Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 55 (1975)

Artikel: Betrachtungen zur Höhenstufenfolge im Mediterrangebiete (insbesondere in Griechenland) in Verbindung mit dem Wettbewerbsfaktor

Autor: Walter, Heinrich

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308428

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: 09.12.2025

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

Betrachtungen zur Höhenstufenfolge im Mediterrangebiet (insbesondere in Griechenland) in Verbindung mit dem Wettbewerbsfaktor

von HEINRICH WALTER, Stuttgart-Hohenheim

1. Die Höhenstufen

Die 15. IPE gab uns eine Vorstellung von den komplizierten Höhenstufenfolgen in den griechischen Gebirgen. Sie werden bedingt durch die besonderen klimatischen Verhältnisse Griechenlands, das zwischen dem Ionischen und Agäischen Meer liegt und die Feuchtigkeit sowohl von Westen als auch von Osten erhält, während der zentrale Teil relativ kontinental ist. Zugleich nehmen von Norden nach Süden die Wärme und die Trockenheit zu. Auch die verschiedenen Bodenverhältnisse auf Gneis, Flysch, Kalk und Serpentin spielen für die Vegetationsgliederung eine grosse Rolle, wovon wir uns im Pinios-Tal überzeugen können.

Eine 20-tägige Exkursion genügt nicht, um sich mit Einzelheiten vertraut zu machen. Aber vielleicht können einige allgemeine Erörterungen über die kausalen Zusammenhänge der Höhenstufenfolge im mediterranen Raum nördlich des Mittelmeeres die Verhältnisse in Griechenland übersichtlicher machen. Da nur wenige Gebirgshöhen in Griechenland über 2000 m ü.M. hinausragen wie der Olymp (2911 m), im Pindus (Smolikas 2637m,Peristeri 2457 m), nördlich vom Korinther Golf(Parnass 2457m, Oite 2152m, Oxya 2104m) im nördlichen Peloponnes (mehrere Gipfel mit 2224-2376m), Taigetos im südl. Peloponnes (2409m) und auf Kreta (westl. Gebirge 2452m, mittl. 2456m, östl. 2148m), so entfällt auf die alpine Stufe nur eine sehr kleine Fläche. Sie wurde auf der Exkursion im Pindus einmal kurz gestreift, so dass wir uns auf die bewaldeten Stufen beschränken können.

Es lassen sich bei diesen im Mittelmeergebiet zwei Höhenstufenfolgen unterscheiden:

1) eine humide und 2) eine aride.

Zu 1): Die h u m i d e Höhenstufenfolge finden wir dort, wo der Wassergehalt der Luft schon an der Meeresküste sehr hoch ist, was sich in einer unangenehmen Schwüle äussert. Steigen diese Luftmassen an einem Gebirgshang auf, so tritt infolge der adiabatischen Abkühlung in einer bestimmten Höhe Kondensation des Wasserdampfes ein und es kommt zur Wolkenbildung, die sich bei Berührung des Berghanges als nässender Nebel oder bei stärkerer Uebersättigung als Regen auswirkt. Diese Nebelwaldstufe ist durch das Auftreten von Buchenwäldern gekennzeichnet. Je nach dem Wassergehalt der Luft und je nach der Geschwindigkeit der Abkühlung kann diese Nebelwaldstufe, in der sich die Sommerdürre nicht bemerkbar macht, bald tiefer, bald höher liegen. Entsprechend ändert sich auch der Charakter des Buchenwaldes *(Fagetum submontanum, F. montanum, F. subalpinum)*. Die typischen Höhenstufen in diesem humiden Gebiet sind von unten nach oben:

a) Immergrüne Hartlaubstufe mit mediterranem Charakter,
b) Sommergrüne Laubmischwaldstufe mit submediterranem Charakter,
c) Nebelwaldstufe mit Buchen, die einen mitteleuropäischen Charakter hat und bis zur alpinen Baumgrenze reicht.

