

**Zeitschrift:** Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich  
**Herausgeber:** Geobotanisches Institut Rübel (Zürich)  
**Band:** 31 (1956)

**Artikel:** Die Tragacantha-Igelheiden der Gebirge um das Kaspische, Schwarze und mittelländische Meer  
**Autor:** Gams, Helmut  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-307969>

#### 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:** 19.01.2026

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

## Die Tragacantha-Igelheiden der Gebirge um das Kaspische, Schwarze und Mittelländische Meer

Von HELMUT GAMS, Innsbruck

Mit 10 Abbildungen.

So kurze Besuche wie die der I. P. E. gestatten keine eingehenden Geländeuntersuchungen, regen aber zu vergleichenden Betrachtungen an. So ist von der Exkursion auf die Sierra Nevada vom 21. Juli 1953, der die viel länger dauernden Untersuchungen von BOISSIER (1837/38), WILLKOMM (1882/96), REIN (1899), PRITZEL, BRANDT (1915), QUEZEL u. a. vorausgegangen sind, keine wesentliche Neuentdeckung zu erwarten. Wohl aber bietet sie Anlaß, eine für Alpenforscher ungewöhnliche, zwar schon oft beschriebene, aber noch immer nicht ausreichend erklärte Wuchsform und Pflanzengesellschaft, die dort nahe der Westgrenze eines großen Verbreitungsgebiets immer noch reich entwickelt ist, vergleichend zu besprechen.

### I. Geschichtliches

Der erste europäische Naturforscher, der die Igelheiden sowohl in Griechenland wie in ihrer eigentlichen Heimat kennenlernte, war THEOPHRAST, der 334—330 v. Chr. Alexanders Zug nach Persien mitmachte und in seiner Historia plantarum den Namen τραγάνθα (tragacantha = Bocksborn) einführte, der dann auch von DIOSKURIDES, PLINIUS und in mannigfacher Umformung von den spätlateinischen, arabischen und mitteleuropäischen Schriftstellern des Mittelalters hauptsächlich zur Bezeichnung des medizinisch verwendeten Traganthgummis übernommen wurde, so von IBN SINA (AVICENNA) aus Buchara 1023, J. PLATEARIUS in Salerno 1488 und Konrad von MEGENBERG (als diadraganteum oder dyatragant). Die botanische Beschreibung verschiedener Traganthe beginnt im 16. Jahrhundert mit den Forschungen von Pierre BELON (Bello-nius) in Griechenland und Kreta (1553), Bartolo MARANTA im südlichsten Italien (1559), Ch. de l'ECLUSE (Clusius) in Spanien (1576) und Prospero ALPINO in Kreta, Kleinasiens usw. (1629). CLUSIUS glaubte in dem später nach ihm benannten *Astragalus* das *Poterium* des PLINIUS und DIOSKURIDES wiederzuerkennen und bildet ihn ebenso wie die von ihm erstmals beschriebene *Erinacea* in guten Holzschnitten ab. Treffend beschreibt er ihren Habitus: «Plane nova et elegans est haec planta ... multis spinis virentibus sine aculeis horrida ... Incolae *erizo* vocant.» Und Prosper ALPINUS hebt in ähnlicher Weise die Igelähnlichkeit des

von ihm auf Kreta zwischen den dortigen Traganthen entdeckten *Acantholimon Echinus* hervor: «*Mirabilis natura, quae Echinum animal herbaceum produxisse visa est.*»

Im 18. Jahrhundert wird die Zahl der bekannten Igelsträucher rasch vermehrt, u. a. durch TOURNEFORT nach seiner Besteigung des Ararat 1717, J. G. GMELIN nach seiner Sibirien-Reise (1747) und LINNE, der, wie wohl zuerst PLUCKENET, die noch 1752—63 als eine einzige Art bewertete *Tragacantha* als 39. und letzte Art zu *Astragalus* (inkl. *Oxytropis* exkl. *Phaca*) stellt, wogegen sie Ph. MILLER 1797—1807 wieder als Gattung abtrennt. Es folgen die großen «Astragalogen» von P. S. PALLAS (Leipzig 1800), A. P. de CANDOLLE (Paris 1802), der, wie zuerst 1790 NECKER (unter anderm Namen), *Oxytropis* abtrennt, F. B. FISCHER 1868, und A. BUNGE, der auf Grund eigener ausgedehnter Asienreisen die altweltlichen *Astragali* (1868—80), *Oxytropis* (1874) und *Acantholimon* (1872) in großen Monographien bearbeitet, deren Einteilungen BOISSIER und die meisten seitherigen Bearbeiter übernommen haben.

E. BOISSIER hat nicht nur mit seiner Flora Orientalis das bis heute unentbehrliche Standardwerk der orientalischen Flora geschaffen, sondern auch 1837 als erster den reichen Endemismus der Sierra Nevada kennengelernt und die meisten der dortigen Dornbüche als erster beschrieben, wobei ihm jedoch ebenso wie BUNGE und noch später GRISBACH jeder entwicklungsgeschichtliche Gedanke fernlag. Erst bei Alph. de CANDOLLE, der auch schon 1837 über die Sierra Nevada und den Marokkanischen Atlas geschrieben und 1840 die Alpen und Pyrenäen verglichen hat, dem geologisch interessierten W. SCHIMPER 1849 und vor allem bei Adolf ENGLER, O. DRUDE und S. KORSHINSKY kommt dieser Gedanke auch hinsichtlich der Dornbuschheiden zum Durchbruch.

Gemäß ihrer schon von TOURNEFORT, BUNGE und BOISSIER festgestellten Hauptverbreitung auf den Bergen des Nahen Ostens hat sich auch der Schwerpunkt ihrer Erforschung immer mehr nach Vorder- und Mittelasien verlagert. Nach dem Vorbild RADDES (1887—99) und KUSNEZOVS (1905—10) werden die Igelheiden im russischen Schrifttum allgemein als ein Hauptbestandteil der «Bergxerophyten» (nagornye xerophyti) bewertet. Um ihre Erforschung haben sich besonders auch M. POPOV, E. KOROVIN, A. PROSOROVSKY und A. GROSSHEIM große Verdienste erworben.

Auch weiterhin haben aber mittel- und westeuropäische Forscher daran Anteil, so die verstorbenen Österreicher H. REITER, der 1885 als erster die «Tragacanthenform» als besondere Wuchsform von andern Dornsträuchern unterscheidet, M. WILLKOMM 1882 und J. J. REIN 1899, die auf Grund ihrer Spanienreisen die Vegetationsstufen der Sierra Nevada ausführlicher als ihre Vorgänger beschreiben, R. WETTSTEIN, der 1889 die Hauptgruppe der als *Astragalus Tragacantha* L. zusammen-

gefaßten Arten bearbeitet hat, und die Orientreisenden E. ZEDERBAUER und Heinrich von HANDEL-MAZZETTI, die in den Vegetationsbildern von SCHENCK und KARSTEN 1906—13 vorzügliche Bilder der Igelheiden Kleinasiens und Irans veröffentlicht haben. Ihren noch in Wien tätigen Nachfolgern H. BOBEK, A. GILLI, K. H. RECHINGER und G. STRATIL-SAUER und nicht zuletzt auch dem seit Jahren in Spanien erfolgreich tätigen österreichischen Bodenbiologen W. KUBIENA bin ich für vielerlei Auskünfte und sonstige Hilfe zu großem Dank verpflichtet.

Unter den deutschen Forschern sind nach GRISEBACH, ENGLER und DRUDE besonders zu nennen W. KÖPPEN, der 1900 erstmals das «Traganthklima» näher charakterisiert hat, die Pflanzengeographen BORN-MÜLLER, K. KRAUSE, W. KOTTE, Fr. MARKGRAF, W. ROTHMALER, O. SCHWARZ u. a., der Geograph H. von WISSMANN, der sich auf Grund mehrjähriger Forschungen in Asien mit den Traganthsteppen und ihrem Klima befaßt, und der Morphologe W. RAUH, der seit 1938 die schon 1914 von ENGLER, HAURI und SCHRÖTER behandelte Morphologie der Dornsträucher und Polsterpflanzen auf Grund eigener Beobachtungen von Griechenland bis zum Atlas und den Anden gründlich untersucht.

Von den Schweizer Botanikern müssen nach A. P. und Alph. de CANDOLLE und BOISSIER zunächst ihre engsten Landsleute J. BRIQUET, Robert und L. CHODAT genannt werden, dann SCHRÖTER, RIKLI, der 1912 mit RÜBEL, ENGLER u. a. den Kaukasus und Ararat besucht und in seinem letzten großen Mittelmeerwerk viel statistisches Material und Arealkarten zusammengetragen hat, J. BRAUN-BLANQUET, W. LÜDI und E. SCHMID; unter den verstorbenen französischen Forschern R. MAIRE und P. ALLORGE, unter den lebenden H. HUMBERT, L. EMBERGER, H. GAUSSEN, R. MOLINIER und P. QUEZEL, denen wir viele Mitteilungen über die südfranzösischen Gebirge und den Atlas verdanken.

Nicht zuletzt sind alle Teilnehmer der I. P. E. den spanischen Kollegen S. RIVAS-GODAY, E. FERNANDEZ-GALIANO und M. LONA für die Vorbereitung und Durchführung der Exkursion zu Dank verpflichtet.

Die eigentliche Fragestellung der folgenden Ausführungen hat Heinrich v. HANDEL-MAZZETTI nach seiner Orientreise von 1910 mit folgenden Sätzen über die «Dornpolsterstufe» umrissen: «Die dornigen Polsterpflanzen mit ihrer weiten horizontalen Verbreitung sind einer der auffallendsten Vegetationstypen dieser Länder, und doch ist es keineswegs sicher, welcher Zweck in erster Linie die Pflanzen verschiedenster systematischer Stellung zur Ausbildung solcher Formen veranlaßt hat. Sie sind jetzt durch ihre meist reduzierten Blätter oder deren xerophilen Bau gegen Vertrocknen, durch den dichtgeschlossenen Wuchs, der die Temperatur im Inneren lange hält, gegen große Temperaturschwankungen, durch dichte dornige Bewehrung gegen die Vernichtung durch weidende Tiere geschützt ... Dabei bleibt es aber bisher unerklärt, weil

vielleicht auch zu wenig beachtet, warum gerade eine bestimmte Höhenstufe diese Formen begünstigt.»

## II. Die Hauptbestandteile der Igelheiden

### A. Die *tragakanthoiden Astragaleen*

In meiner Bearbeitung der Leguminosen für HEGIS Flora habe ich auf die zentrale Stellung der «Galegeen» (inkl. Astragaleen) innerhalb der Schmetterlingsblütler hingewiesen und mir die Auffassung von BRUNET, BURNAT, ROUY, FIORI u. a. zu eigen gemacht, daß die Abtrennung von *Phaca* und *Oxytropis* von *Astragalus* nicht berechtigt ist, obgleich sie den Überblick über diese weitaus artenreichste Blütenpflanzengattung Asiens und des Mittelmeergebiets (in Nord- und Mitteleuropa darin von *Carex* übertroffen) erleichtert. Wenn wir die Papilionaceae als Familie bewerten und die von SPRENGEL 1818, BRONN 1822, A. P. de CANDOLLE 1825 und ENDLICHER 1836—40 als Tribus getrennten Galegeae und Astragaleae zu einer höheren Einheit vereinigen, wie es seit BENTHAM und HOOKER 1865 üblich ist, wird diese am besten *Astragaloideae* genannt und in 7 oder 8 Tribus gegliedert, denen auch die von den *Coronilleae* abzutrennenden *Hedysareae* nahestehen (Abb. 2).

Ebenso wie BOISSIER, TAUBERT und ASCHERSON halten sich auch die meisten andern Bearbeiter an die von BUNGE gegebene Abgrenzung und Hauptgliederung, so in KOMAROVs Flora der UdSSR 1946 der bei der Belagerung Leningrads umgekommene N. GONTSCHAROV und seine Mitarbeiter M. POPOV, BORISSOWA und WASSILTSCHENKO, der Autor der neuen Flora von Iran Ahmed PARSA und der Bearbeiter mehrerer Untergattungen und Sektionen von *Astragalus* sowie der Gattungen *Onobrychys* u. a. ŠIRJAEV. Nachdem aber die Systeme von A. P. de CANDOLLE, BUNGE und BOISSIER noch durchaus künstlich, ohne phylogenetische Zielsetzung sind, bedürfen sie dringend einer Umgestaltung. Schon nomenklatorisch ist zu beanstanden, daß die Untergattung *Tracantha* im engsten Sinn BUNGES nicht den Hauptteil der von LINNE als *Astragalus Tragacantha* zusammengefaßten Arten («coixins de monja» in Katalanien), und die Sektion *Poterium* Bunge wohl den von CLUSIUS und BAUHIN *Poterium* genannten *Astragalus Clusii* («yerba de Santa Maria»), nicht aber die von VAHL 1794 rechtmäßig als *A. Poterium* beschriebene balearische Art aus der Sektion *Melanocercis* und auch nicht *A. Poterium* Pallas 1800 (= *A. arnacantha* Bieb.) aus der Sektion *Tragacantha* Bunge enthält.

