

BIBLIOTHECA
INSTITUTI
BOTANICI
Univ. Jagell.
et
Acad. Sc. Pol.

I

978

els
ie



Sammlung Göschen Band 389

Sammlung Böfchen ⁷¹⁵⁵

Unser heutiges Wissen in kurzen,
klaren, allgemeinverständlichen
Einzeldarstellungen

Zweck und Ziel der „Sammlung Böfchen“
ist, in Einzeldarstellungen eine klare,
leichtverständliche und übersichtliche Ein-
führung in sämtliche Gebiete der Wissen-
schaft und Technik zu geben; in engem
Rahmen, auf streng wissenschaftlicher
Grundlage und unter Berücksichtigung des
neuesten Standes der Forschung bear-
beitet, soll jedes Bändchen zuverlässige
Belehrung bieten. Jedes einzelne Gebiet
ist in sich geschlossen dargestellt, aber
dennoch stehen alle Bändchen in innerem
Zusammenhange miteinander, so daß das
Ganze, wenn es vollendet vorliegt, eine
einheitliche, systematische Darstellung
unseres gesamten Wissens bilden dürfte

Jeder Band in Leinen geb. RM 1.62
Sammelbezugspreise: 10 Exemplare
RM 14.40, 25 Exemplare RM 33.75,
50 Exemplare RM 63.00

hage

Sammlung Götschen

Pflanzengeographie

Von

Dr. Ludwig Diels

Professor an der Universität Berlin

Dritte, umgearbeitete Auflage

Mit einer Karte



Berlin und Leipzig
Walter de Gruyter & Co.

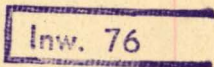
vormals G. J. Göttschen'sche Verlagshandlung · J. Guttentag, Verlags-
buchhandlung · Georg Reimer · Karl J. Trübner · Veit & Comp.

1929

Alle Rechte, insbesondere das Übersetzungsrecht,
von der Verlagshandlung vorbehalten.



17946



Druck von C. G. Röder G. m. b. H., Leipzig. 825729.

Inw. 91

Inhalt.

	Seite
Aufgaben der Pflanzengeographie	5
Abt. I. Floristische Pflanzengeographie	
1. Naturalisation	6
2. Mittel der Verbreitung	9
3. Schranken der Verbreitung	10
4. Wesen der Areale	12
5. Areale als Grundlage der Floristik	17
6. Wesen der Sippen	19
7. Endemismus	20
a) Übergangsfloren	22
b) Gebirgsfloren	24
c) Inselfloren	26
8. Proportionen	28
Abt. II. Ökologische Pflanzengeographie	
1. Einzelwirkung der exogenen Kräfte	31
a) Wärme	32
b) Licht	36
c) Luft und Wind	39
d) Wasser	42
e) Boden	50
f) Fremde Organismen	57
2. Die Gesamtwirkung der exogenen Kräfte	59
a) Physiognomik	59
b) Wachstumsformen	60
c) Mengenverhältnis der Elemente	67
3. Formationen (Vegetationskunde)	69
a) Meeresvegetation	70
b) Süßwasservegetation	72
c) Mangrove	73
d) Regenwald	74
e) Monsunwald	79
f) Sommerwald	79
g) Nadelwald	83
h) Trockenwald	83
i) Heide	85
k) Savanne	87
l) Steppe	88
m) Wiese	89
n) Wiesenmoor	91
o) Moosmoor	92
p) Matte	94
q) Trift	94
r) Formationswandel	99
Abt. III. Genetische Pflanzengeographie	
1. Geogenetik	103
a) Mesozoikum	107
b) Tertiär	108
c) Quartär	111
2. Phylogenetik	116

	Seite
Abt. IV. Übersicht der Florenreiche	122
1. Paläotropisches Florenreich	122
a) Maleisches Gebiet	122
b) Indoafrikanisches Gebiet	126
2. Kapländisches Florenreich	130
3. Holarktisches Florenreich	133
a) Ostasiatisches Gebiet	133
b) Zentralasiatisches Gebiet	136
c) Mittelmeer-Gebiet	138
d) Eurosibirisches Gebiet	140
e) Nordamerikanisches Gebiet	143
4. Neotropisches Florenreich	146
5. Antarktisches Florenreich	150
6. Australisches Florenreich	152
Sachregister	157

Literaturübersicht.

Hier sind nur die Hauptwerke der pflanzengeographischen Literatur und eine Abbildungssammlung angegeben. In allen findet man zahlreiche Nachweise von Einzelliteratur.

Bericht über die Fortschritte in der Geographie der Pflanzen, in *Behn's Geograph. Jahrbuch*. Gotha. 1866—1876 von A. Grisebach, 1874—1904 von D. Drude, seit 1905 von L. Dieck.

Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. Herausgegeben von A. Engler. Leipzig. Seit 1881.

Braun-Blanquet, J., *Pflanzensoziologie*. Berlin 1928.

Clements, F. E., *Research Methods in Ecology*. Lincoln 1905.

DeCandolle, A. P., *Géographie botanique raisonnée*. Paris 1855.

Drude, D., *Atlas der Pflanzenverbreitung in Berghaus' Phytikal. Atlas*. 3. Aufl. Gotha 1887.

Engler, A., *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt*. Leipzig 1879. 1882.

— Die Entwicklung der Pflanzengeographie in den letzten 100 Jahren. *Humboldt-Gedenkschrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin*. 1899.

— und D. Drude, *Die Vegetation der Erde*. Sammlung pflanzengeographischer Monographien. Leipzig. Seit 1896.

Grisebach, A., *Die Vegetation der Erde*. 2. Aufl. Leipzig 1885.

Hannig, C., und Hub. Winkler, *Pflanzenareale*. Jena. Seit 1921.

Karsten, G., und H. Schenck, *Vegetationsbilder*. Jena. Seit 1903.

Rübel, C., *Geobotanische Untersuchungsmethoden*. Berlin 1922.

Schimper, A. F. W., *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. Jena 1898.

Warming, G., [und F. Graebner, *Eug. Warmings Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie*. 3. Aufl. Berlin 1914—1917.

Aufgaben der Pflanzengeographie.

Die Pflanzengeographie sucht die Beziehungen zwischen der Pflanzenwelt und der Erde, die sie trägt, physiologisch und genetisch zu begreifen; sie strebt, sie im Wesen und im Werden zu erfassen. Ihre Aufgabe richtet sich zunächst auf die Sammlung des Stoffes: die floristische Pflanzengeographie stellt die einzelnen Elemente der Floren zusammen, untersucht ihre systematische Wichtigkeit, das Wesen ihrer Wohnbezirke, ihr Verhältnis zu anderen Elementen. Weiterhin versucht die ökologische Pflanzengeographie, die sozialen Einzelgebilde der Vegetation, die sog. Formationen, zu umgrenzen und zu gliedern, sowie die Organisation ihrer Bestandteile und ihren Gesamthaushalt in seiner Abhängigkeit vom Standort zu verstehen. Endlich geht die genetische Pflanzengeographie auf die geschichtliche Bedingtheit der heutigen Pflanzenwelt ein und bemüht sich, über das Werden der floristisch festgestellten Erscheinungen Aufschlüsse zu gewinnen. Die Ergebnisse aller drei Richtungen finden ihren Ausdruck in der pflanzengeographischen Gliederung der Erde, in der Umgrenzung der Florenreiche und ihrer Untergebiete.

Abteilung I.

Floristische Pflanzengeographie.

Die floristische Pflanzengeographie nimmt den Besitz eines Gebietes an Pflanzenformen auf, sie schafft eine systematische Übersicht der Glieder einer Flora und stellt ihre geographische Verbreitung darin fest. Sie gibt allen anderen pflanzen-

geographischen Studien die Grundlage¹⁾. Namentlich wird aus dem Vergleich des floristisch gesammelten Stoffes der Wohnbezirk, das „Areal“ der einzelnen Formen festgelegt.

Aus dem Studium der Formationsbildungen (s. Abt. II) und der klimatischen Verhältnisse ergibt sich dabei eine weitgehende Abhängigkeit der Arealausdehnung von den äußeren Faktoren. Es gab eine Zeit, da die Areale als ausschließlich klimatisch bedingt betrachtet wurden. Aber die geläufigsten Tatsachen der Pflanzenverbreitung zeigen, wie unhaltbar derartige Verallgemeinerung ist. Im wesentlichen dürften wohl nur wenige von den gewöhnlichsten Nutzpflanzen des Menschen, wenn man das Areal ihres Kulturbereiches in Betracht zieht, klimatisch bedingt sein, d. h. sich wirklich so weit ausgebreitet haben, wie es ihrer Veranlagung das Klima gestattet.

1. Naturalisation.

Daß sonst aber im allgemeinen eine Pflanze weit von diesem Ziele entfernt ist, davon gibt die Erscheinung der Naturalisation hinlänglichen Beweis. Lange ist es auch bekannt, daß diese Naturalisation in stufenweiser Vollkommenheit besteht, und es ist nicht schwer, danach gewisse Gruppen unter den naturalisierten Gewächsen zu unterscheiden. Drei der hauptsächlichsten kann man bezeichnen als „Passanten“, „Ansiedler“ und „Neubürger“. Die „Passanten“ (Adventivpflanzen) halten sich in der Nähe menschlicher Betriebe, denen sie ihre Verschleppung verdanken, bei Häfen, Stapelplätzen, Bahnhöfen, Mühlen, Wollwäschereien u. dgl. Sie erscheinen an solchen Plätzen oft in zahlreichen Arten und massenhaft, doch sind sie nur selten beständig, ihr Auftreten ist gewöhnlich von kurzer Dauer.