Zu 2): Bei der a r i d e n Höhenstufenfolge ist der Wassergehalt der Luft so gering, dass es zu keiner Wolkenbildung am Gebirgshang kommt. Der Himmel bleibt im Sommer klar, oder die Wolken hängen über dem Gebirge. In letzterem Falle wird im Gebirge zwar die Sonneneinstrahlung etwas geschwächt, da jedoch für die Pflanzen vor allem der Wassergehalt des Bodens von Bedeutung ist und dieser im Sommer trocken bleibt, so wirkt sich die Sommerdürre bis in die alpine Stufe hinauf aus. Die mittleren Stufen mit sommergrünen Laubwäldern fehlen infolgedessen. An ihre Stelle treten Nadelwälder. Die Folge ist:

a) Immergrüne Hartlaubstufe,
b) Montane Kiefernwaldstufe,
c) Subalpine Nadelwaldstufe (meist)mit Tanne, aber auch Zypresse oder Zeder.

Alle Stufen besitzen einen besonderen mediterranen Charakter.

Die humide Höhenstufenfolge ist für den nördlichsten Teil der mediterranen Zone bezeichnend, die aride für den südlicheren. Dazwischen findet man meist eine Stufenfolge mit Uebergangscharakter, in der auf

die Hartlaubstufe eine solche mit sommergrünen Eichen und dann erst die Nadelwaldstufe folgen.

Betrachten wir nun kurz die Verhältnisse auf den drei mediterranen Halbinseln:

Auf der Iberischen Halbinsel gehört das nördliche Kantabrische Gebirge noch nicht zur eigentlichen mediterranen Zone . Südlicher findet man eine Nebelwaldstufe mit Buchen nur an steilen Nordhängen der S. de Moncayo über dem Ebrotal, ebenso auf der S. de Ayllon (ERN, 1966), an einer Stelle der östlichen S. de Guadarrama und südwestlich vom unteren Ebro. Das kontinentale Klima Spaniens ist für die Ausbildung der humiden Höhenstufenfolge nicht günstig. Alle sonstigen Gebirge, einschliesslich der S. Nevada weisen Höhenstufen mit Uebergangscharakter auf. Auf der S. Nevada ist eine subalpine *Pinus sylvestris*-Stufe nur angedeutet. SE-Spanien ist extrem trocken und weist schon nordafrikanische Züge auf (FREITAG, 1971).

In S-Frankreich sind Buchenwälder am obersten Südhang der Cevennen vorhanden. Auf Korsika findet man diese nur an den feuchten Westhängen der Gebirge, während an den östlichen im Regenschatten liegenden Hängen auf die Hartlaubstufe eine *Pinus pinaster*- und auf diese eine *Pinus nigra* var. *poiretiana*-Stufe bis zur Baumgrenze folgen, an der einzelne Birken und *Acer pseudoplatanus* vorkommen (ELLENBERG, 1964). Auf Sardinien fehlen Buchenwälder ganz. Die Gebirge sind auch niedriger.

Viel humidere Verhältnisse weist die schmale Apenninische Halbinsel auf mit ausschliesslich humiden Höhenstufenfolgen (LÜDI, 1935). Selbst auf Sizilien sind am Aetna kleine Buchenbestände vorhanden.

Auf den Gebirgen der östlichen adriatischen Küste reichen die Buchenwälder ebenfalls weit nach Süden.[1] Sie fehlen jedoch in Südalbanien (MARKGRAF, 1932).

Wir kommen nun zu Griechenland. Die heutige Verbreitung der Laubwälder geht aus einer Kartenskizze von TSOUMIS (1964) hervor. Auf der

1) Auf der Balkan-Halbinsel ist *Fagus* im Westen durch *Fagus sylvatica*, im Osten durch *Fagus orientalis* vertreten, in Griechenland im ganzen Verbreitungsgebiet ausserdem noch durch die Uebergangsform *Fagus moesiaca* (MOULOPOULOS 1965).

Karte der potentiellen Vegetation von Südosteuropa (GLAVAC et al. 1972) sind die Buchenwälder gesondert hervorgehoben. Wir lernten die humide Höhenstufenfolge in typischer Ausbildung am 5.Juli, auf der nördlichen Chalkidike-Halbinsel kennen, wobei die *Fagus*-Wälder (mit *Taxus* und *Ilex*) im Osten im nebelreichen Gebiet bis 300 m ü.M. hinunterreichen (bei Xanthi bis 180 m). Im Pindus-Gebiet hatten wir am 8. Juli Gelegenheit Aufnahmen im montanen (1300m ü.M.) *Abieto-Fagetum* (Oxya-Amarantos)und anschliessend im *Fagetum subalpinum* (Stiarpa-Dokimi bei 1800m ü.M.) zu machen. Die südlichsten Fageten reichen bis in das Oxya-Gebirge bei Lamia.