Vor allem aber ist die Bewertung der verschiedenen Merkmale der Wuchsform, Lebensdauer, der Form des Kelchs, des Schiffchens, der Hülse und der Behaarung gründlich zu revidieren. Innerhalb jeder Tri-

bus, Gattung und Untergattung sind die baum- und strauchförmigen Vertreter an den Anfang und unter den krautigen die einjährigen als die jüngsten an den Schluß zu stellen.

Während die Neigung zur Bildung von Sproßdornen (Akanthokladi) den Holzpflanzen fast aller Familien der Rosifloren und Leguminosen eigen ist, muß die Neigung zur Verdornung der Blattspindel (Tragakanthie) als besondere Eigentümlichkeit der Astragaleen und weniger der diesen nahestehenden Hedysareen gelten. Nachdem sie schon in der wohl ursprünglichsten Gattung *Caragana* bei 17 der 55 von KOMAROV und POJARKOWA unterschiedenen Arten, bei sämtlichen Arten der kleinen Gattungen *Halimodendron* Fischer und *Acanthyllis* Pомel (vielleicht besser als Sektion zu *Astragalus*), in mehreren «Untergattungen» von *Astragalus* und in je einer von *Oxytropis* (*Traganthacei* DC = *Traganthoxytropis* Vass.), *Onobrychis* (Sect. *Dendrobrychis* DC.) und *Cicer* in Erscheinung tritt, ist anzunehmen, daß dieses in den Systemen BUNGES und BOISSIERS unterschätzte Merkmal schon den gemeinsamen Vorfahren dieser Gattungen eigen war und mindestens so alt ist wie die Merkmale der Haar- und Kelchform. Auf jeden Fall sind die baum- und strauchförmigen Vertreter dieser Gattungen, sowohl die mit noch unpaarig gefiederten Blättern wie die mit paarig gefiederten und verdorrender Spindel untereinander näher verwandt als die einzelnen Reihen ihrer krautigen Abkömmlinge und erst recht als deren annuelle Endglieder. Wenn daher die Riesengattung *Astragalus* in mehrere zerlegt werden soll, halte ich die Wiederherstellung der Untergattung oder Gattung *Tragacantha* im weitern Sinn TOURNEFORTS und MILLERS, doch unter Einbeziehung auch der nicht-tragakanthoiden Sträucher von *Phaca*, *Ammodendron* usw., sofern diese nicht als Gattungen abgetrennt werden, für mindestens ebenso berechtigt als die üblichen Abtrennungen von *Phaca*, *Oxytropis* und *Cercidothrix*, die alle von *Tragacantha* s. lato abgezweigt sind. Zu *Tragacantha* in diesem Sinn gehören dann von den im Mittelmeergebiet vertretenen Sektionen BUNGES mindestens *Acidodes* (inkl. *Poterium* Bunge non *A. Poterium* Vahl) und *Tragacantha* Bunge (non *A. Tragacantha* L.), am besten aber auch *Melanocercis* Bunge aus dessen Untergattung *Cercidothrix* mit *A. Tragacantha* L. und *A. Poterium* Vahl, die auch z. B. GANDOGER, FIORI und HALACSY trotz den Schiffchenhaaren zu ihrer Untergattung *Tragacantha* gestellt haben. Die definitive Neugliederung muß natürlich einer monographischen Neubearbeitung der ganzen Riesengattung vorbehalten bleiben.

Diesen 3 Sektionen, von denen *Acidodes* wohl die älteste, *Melanocercis* die jüngste ist, schließen sich in Nordafrika (z. B. *Acanthyllis* mit *A. armatus* = *fontanesii*), Vorder- und Mittelasien mehrere weitere mit tragakanthoiden Vertretern und in der Mongolei noch 2 tragakanthoide Sektionen von *Oxytropis* an. Allein von *Tragacantha* Bunge führt ŠIR-

JAEV 1939 234 Arten, die er wie auch BORISSOVA neu gliedert, an. Für Südeuropa und die Atlasländer kommt nur eine kleinere Zahl in Betracht:

Sektion nach Bunge	Iberische Halbinsel und Atlas	Pyrenäen und Westalpen	Italien mit Inseln	Balkanländer und Krim
<i>Acidodes</i> inkl. <i>Poterium</i>	<i>A. clusii</i> Boiss. <i>u. nevadensis</i> Boiss.	<i>A. sempervirens</i> Lam. (= <i>aristatus</i> L'Hérit.)	<i>A. sempervirens</i> Lam.	<i>A. cephalonicus</i> Fisch. u. a.
<i>Tragacantha</i> Bge. s. str.	<i>A. boissieri</i> Fisch. u. <i>Poterium</i> Vahl	—	<i>A. calabricus</i> Fisch., <i>nebrodensis</i> Strobl <i>u. siculus</i> Biv.	<i>creticus</i> Lam., <i>rumelicus</i> Bge., <i>parnassi</i> Boiss., <i>cycleneus</i> Boiss. et Heldr., <i>arnacantha</i> M. P. u. a.
<i>Melanocercis</i> (= <i>A. Tragacantha</i> L. pro max. parte)	<i>A. massiliensis</i> Lam., <i>ibrahimianus</i> Maire u. a.	—	<i>A. sirinicus</i> Ten. (inkl. <i>genargentui</i> Moris)	<i>A. angustifolius</i> Lam., <i>tymphresteus</i> Boiss. et Sprun. <i>u. pungens</i> Willd.

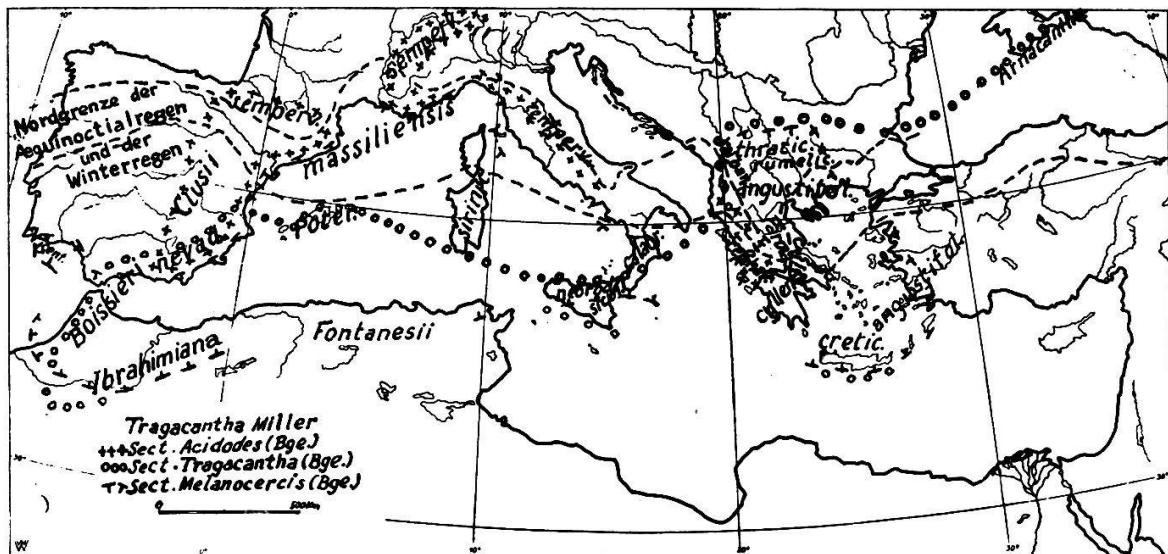


Abb. 1. Die Verbreitung der 3 mediterranen *Tragacantha*-Sektionen in Beziehung zu den Nordgrenzen der Winterregen- und der Aequinoctialregenzone.

Bis zu den Westalpen und Südkarpaten reicht einzig der geröllbesiedelnde, übrigens nicht immergrüne *A. sempervirens* Lam., der von den Pyrenäen bis zu den Balkanländern verbreitet ist und im Wallis bis 2740 m steigt, aber kaum irgendwo ausgedehntere Bestände bildet. Sizilien, Sardinien und Korsika haben je 2 Arten, bzw. Unterarten, von denen *A. siculus* («spino santo») am Ätna bis um 2600 m steigt. Von den beiden Arten der Sierra Nevada erreicht *A. boissieri* ca. 2500, *A. neva-*

*densis* ca. 2800 m, im Hohen Atlas *A. ibrahimianus* ca. 3600 m, die gleiche Höhe andere Arten im Kaukasus, in Armenien und Iran. Den wenigen Arten der westmediterranen Gebirge stehen schon in Griechenland und erst recht in Kleinasien und den Kaukasusländern ungleich mehr gegenüber. Für den Kaukasus führt GROSSHEIM (1930) 185 (mit *Oxytropis* 198) Arten von Astragalus an, davon 9 aus der Verwandtschaft von *Acidodes* und 22 von *Tragacantha* Bunge. PARSA gibt für Iran 565 *Astragali* an. Unter den 849 *Astragali* und 278 *Oxytropis*, die GONTSCHEAROV, POPOV und Mitarbeiter in KOMAROV'S Flora der UdSSR 1946—48 anführen, sind 12 aus der Verwandtschaft von *Acidodes* (Sect. *Aegacantha* und *Acanthophaca*), 60 von *Tragacantha* Bunge, 2 tragakanthoide *Cercidothrix* (*A. wachschi* Fedtsch. aus Sect. *Ammodendron* und *unijugus* Bunge als einziger Vertreter der mit *Melanocercis* nächstverwandten Sect. *Bulimioides* Bunge), dazu 6 tragakanthoide *Oxytropis* (Sect. *Hystrix* und *Lycotricha* Bunge) im Altai-, Tarbagatai- und Tianschan-Gebiet.

Meinen vorläufigen Vorschlag zur Neugliederung der Astragaleen und ihr Verhältnis zu den Galeegen, Hedysareen, Vicieen und Trifolieen zeigt das Schema Abb. 2.

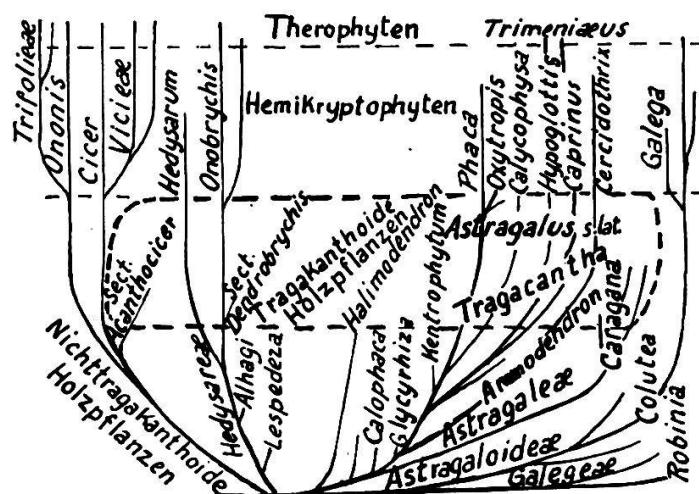


Abb. 2. Verwandtschaftsbeziehungen der Astragaleen, Galeegen, Hedysareen, Vicieen und Trifolieen.

Tragakanthoiden Wuchs haben außerhalb der Astragaleen 2 mittelasiatische Sektionen anderer Gattungen: die 4 Arten der wohl ältesten *Onobrychis*-Sektion *Dendrobrychis* DC Subsect. *Litvinoviana* Širj. mit der bis um 3300 m steigenden *O. echidna* Lipsky, wogegen die noch weiter verbreitete *O. cornuta* (L.) Desv. und eine zweite Art der Subsect. *Dielsianthe* Širj. Infloreszenzdornen haben (s. Abb. 6); ferner die 4 Arten der Sektion *Acanthocicer* Popov (*C. pungens* Boiss., *macracanthum* Pop., *tragacanthoides* Jaub. et Spach und *kopetdagense* Linez.), bei

denen nicht nur die Blattspindeln, sondern auch die Infloreszenzachsen und bei einigen auch die Nebenblätter verdornen. Diese Sektionen verbinden somit Tragakanthie mit Akanthokladie, wie sie in der Hedysareengattung *Alhagi* und in der mit der Vicieengattung *Cicer* nahe verwandten Gattung *Ononis* allein vorkommt.

Schließlich kommt Tragakanthie auch bei einer Rosacee vor: dem chilenischen, mit dem akanthokladien *Poterium spinosum* verwandten *Tetraglochin* (oder *Margyrocarpus*) *strictum* Poepp.

