Vosseler, P.: Der Aargauer Jura. Mitteilungen der Geographisch-Ethnographischen Gesellschaft Basel und Mitteilungen der Aargauischen Naturforschenden Gesellschaft 18, 1928.
- Walter, H.: Die Vegetation Osteuropas unter Berücksichtigung von Klima, Boden und wirtschaftlicher Nutzung. Berlin 1943.
- Wangerin, W.: Beiträge zur pflanzengeographischen Begriffsbildung und Terminologie. Fedde, Rep. spec. nov. regn. veg., Beiheft 36, 1925.
- Die pflanzengeographischen Verhältnisse der Umgegend von Danzig. Schriften der Naturforschenden Gesellschaft Danzig, 19, 1930/31.

- Florenelemente und Arealtypen. Beihefte zum Botanischen Centralblatt 49, 1932.
- Wettstein, R. von: Die europäischen Arten der Gattung *Gentiana* aus der Sektion *Endotricha* Froel. und ihr entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhang. Denkschriften der Math.-Nat. Klasse der Akademie der Wissenschaften in Wien, 1896.
- Wimmer, J.: Geschichte des deutschen Bodens mit seinem Pflanzen- und Tierleben. Halle, 1905.
- Wirth, C.: Flora des Traverstales und der Chasseronkette (Monographische Studie). Beihefte zum Botanischen Centralblatt 32, 1914.
- Wulff, E. W.: Introduction to the Historical Geography of Plants. Bulletin of applied Botany. Suppl. 52, 1932 (russ. und engl.).
- Zoller, H.: Geographische Studien an der Schaffhauser Weinbau-Ackerbau-Gemeinde Osterfingen. Bericht über das Geobotanische Institut Rübel 1945, 1946.
- Studien an *Bromus erectus*-Trockenwiesen in der Nordwestschweiz, speziell im Blauengebiet. Bericht über das Geobotanische Institut Rübel 1946, 1947.
- Das Pflanzenkleid der Mergelsteilhänge in der Weißensteinkette. Bericht über das Geobotanische Institut Rübel 1950, 1951.

*Kurzes Literaturverzeichnis, geordnet nach den Kerngebieten der verschiedenen Vegetationsgürtel*

Arktisch-alpine Gürtelserie

Kerngebiet des CE-G. und VL-G.

Aichinger (1933), Alechin (1944), Braun-Blanquet (1913, 1948, 1948—50), ders. und Jenny (1926), ders. und Rübel (1932—36), Brockmann (1907), Charbonnel (1913), Christ (1867), Frey Ed. (1922), Gams (1927), Gilomen (1941), Gröntved (1942), Hansen (1930), Hegi, Ill. Flora von Mitteleur., Hjelt, *Conspectus Florae Fennicae*, Kalela (1939), Kalliola (1939), Keller (1914), Lippmaa (1933), Lüdi (1921, 1943, 1948), Luquet (1926), Lyngé (1923), Nordhagen (1927/28, 1943), Pohle (1903), Radde (1899), Regel (1923—28, 1941), Rübel (1912), Samuelsson (1917), Scharfetter (1938), Schmid (1923, 1936), Schröter (1926), Szafer, Kulczynski und Pawlowski (1923—28), Tansley (1939).

Boreal-subalpine Gürtelserie

Kerngebiet des Pic-G.

Adamovic (1909), Aichinger (1933), Alechin (1944), Beck von Mannagetta (1901), Beger (1922), Braun-Blanquet (1948, 1948—50), ders. und Rübel (1932—36), ders., Sissingh und Vlieger (1939), Brockmann (1907), Chiarugi (1937), Degen (1936—38), Domin (1933), Dutoit (1924), Eklund (1947), Frey Ed. (1922), Gams (1927), Gilomen (1941), Hegi, Ill. Flora von Mitteleur., Hjelt, *Conspectus Florae Fennicae*, Horvat (1936/37), Hultén (1937, 1950), Jalas (1950), Kalela (1939), Kalliola (1939), Kerner (1863), Kulczynski (1923), Linkola (1916/21), Lippmaa (1933), Lüdi (1921), Markgraf (1927, 1932), Marschall (1947), Nordhagen (1927/28, 1943), Oberdorfer (1949), Pallmann und Haffter (1933), Pax (1920), Regel (1923—28, 1941), Rikli (1942—48), Roth (1919), Rübel (1912), Samuelsson (1917), Schmid (1923, 1936), Schröter (1926), Simmons (1912), Smith (1920), Szafer, Kulczynski und Pawlowski (1923—1928), Tansley (1939), Tengwall (1920).