Am Parnis bei Athen wurde uns am 23. Juli die aride Höhenstufenfolge gezeigt mit *Pinus halepensis* und *Abies cephalonica* ab 900 m ü.M. Auf dem Peloponnes bei Vytina konnten wir am 13.Juli den Uebergangstypus feststellen, da unter der montan-subalpinen *Abies cephalonica*-Stufe noch ein sommergrüner Laubmischwald (bei etwa 800m ü.M. vorkommt.

Ueber die Höhenstufenfolgen auf Kreta wird GREUTER genauer berichten. Eine sommergrüne Laubwaldstufe fehlt ganz. In der untersten Hartlaubstufe ist *Ceratonia* weit verbreitet, oft auch entlang der Strassen angepflanzt; *Quercus coccifera* mit *Acer sempervirens (cretica)* reichen hoch herauf. Auf Kalk folgt dann wohl bis zur Baumgrenze *Cupressus sempervirens*. Interessant ist, dass man auf Kreta besonders häufig zu Bäumen auswachsende, z.T. noch beweidete *Quercus coccifera*-Exemplare und auch alte schattige Bäume dieser Art beobachten konnte.[1] Schon an Afrika erinnert das vereinzelte Vorkommen der *Phoenix*-Wildform an den Meeresküsten und der schöne *Phoenix-theophrasti*-Bestand bei Vai (GREUTER, 1968).

DAFIS machte darauf aufmerksam, dass man im zentralen Teil von Nordgriechenland mit kalten Wintern ausserdem noch eine kontinentale Höhenstufenfolge unterscheiden muss. Während am stark maritim beeinflussten, zum Aegäischen Meer abfallenden Osthang von Pelion, Ossa und Olymp in der untersten Stufe *Quercus ilex*, *Arbutus unedo*,

1) Nach GAMS (schriftl.) ist auf Kreta die var. *calliprinos* weit verbreitet. Baumförmige Exemplare von *Quercus coccifera* findet man nach DAFIS um Klöster und Kapellen in ganz Griechenland.

Pistacia terebinthus, *Fraxinus ornus* u.a. vorkommen (vgl. Aufnahme unweit Kastron), in der Laubmischwaldstufe darüber mit *Quercus conferta* auch *Castanea vesca* sowie *Tilia argentea* und submontan oder montan *Fagus* bis zur Baumgrenze in 1700m, fehlen auf der Westseite und in der Ebene Thessaliens mit einem kontinentalen Klima eumediterrane Arten in der untersten Stufe ganz. Hier sind die Winter kalt mit Temperaturen von -15° C, Fröste können in Larissa (74 m) und Trikala (113 m) in den Monaten November - April auftreten (s. Klimadiagramme in WALTER und LIETH, 1967).

Auf der Fahrt zwischen diesen beiden Städten war es sehr auffallend, dass in den tiefsten Lagen auf beweideten Flächen *Paliurus spina-christi* sehr stark vorherrschte, also eine sommergrüne Art, die auch im mediterran-kontinentalen östlichen Transkaukasien weit verbreitet und dort beheimatet ist. *Quercus coccifera* war dagegen nur höher am Hang zu sehen, d.h. über der oberen Grenze der im Winter die Täler ausfüllenden Kaltluft (Temperaturinversion). In der mittleren Laubmischwaldstufe fehlen hier *Castanea* und *Tilia*, in der oberen *Fagus*.

Angebaut werden in den Ebenen im Winter der nicht frostempfindliche Weizen, im heissen Sommer mit künstlicher Bewässerung (artesisches Wasser in 70-80 m Tiefe) Mais oder Baumwolle. Oelbaum-Kulturen dagegen fehlen, auch empfindliche Obstsorten.