#### B. Die akanthokladien Leguminosen und Vertreter anderer Familien

Während die tragakanthoide Wuchsform auf Astragaleen und wenige Hedysaren und *Cicer* beschränkt scheint, sind Sproßdornen, zu denen ich auch die Infloreszenzdornen von *Onobrychis cornuta*, *Alhagi*, *Anthyllis hermanniae* usw. rechne, in allen 3 Leguminosenfamilien (so z. B. *Adesmia*, *Gleditschia*, *Ononis* und besonders viele Genisteen) und in denen der mit diesen verwandten Rosales (z. B. Pomoideen, Prunoideen, *Poterium spinosum*) außerordentlich verbreitet, ebenso aber auch in vielen andern Dikotylenfamilien, wie Euphorbiaceen (*Euphorbia spinosa*, *acanthothamnos* u. a.), Cruciferen (*Vella*, *Ptilotrichum*, *Zilla*, *Moricandia* u. a.), Rutaceen (*Ruta corsica*), Zygophyllaceen (*Nitraria*), Umbelliferen (*Bupleurum spinosum*, *Mulinum* u. a.) und Compositen (*Centaurea spinosa*, *Osteospermum*, *Zollikoferia* u. a.), s. die Zusammenstellungen von ENGLER 1914 und RAUH 1942. Viele akanthoklade Genisteen (z. B. *Genista*-Arten der Sect. *Acanthocladae* Boiss. und *Scorpius* Moench, *Cytisus subsinuatus* (DC) Briq. u. a.) und Cruciferen, wie *Vella spinosa* Boiss., («piorno de crucetillas») und *Ptilotrichum spinosum* (L.) Boiss. (= *Alys-*

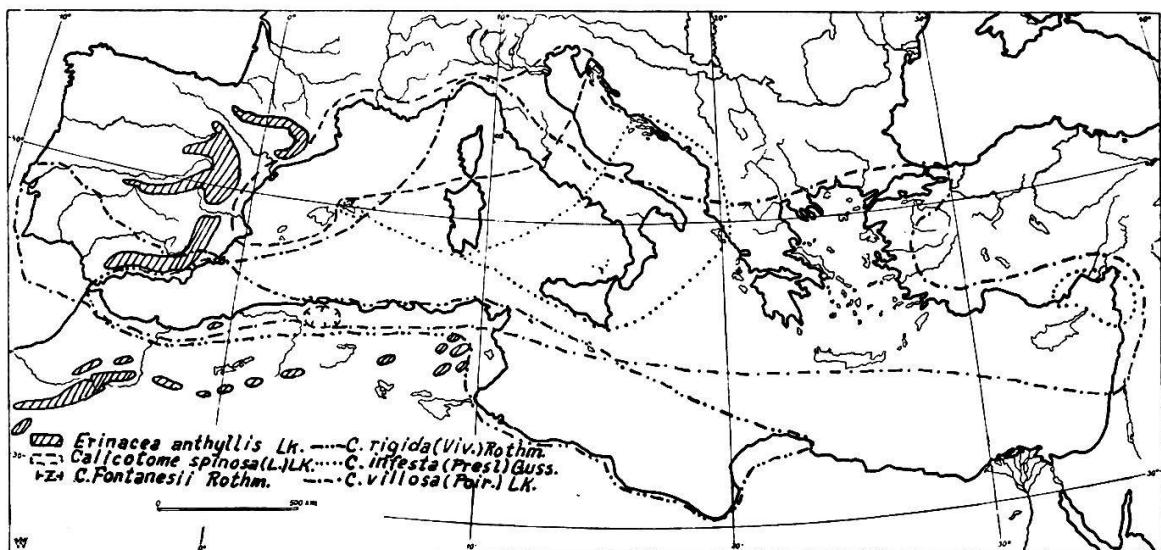


Abb. 3. Die Verbreitung der akanthokladien Genisteen der Gattungen *Erinacea* und *Calicotome* (nach ROTHMALER).

*sum* sp. L.), bilden physiognomisch sehr ähnliche Igelpolster wie die tragakanthoiden Astragaleen und sind auf den Bergen um das westliche Mittelmeer auch oft mit solchen vergesellschaftet. Innerhalb der Genisteen ist eine vorwiegend westliche Gruppe mit grünen, assimilierenden Sproßdornen (*Ulex*, *Erinacea*, mehrere *Genista*) und eine weiter ins östliche Mittelmeergebiet ausstrahlende Gruppe mit wie bei den vorgenannten Cruciferen, Euphorbien usw. nicht assimilierenden Dornen (z. B. *Cytisus*- und *Calicotome*-Arten) zu unterscheiden (über ihre Verbreitung s. ROTHMALER 1941—48 und Abb. 3). Die gründornige *Erinacea anthyllis* Link (= *pungens* Boiss.) steigt wohl allgemein weniger hoch (im Atlas immerhin bis um 3000 m) und reicht weniger weit nach Osten als mehrere Igelsträucher mit nicht assimilierenden Dornen. *Vella spinosa* steigt auf der Sierra Nevada bis um 2500 m, *Vella mairei* Humb. im Marokkanischen Atlas bis um 3500 m, *Ptilotrichum spinosum* auf den höchsten Gipfeln der Sierra Nevada bis 3480 m, im Hohen Atlas bis über 3800 m. Diese westlichen Dornsträucher, zu denen auch *Bupleurum spinosum* L. f. gehört, das auf der Baetischen Kordillere wie im Atlas (dort bis ca. 3400 m) vielfach *Ptilotrichum spinosum* begleitet, aber weniger hoch als dieses steigt, werden weiter östlich durch andere, wie *Euphorbia spinosa* L. und *Poterium spinosum* L. vertreten (Abb. 4).

### C. Die akanthophyllen und sukkulenten Centrospermen

Unter dieser Bezeichnung fasse ich die starrblättrigen, Polster bildenden Caryophyllaceen und Plumbaginaceen, die wesentliche Bestandteile vieler Igelheiden bilden, mit den für andere Bergsteppengebiete bezeichnenden blatt- und stammsukkulanten Chenopodiaceen, Aizoaceen

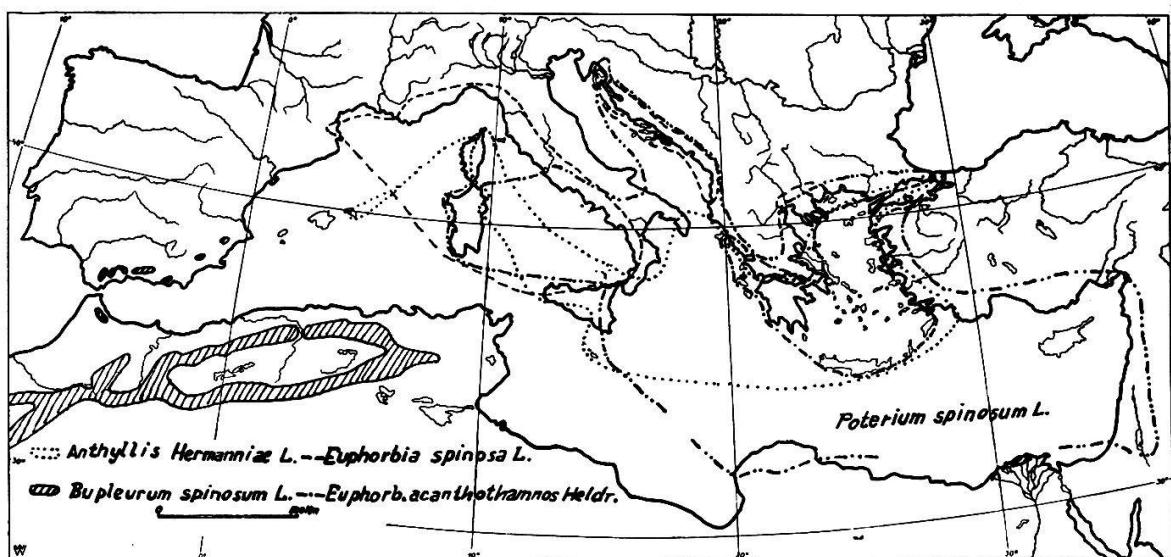


Abb. 4. Die Verbreitung der akanthokladen *Anthyllis hermanniae* L., *Poterium spinosum* L., *Bupleurum spinosum* L. und zweier Euphorbien (nach RIKLI u. a.).

und Cactaceen zusammen. Starrblättrige Polsterpflanzen enthalten viele Gattungen mehrerer Caryophyllaceentribus, so von den Alsineen *Arenaria pungens* Clem., die auf der Sierra Nevada bis zum höchsten Gipfel 3480 m steigt, *A. erinacea* Boiss. und *A. mairei* Emb., die im Hohen Atlas 3800 m erreicht, von den Diantheen mehrere *Dianthus*-Arten und die Gattung *Acanthophyllum* mit 135 Arten in Asien und von den Lychnideen die auf den Kalkbergen der Balkanländer so weitverbreitete *Drypis spinosa* L. (s. HORVAT).

Die beiden untereinander nahe verwandten Plumbaginaceen-Gattungen *Armeria* und *Acantholimon* haben heute streng geschiedene Areale, in denen beide Igelpolster entwickelt haben: die westliche *Armeria* nur auf den Gebirgen um das westliche Mittelmeer, die östliche Gattung *Acantholimon* (s. Abb. 6) mit etwa 150 Arten im Hauptgebiet der tragakanthoiden Igelpolster, mit denen sie regelmäßig vergesellschaftet sind. Für seine Nordabschnitte ergeben sich nach KOMAROVs Flora folgende Artenzahlen:

	Kopet-Dagh	Tian-Schan	Pamir-Alai
<i>Astragalus</i> Sect. <i>Tragacantha</i>	14	3	26
<i>Acantholimon</i>	10	21	26

Ähnliche Verbreitung hat auch die große akanthophylle Compositengattung *Cousinia* (s. RECHINGER 1953).

In den Vegetationsbildern von SCHENCK und KARSTEN zeigen *Drypis*-Heiden Taf. 46/47 der XXIII. Reihe H. 8 vom Velebit (HORVAT), *Acantholimon*-Igelpolster Taf. 32/33 der III. Reihe H. 2 (ZEDERBAUER), Taf. 33 der X. Reihe H. 6 (HANDEL-MAZZETTI) und Taf. 28/30 der XXV. Reihe H. 5 (RECHINGER). Den Aufbau ihrer wie bei den *Tragacantha*-Arten monopodialen Hohlkugelpolster beschreibt RAUH (1939, S. 297).

Auch die sukkulenten Centrospermen, die den eurasiatischen Igelheiden gänzlich fehlen, haben streng geschiedene Verbreitungsgebiete: Die sukkulenten *Salsoleen* und *Salicornien* haben sich von den Küsten der alten Tethys aus an den Meeresküsten und in den Salzsteppen verbreitet, die blattsukkulanten Aizoaceen besonders in den süd- und westafrikanischen Wüstengebieten, die mit ihnen verwandten stammsukkulanten Cactaceen in den Trockengebieten Amerikas, in denen sie geradezu die dort äußerst spärlich vertretenen tragakanthoiden und akanthokladien Igelpolster zu vertreten scheinen.

### III. Verbreitung und Zusammensetzung der Igelheiden

Die auffallende Konvergenz der herkunftsmäßig so verschiedenen Bestandteile der Igelheiden und ihre so einheitliche Physiognomie von Afghanistan und Pamir bis zur Sierra Nevada und zum Marokkanischen

Atlas sind schon vielen Beobachtern aufgefallen, aber immer noch nicht befriedigend erklärt.

In Europa und im extratropischen Afrika und Asien sind zunächst zwei grundverschiedene Igelheidengebiete auseinanderzuhalten: das atlantische der vorzugsweise auf kalkarmen, humusreichen Böden entwickelten *Steckginsterheiden* (*Ulicion* und *Genistion* verschiedener Autoren) und das hochkontinentale, vorzugsweise auf humusarmen Karbonatböden entwickelte der *Traganthheiden* (*Tragacanthion*). Wie schon aus den vorstehenden Abschnitten und den nach RIKLI, ROTHMALER, DRUDE und ŠIRJAEV gezeichneten Kartenskizzen Abb. 1–4 u. 10 hervorgeht, strahlen die Ginsterheiden nach Osten und die Traganth-Heiden nach Westen aus, so daß sie sich besonders im westlichen Mittelmeergebiet begegnen und durchdringen. Im allgemeinen nehmen die Traganth-Heiden einen höheren Gürtel als die Ginsterheiden ein, doch kommt an den südiberischen und südfranzösischen Küsten auch das Umgekehrte vor (Abb. 5).