Kerngebiet des LP-G.

Alechin (1927, 1944), ders. und Walter (1936), Baranow (1927), ders. und Gorschenin (1927), Braun-Blanquet (1948—1950), ders. und Rübel (1932—36), Cajander (1903, 1909), Dokturowski (1909, 1911, 1912, 1928), Gordjagin (1901), Hulten (1937, 1950), Iljinski (1936), Keller (1914), Komarow, Flora der UdSSR, Korshinsky (1888, 1891), Kortschagin (1940), Kulczynski (1923), Ledebour, Flora Rossica, Malzew (1909), Pallmann und Haffter (1933), Pohle (1903), Regel (1923—1928, 1941), Rübel (1912), Sambuk (1929, 1930, 1932), Schennikow (1941), Schmid (1923, 1936), Tanfiljev (1925), Turesson (1929), Walter (1943).

Boreomeridional-montane Gürtelserie

Kerngebiet des QC-G.

Allorge (1922, 1926, ders. und Gaume (1931), Böcher (1943), Druce, The Comital Flora of the British Islands, Duchaufour (1948), Hegi, Illustr. Flora von Mitteleur., Hocquette (1927), Humbert (1910), Lebrun (1949), Lemée (1933, 1937), Litardière (1928), Luquet (1926), Malcuit (1929), Massart (1907, 1910, 1912), Meusel (1940), Oberdorfer (1948), Preuß (1930), Schmid (1936, 1945), Schwickerath (1932, 1944), Soest (1922/23), Tansley (1939), Tüxen (1937), ders. und Diemont (1936), Warming (1906), Webb (1943).

Kerngebiet des FA-G. und QTA-G.

Adamovic (1909), Aichinger (1933), ders. und Siegrist (1930), Alechin (1915, 1944), ders. und Walter (1936), Aubert (1901, 1937, 1945), Bach (1946, 1950), Bangerter (1943), Bartsch (1941), Bäschlin (1945), Baumberger (1904), Beck von Mannagetta (1901), Beger (1922), Borza (1937), Braun-Blanquet (1915, 1931, 1932, 1948, 1948—50), ders. und Rübel (1932—36), Charbonnel (1913), Chodat (1902), Czechtz (1938/39), Degen (1936/39), Domin (1927, 1933), Du Rietz (1925), Engler (1913), Englund (1942), Etter (1943, 1947, 1949), Favre (1924), Gams (1927), Gauckler (1938), Gavioli (1937), Gradmann (1936), Groß-Camerer (1931), Hegi, Illustr. Flora, Heinis 1930, 1933, 1940), Hesselmann (1904), Horvat (1936/37, 1942), Hueck (1931), ders., Pflanzenwelt der deutschen Heimat, Imchenetzky (1936), Ischer (1935), Ißler (1926—32, 1929, 1942), Juraszek (1927), Kaiser (1930), Katz (1929), Keller (1921, 1927), Kerner (1863), Klika (1929, 1931—36), Knapp (1944), Koch, W. (1926), Komarow, Flora der UdSSR, Konowalow (1929, 1936), Kuhn (1937), Kümmel (1949), Kummer, Flora d. Kantons Schaffhausen, Ledebour, Flora Rossica, Libbert (1930, 1936), Lindquist (1932), Linkola (1916/21), Lippmaa (1932, 1938), Lüdi (1921, 1928, 1943), Luquet (1926), Malzew (1909), Markgraf (1927, 1931, 1932), Marschall (1947), Meusel (1939, 1940), Moor (1938, 1940, 1942, 1945, 1952), Oberdorfer (1948, 1949), Oettli (1905), Pax (1920), Pottier (1943), Preising (1943), Preis (1939), Quantin (1935), Radde (1899), Regel (1943, 1944), Rikli (1907, 1942—48), Roth (1913, 1919), Rübel (1932), Ruoff (1922), Scharfetter (1938), Schennikow (1941), Schlittler (1946), Schmid (1923, 1936), Sendtner (1854), Segerstad (1935), Siegrist 1913, 1928), Sleumer (1933), Soo (1928, 1929), Spinner (1910, 1918, 1928, 1932), Stamm (1938), Steffen (1931), Stormer (1938), Szafer, Kulczynski und Pawlowski (1923—28), Tachtadschan (1941), Tomazic (1940/42), Tüxen (1937), Volk (1931, 1937), Walter (1943), Wangerin (1930/31), Warming (1906), Wirth (1914), Zoller (1947, 1951).