In Anatolien kommt nur *Fagus orientalis* vor; sie beschränkt sich auf Nordanatolien, das man zur kolchischen Zone rechnen muss, da bei sehr hohen Winterniederschlägen eine sommerliche Dürrzeit fehlt. Im eigentlichen mediterranen Gebiet haben wir es mit der ariden Höhenstufenfolge zu tun. Eine Ausnahme bildet nur das Amanus-Gebirge (Gyaur-Dag) am feuchten Golf von Iskenderun (Alexandrette). Hier unweit der syrischen Grenze findet man in einer ausgesprochenen Nebelwaldstufe in 1800-2100 m Höhe weit vom übrigen Areal entfernt *Fagus orientalis*-Wälder mit mitteleuropäischen Arten: *Phyllitis scolopendrium*, *Dryopteris filix-mas*, *Polypodium vulgare*, *Carex pendula*, *Poa nemoralis*, *Epipactis latifolia*, *Geum urbanum*, *Fragaria vesca*, *Lathyrus niger*, *Viola riviniana*, *Circaea lutetiana*, *Primula acaulis*, *Salvia glutinosa*, *Asperula odorata*, *Mycelis muralis u.a.* (WALTER 1956a). Daraus folgt, dass in allen Buchen-Nebelwäldern ähnliche ökologische Verhältnisse herrschen wie in den mitteleuropäischen Buchenwäldern, was durch

öko-physiologische Untersuchungen im Apennin bestätigt wurde (PEDROTTI, vgl. WALTER 1968 S.405-410).

An der Trockengrenze solcher Gebirgs-Buchenwälder fehlt jede Bodenflora *(Fagetum nudum)*. Wir sahen ein solches submontanes *Fagetum nudum* am 5.Juli in 650m Höhe während der Mittagspause. Es zeichnete sich durch viel unzersetzte Streu und ganz vereinzelte *Neottia*- und kümmerliche *Viola*- sowie *Mycelis*-Pflanzen aus. Die Saugspannungen von den Wurzeln der Laubbäume können höher ansteigen als die der Kräuter unter ihnen, so dass sie bei Wassermangel alles Wasser im Boden für sich verwenden. Schneidet man die Baumwurzeln durch, so stellt sich die Krautflora ein (SLAVIKOVA, 1958,1960). Diese "*nudum*"-Ausbildung der Wälder findet man an der Trockengrenze der verschiedensten Waldtypen. Wir beobachteten sie in Anatolien bei den *Pinus brutia*- und *Abies bornmuelleriana*-Wäldern. Auch an der unteren Grenze der *Abies cephalonica*-Wälder bei Vytina war es auffallend, dass unter den Tannen ungeachtet relativ günstiger Lichtverhältnisse nur ein reiner Moosteppich entwickelt war, d.h. von Pflanzen, die kein Wasser aus dem Boden aufnehmen. In Baumlücken, also dort,wo die Baumwurzelkonkurrenz fehlt, sind Kräuter zu finden.

Die typische Höhenstufenfolge am Südhang des Taurus zum Mittelmeer sieht folgendermassen aus:

a) Immergrüne Hartlaubzone (nach Waldbrand mit *Pinus brutia*)
b) montane *Pinus brutia*-Stufe (bis 900-1000m) am oberen Rande z.T. in eine *Pinus pallasiana*-Stufe übergehend,
c) subalpine *Cedrus libanotica*-[1] Stufe bis 2000m (bei grösserer Feuchtigkeit mit *Abies cilica)*, wobei die Baumgrenze durch hochstämmige *Juniperus excelsa* und *J.foetidissima* gebildet wird.

In Westanatolien kommt infolge der winterlichen Kälteeinbrüche

1) Ebenso wie die in Nordanatolien in den Gebirgen am Schwarzen Meer verbreitete *Fagus orientalis* einen weit entfernten Reliktfundort im Amanus am Mittelmeer besitzt, hat die im Taurus am Mittelmeer verbreitete *Cedrus libanotica* einen wenig bekannten Reliktfundort bei Samsun am Schwarzen Meer. Sie wächst hier auf einer Fläche von 120 ha am Ost- und Südhang des Kilik-Tepe in 700-1000m Höhe, direkt oberhalb eines Reliktbestandes auf 4800 ha der *Pinus brutia* in 200-700m Höhe zusammen mit *Arbutus andrachne* und anderen mediterranen Arten (vgl. WALTER, 1956a).

Pinus brutia nur in der submontanen Stufe vor, während die montane mit *Pinus pallasiana* mächtig ausgebildet ist, die subalpine Stufe fehlt, weil die Gebirge zu niedrig sind.