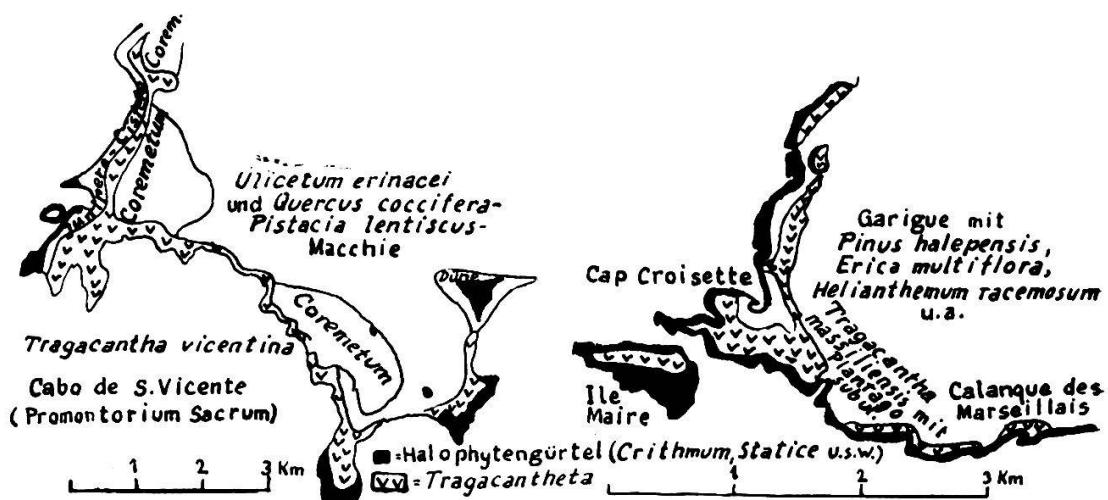


Abb. 5. Die litoralen *Tragacantha* in SW-Portugal (nach ROTHMALER) und S-Frankreich (nach MOLINIER).

Aus den Karten, die schon 1872 BUNGE und 1887 DRUDE für das Hauptverbreitungsgebiet der *Tragacantha-Acantholimon*-Heiden gegeben haben, zeigt Fig. 6 einen Auszug.

Tatsächlich besteht aber auch dieses Hauptareal aus vielen Teilarealen. Genauere Darstellungen verdanken wir vor allem den russischen Pflanzengeographen KUSNEZOV, GROSSHEIM, ILJINSKY, KOROVIN, LAVRENKO, PROSOROVSKY und den übrigen Mitarbeitern der neuen russischen Vegetationskarten von 1932 (1:3 Millionen), 1939 (1:5 Millionen) und 1950 (1:2½ Millionen). Die von den «Bergxerophyten» im Sinne RADDES, KUSNEZOVS, GROSSHEIMS usw., von denen die Traganth-Heiden nur einen, allerdings besonders wichtigen Teil bilden, eingenommenen Flä-

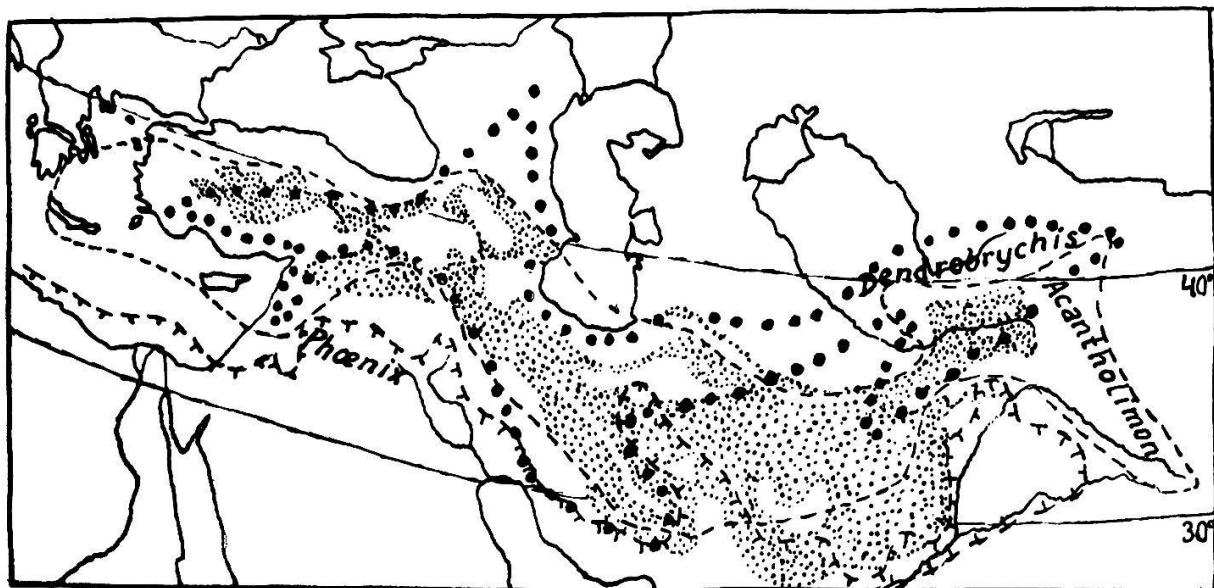


Abb. 6. Verbreitung der Gattung *Acantholimon* (diese nach BUNGE) und der Dattelpalmenkultur nach DRUDE 1887; sowie der Sect. *Dendrobrychis* von *Onobrychis* nach ŠIRJAEV 1926. (Hauptgebiet der Igelheiden punktiert.)

chen sind so klein, daß sie mit Ausnahme des iranisch-armenischen Hauptareals und einiger anatolischer Teilareale in Maßstäben wie 1 : 15 Millionen (wie in der Karte der Mittelmeerländer von E. SCHMID 1949) und selbst 1 : 10 Millionen überhaupt nicht und auch 1 : 3 Millionen bis 1 : 1 Million nur sehr schematisch dargestellt werden können. Als Beispiele gebe ich in Abb. 7 und 8 verkleinerte Auszüge aus den Karten KOROVINS von 1932 und DOLUCHANOVS von 1930.

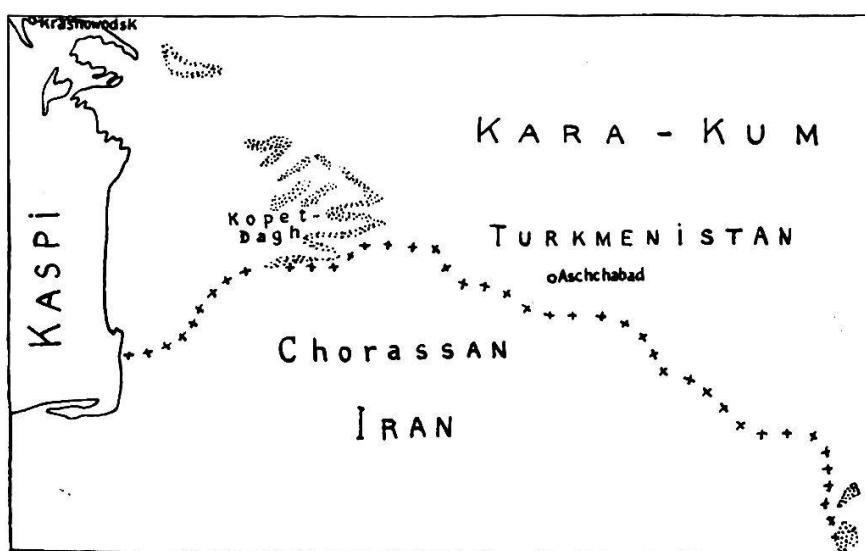


Abb. 7. Verbreitung der «Bergxerophyten» im Norden der turkmenisch-iranischen Grenze nach KOROVIN, von 1:3 Millionen auf 1:9 Millionen verkleinert.

Vollends auf den Gebirgen der Balkanhalbinsel, Kretas, Süditaliens, der Inseln des westlichen Mittelmeers, der südiberischen Gebirge und

des Atlas ist die von den auch der Artenzahl nach verarmten Igelheiden eingenommene Fläche so klein, daß sie bestenfalls in Karten 1:100 000 bis 1:20 000 dargestellt werden kann. Solche Vegetationskarten liegen besonders aus Südfrankreich in größerer Zahl vor (s. Abb. 5).

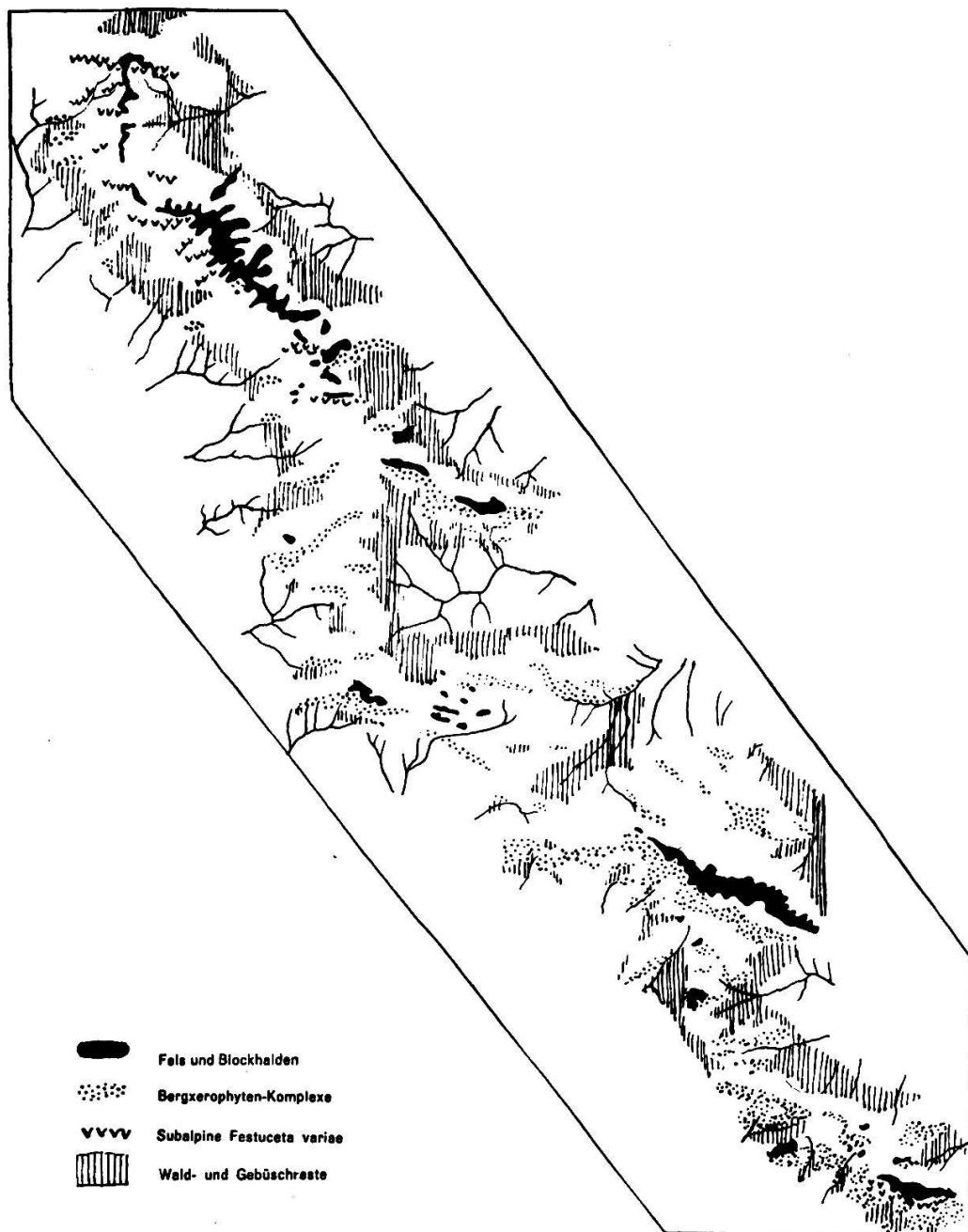


Abb. 8. Aus der Vegetationskarte des Karabach-Kamms in Aserbeidschan (zwischen  $39^{\circ} 30'$  und  $40^{\circ}$  N, höchster Gipfel 2864 m) von DOLUCHANOV 1930, von 1 : 200 000 auf 1 : 400 000 verkleinert.