¹⁾ Von pflanzengeographisch hervorragend wichtigen und vorbildlich ausgearbeiteten Floren seien als Beispiele genannt: Ascherson, P., und P. Graebner, Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Leipzig. Seit 1896. — Bentham, G., Flora australiensis. London 1862—1878. — Hegl, G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München 1906—1929. — Hooper, J. D., Flora of British India, London 1875 bis 1897. — Martius, Endlicher, Eichler, Urban, Flora brasiliensis. München 1840—1906.

Als „Anfiedler“ kann man die Bewohner von Schutthäufen, die Begleiter der Kulturpflanzen u. dgl. bezeichnen. Sie scheinen an die unnormalen, ganz vom Menschen abhängigen Zustände solcher Orte streng gebunden und sind ohne sie nicht von Bestand. Die bekanntesten unserer Feldunkräuter, wie Kornblume, Kornrade u. a. finden sich selten anderswo als unter der Saat, manche unserer Flachzunkräuter verschwinden regelmäßig, sobald das Flachsfeld verlassen wird. Die „Neubürger“ endlich kamen nachweisbar ursprünglich aus entlegenen Gebieten, haben sich aber in der Flora so völlig eingebürgert, daß sie sich nahezu wie die einheimischen Arten verhalten. Diesen interessantesten aller Naturalisierten wohnt also die Kraft inne, die alteingesessenen Gewächse wenigstens stellenweise zu verdrängen, und daß ihnen dies gelingt, ist ein Beweis für die wichtige Tatsache, daß die Bewohner eines Landes keineswegs immer in höchst erreichbarer Weise den Verhältnissen ihrer Heimat angepaßt sind.

Schon in Deutschland gibt es Pflanzen, die an unserer Flora einen bedeutenden Anteil nehmen, obwohl ihre fremde Herkunft einwandfrei zu belegen ist. Ein berühmtes Beispiel liefert die Wasserpest, *Elodea canadensis*. Aus Nordamerika wurde sie um 1830 in die Gewässer Europas verschleppt und breitete sich durch ihre vegetative Vermehrung dort in stellenweise beängstigendem Maße aus. Ähnlicherweise sind andere bekannte Erscheinungen unserer Flora, wie *Datura Stramonium*, *Oenothera biennis*, *Galinsoga parviflora*, wie namentlich *Erigeron canadensis*, erst vor wenigen Jahrhunderten nach Europa gekommen, heute aber zu verbreiteten Pflanzen bei uns geworden. Allerdings halten sie sich meist an frisch besiedelbaren Boden auf Garten- und Ackerland oder nehmen mit ganz unfruchtbaren Plätzen vorlieb, welche die heimische Flora größtenteils verschmäht. Dagegen bildet *Mimulus luteus* einen abweichenden Fall, da sie an dicht und ständig bewachsenen Orten, namentlich am Saume kleiner

Bäche sich einzunisten verstanden hat. Durch die großen gelben Blüten sehr auffallend, gelangte diese Pflanze des pazifischen Nordamerika erst 1850 in Deutschland zur Beobachtung, hat sich seitdem aber an vielen Stellen unserer Mittelgebirge vollkommen heimisch gemacht.

Solche Erfahrungen aus unserer deutschen Flora bestätigen sich in allen Ländern der Erde. Bekannt ist von *Plantago* und anderen europäischen Arten, wie schnell sie dem Weißen an die Küsten Nordamerikas und von dort ins Innere gefolgt sind. Umgekehrt hat sich die in der Neuen Welt heimische *Opuntia ficus indica* seit dem 16. Jahrhundert in Südeuropa eingefunden und gehört wie die gleichfalls aus Amerika stammende *Agave* heute zu den Charaktergewächsen der Mittelmeerlandschaft. Auch nach Australien ist sie gelangt, wo weite Gebiete ehemaliger Savanne von ihr eingenommen sind. In Argentinien haben gewisse Arten des Mittelmeergebietes so günstige Stätten gefunden, daß sie sich dort weit üppiger entwickelt haben als in ihrer Heimat.