Was die West-Ost-Gliederung der gesamten mediterranen Zone anbelangt, so spielen in ihr drei immergrüne *Quercus*-Arten eine grosse Rolle: *Q. suber*, *Q. ilex s.l.* und die weniger wettbewerbsfähige *Q. coccifera s.l.*. Von diesen stellt *Q. suber* die höchsten Ansprüche an die Wasserversorgung (BRECKLE, 1966). Der Schwerpunkt ihrer Verbreitung liegt ganz im Westen. Weniger extrem sind die Ansprüche von *Q. ilex* aber auch sie ist eine westmediterrane Art. An der westlichen ägäischen Küste tritt sie nur noch inselartig an lokal humideren Standorten auf. Wir hatten sie bei Kastron-Platamonos und bei Xenovrysi (NE-Chalkidike) gesehen, auf Kreta spielt sie keine Rolle. Im ariden Teilgebiet, das weitgehend mit dem Gebiet der ariden Höhenstufenfolge zusammenfällt, bleibt nur noch die omnimediterrane *Quercus coccifera* übrig. Das ist auch in Anatolien der Fall, wo *Q. ilex* vereinzelt im Norden und im Westen, im eigentlichen mediterranen Gebiet aber nur an der feuchten SW-Ecke vorkommt. Sie ist hier durch eine besondere Form (cf. *Quercus ancheri* Jaub. et Spach.) vertreten, die einen Uebergang zu *Q. coccifera* bildet (MEYER 1969, dort Verbreitungskarte).

Zugleich wird im Osten *Arbutus unedo* durch die ostmediterrane *A. andrachne* abgelöst. Zwar kann in der Uebergangszone die letzte Art auch mit *Q. ilex* zusammen wachsen, aber die Aufstellung eines *Andrachno-Quercetum ilicis* (OBERDORFER 1948), die auch bei der Beschreibung der Vegetationskarte Südosteuropas (CLAVAČ, et al, 1972) aufrechterhalten wird, scheint wenig zweckmässig zu sein und berücksichtigt die Verhältnisse in Anatolien nicht. Die Verbreitung von *Quercus coccifera* ist in vertikaler Richtung ebenfalls sehr weit, aber meistens wohl sekundärer Natur als Folge der Beweidung (s.unten).

2. Die Wettbewerbsverhältnisse

Wir hatten bisher die Verbreitung der Baumarten in Abhängigkeit von den Klimafaktoren besprochen, wie es meist geschieht. Streng genommen ist das nicht richtig; denn das Klima wirkt nur indirekt, indem es die Wettbewerbsfähigkeit der Baumarten beeinflusst. Die Verbreitungsgrenzen werden nicht durch das Klima, sondern durch den Wettbewerb

bestimmt und liegen dort, wo die Konkurrenzkraft einer Art gegenüber einer anderen so stark absinkt, dass sie von der anderen verdrängt wird. Schützt man eine Art vor der Konkurrenz, so kann sie ausserhalb ihres natürlichen Vorkommens sich oft noch viel besser entwickeln, was z.B. für die wettbewerbsschwachen Kiefern gilt. Die Verbreitungsgrenzen hängen also nicht direkt von den Aussenbedingungen, sondern noch mehr von der Art und Zahl der Mitbewerber ab. Sehr stark wirken sich auch andere Faktoren auf den Wettbewerb aus, wie der Boden, Feuer, Beweidung usw., wodurch die normale Höhenstufenfolge gestört wird.

Was die Bedeutung des Bodens anbelangt, so sei auf die Verhältnisse im Pinios-Tal hingewiesen: Auf Flysch - *Castanetum* und *Fagetum*, auf Kalk - *Quercetum confertae* und *Abietetum*, auf Serpentin - *Pino-Buxetum*. Dabei dürfte vor allem die verschiedene Wasserführung der Böden eine Rolle spielen. Die im humiden Mitteleuropa die Kalkböden bevorzugende Buche kommt an ihrer Südgrenze nur auf den feuchteren Gneis- oder Flyschböden vor und meidet den Kalk. Das ist eine allgemeine Erscheinung: in humiden Gebieten kalkstete Arten werden in ariden meist bodenvag oder sogar kalkfliehend. Auf den durchlässigen Kalkböden ist im Pinios-Tal die Tanne vor der Konkurrenz der Buche geschützt und bildet Reinbestände. Die wettbewerbsschwache Kiefer wird auf die flachgründigen und deshalb trockenen Serpentinböden verdrängt, auf denen Buche und Tanne nicht wachsen, wobei auch Resistenz gegen den hohen Magnesiumgehalt eine Rolle spielen dürfte (KRAUSE [1] 1962)

Was den Wettbewerb zwischen den immergrünen Baumarten und den sommergrünen anbelangt, so ist dafür die Wasserversorgung während der Sommermonate bestimmend. Ist die Sommerdürre wenig ausgeprägt, so sind die sommergrünen Arten den immergrünen im Wettbewerb überlegen, weil sie über eine höhere Stoffproduktion und damit intensiveres Höhenwachstum verfügen (WALTER 1956, 1968).