Soviel geht aus allen Untersuchungen vom Kaukasusgebiet bis zur Baetischen Kordillere und zum Hohen Atlas hervor, daß die Igelheiden nirgends einen ähnlich geschlossenen Gürtel wie etwa die Ericaceenhei-

den in Mittel- und Nordeuropa bilden, sondern fast ausschließlich an Südhängen und vorzugsweise auf humusarmem Karbonatgestein über der Waldgrenze ausgebildet sind. Podsolböden, wie sie in den Erica- ceen- und Ginsterheidegebieten so verbreitet sind, fehlen, wie mir W. KUBIENA mitteilt, z. B. im Gebiet der andalusischen und kastilischen Igelheiden vollständig. Einzelne Igelbüsche, wie *Tragacantha clusii* und *massiliensis* im Westen (s. Abb. 5), die *Calicotome*-Arten (Abb. 3), *Euphorbia spinosa*, *Poterium spinosum* usw. weiter östlich (Fig. 4) gehören gewiß den Macchien, Garigues und Phrygana der eigentlichen Mittelmeerstufe an, ja können lokal vorherrschend werden (*Astragaletum vicentinum* ROTHMALER, *Plantago subulata*-Astrag. *Tragacantha*-Ass. MOLINIERS, *Anthyllidetum hermanniae*, *Euphorbietum spinosae*, *Poterietum spinosi*, *Drypetum spinosae* usw. verschiedener Autoren), aber ihre optimale Ausbildung weisen die Igelheiden überall erst oberhalb der Waldgrenze meist in Höhen zwischen 2000 und 3000 m, vereinzelt bis gegen 3800 m auf. An Fels- und Geröllhängen und auf Brandflächen, wie sie z. B. P. ALLORGE von der Sierra de las Nieves in 1300—1600 m beschreibt und ich sie auf den Bergen von S. Catalina bei Jaén gesehen habe, reichen manche ihrer Arten, wie *Ptilotrichum spinosum* und der zwar einer andern Wuchsform angehörige, aber in den Igelheiden sowohl des Westens wie des Ostens weitverbreitete Spalierstrauch *Prunus prostrata*, tiefer hinab; aber in vielen Gebirgen sind nicht nur oberhalb, sondern auch unterhalb der Igelheiden Grassteppen, oft von *Festuca*-Arten der *ovina-varia*-Gruppe beherrscht, ausgebildet, wie dies z. B. ACHVERDOV und DOLUCHANOV (s. Abb. 8), HEYDEMAN und KULTIASSOV aus dem Osten und E. SCHMID aus dem Westen beschreiben.

Die räumliche Verbreitung der Traganthheiden und ihre klimatische Bedingtheit hat nach GRISEBACH, DRUDE (s Abb. 6), W. KÖPPEN und KOROVIN besonders H. von WISSMANN 1939 behandelt und dazu das ursprünglich von A. de CANDOLLE 1874 stammende, von KÖPPEN und BROCKMANN-JEROSCH abgeänderte Schema der klimatischen Vegetationsregionen in einem idealen Nordkontinent weiter ergänzt. Abb. 9 zeigt einen Ausschnitt dieses Diagramms:

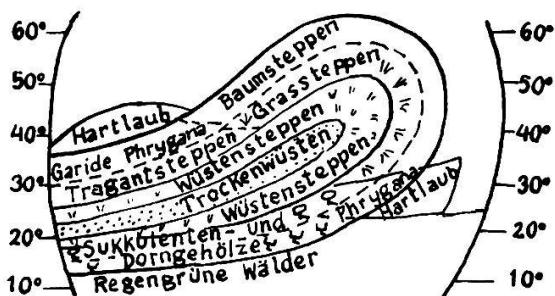


Abb. 9. Die Lage der Traganthsteppen in einem idealen Nordkontinent nach H. von WISSMANN 1939.

KÖPPEN hatte das «Traganthklima» (B 4) zwischen das «Samumklima» der heißen Wüsten (B 2), das «Prärienklima» der kühlen Steppen (B 7) und das «Olivenklima» des Mittelmeergebietes (C 4) eingeschoben, und ähnlich stellt es von WISSMANN zwischen das der Wüstensteppen, Grassteppen und der Garides und Phrygana, die er im Südosten an die tropischen Dorngehölze und regengrünen Wälder grenzen lässt, aus denen wohl die Vorfahren sowohl der tragakanthoiden Astragaleen wie der akantokladen Genisteen stammen. E. SCHMID stellt 1949 den in Anlehnung an DRUDE gefaßten «Acantholimon-Tragacantha-Gürtel» zwischen den «*Stipa tortilis*-Gürtel» darunter und den meist darüber entwickelten «Mediterranen Gebirgssteppengürtel» und faßt alle drei als «Mediterrane Xeromorphosen-Gürtel» zusammen.

Vor der Erörterung des Klimas und der Geschichte der Igelheiden sei auch noch die Frage gestreift, ob es nicht auch in ähnlichen Klimagebieten Nordamerikas und der Südhemisphäre entsprechende Igelheiden gibt, die mit den eurasischen zu einer Isozönose zusammengefaßt werden könnten. Tragakanthoide Astragaleen scheinen in Nord- und Südamerika nur sehr schwach vertreten zu sein. In den schon so oft (u. a. von MACDOUGAL, HARSHBERGER, CLEMENTS und SHANTZ) beschriebenen nordamerikanischen Prärien und Wüstensteppen (Deserts) können wohl am ehesten die Wüstengebüsche des Kreosotstrauchs (*Larrea tridentata*) von Mexiko bis W-Texas und S-Kalifornien und anschließend die Mesquite-Savannen (mit *Prosopis juliflora*) mit den Igelheiden verglichen werden, mit *Tragacantha* die entfernt verwandte mittel- und nordamerikanische Gattung *Kentrophytum* Nuttall. Noch ähnlicher scheinen in den von DUSEN, SKOTTSBERG, KALELA u. a. beschriebenen Pampas von Patagonien und den chilenischen Anden die dortigen Igelgebüsche mit *Larrea*, der tragakanthoiden Rosacee *Tetraglochin* und mehreren akantophyllen Arten der andinen Umbelliferengattung *Mulinum*, insbesondere die von *Mulinum spinosum* Pers. Die Dorngebüsche der südaustralischen Trockengebiete, die klimatisch nach KÖPPEN denen der Traganthregion entsprechen, sind mit ihren Dorn-*Acacien*, akantophyllen *Hakea*- und *Triodia*-Arten, wie mir D. W. GOODALL mitteilt, weniger ähnlich.

In den süd- und westafrikanischen und meisten amerikanischen Trockengebieten auch außerhalb der Tropen fällt als wesentlicher Unterschied die starke Vertretung der den typischen Igelheiden so gut wie ganz fehlenden Blatt- und Stammsukkulanten auf, in Afrika besonders Aizoaceen, Euphorbien und Asclepiadaceen, in Süd- und Nordamerika Cactaceen.

Die *Tragacantha*-Igelheiden scheinen somit auf die extratropischen Winterregengebiete der östlichen Nordhemisphäre beschränkt zu sein und keine wirklichen Äquivalente in andern Kontinenten zu haben.

#### IV. Das Klima der Tragant-Igelheiden-Region

Wie die Karte Abb. 1 andeutet, fällt die Nordgrenze der meisten *Tragacantha*-Arten und insbesondere der die eigentlichen Igelheiden beherrschenden mit der nach Th. FISCHER und RIKLI eingetragenen Grenze des Winterregenklimas zusammen. Nur wenige Arten strahlen in die nördlich anschließende Zone der Aequinoctial- oder Etesialregen aus. Das westalpine Areal des im Alpen- und Pyrenäengebiet am weitesten nach Norden reichenden, aber kaum irgendwo größere Igelheiden bildenden *A. sempervirens*, der ebensowenig immergrün wie die übrigen Arten ist, hat sowohl eine längere Winterruhe, wie auch bereits eine sommerliche Trockenzeit (s. auch LAUTENSACH 1955).

Die Südgrenze fällt mit der Nordgrenze der subtropisch-tropischen Halbwüsten und Trockenwüsten und der Dattelpalmenkultur zusammen. Mit ihrer klimatischen Bedingtheit haben sich nach KOEPPEN besonders C. TROLL und H. v. WISSMANN befaßt. Nach KOEPPEN soll sie mit der  $18^{\circ}$ -Isotherme des kältesten Monats, nach THORNTHWAITE mit der  $23,7^{\circ}$ -Jahresisotherme zusammenfallen. Nach TROLL und v. WISSMANN ist sie eine Frostgrenze, welche die extratropischen Gebiete mit größeren Jahres- als Tagesschwankungen von den tropischen mit größeren Tageschwankungen der Lufttemperatur scheidet.

Von den *Ulex*- und übrigen Ginsterheiden, die nach ENQUISTS Karte der Frosthäufigkeit höchstens 80 Tage mit Frost und keine mehrmonatige Sommerdürre haben, unterscheiden sich die typischen *Tragacantha*-Heiden (nicht die litoralen) durch viel häufigere Fröste und eine im Westen mindestens 3, im Osten 4—5 Sommermonate umfassende Trockenzeit ohne oder mit nur ganz vereinzelten Niederschlägen. Nach der Terminologie von GAUSSEN 1948 sind sie somit «oreoxerothen». Die Jahressumme der Niederschläge scheint nach den wenigen mir bekannten mehrjährigen Meßreihen meist zwischen 20 und 50 cm, im Westen bis um 1 m zu betragen. Der weitaus größte Teil der Niederschläge fällt von November bis Mai in Form von Schnee, mit Maxima von 7—9 cm im März oder April. Die regenlose Dürrezeit dauert in Iran in 1200—1800 m Höhe 95—135 Tage, in der eigentlichen Igelheidenregion, die erst über 2000 m beginnt, etwas weniger. Für die Lufttemperatur einiger iranischer und afghanischer Stationen werden folgende Mittelwerte angegeben:

Station	Meereshöhe	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
Siwas	1320	-5,8	-3,5	2,2	8,0	13,7	16,9	19,5	19,2	14,7	9,6	4,2	-2,9
Ispahan	1630	0,2	5,3	8,4	15,6	20,7	25,2	27,8	25,6	22,4	16,1	9,1	4,7
Kabul	1800	-3,7	-1,7	7,0	13,2	17,3	21,6	24,3	23,5	18,0	11,6	5,6	0,0

Für das Bergland von Aserbeidschan hat FIGUROVSKY (zitiert nach GROSSHEIM und DOLUCHANOV) folgende Mittel und Amplituden der Schattentemperatur berechnet:

a) nach den Stationen Kirowabad (früher Gandsha oder Elisabetpol) und Surnabad:

Meereshöhe	Jahresmittel	Januarmittel	Julimittel	Mittlere Amplitude
2000	5,3	—3,8	13,2	17
2500	2,9	—5,3	9,4	14,7
3000	0,4	—6,7	5,6	12,3
3500	—2,0	—8,2	1,8	10,0

b) nach den Stationen von Karabach (s. Abb. 8):

2000	6	—4	15	19
2400	4	—5	12,5	17
2800	2,5	—6,5	10	16,5

Ergebnisse kürzerer Meßreihen teilen STRATIL-SAUER aus Mittel-Iran und GILLI sowohl vom Elburs wie vom Ätna mit.

Darnach wurden von den beiden höchsten Ätna-Stationen 1933/34 folgende Extreme der Schattentemperatur gemessen:

Station und Höhe	Frühling		Sommer		Herbst		Winter	
	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.
Cantoniera 1882 m	12,9	3,9	23,0	11,3	5,5	—1,5	6,8	—2,5
Observatorium 2942 m	3,2	—3,7	14,0	—1,0	2,8	—7,5	—4,9	—11,8

Nach GILLIS eigenen Messungen in Tragacantha-Heiden schwankt im August die Temperatur der Bodenoberfläche am Ätna an der Sonne zwischen 35 und 60° C, im Schatten zwischen 22 und 34° C, in entsprechenden Lagen des Elburs an der Sonne zwischen 35 und 70° C, im Schatten zwischen 23 und 29° C. An der zwischen 2100 und 2300 m gelegenen iranischen Station Rain erreicht die Schattentemperatur der Luft nach STRATIL-SAUER ebenfalls 25—30° C. Bei der Beurteilung der Schutzwirkung des starren «Igelpanzers» für die Blätter und Blüten des Stachelträgers und seiner oft zahlreichen pflanzlichen und tierischen Gäste ist besonders auch die in den alpinen Igelheiden wohl durchwegs sehr heftige Windwirkung und das winterliche Schneegeschläge zu berücksichtigen. Zur Beurteilung des Feuchtigkeitsklimas einige Mittelwerte iranischer, armenischer und afghanischer Niederschlagsmessungen:

Station	Höhe	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
Siwas	1320	4	18	37	75	74	30	4	2	8	38	28	66
Ispahan	1630	19	13	32	16	11	0	0	0	0	6	20	13
Kerman	1700	14	17	26	9	3	3	0	0	1	1	10	21
Van	1750	36	31	41	46	51	13	4	1	5	43	55	20
Kabul	1800	46	50	56	57	25	5	3	6	2	9	7	31
Sarikamis	2180	28	31	40	48	79	73	46	36	26	43	33	35

Nach den wenigen mir bisher bekannt gewordenen Beobachtungen vom Ätna und der Sierra Nevada scheinen auch dort die Niederschlagsmengen nur wenig größer (Laguna de las Yegua 2874 m: 180 cm) und die sommerliche Trockenheit nicht viel kleiner zu sein.