Viele in den Tropen gewöhnliche Unkräuter sind heute fast rund um die Erde verbreitet. Für die Philippinen hat Merrill gezeigt, daß dort auffallend zahlreiche Pflanzen des warmen Amerika vorkommen, und daß sie ihre Einbürgerung dem Schiffsverkehr verdanken, den die Spanier einst von Mexiko über Guam nach Manila unterhielten.

Vielleicht die großartigsten Beispiele von Naturalisation liefert die Flora mancher Inseln. Auf St. Helena ist die ursprüngliche Pflanzendecke größtenteils ersetzt von eingewanderten Kolonisten. Und auf Neuseeland beläuft sich die Zahl häufiger Ansiedler wohl auf ein reichliches Hundert, ganz ungezählt die vielen weniger beständigen Eindringlinge. Ganze Formationen haben dort ein nahezu europäisches Aussehen gewonnen, und man vermeint oft vor den Toren einer englischen Stadt zu stehen: so täuschend ist dort die Wiederherstellung europäischer Vegetationsbilder. Nichts beweist besser

den Satz, daß das Areal der Sippe in der Regel nicht die vom Klima gesetzten Schranken erreicht hat.

2. Mittel der Verbreitung.

Andererseits ist das Ausbreitungsbestreben der Sippen eine allgemeine Eigenschaft der Organismen. Jede Art sucht beständig ihre Grenzen vorzuschieben. Die einfache Tatsache, daß jedes Individuum eine Menge von Keimen erzeugt, beweist die Notwendigkeit dieses Strebens. Viele Arten sind deutlich zum Wandern befähigt. Die Rhizompflanzen kriechen jährlich einen kleinen Betrag weiter, und wenn auch ihre Schritte winzig klein sind, so müssen sie sich doch im Laufe der Zeit zu längeren Strecken zusammenfügen. Die Ausstattung der Früchte und Samen bei zahlreichen Arten bietet die Möglichkeit, den Keim von der Mutterpflanze räumlich zu entfernen. Viele Samen z. B. haben nährstoffhaltige Anhängsel, derentwegen sie von Ameisen aufgesucht und verschleppt werden. Auch hier handelt es sich nicht um große Werte auf einmal, vielmehr häufen sich in langsamem Fortschritt die kleinen an. Die Mangrovepflanzen, geführt von den Strömungen der Meere, sind weit vorgedrungen über ihre tropische Heimat hinaus (S. 74). Durch starken Wind verwehte Keime können besiedelbares Neuland kolonisieren. Das Areal mancher Epiphyten ist weit gedehnt, weil ihre staubleichten Samen von den Lüften getragen werden. Seevögel, die von Küste zu Küste reisen, bringen die Strandflore in Berührung, und die Zugvögel können eine Art auf ihren Wanderstraßen schrittweise weiterführen. Namentlich wirken sie so auf Wasserpflanzen; die sprunghafte Verbreitung derartiger Gewächse im Rheingebiet hat Hoffmann mit dem Zuge der Vögel in Verbindung bringen wollen.

Wiel umstritten ist dagegen die Frage, ob Vögel über weite Meeresstrecken hin eine Flora wesentlich bereichern können. Ohne derartige Annahmen sind manche Inselnflora schwer ver-



ständig, aber es läßt sich nicht leugnen, daß die bisherigen Beobachtungen keine sehr fern reichende Tätigkeit der Vögel sicherstellen. Umgekehrt hat man aus der Ausstattung der Früchte und Samen auf die Art ihrer Verbreitung rückschließen wollen, und Engler z. B. legte solche Erwägungen seinen Annahmen über die Herkunft der Flora der Hawaii-Inseln zugrunde. Er findet, daß reichlich 40% der Arten jener Inselgruppe fleischige Früchte oder saftreiche Samen besitzen. Es ist aber unschwer nachzuweisen, daß diese Erscheinung keineswegs auf solchen Inseln besonders stark entwickelt ist, sondern daß auch in den Regenwaldgebieten die saftigen Früchte an Zahl sehr bedeutend sind und z. T. auch bei geographisch eng beschränkten Pflanzen vorkommen.

Andererseits bedarf es kaum der Erwähnung und wird durch treffliche Beispiele erläutert, wie sehr solche Ausstattung mit gutem Rüstzeug die Verbreitung einer Art fördern kann. Das zeigt z. B. die Geschichte von *Xanthium spinosum*. Diese Kompositenart ist heutzutage so gemein in mehreren Gegenden der Erde, daß ihre eigentliche Heimat strittig bleibt. Wahrscheinlich ist sie aus den Pampas Südamerikas gekommen, hat dann ins Mittelmeergebiet Zugang gewonnen und sich im südöstlichen Europa erstaunlich schnell verbreitet. Auch in dem erst während des 19. Jahrhunderts erschlossenen Australien ist sie stellenweise zu einer wahren Landplage geworden. Natürlich wäre auch diesem *Xanthium* nicht seine weitgedehnte Herrschaft beschieden gewesen, hätte es nicht der Mensch mit seinen Kulturen und seinen Haustieren unabsichtlich verschleppt.