Kerngebiet des PW-G. und St-G.

Alechin (1917, 1927, 1944), ders. und Walter (1936), Baranow (1927), ders. und Gorschenin (1927), Borza (1937), Cajander (1903), Czechtz

(1938/39), Dokturowski (1909, 1911, 1912, 1928), Fessenkow und Nowopokrowsky (1924), Gordjagin (1901), Handel-Manzetti (1914), Hegi, *Illustr Flora von Mitteleur.*, Heuer (1949), Keller (1914, 1921, 1927, 1931), Komarov, *Flora der UdSSR*, Korshinsky (1889, 1891), Kortschagin (1940), Kozopoljanski (1928), Lawrenko und Dochman (1933), Ledebour, *Flora Rossica*, Malzew (1909), Nowopokrowsky (1914, 1927, 1928, 1929, 1931), Paczowski (1910), Radde (1899), Rübel (1914), Savulescu (1927), Schalyt (1927/28, 1930), Schennikow (1924, 1930, 1941), Schmid (1936), Sprygin (1926), Tachtadschan (1941), Walter (1943).

#### Submeridionale und meridionale Gürtelserie

##### Kerngebiet des Qp-G. und Qi-G.

Adamovic (1909), Bannes-Puygiron (1933), Beck von Mannagetta (1901), Bharucha (1932), Blondel (1941), Borza (1937), Braun-Blanquet (1915, 1925, 1936), Cuatrecasas (1929), Degen (1936/38), Francini (1937), ders. und Pardi (1937), Frei (1938, 1940), Fiori, *Nuova Flora Italiana*, Gavioli (1937), Goday (1943, 1945), Hegi, *Illustr. Flora von Mitteleur.*, Horvat (1936/37, 1942), Kümmel (1949), Lüdi (1943), Markgraf (1926, 1931, 1932), Messeri (1936), Molinier (1939), Oberdorfer (1948), Pichi-Sermolli (1943), Quantin (1935), Rauh (1949), Regel (1940, 1942, 1943), Rikli (1942—48), Schmid (1936, 1949), Soroceanu (1936), *Guide itinéraire de la 7. Excursion I.P.E. an Italie 1934*.

##### Kerngebiet des MG-G.

Adamovic (1909), Beck von Mannagetta (1901), Boissier, *Flora Orientalis*, Buschmann (1942), Cuatrecasas (1929), Czechtz (1938/39), Degen (1936/38), Fiori, *Nuova Flora Italiana*, Frei (1938, 1940), Gavioli (1937), Halacsy, *Conspectus Florae Graecae*, Hayek, *Prodromus Florae Balcanicae*, ders. (1928), Horvat (1930/31, 1934), ders. und Pawlowski (1937), Krause, K. (in Rikli 1942—47), Kümmel (1949), Lüdi (1943), Markgraf (1927, 1932), Pritzel und Brandt (1915), Rauh (1949), Rechinger (1943), Regel (1943, 1943), Rikli (1942—48), Schmid (1942, 1943, 1949), Širjaev (1925/26), Stojanoff und Steffanoff, *Flore de la Bulgarie (1924/25)*, Tachtadschan (1941).