Für die jährliche Stoffproduktion ist nicht nur die Intensität der Photosynthese massgebend, sondern in viel höherem Masse der Assimilat-

1) Ausführlich wurden die Serpentinvegetation von KRAUSE et al.(1963) auf Euböa in der untersten mediterranen Stufe ebenso wie auch die Böden untersucht. Bezeichnend sind *Pinus*-Arten und Ericaceen, aber auch halbruderale *Alyssum*-Fluren mit Arten aus der Sect. *Odontarrhena*.

haushalt, d.h. die Art der Verwendung der bei der Photosynthese gebildeten Assimilate. Je grösser der Anteil der Assimilate ist, der in den Ausbau der Produktionsmittel, also der grünen assimilierenden Blätter, investiert wird, desto grösser ist im Endresultat die Produktion. Die Verwendung der Assimilate für den Ausbau der nichtgrünen Pflanzenteile oder für die Ausbildung einer xeromorphen Struktur der Blätter ist unproduktiv, wenn auch andere Vorteile damit verknüpft sein können, z.B. eine grössere Dürreresistenz.

Die Stoffproduktion ist um so grösser:

1) ein je grösserer Anteil der Assimilate für die Ausbildung von Blättern verwendet wird,
2) je grösser das Verhältnis von Blattfläche/Blatttrockengewicht ist, d.h. eine je grössere Blattfläche die Baumart mit einer bestimmten Assimilatmenge bilden kann,
3) je höher die Intensität der CO_2-Assimilation je Blattflächeneinheit ist,
4) eine je längere Zeit im Laufe des Jahres die Art photosynthetisch aktiv ist.

Zu 1): Die sommergrünen sind den immergrünen gegenüber im Vorteil. Selbst bei 3-jährigen Zweigen ist der Trockengewichtsanteil der Blätter bei immergrünen geringer.

Zu 2): Das Flächen/Trockengewicht-Verhältnis ist bei den Blättern von *Quercus pubescens* doppelt so gross als bei denen von *Q. ilex*, bei anderen sommergrünen Arten sogar bis 3mal grösser.

Zu 3): Die Intensität der Photosynthese pro Blattflächeneinheit ist bei *Q. pubescens* und *Q. ilex* nicht wesentlich verschieden, eher bei der ersten Art etwas grösser (LARCHER, 1961).

Zu 4): Die immergrünen Arten behalten ihre Blätter das ganze Jahr hindurch und können auch im Winter assimilieren, wenn auch schwächer als im Sommer. Die sommergrünen Blätter werden schon bei -3° C geschädigt, die immergrünen von *Q. ilex* erst bei -12°, die von *Cupressus* bei -14° und die von *Cedrus* bei -15°. Empfindlicher ist *Nerium oleander* (Frostschäden bereits bei -3°).

Somit sind die sommergrünen Arten im Hinblick auf die ersten beiden Punkte im Vorteil, die immergrünen in bezug auf den letzten. Die genaue Berechnung der Stoffausbeute von einjährigen Trieben unter den Klima-

bedingungen des Gardasees, also bei relativ regenreichen Sommern, wo jedoch alle drei Arten wild vorkommen, ergab für *Q. ilex* 17,9 g, für *Olea europaea* 14,1 g, für die sommergrüne *Q. pubescens* dagegen 22,9 g (LARCHER, 1961). Sobald die Sommerdürre nachlässt, werden also die immergrünen Arten von den sommergrünen wettbewerbsstärkeren überwachsen. Diese Beobachtung machten wir zuerst in Nordanatolien mit Regen auch im Sommer, in Südfrankreich auf tiefgründigen feuchteren Standorten und jetzt in Griechenland. Das *Coccifero-Carpinetum* ist keine natürliche Gesellschaft, sondern ein durch Beweidung bedingtes Degradationsstadium. Bei Hagios Prodromus sahen wir am 5.Juli, dass in dem seit längerer Zeit vor Beweidung geschützten Trinkwasser-Einzugsgebiet *Carpinus orientalis* über *Q. coccifera* hinauswuchs und letztere Art mit der Zeit zum Absterben bringen wird. Mit Recht bezeichnete Prof. DAFIS als Endstadium einen sommergrünen Wald mit *Carpinus orientalis* und *Quercus conferta*.