3. Schranken der Verbreitung.

Denn für jede noch so verbreitungsfähige Art bestehen gewisse Schranken, die ihrem Fortschreiten Halt gebieten. Sie sind teils ganz mechanischen Wesens. Die Ozeane bilden naturgemäß sehr wirksame Hindernisse. Das gibt den Inseln zum Teil ihre eigentümliche Flora. Vielfach wirken auch große

Waldungen rein räumlich als Verbreitungsschranken, und die enge Begrenztheit mancher Waldpflanzen hat man unter diesem Gesichtspunkte verstehen wollen. Bei Gebirgen und Wüsten dagegen treten die klimatischen Hemmungen in den Vordergrund. Die Abstufungen der Regenmenge, die Temperaturlinien, auch die Grenzen verschieden gearteter Bodensorten wirken unzählig oft als Schranken. Es wird dies am deutlichsten sichtbar, wenn hohe Gebirgserhebungen die klimatisch abweichenden Gebiete voneinander scheiden. Die Alpen Europas sind in dieser Hinsicht ein gutes Beispiel. In Asien stellt der östliche Himalaja eine weit großartiger ausgeprägte Scheide vor zwischen den üppigen Wäldern von Bengalen und den wüsten Hochflächen von Tibet, oder die südamerikanischen Anden zwischen der Urwaldflora des inneren Brasiliens und den öden Abfällen des peruanischen Gestades.

Für diejenigen Arealgrenzen, die nicht rein mechanisch bestimmt sind — und das ist weitaus die Mehrzahl —, ist auch der Ausdruck „Vegetationslinien“ gebraucht worden. Die Wissenschaft soll diese Linien nun auf ein bestimmtes Moment der Umgebung zurückführen, sei es Wärme, sei es Feuchtigkeit, Dauer der Vegetationszeit u. a., und sieht sich dabei vor einer gewöhnlich sehr schwierigen, oft unlösbaren Aufgabe, da diese einzelnen Faktoren zu innig und dicht miteinander verflochten wirken.

Einiger Anhalt ist gewonnen, wenn mehrere oder viele Vegetationslinien zusammenfallen. Denn damit drückt sich die Bedeutsamkeit eines Faktors aus, dessen Wirkungsfläche etwa ähnlich begrenzt ist. So weist die Menge südöstlicher Grenzen im Nordwesten von Deutschland auf den Zusammenhang mit der Abschwächung des Seeklimas: eine Beziehung, die dem Wesen nach überall dort wiederkehrt, wo klimatische Abstufungen ähnlicher Art bestehen. Entsprechend begrenzen sich in Nordwestlinien eine Menge von Arten in den milden Teilen Südfrankreichs. Die mittleren Winterextreme von Nizza,

Marseille, Montpellier ordnen sich -3° , -6° , -7° , und in gleicher Stufenfolge sieht man gedrängt die Vegetationslinien empfindlicher Mittelmeergewächse gegen Nordwesten verlaufen. Das gleiche wiederholt sich, wenn in Japan und China zahlreiche Nordgrenzen tropisch entstanmter Gattungen von dem Grade und der Häufigkeit des winterlichen Frostes bestimmt sind.

Die Untersuchung der „Vegetationslinien“ hat eine Menge von interessanten Beziehungen offenbart und das biologische Verständnis der Areale wesentlich bereichert. Doch ist sie gewöhnlich nicht in der Lage, eindeutige Ergebnisse zu liefern. Das erklärt sich leicht schon daraus, daß sie den Wettbewerb der Arten und ihre geschichtlichen Erlebnisse nicht in das Bereich ihrer Erwägungen zieht.

4. Wesen der Areale.

Wie wenig die Erklärung der Areale eine einseitig lösbare Aufgabe sein kann, das bringt die Betrachtung ihrer tatsächlichen Eigenschaften noch schärfer zum Bewußtsein.