Die Hauptfunktion des von verschiedenen Pflanzen auf so verschiedene, aber in der Wirkung so ähnliche Weise ausgebildeten Dornmantels scheint viel weniger Schutz gegen Tierfraß als Schutz der zarten Laubblätter und Blüten vor zu starker Erhitzung und Verdunstung und wohl auch Festhalten von Schnee und Bodenfeuchtigkeit zu sein (s. SCHWARZ 1936). Auch bei den höchstwahrscheinlich baumförmigen Vorfahren der tragakanthoiden Astragaleen kann die Dornbildung kaum als bloßer Fraßschutz erklärt werden. Die Wuchsform und die Nebenblattdornen der Schirmakazien hat HAGERUP 1930 wohl mit Recht als Mittel zur Herabsetzung der Strahlungstemperatur gedeutet.

Mit den Stechginsterheiden stimmen die *Tragacantha*-Heiden wohl nur in der relativ geringen Schneebedeckung und starken Windwirkung überein. Sonst aber ist ihr noch genauer zu untersuchendes Kleinklima von dem sowohl der Ginster- wie der Ericaceenheiden vor allem durch die viel größeren Jahres- und wohl auch Tagesschwankungen von Temperatur und Feuchtigkeit grundverschieden.

#### V. Das Alter der Traganth-Igelheiden

Die Frage nach dem Alter der Igelheiden umfaßt einen ganzen Komplex verschiedener Fragen: nach dem Alter der in Betracht kommenden Gattungen und ihrer ersten Dornbuschformen, nach Zeit und Ort ihrer Ausbildung, ihrer Ausbreitung, dem Besiedlungsalter ihrer heutigen Areale, der Zeit der Differenzierung in die heutigen Arten und Unterarten und der von ihnen gebildeten Biozönosen.

So viel kann von vornherein gesagt werden, daß die tragakanthoide Wuchsform jünger ist als die der nichtverdornten sommergrünen Astragaleen- und Galegeen-Sträucher und diese jünger als die der immergrünen Leguminosen. Andrerseits kann ein Merkmal, das bei so vielen Arten wiederkehrt, ebensowenig wie die Ausbildung von Sproß- und Infloreszenzdornen als eine ganz junge Anpassung zum Schutz vor Wild- und Viehverbiß oder junge Xeromorphose gedeutet werden, sondern

muß schon bei den Vorfahren der heutigen Astragalaceen vorhanden gewesen sein. Wie schon 1914 ENGLER und dann besonders die Russen KRISCHTAFOVITSCH, POPOV, KOROVIN, ILJIN, FEDOROVITSCH u. a. ausgeführt haben, hat es schon im ältesten Tertiär und wohl auch schon in der Kreidezeit, in die alle 3 Leguminosenfamilien und wahrscheinlich auch die ältesten Astragaloideengattungen, wie *Robinia* und *Colutea*, zurückreichen, extreme Xerophyten gegeben (POPOVS «Welwitschia-Flora»), von denen wir jedoch nur in seltensten Fällen als solche erkennbare Fossilfunde erwarten können.

Noch im Oligozän hatte der größte Teil Vorder- und Mittelasiens ein ziemlich feuchtes Subtropenklima. Die Ausbildung tragakanthoider und akanthoklader Xerophyten dürfte daher, wie schon KRISCHTAFOVITSCH, GROSSHEIM, KOROVIN, WULFF, FEDOROVITSCH, BARANOV u. a. an Hand paläobotanischer Befunde dargelegt haben, frühestens im späteren Oligozän oder frühen Miozän begonnen haben, in welchem bereits weite Gebiete ein hocharides Klima hatten. Dieser Klimawechsel und damit die Entstehung vieler Xeromorphosen ist zweifellos eine Folge der vorwiegend miozänen Orogenese im ganzen alpinen Orogen rings um die alte Tethys. Wären die Igelsträucher erst im Gefolge der pleistozänen Vergletscherungen entstanden oder eingewandert, wäre unerklärlich, daß nur so wenige von ihnen in stärker vergletscherte Gebirge, wie die Alpen und Pyrenäen vorgedrungen sind (s. Abb. 1). Am präglazialen Alter der meisten Endemiten der nicht oder nur schwach vergletschert gewesenen Gebirge rings um die Tethys ist nicht zu zweifeln (s. KNOCHE und DESOLE).

Die verschiedenen Sippen der Igelsträucher haben, wie schon die Karten 1—6 zeigen, sehr verschiedene Areale von ungleichem Besiedlungsalter. Das Ausgangsgebiet der ältesten Astragaleengattung mit tragakanthoiden Vertretern, *Caragana*, die noch älteren Galegeengattungen, wie *Colutea*, noch am nächsten steht, liegt in Ostasien (s. KOMAROV 1909) und umfaßt in der Mongolei auch das Gesamtareal der tragakanthoiden *Oxytropis*-Arten, die dort wohl frühzeitig von den eigentlichen Tragacanthen abgezweigt sind. Von diesen hat die Sect. *Tragacantha* im engsten Sinn BUNGES das gleiche Hauptareal in Iran und bis Afghanistan und Armenien wie mehrere andere Sektionen von *Astragalus*, *Onobrychis* und *Cicer* sowie die akanthophyllen Gattungen *Acantholimon* (s. Abb. 6) und *Cousinia* und strahlt nur mit wenigen, relativ jungen Vertretern ins westliche Mittelmeergebiet aus. Von diesen können *Tragacantha calabrica*, *nebrodensis*, *poterium* und *boissieri* kaum älter als jungmiozän oder pliozän und die auf den erst im Pleistozän entstandenen Ätna beschränkte *Tr. sicula* nur ein quartärer Abkömmling der älteren, daher zu Unrecht als Var. von *sicula* bewerteten *nebrodensis* sein.

Das Ausgangsgebiet der altertümlichen Sektion *Acidodes* (inkl. *Poterium* Bge.) liegt dagegen auf der Iberischen Halbinsel, wo die auf tiefere Stufen beschränkte *Tr. clusii* sicher älter ist als ihre oreophytischen Abkömmlinge *nevadensis*, *semperfurens*, *cephalonica* usw., für die wohl ebenso wie für viele der sie begleitenden akanthokladen Genisteen, Cruciferen usw. und akanthophylen Caryophyllaceen und *Armerien* ein pliozänes Alter wahrscheinlich ist.

Die Sektion *Melanocercis* dürfte ebenfalls im späteren Miozän am damaligen Mittelmeer entstanden und spätestens im Pliozän die Oreophyten *Tr. sirinica*, *ibrahimiana* usw. hervorgebracht haben. Die Gebirge Korsikas, Sardiniens und des Atlas sind ja früher isoliert worden als diejenigen Siziliens und der Balearen, deren endemische Oreophyten wohl größtenteils erst im jüngsten Pliozän und Pleistozän aus weiter verbreiteten Stammarten hervorgegangen sein dürften.

Von den Massenzentren jeder Sippe, die beim relativ wenig hohen Alter der tragakanthoiden und übrigen Igelsträucher wohl als deren Entstehungsserde gelten können, ergibt sich, worauf u. a. ŠIRJAEV in mehreren seiner Papilionaceen-Monographien und SZYMKIEWICZ 1933 hingewiesen haben, ein charakteristisches Artengefälle gegen die Peripherie des Sippenareals. So stehen 565 *Astragali* (inkl. *Tragacantha*) in Iran nur noch 185 (+ 13 *Oxytropis*) im Kaukasusgebiet, etwa 130 in Südeuropa und etwa 90 in Nordafrika gegenüber. Vom iranischen Zentrum strahlen *Acantholimon*-Arten nur bis ins östliche Griechenland und Kreta, *Dendrobrychis*- und *Cousinia*-Arten nur bis Kleinasien aus; wogegen umgekehrt die im Westen so artenreichen Genisteen und *Armeria* nur mit ganz wenigen Arten bis in die Küstengebiete des Vordern Orients reichen und den östlichen Igelheiden gänzlich fehlen. Die Trennung der beiden so nahe verwandten, heute geographisch scharf geschiedenen Gattungen *Armeria* und *Acantholimon* dürfte wohl während der miozänen Orogenese eingetreten sein. Die Akanthophyllie, die ja nur eine Form der Hartlaubbildung ist, ist, wie ihre weite Verbreitung unter den Laub- und Nadelhölzern des Mesophytikums beweist, viel früher aufgetreten als die Tragakanthie.

## VI. Die Stellung der *Tragacantha*-Igelheiden innert der übrigen Zergstrauchheiden der Gebirge

In den extratropischen Gebirgen der Nordhemisphäre sind mindestens dreierlei klimatisch-physiognomische Typen von Zergstrauchheiden zu unterscheiden. Die weitaus größten Flächen nehmen sowohl in Europa wie in Nordasien, Nordamerika und auch in den klimatisch entsprechenden Bergländern Südamerikas und Südafrikas vorwiegend

immergrüne Ericaceen-, bzw. Ericalen-Heiden ein, die in Mittel- und Nordeuropa so vorherrschen, daß einige Autoren den Heidebegriff ganz auf sie beschränken wollten und sehr viele Untersuchungen vorliegen. Eine vorwiegend arealkundliche Gliederung für Nordeuropa hat BÖCHER 1943 versucht. Die trockenen Zwergstrauchheiden gliedert er in eine arktisch-alpine, scano-danische, holländisch-deutsche, baltisch-submontane, eozäische sowie die nicht näher behandelte mediterrane Serie, die feuchten und Moorheiden in eine atlantische, subatlantisch-subkontinentale und eine kontinentale Serie. Die meisten dieser Serien werden von Ericaceen beherrscht, nur das «Genistion» der «holländisch-deutschen» Serie vorwiegend, die mediterranen Trockenheiden und das «Ulicio-Ericion tetralicis» der feuchten atlantischen Heiden teilweise von Genisteen. In wechselndem Verhältnis von Ericaceen und Genisteen beherrschte Heiden sind aus Nordwesteuropa bis ins Rhein- und Rhonegebiet, von der Iberischen Halbinsel und den Atlasländern schon oft beschrieben worden. Sie nehmen eine breite Übergangszone ein, die ungefähr von den Januar-Isothermen von 6 und 0° C umgrenzt wird. Westlich von ihr folgt schon in Irland, in einem großen Teil der Iberischen Halbinsel und im Rifgebiet eine Zone vorherrschender Ginsterheiden (Genistion und Ulicion verschiedener Autoren). Schon auf der Sierra de Guadarrama und der Baetischen Kordillere, wo es nach KUBIENA auch keine Podsolböden mehr gibt, kommen Ericaceen in den Bergheiden nur noch ganz vereinzelt, wahrscheinlich als Glazialrelikte vor. *Juniperus*-Arten sind den meisten Ericaceen- und Ginsterheiden sowohl auf stärker sauren, wie auf mehr oder weniger neutralen Karbonatböden gemeinsam.

Wie die reinen 'Ericaceenheiden gegen die frost- und schneearmen atlantischen und westmediterranen Küsten zu, über ginsterreiche *Calluna*- und *Erica*-Heiden allmählich in reine Ginsterheiden übergehen, so gehen beide im Etesien- und Winterregenklima der Mittelmeerlande gegen Osten ziemlich unvermittelt in die mit Ausnahme der Wacholder sommergrünen *Tragacantha*-Igelheiden über. Wie Abb. 1 und 10 zeigen und in Kapitel IV dargelegt ist, fällt ihre Nordgrenze im allgemeinen mit der des Winterregenklimas mit längerer Sommerdürre zusammen. Vielfach grenzen sie, wie Abb. 8 bis 10 zeigen, an Bergsteppen, Halbwüsten und Trockenwüsten und erscheinen selbst als Hauptvertreter der «Bergxerophyten». Wüstengebiete trennen sie von den Zwergstrauchheiden der tropischen Gebirge, so daß Übergänge zu diesen nur im äußersten Westen auf den Kanaren und in W-Marokko und im äußersten Osten in Afghanistan und Pakistan zu beobachten sind.

Die Nordgrenze der tropischen Berg-Zwergstrauchheiden fällt ungefähr mit der von TROLL 1943 dargestellten Nordgrenze der gegenüber

der zurücktretenden Jahresschwankung überwiegenden Tagesschwankung der Temperatur und der von WISSMANN 1948 behandelten Grenze der «Randtropen» zusammen.