Wenn man diese Wettbewerbsverhältnisse berücksichtigt, so versteht man, dass mit zunehmender Höhe und abnehmender Sommerdürre die immergrünen Hartlaubgewächse durch sommergrüne abgelöst werden, ebenso dass in der Hartlaubstufe bei hohem Grundwasser in den Auen sommergrüne Baumarten vorherrschen, in Griechenland die Platanen. Trocknen dagegen die Wasserläufe im Sommer vorübergehend aus, dann stellt sich gleich die immergrüne Art *Nerium oleander* ein.[1)]

Kommt dagegen an steilen Felswänden eine Sommerdürre durch den Abfluss des Regenwassers zustande, so reichen die immergrünen Arten noch in humide Klimagebiete hinein, z.B. *Quercus ilex* in das Gebiet der Oberitalienischen Seen.

Ein für die Wettbewerbsfähigkeit sehr wichtiger Faktor ist die ungeregelte selektive Beweidung insbesondere durch Ziegen. Durch diese werden die sommergrünen Baumarten viel stärker geschädigt als die immergrünen. Sehr widerstandsfähig gegen Beweidung ist *Quercus coccifera*, von der nur die jungen Triebe abgefressen werden, wodurch die

1) Im *Orno-Quercetum ilicis* an der adriatischen Ostküste haben wir eine Kombination von immergrünen Holzpflanzen mit der laubabwerfenden *Fraxinus ornus*, was vielleicht auf die besonders hohen Niederschläge an dieser Steilküste, also geringere Bodentrockenheit in grösserer Tiefe, zurückzuführen ist.

niedrige polsterförmige Wuchsform entsteht. Dieser Verbissresistenz verdankt *Quercus coccifera* die ungemein weite Verbreitung in Griechenland auch in vertikaler Richtung bis in die montane Stufe hinauf. Diese Art wuchs noch als Zeichen einer früheren Beweidung im *Abies cephalonica*-Wald bei Vytina. Nur die heisse *Oleo-Ceratonion*-Stufe scheint *Q. coccifera* nicht zuzusagen. An ihre Stelle treten dort *Coridothymus*, *Genista acanthoclada* und andere Phrygana-Arten.

Durch die jahrtausendlange Beweidung und Holznutzung hat sich die Pflanzendecke Griechenlands so stark verändert, dass nur genaue Lokalkenntnisse eine ungefähre Rekonstruktion der natürlichen Verhältnisse erlauben.

Hier sollten nur einige durch die 15. IPE angeregte, allgemeine Fragen zur Diskussion gestellt werden.

Zusammenfassung

Betrachtet man die Höhenstufenfolgen an der gesamten nördlichen Mittelmeerküste, so kann man drei Haupttypen der Waldstufen in der Reihenfolge von unten nach oben unterscheiden:

1) Höhenstufenfolge im mehr humiden Mittelmeerklima:
   Hartlaubstufen - mehrere laubabwerfende Stufen
2) Höhenstufen im mehr ariden Mittelmeerklima:
   Hartlaubstufen - verschiedene Coniferenstufen
3) Höhenstufen mit Uebergangsklima:
   Hartlaubstufen - laubabwerfende Stufen - Coniferenstufen.

Diese 3 Typen liessen sich während der 15. I.P.E. dem Klima entsprechend auch innerhalb von Griechenland beobachten.

Dazu kam als weiterer Typus in den kontinentalen inneren Tälern mit kalten Wintern ein besonderer ohne Hartlaubstufe im Bereich der Kaltluftseen.

Durch gewisse Gesteine (z. B. Flysch oder Kalk, Serpentin) kann die Höhenstufenfolge verändert werden.