Schon rein die Größe der Areale unterliegt merkwürdigen Verschiedenheiten. Gewisse Familien sind nahezu in jeder Flora der Erde vertreten und bewohnen ein erdumspannendes Areal: so manche Kryptogamen und von den Blütenpflanzen etwa die Ranunculaceae, Scrophulariaceae, Compositae, Gramineae, Liliaceae. Aber schon ihre verhältnismäßige Wichtigkeit innerhalb der Teile dieses ihres Bereiches ist sehr verschieden. Bei den Sippen niederer Ordnung findet sich natürlich eine so allgemeine „kosmopolitische“ Verbreitung noch viel seltener. Ja, es läßt sich überhaupt gegenwärtig kaum mehr feststellen, ob es ohne Zutun des Menschen wirkliche Kosmopoliten („Ubiquisten“) unter den Blütenpflanzen geben würde. De Candolle kennt nur 19, deren Areal mehr als die Hälfte der Erdoberfläche überdeckt, und diese gehören fast sämtlich zu den Schuttpflanzen oder Unkräutern,

z. B. *Oxalis corniculata*, *Poa annua*. Auch unter den Wasserpflanzen gibt es riesig weit verbreitete Spezies, und bei ihnen hat es eher den Anschein, als ob ursprüngliche Verhältnisse vorlägen.

Bedeutender wird die Anzahl der Arten, deren Wohngebiet die gesamte Ausdehnung einer bestimmten Vegetationsklasse umspannt. Man kennt als solche einige tropische Pflanzen, die Warburg als Pantropisten bezeichnet und näher untersucht hat. *Lycopodium cernuum*, *Asplenium nidus*, *Pistia stratiotes*, *Eleusine indica* gehören zu diesen Arten, welche in den Schilderungen tropischer Vegetationen immer wiederkehren. Zahlreich sind auch die Arten, welche im Bereiche der borealen Sommerwälder weit entlegenen Gebieten gemeinsam sind. Alle solche weitverbreiteten Gewächse kann man als „eurytop“ bezeichnen. Ihre floristische Bewertung hängt stets davon ab, ob der Mensch unmittelbar oder mittelbar an ihrer Verbreitung beteiligt gewesen ist.

Im Gegensatz zu jenen stark eurytopen Beispielen stehen Fälle von sehr beschränktem Areal. Es ist ganz gewöhnlich, daß schwach umschriebene Sippen auf einen engen Wohnbezirk gebannt scheinen, daß sie sich als „stenotop“ erweisen. Die moderne Auffassung der Formen des Pflanzenreichs muß die geringe Verbreitung dieser leichteren Formen sogar als die Regel erwarten, denn sie sieht in ihnen die den Außenkräften genau entsprechenden Bildungen, und diese Außenkräfte wandeln sich natürlich auf kleinsten Räumen unablässig. Das nähere Studium dieser Zusammenhänge ist eine wesentliche Aufgabe für die Pflanzengeographie der Zukunft.

Viel früher schon fruchtbar für sie geworden sind die engen Areale von systematisch scharf umschriebenen Sippen. Denn bei diesen war das Beschränktheit viel leichter festzustellen und einer Erkundung seiner etwaigen Bedingtheit viel unmittelbarer zugänglich. Einige solcher Fälle gehören daher zu den Schulbeispielen der floristischen Pflanzengeographie. Die zarte *Zahlbrucknera paradoxa*, eine *Saxifragaceen*-Gattung ohne

jede nahe Verwandtschaft, beschränkt sich auf ein recht kleines Gebiet von Kärnten und Steiermark. Ähnlich verhält sich eine stattliche Rosazee, *Sanguisorba dodecandra*, in den inneren Bergamasker Alpen, die wenigstens in Europa gleichfalls ohne Anschluß steht; und mehrere andere, nicht weniger überraschende Beispiele finden sich auch sonst am Südhange unserer Alpen. In den meisten Floren der Erde gibt es entsprechende Fälle, mitunter sogar in beträchtlicher Anzahl. Vollkommen vereinsamte Gattungen bewohnen oft ein recht kleines Areal. Ein so eigentümliches Gewächs wie *Welwitschia mirabilis* überschreitet wenig die schmale Küstenwüste des Damaralandes, die seltsame *Pringlea antiscorbutica* kommt nirgends sonst vor als auf den Inseln von Kerguelen.

Nicht die Größe allein gibt einem Areal seinen Charakter und seine wesentliche Bedeutung, sondern auch die Form der Verteilung der Art innerhalb seines Bereiches. In dieser Beziehung lassen sich *kontinuierliche* (geschlossene) Areale unterscheiden von *disjunkten* (zerstückelten).