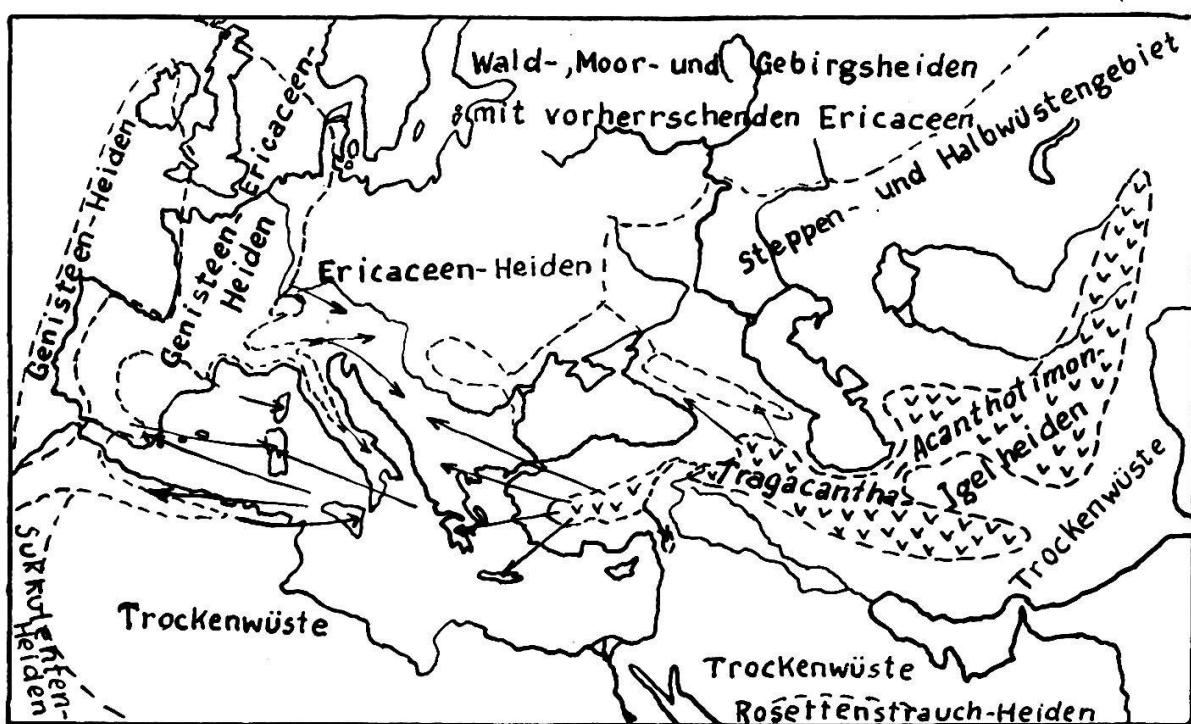


Abb. 10. Die Zwerpstrauchheiden-Regionen Eurasiens.

Die Zwerpstrauchheiden der tropischen Gebirge sind von denen der extratropischen so verschieden, daß sich auf sie, wie übrigens auch schon auf die Igelheiden die in Nord- und Mitteleuropa üblichen Bezeichnungen subalpin, unteralpin usw. nicht mehr anwenden lassen, da Klima und Boden zu verschieden sind. Zwei Typen sind besonders weitverbreitet: auf den niederschlagsärmsten Gebirgen der Sukkulanten-Typ (in W-Afrika besonders viele Crassulaceen und *Euphorbien*, in Amerika Cactaceen), auf den niederschlagsreicherem Hochgebirgen der Rosettenstrauch- oder Paramo-Typ (in Afrika vorwiegend *Senecio*- und *Lobelia*-Arten, auf den Paramos der Anden die «Frailejones» von *Espeletia*, *Puya* u. a.). Trotz der großen räumlichen Entfernung dieser tropischen Typen von den extratropischen Eurasiens haben sich doch auch in diesen bis in die Pyrenäen, Alpen und Karpaten alte Einstrahlungen aus jenen erhalten: aus den Sukkulantenheiden *Sedum*- und *Sempervivum*-Arten, aus den Rosettenstrauchheiden immergrüne, mehr oder weniger halbstrauchige *Senecio*-Arten, wie *S. abrotanifolius* L. und seine Verwandten.

LITERATUR

- ACHVERDOV, A. und DOLUCHANOV, A.: Vegetationsskizze der Sommerweiden des Karabach-Kamms. Sommerweiden von Aserbeidschan. Baku 1930 (russisch).
- ALLORGE, P.: La végétation muscinale des Pinsapares d'Andalousie. Arch. Mus. d'Hist. nat. XII. Paris 1935.
- ALPINO, Prospero: De plantis exoticis libri duo. Venetiae 1629.
- ASCHERSON, P. und GRAEBNER, P.: Synopsis der Flora Mitteleuropas VI, 1906—10.
- BELON, P.: Les observations ... en Grèce, Asie, etc. Paris 1553.
- BOBEK, H.: Beiträge zur Klima-ökologischen Gliederung Irans. Erdkunde VI, 2/3, 1952.
- Klima und Landschaft Irans in vor- und frühgeschichtlicher Zeit. Geogr. Jahresber. aus Österreich 25 (1953/54), 1955.
- BÖCHER, T. W.: Studies on the plant geography of the north-atlantic heath formation. Danske Vid. Selsk. Biol. Medd. XV, 3, 1940 und Biol. Skr. II, 17, 1943.
- BOISSIER, E.: Voyage botanique dans le Midi de l'Espagne pendant l'année 1837. Paris 1839—45.
- Flora Orientalis. Genève 1867—88.
- BORISSOVA, A. G.: Charakteristik der Tragacantha-Arten des Kopet-Dagh. Acta Inst. Bot. Acad. Sc. URSS 1936 und 1938 (russ., s. auch GONTCHAROV).
- BORNMÜLLER, J.: Iter persico-turcicum. Beih. Bot. Cbl. XXVIII, 1911 u. LVII, 1937.
- BRAUN-BLANQUET, J.: Zur Kenntnis der Vegetationsverhältnisse des Großen Atlas. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 73, 1928.
- BRIQUET, J.: Recherches sur la flore des montagnes de la Corse et ses origines. Arch. sc. phys. et nat., Genève 1901.
- BUNGE, A.: Die russische Expedition nach Chorassan in den Jahren 1858 und 1859. Peterm. Mitt. VI, 1860.
- Astragali gerontogeae. Mém. Acad. St-Petersbourg XI und XV, 1868/69.
- Die Gattung Acantholimon Boiss. Ibid. XVIII, 2, 1872.
- Species generis Oxytropis. Ibid. XXII, 1874.
- Astragali turkestanici. Ibid. 1880.
- CADEVALL, J. u. Mitarbeiter: Flora de Catalunya. Barcelona 1913—32.
- DE CANDOLLE, A. P.: Astragalologia, Mémoire sur les genres Astragalus, Phaca, Oxytropis. Paris 1802.
- Prodromus Systematis naturalis Regni vegetabilis II, 1825.
- DE CANDOLLE, Alph.: Végétation de la Sierra Nevada et des montagnes du Maroc. Bibl. Univ. Genève 1837.
- CHODAT, Lucie: Contribution à la Géobotanique de Majorque. Thèse Genève 1924.
- CHODAT, Robert: Excursions botaniques en Espagne et Portugal. Genève 1909.
- CLUSIUS, Ch.: Rariorum aliquot stirpium per Hispanias observatarum Historia. Antwerpen 1576.
- COUTINHO, A. X. P.: Flora de Portugal. Paris, Lisboa, Rio de Janeiro 1913.
- DESOLE, L.: Osservazioni morfologiche e fitogeografiche su un paleoendemismo della Sardegna settentrionale: la Centaurea horrida Bad. Atti Acc. naz. d. Lincei 16, 1954.
- DRUDE, O.: Atlas der Pflanzenverbreitung in BERGHAUS, Physikal. Atlas 1887.
- DUSÉN, P. und NEGER, F. W.: Chilenisch-patagonische Charakterpflanzen. Veget.-Bilder v. Schenck und Karsten VI, 8, 1908.
- EIG, A.: Les éléments et les groupes phytogéographiques auxiliaires dans la Flore Palestinienne. Beih. LXIII zu Feddes Repert. 1931/32.
- EMBERGER, L. et MAIRE, R.: Catalogue des Plantes du Maroc. Alger 1931—1941.
- EMBERGER, L.: Recherches botaniques et phytogéographiques dans le Grand Atlas oriental. Mém. Soc. sc. nat. Maroc 33, 1932.
- ENGLER, Ad.: Versuch einer Entwicklungsgeschichte der extratropischen Florengebiete der nördlichen Hemisphäre. Leipzig 1879.
- Über Herkunft, Alter und Verbreitung extremer xerothermer Pflanzen. Sitzungsber. Preuß. Akad. XX, 1914.
- FEDOROVITSCH, B. A.: Fragen der Paläogeographie der mittelasiatischen Ebenen. Transact. Inst. Geogr. 37, Moskau, Leningrad 1946 (russ.).

- FEDTSCHENKO, B. A. und WASSILTSCHENKO, I.: *Oxytropis* in KOMAROV'S Flora URSS XIII, 1948.
- FREI, Max: Die Gliederung der sizilianischen Flora und Vegetation und ihre Stellung im Mittelmeergebiet. Diss. Univ. Zürich 1938.
- Die Pflanzen-Assoziationen der alpinen Stufe des Ätna. Ber. Geobot. Inst. Rübel (1939) 1940.
- GANDOGER, M.: Novus Conspectus Florae Europae. Paris 1910.
- GAUSSEN, H.: Flore mésogéenne, végétation et climat méditerranéens. C. R. Soc. Biogéogr. 228, 1948.
- GILLI, A.: Die Pflanzengesellschaften der Hochregion des Elbursgebirges in Nord-Iran. Beih. Bot. Cbl. LIX, 1939.
- Ein Beitrag zur Flora des Elburs-Gebirges in Nord-Iran. Feddes Repert. L, 1941.
- Die Vegetationsverhältnisse der subalpinen und alpinen Stufe des Ätna. Beih. Bot. Cbl. LXII, 1943.
- GONTSCHAROV, N. F. und OVTSCHEINNIKOV, P. N.: Hauptzüge der nachtertiären Vegetationsgeschichte des westlichen Pamir-Alai. Sov. Botan. 1935 (russ.).
- GONTSCHAROV, N. F. u. Mitarb.: Astragalus. In KOMAROV: Flora URSS XII, 1946.
- GRISEBACH, A.: Die Vegetation der Erde. Leipzig 1872.
- GROSSHEIM, A.: Flora Talyscha. Tiflis 1926.
- Materialien zur Kenntnis der Pflanzenformationen von NW-Persien. Tiflis 1926.
- Kurze Übersicht der Vegetationsdecke von Armenien. Tiflis-Eriwan 1928.
- Eine Schilderung der Vegetationsdecke von Transkaukasien. Tiflis 1930.
- Analyse der Flora des Kaukasus. Baku 1936.
- GROSSHEIM, A. und SOSNOVSKY, D.: Versuch einer pflanzengeographischen Rayonierung des Kaukasus. Izv. Polyt. Inst. Tiflis 3, 1927.
- GROSSHEIM, A. und DOLUCHANOV, A.: Vegetationsskizze der Sommerweiden des Gandsha-Kreises. Sommerweiden von Aserbeidschan. Baku 1929 (s. ACHVERDOV).
- HAGERUP, O.: Über die Bedeutung der Schirmform der Krone von *Acacia seyal*. Del. Dansk Bot. Arch. VI, 4, 1930.
- HALACSY, E.: Conspectus Florae Graecae I, 1901.
- HANDEL-MAZZETTI, Heinrich: Reisebilder aus Mesopotamien und Kurdistan. Deutsche Rundschau f. Geogr. 33, 1911.
- Kurdistan. Veg.-Bilder v. Schenck und Karsten X, 6, 1912.
- Die Vegetationsverhältnisse von Mesopotamien und Kurdistan. Ann. Naturhist. Mus. Wien 28, 1914.
- HAURI, H. und SCHRÖTER, C.: Versuch einer Übersicht der siphonogamen Polsterpflanzen. Englers Bot. Jahrb. 50, 1914.
- HAYEK, A.: Prodromus Florae peninsulae Balcanicae. Beih. XXX 1 zu Feddes Repert. 1927.
- HEYDEMAN, Tatjana: Vegetationsskizze der Hochgebirgsweiden von Kurdistan. Geobot. Weidenunters. von Aserbeidschan 5, Baku 1932.
- HORVAT, I.: Vegetationsstudien in den Kroatischen Alpen. Bull. Acad. Yougoslav. 24/25, 1930/31.
- Zur Erforschung der Vegetation des herzegowinisch-montenegrinischen Hochgebirges. Ljetopis Jugoslov. Akad. 45/46, 1934.
- Biljni svijet Hrvatske. Zagreb 1942.
- HUMBERT, H.: Végétation de l'Atlas saharien occidental. Bull. Soc. Hist. nat. Afrique du Nord 19, 1928.
- JAROSCHENKO, G. D.: Ökologische Eigentümlichkeiten der tragakanthoiden Astragali Armeniens und die Vorgänge der Gummibildung. Nachr. d. Armen. Wiss. Akad. 1942.
- Die Traganthbestände Armeniens. Ebenda 1948 (russ.).
- ILJIN, M. M.: Zur Entstehung der Wüstenflora Mittelasiens. Sov. Bot. 1937, Nr. 6.
- Die Litoral- und Wüstenflora in ihren Wechselbeziehungen. Ebenda 15, 1947.