Auch die Beweidung wirkt sich stark aus; denn durch sie werden die laubabwerfenden Arten zugunsten der Hartlaubarten zurückgedrängt, so dass *Quercus coccifera* im Gebirge weit über ihre natürliche obere Grenze als Weideunkraut hinaufsteigt.

Entsprechende Beispiele werden gesondert besprochen.

Literatur

BRECKLE S.-W., 1966: Ökologische Untersuchungen im Korkeichenwald Kataloniens. Diss. Hohenheim, 190 S.

ELLENBERG H., 1964: "Eigenbürtige" und "fremdbürtige" Vegetationsstufung auf Korsika. Beitr. z. Phytologie (WALTER-Festschrift). Arb. Landw. Hochsch. Hohenheim *30*, 145 - 154.

ERN H., 1966: Die dreidimensionale Anordnung der Gebirgsvegetation auf der Iberischen Halbinsel. Bonner Geogr. Abh. *37*, 136 S.

FREITAG H., 1971: Die natürliche Vegetation des südostspanischen Trockengebietes. Bot. Jb. *91*, 147 - 308.

GLAVAČ V., ELLENBERG H. & HORVÁT I., 1972: Vegetationskarte von Südosteuropa. Stuttgart.

GREUTER W., 1967: Beiträge zur Flora der Südägäis 8 - 9. Bauhinia *3*, 243 - 254.

---, 1968: Le dattier de Théophraste, spécialité crétoise. Mus. Genève, sér. 2, *81*, 14 - 16.

KRAUSE W., 1958: Pflanzendecke und Standort auf Serpentin. Hd. d. Pflanzenphysiol.*4*, S. 755 ff.

---, 1962: Zur Kenntnis der Flora und Vegetation auf Serpentinstandorten des Balkans. 4. Mikropräparate von Serpentinböden aus Griechenland. Z. Pflanzenernähr., Düng. und Bodenkde. *99*, 97 - 107.

---, LUDWIG W. & SEIDEL F., 1963: Vegetationsstudien in der Umgebung von Mantoudi (Euböa). Bot. Jb. *82*, 337 - 403.

LARCHER W., 1954: Kälteresistenz mediterraner Immergrüner und ihre Beeinflussbarkeit. Planta *44*, 607 - 635.

---, 1961: Zur Assimilationsökologie der immergrünen *Olea* und *Quercus ilex* und der sommergrünen *Quercus pubescens* im nördlichen Gardaseegebiet. Planta *56*, 607 - 617.

LÜDI W., 1935: Beitrag zur regionalen Vegetationsgliederung der Apenninenhalbinsel. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich *12*, 212 - 239.

MARKGRAF F., 1932: Pflanzengeographie Albaniens. Ihre Bedeutung für Vegetation und Flora der Mittelmeerländer. Bibl. Bot. *105*, 130 S.

---, 1949: Eine neue Höhenstufenkarte der Vegetation Albaniens. Ber. Geobot. Inst. Rübel Zürich *1948*, 109 - 118.

MEYER F. H., 1969: *Quercus ilex* in Kleinasien. Ber. Deutsch. Bot. Ges. *82*, 505 - 520.

MOULOPOULOS Ch., 1965: The beech woods of Greece. Thessaloniki.

SLAVIKOVA J., 1958: Einfluss der Buche (*Fagus silvatica*) als Edifikator auf die Entwicklung der Krautschicht in Buchenphytozönosen. Preslia *30*, 19 - 42.

---, 1966: Wechselbeziehungen der Wurzelsaugkraft bei einigen Komponenten der Eschenphytozönosen. Preslia *38*, 15 - 22.

TSOUMIS G., 1964: Forestry in Greece. Yale Forest School News *52*, 33 - 37.

WALTER H., 1956: Die heutige ökologische Problemstellung und der Wettbewerb zwischen mediterraner Hartlaubvegetation und den sommergrünen Laubwäldern. Ber. Deutsch. Bot. Ges. *69*, 263 - 273.

---, 1956 a: Vegetationsgliederung Anatoliens. Flora *143*, 295 - 326.

---, 1968: Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. *2*. Jena/Stuttgart, 1001 S.

--- & LIETH H., 1967: Klimadiagramm-Weltatlas. Jena.

Adresse des Autors: Prof. em. Dr. Dr. h.c. H. Walter
Universität Hohenheim
D-7000 Stuttgart 70, Postfach 106