Strenggenommen ist ja kein Areal vollkommen kontinuierlich. Immer finden sich Lücken. Das weiß jeder, der botanisiert hat. Jede Art tritt nur auf unter gewissen Bedingungen, und diese sind eben nur stellenweise innerhalb ihres Areales verwirklicht. Es ist also zum Teil Sache der Willkür, wo man die Kontinuität als gestört betrachtet. Im allgemeinen läßt sich Kontinuität annehmen, so lange die Individuen nur so weit voneinander getrennt sind, daß die Lücken mit Hilfe ihrer natürlichen Verbreitungsmittel andauernd überbrückt werden. Schwierigkeiten im Einzelfalle aber sind unvermeidlich, da der Unterschied von Kontinuität und Disjunktion kein scharfer sein kann. Zahlreiche Pflanzen zeigen gegen die Grenzen des absoluten Areales eine unverkennbare Auflockerung ihres Bestandes. In noch fortgeschritteneren Fällen ist die eigentliche Arealgrenze sogar gesäumt von weit entlegenen Vorposten oder Exklaven. Solche beruhen entweder auf sprunghafter Vorschübung, oder

sie bezeichnen als letzte Überbleibsel, Relikte, den Rückzug der Hauptmacht der Art. Neuseeland beherbergt drei tropische Farne, die um die heißen Quellen des nördlichen Geiserdistriktes vorkommen, auf ganz Neuseeland nur dort zu finden sind und weit abgetrennte Exklaven des eigentlichen Verbreitungsgebietes der betreffenden Arten ausmachen. Hier spricht jedes Anzeichen dafür, daß wir es mit vorgeschobenen Außenposten zu tun haben. Die Sporen dieser Farne sind sehr verbreitungsfähig; sie können aus ihrer tropischen Heimat durch die herrschenden Nordweste leicht nach Neuseeland verschlagen werden. Wären es Relikte, so ließen sich neben ihnen andere tropische Gewächse erwarten, davon aber findet sich keine Spur. In diesem Falle also neigt sich die Waage entschieden dazu, sekundäre Vorschübung anzunehmen.

Bei anderen Beispielen dagegen ist die Frage nicht so einfach zu beantworten. Eine sehr gut ausgeprägte Seggen-Art ist *Carex baldensis*. Ihre Hauptverbreitung erstreckt sich am Südfuße der mittleren Alpen entlang, wo man sie mit ihren hellfarbigen Blütenköpfen stellenweise geradezu häufig sieht. Davon weit entfernt liegen mehrere Standorte jenseits der Alpen in Nordtirol und dem anliegenden Teile Bayerns. Unter den Floristen betrachten die einen diese nordalpinen Siedler als Vorläufer aus dem Süden, die unter dem Einflusse föhnartiger Luftströmungen in neuer Umgebung sich heimisch gemacht hätten. Die anderen aber wollen in jenen nördlichen Standorten die Reste eines einst weitgedehnten Reiches sehen, das heute in Trümmer gefallen sei.

Wenn endlich *Pedicularis sudetica* weit getrennt von ihrer arktischen Heimat im Riesengebirge vorkommt, so erscheint ihr inselartiger Standort als Exklave älteren Ursprungs, die aus genetischen Gründen ohne Zweifel als Rest einer früheren Verbindung aufgefaßt werden kann.

Oft stehen sich nicht Hauptareal und Exklave gegenüber, sondern es liegt eine echte Diskontinuität vor, ein disjunktes

Areal im engeren Sinne des Begriffes. Solche Fälle sind nicht selten und für wichtige geographische Fragen von Bedeutung. Ein ausgesprochen disjunktes Areal mit vielen kleinen Teilstücken untereinander gleichen Wertes besitzt die wasserbewohnende Droserazee *Aldrovandia vesiculosa*; es ist in seiner Bedingtheit noch ganz ungeklärt. Die *Aldrovandia* wurde beobachtet in Südfrankreich, Italien, am Bodensee, in Südtirol, Ostdeutschland, Polen, Südrußland, Zentralafrika, Ostindien, Amurland, Japan, Ostaustralien. Einen ähnlichen Zerfall in kleinerem Maßstabe hat die Wohnfläche von *Trapa natans* in Europa erlitten. Die Zederbäume, drei Arten der Gattung *Cedrus*, wachsen im Atlas Nordwestafrikas, auf Cypern, im cilicischen Taurus, am Amanus und Libanon sowie im nordwestlichen Himalaja, also getrennt durch große Stücke von Fehlgebiet. In unseren Alpen gibt es nicht wenige Arten, die, auf entfernte Stöcke beschränkt, geographisch in keinem Zusammenhang stehen. Beispiele liefern *Pedicularis* und *Saxifraga*. Die hübsche *Pedicularis rosea* reicht in den Westalpen von Süden bis gegen den Monte Rosa, fehlt dann ein großes Stück gänzlich und tritt erst am Ortler wieder auf, um von dort in die Ostalpen sich weit zu verbreiten. Ähnlich besitzen *Saxifraga biflora* und *Valeriana celtica* ein westliches und ein östliches Teilgebiet.