- KALELA, A.: Über die Steppen- und Wüstenvegetation in Patagonien. Sitzungsber. Finn. Akad. (1945), 1946.
- KNOCHE, H.: Flora Balearica I—IV. Montpellier 1921—23.
- KÖPPEN, W.: Versuch einer Klassifikation der Klimate, vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt. Hettner's Geogr. Zeitschr. 1900, Auszug in Meteorol. Zeitschr. 1901.
- Grundriß der Klimakunde. Berlin-Leipzig 1931.
- KOMAROV, V. L.: Monographie d. Gattung Caragana. Acta Horti Petropolit. XXIX, 2, 1909.
- Flora URSS, XXII Bde, von 1934 bis 1955, bes. V—XIII, 1936—1948.
- KOROVIN, E. P. und KASCHKAROV, D. N.: Die Wüstentypen Turkestans. Geobotanica I (Acta Inst. Bot. Acad. URSS III) 1933 (russ.).
- KOROVIN, E. P.: Die Vegetation Mittelasiens. Taschkent 1934 (russ.).
- KOROVIN, E., RADKEVITSCH, O. u. a.: Relikte in der xerophytischen Flora Mittelasiens. Reliktprobleme in der Flora d. USSR. Akad. Verl. 1938 (russ.).
- KORSHINSKY, S.: Vegetationsskizzen aus Turkestan. Mém. Acad. St. Petersb. VIII, Sér. IV, 4, 1896.
- KOTTE, W.: Vegetationsbilder aus Zentral-Anatolien. Beih. 81 zu Feddes Repert. 1935.
- KRAUSE, K.: Über die Vegetationsverhältnisse des nordöstlichen Kleinasien. Englers Bot. Jahrb. 65, 1933.
- KRISCHTAFOVITSCH, A. N.: Neue Beiträge zur Kenntnis der tertiären und kretazischen Flora des Aralo-Kaspi-Gebiets und ihr Zusammenhang mit der fossilen Flora Mittelasiens. Kasachstan-Exped. d. Wiss.-Akad. IV, 2, 1930.
- KUDRJASCHOV, S. N.: Die Vegetation des Gebirgsrayons Chobdun-tau und Karatscha-tau. Acta Univ. As. Med. VIII, b, 13, 1930.
- KULTIASSOV, M. W.: Vertikale Vegetationszonen im westlichen Tian-Schan. Bull. Univ. As. Med. 14/15, Taschkent 1927.
- KUSNEZOV, N. I.: Über die Entstehung der Bergxerophytenflora des Kaukasus. Arb. d. Bot. Mus. d. Akad. VII. Petersburg 1908.
- Prinzipien der Einteilung des Kaukasus in pflanzengeographische Provinzen. Mém. Acad. St-Petersbourg VIII, Sér. XXIV, 1, 1909.
- Das bergige Daghestan und seine Bedeutung für die Entwicklungsgeschichte der Kaukasusflora. Ber. d. Russ. Geogr. Ges. XLVI, 1910 (wie die 5 vorigen Arbeiten russisch).
- LAUTENSACH, H.: Der Rhythmus der Jahreszeiten auf der Iberischen Halbinsel. Geogr. Rundschau 7, 1955.
- LINCZEWSKY, I. A. und PROSOROVSKY, A. W.: Hauptgesetzmäßigkeiten der Vegetationsverteilung in Afghanistan. Veröff. d. Bot. Gartens Leningrad 1945 (r.).
- LOSA, M. y MONTSERRAT, P.: Aportaciones para el conocimiento de la Flora del Valle de Ordesa. Collect. Bot. Inst. Barcelona I, 2, 1947.
- MAIRE, R.: Etudes sur la Végétation et la Flore du Grand Atlas et du Moyen Atlas. Mém. Soc. sc. nat. Maroc VII, 1924.
- MARANTA, Bart.: Methodi cognoscendarum simplicium libri tres. Venetiis 1559.
- MARKGRAF, Fr.: Genetische Beziehungen der Mittelmeerflora. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 52, 1934.
- Pflanzengeographie von Albanien. Biblioth. Bot. 105, Stuttgart 1932.
- MOLINIER, R.: Carte des assoc. végétales des Massifs de Carpiagne, etc. Marseille 1937.
- MORTON, Fr.: Pflanzengeographische Monographie der Inselgruppe Arbe. Englers Bot. Jahrb. 53, 1915.
- NOVAK, E. und MARKGRAF, Fr.: Die Grenze zwischen der kolchischen Waldvegetation und der Hochlandvegetation im nördlichen Kleinasien. Die Naturwiss. 5. X. 1932.
- OBERDORFER, E.: Nordägäische Kraut- und Zwergstrauchfluren im Vergleich mit den entsprechenden Vegetationseinheiten des westlichen Mittelmeergebiets. Vegetatio 5/6, 1954.
- PARSA, Ahmed: Flore de l'Iran. Teheran 1943—49.

- PLATEARIUS, Joh.: *Liber de simplici Medicina*. Ferrara 1488.
- POJARKOVA, A. I.: *Caragana* in KOMAROV'S Flora XI, 1945.
- POPOV, M. G.: Hauptzüge der Entwicklung der Flora Mittelasiens. Bull. Univ. Asiae Med. 15, 1927.
- Die Gattung Cicer und ihre Arten. Arb. (Trudy) f. angew. Bot., Genetik usw. XXI, 1, 1928/29.
  - Hauptperioden der Formbildung und Floreneinwanderung Mittelasiens und die Relikttypen dieser Flora. Reliktprobleme d. Flora d. USSR I, 1938 und Sov. Botan. 1938 (alles russ.).
- PRITZEL, E. und BRANDT, M.: Vegetationsbilder aus der Sierra Nevada in Südspanien. Beibl. 116 zu Englers Bot. Jahrb. 53, 1915.
- QUEZEL, P.: Contribution à l'étude phytosociologique et géobotanique de la Sierra Nevada. Mém. Soc. Broteriana 9, 1953.
- RADDE, G.: Aus den Daghestaner Hochalpen. Ergänz'h. zu Peterm. Mitt. 85, 1887.
- Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Kaukasusländern. Veget. der Erde III, 1899.
- RAUH, W.: Dendrologische Beobachtungen auf einer Sommerreise in Korsika. Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. 1938.
- Über polsterförmigen Wuchs. Nova Acta Leopold. N. F. 7, Halle 1939.
  - Morphologische Beobachtungen an Dorngehölzen. Beitr. z. Biol. d. Holzgewächse II. Bot. Archiv 43, 1942.
  - Klimatologie und Vegetationsverhältnisse der Athos-Halbinsel und der ostägäischen Inseln. Sitzungsber. Akad. Heidelberg 1949.
  - Ergebnisse einer Atlasreise. Ebenda 1955.
- RECHINGER, K. H.: Vegetationsbilder aus dem nördlichen Iran. Veg.-Bilder von Schenck und Karsten XXV, 5, 1939.
- Phytogeographia Aegaea. Denkschr. Akad. Wien 105, 1951.
  - Cousinia-Studien. Öst. Bot. Zeitschr. 100, 1953.
- REIN, J. J.: Beitrag zur Kenntnis der spanischen Sierra Nevada. Abh. Geogr. Ges., Wien I, 2/3, 1899.
- REITER, H.: Die Consolidation der Physiognomik. Graz 1885.
- RIKLI, M.: Lebensbedingungen und Vegetationsverhältnisse der Mittelmeerländer und der Atlantischen Inseln. Jena 1912.
- Natur- und Kulturbilder aus den Kaukasusländern und Hocharmenien. Zürich 1914.
  - Kreta und Sizilien. Veg.-Bilder XIII, 1/2, 1915.
  - Korsika. Ebenda XV, 2, 1923.
  - Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer. Bern 1943—1948.
- ROTHMALER, W.: Revision der Genisteen. I. (*Ulex*) in Englers Bot. Jahrb. 72, 1941, II. (*Erinacea*, *Spartium* und *Calicotome*), ebenda 74, 1948.
- Promontorium Sacrum, Vegetationsstudien im südwestlichen Portugal. Beiheft 12 zu Feddes Repert. 1943.
- SCHIMPER, W.: Voyage géologique botanique au Sud de l'Espagne. L'Institut 1849, Auszug im N. Jahrb. f. Mineral. usw. 1850.
- SCHIMPER, A. F. W.: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898, 3. Aufl. von F. C. v. FABER, 1935.
- ŠIRJAEV, G.: *Onobrychis generis revisio critica*. Publ. Fac. sc. Univ. Masaryk 56 und 76. Brünn 1926.
- *Conspectus Tragacantharum*. Repert. Spec. nov. 47, 1939.
- SCHMID, Emil: Der mediterrane Gebirgssteppengürtel. Ber. Geobot. Inst. Rübel (1945) 1946.
- Prinzipien der natürlichen Gliederung der Vegetation des Mittelmeergebiets. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 59, 1949.
  - Natürliche Vegetationsgliederung am Beispiel des spanischen Rifs. Ber. Geobot. Inst. Rübel (1951) 1952.
- SCHTSCHUKIN, I. S. und HILJAROVA, M. A.: Vegetation von Tadshikistan. Ergebn. d. Tadshik-Pamir-Exped. 23, 1936 (russ.).
- SCHWARZ, O.: Die Vegetationsverhältnisse Westanatoliens. Englers Bot. Jahrb. 67, 1935.

- SHANTZ, H. L.: Grassland and desert shrub. *Atlas of American Agriculture* 1924.
- SKOTTSBERG, C.: Die Vegetationsverhältnisse längs der Cordillera de los Andes. *K. Svenska Vet. Ak. Handl.* 56, 1916.
- STEFANOFF, B.: Herkunft und Entwicklung der Vegetationstypen in den Rhodopen. *Sofia* 1927.
- STOJANOFF, N. und STEFANOFF, B.: *Flora na Bulgarija*. Sofia 1933.
- STRATIL-SAUER, G.: Beobachtungen zur Sommerwitterung einer südpersischen Höhenstation. *Gerlands Beitr. z. Geophysik* 57, 1941.
- Studien zum Klima der Wüste Lut und ihrer Randgebiete. *Sitzungsber. d. Öst. Akad.* 161, 1952.
- SZYMKIEWICZ, D.: Przyczynki do geografji roslin (Contributions à la géographie des plantes). *Kosmos, Lwow (Lemberg)* 1933.
- TAUBERT, P.: Leguminosae in ENGLER und PRANTL: *Nat. Pflanzenfam.* III, 1, 1894.
- TROLL, C.: Das Pflanzenkleid des Nanga Parbat. *Begleitworte z. Vegetationskarte 1 : 50 000*. *Wiss. Veröff. Mus. f. Länderk.* Leipzig N. F. 7, 1939.
- Thermische Klimatypen der Erde. *Peterm. Geogr. Mitt.* 1943.
- Die Frostwechselhäufigkeit in den Luft- und Bodenklimaten der Erde. *Meteorol. Zeitschr.* 60, 1943.
- WETTSTEIN, R.: Der Formenkreis des Astragalus Tragacantha L. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien XXXIX*, 1889.
- WILLKOMM, M. und LANGE, J.: *Prodromus Florae Hispanicae*. Stuttgart 1861—80, Suppl. 1893.
- WILLKOMM, M.: Aus den Hochgebirgen von Granada. Wien 1882.
- Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der Iberischen Halbinsel. *Veget. d. Erde* I, 1896.
- WISSMANN, H. v.: Die Klima- und Vegetationsgebiete Eurasiens. *Zeitschr. Ges. f. Erdkunde, Berlin* 1939.
- Pflanzenklimatische Grenzen der warmen Tropen. *Erdkunde* II, 1948.
- WULFF, E.: Einführung in die historische Pflanzengeographie. 1. russ. Aufl. Leningrad 1932, 2. 1933, engl. im Chron. bot.-Verlag 1943.
- Historische Pflanzengeographie Bd. II, Moskau-Leningrad 1944 (russ.).
- ZEDERBAUER, E.: Vegetationsbilder aus Kleinasien. *Veg.-Bilder v. Schenck und Karsten* III, 6, 1906 (s. auch Ann. Naturhist. Hofmus. Wien XX).