#### *Erklärungen zu den Abbildungen 10—32*

##### (Schematische Darstellungen der synökologischen Amplituden einzelner Arten)

Die einzelnen, auf S. 53 ff. definierten Vegetationsgürtel sind von links nach rechts folgendermaßen angeordnet: Arktisch-alpine Gürtelserie (*Carex-Elyna*-Gürtel = CE-G., *Vaccinium uliginosum-Loiseleuria procumbens*-Gürtel = VL-G.); Boreal-subalpine Gürtelserie (*Larix-Pinus cembra*-Gürtel = LP-G., *Picea excelsa*-Gürtel = Pic-G.); Boreomeridional-montane Gürtelserie (*Quercus Robur-Calluna*-Gürtel = QC-G., *Fagus-Abies*-Gürtel = FA-G., *Quercus-Tilia-Acer-Laubmischwald*-Gürtel = QTA-G., *Pulsatilla-Waldsteppen*-Gürtel = PW-G.); submeridionale und meridionale Gürtelserie (*Quercus pubescens*-Gürtel = Qp-G., *Quercus Ilex*-Gürtel = Qi-G., *Mediterraner Gebirgssteppen*-Gürtel = MG-G., *Stipa-Steppen*-Gürtel = St-G.). Die Signaturen für das Vorkommen in primärer Vegetation der verschiedenen Vegetationsgürtel stimmen mit den Zeichen für die Vegetationsgürtel in Abb. 4 und 5 überein.

Durch die senkrechten Abteilungen soll die Verteilung der Arten über die verschiedenen Vegetationsgürtel veranschaulicht werden. In allen Abteilungen wird von jeder Art nach unserer Definition S. 61 immer nur das

Vorkommen im Kerngebiet eines bestimmten Vegetationsgürtels dargestellt. Das Vorkommen in extrazonaler Reliktvegetation des betreffenden Vegetationsgürtels kommt nach unserer Definition S. 61 dagegen in den Abteilungen für die Kerngebiete anderer Gürtel zur Darstellung. Jedoch wird dafür immer die gleiche Signatur verwendet wie für das Vorkommen in zonaler Vegetation im Kerngebiet jenes Vegetationsgürtels, zu dem die betreffende, extrazonale Reliktvegetation gehört. Kommt also eine Art innerhalb des Kerngebietes des Laubmischwald-Gürtels (QTA-G.) in extrazonaler Reliktvegetation des Pulsatilla-Waldsteppen-Gürtels (PW-G.) vor, so wird dieses Vorkommen in der Abteilung für das Kerngebiet des QTA-G. aber mit der Signatur des PW-G. dargestellt. Das Vorkommen der Arten in azonaler Vegetation ist in den Kerngebieten aller Vegetationsgürtel durch eine enge, schräge Schraffierung gekennzeichnet, die von rechts unten nach links oben verläuft.

In den waagrechten Abteilungen kommt das Verhalten der Arten gegenüber der feineren Gliederung der Vegetation der verschiedenen Vegetationsgürtel zum Ausdruck. Wir unterscheiden für jedes Kerngebiet als Hauptabteilungen das primäre und das sekundäre Vorkommen. Unter den primären Vorkommen finden wir mit zunehmender Bodenreife und fortschreitender, dynamischer Entwicklungshöhe von oben nach unten Initialgesellschaften, Dauergesellschaften und die Klimax. Die sekundäre Verbreitung ist von unten nach oben nach steigendem Kultureinfluß abgestuft. Das Vorkommen in sekundärer Vegetation ohne stärkere Beziehungen zur ursprünglichen Vegetation wird mit weiter schräger Schraffierung gekennzeichnet, die von rechts unten nach links oben verläuft.

Die ungefähre Häufigkeit der Arten in den einzelnen Pflanzengesellschaften ergibt sich aus der verschieden starken Ausfüllung der betreffenden Rechtecke in vertikaler Richtung.

Bei aller Vereinfachung der in Wirklichkeit noch viel komplizierteren Arealbildung vermittelt uns die Darstellungsweise, wie sie in Abb. 10—32 versucht wurde, einen tiefen Einblick in die synökologische Verbreitung einer Spezies. Wir erhalten in einem Überblick Auskunft über die Verbreitung von Vegetationsgürtel zu Vegetationsgürtel: Häufigkeit, primäre Assoziationszugehörigkeit, hemerophile Ausbreitung, Verbreitungsgefälle, Abwandlung der ökologischen Ansprüche usw. Zum Ausdruck kommen auch die grundlegenden Unterschiede zwischen zonaler und azonaler Verbreitung, zwischen dem Vorkommen in regionaler und lokalbedingter Vegetation und endlich zwischen dem Vorkommen im Kerngebiet und in extrazonaler Reliktvegetation eines Vegetationsgürtels.