Solche Erscheinungen beschränken sich nicht auf Sippen niederer Ordnung. Auch Gattungen und sogar Familien zeigen derart eigentümliche Zerklüftung. Sehr überraschend verhalten sich in dieser Hinsicht die Buchen (*Fagus*) und die ihnen entsprechende Gattung *Nothofagus*. *Fagus*-Arten gibt es im südöstlichen Nordamerika, dann in Europa und Vorderasien, endlich in Ostasien: also in drei weit voneinander gesonderten Stücken der Nordhalbkugel. *Nothofagus* findet sich im südwestlichen Südamerika, im südöstlichen Australien und in Neuseeland. *Fagus* sowohl wie *Nothofagus* erscheinen also hochgradig disjunkt nach ihrem Wohnbezirk. Eine Fülle von pflanzengeographischen Problemen

schlägt sich in dieser einen einzigen Verbreitungstatsache nieder. Daß sogar Familien sonderbare Disjunktionen zeigen können, belegen die geographischen Verhältnisse der Proteazeen, welche in Südamerika, dem tropischen und südlichen Afrika und vom südöstlichen Asien nach Australien und Neuseeland hin vorkommen. Ihr Areal ist streng disjunkt, denn die sämtlichen Einzelstücke, aus denen es besteht, sind voneinander unabhängig und können als ungefähr gleichwertig angesehen werden. Sehr reich tritt bei ihnen hervor, daß klimatische Gründe keineswegs entscheidend zu sein brauchen für eine derartige Zerstückelung. Die Proteazeen finden sich in Australien in den inneren Wüsten sowohl wie in den regentriefenden Niederungen von Nord-Queensland. Sie leben in den feuchten Bergwäldern der Sunda-Inseln so gut wie auf den heißen Savannen von Südamerika. Dabei sind sie physiognomisch oft hochbedeutsam in den Ländern ihres zergliederten Bereiches. Ihr Verhalten beweist wieder schlagend, wie auch das äußerliche Gepräge einer Flora und die Tracht einer Vegetation von Ursachen abhängig werden kann, die jenseits der Kräfte gelegen sind, welche gegenwärtig auf sie einwirken.

5. Areale als Grundlage der Floristik.

Dieselbe Wahrnehmung ergibt sich aus dem Gesamtvergleich der Areale, die sich auf der Erde ausgebildet haben. Es greifen diese natürlich in mannigfachster Weise ineinander ein. Trotzdem kehren manche Übereinstimmungen immer wieder, und daraus lassen sich dann gewisse große Züge klarlegen. Diese Hauptzüge der Arealgestaltung machen das systematische Wesen der Floren aus und liefern damit die Grundlage für die pflanzengeographische Einteilung der Erde.

Die nördliche Zirkumpolar-Region zeichnet sich trotz der gewaltigen räumlichen Erstreckung durch zahlreiche sich deckende Areale aus, nicht nur der höheren Einheiten, sondern auch der Arten. Ein

zweites großes Gebiet gleichartiger Areale bildet die Region der Sommerwälder der Nordhalbkugel. Infolge der weiten Ausdehnung und des mannigfaltigen Reliefs dieser Länder bestehen viele Unregelmäßigkeiten. Es kommen zahlreiche disjunkte Areale vor; die meisten davon treffen zusammen in Ostasien, d. h. in dem vom östlichen Himalaja durch China nach Japan sich erstreckenden Gebiete. Kleiner, aber wertvoll in allgemeiner Hinsicht ist das Mittelmeergebiet, d. h. die Randländer des Mittelmeeres und das südwestliche Asien bis zum Beginne des Himalaja; denn dort stehen die Areale teils zu den nordwärts angrenzenden in Beziehung, teils zeigen sie Verwandtschaft zu gewissen stark disjunkten Elementen der afrikanischen Flora. Die tropischen Gebiete gliedern sich im systematischen Bau ihrer Flora nicht genau nach der geographischen Lage. Die Tropen der Neuen Welt zwar sind natürlich ein Gebiet für sich, mit streng ausgeprägten Eigentümlichkeiten. Aber auch sie nehmen Anteil an vielen disjunkten Arealen, die den gesamten Tropengürtel überspannen oder aber nur noch Afrika bzw. Asien berühren. Afrika und von Vorderindien ein ansehnlicher Teil gehören floristisch zusammen, und auch Madagaskar findet bei ihnen seinen Anschluß, wiewohl es viel Eigenartiges birgt und einige Beziehungen zu dem Ostgebiet der altweltlichen Tropen nicht verleugnet. Dieses umfaßt Ceylon, ganz Hinterindien, die gesamte Inselwelt bis Polynesien, einen Teil von Ostaustralien und Neuseeland; denn eine große Anzahl von Arealen überdeckt diesen durch das Meer so mannigfach zerschnittenen Teil der Erde. Areale eigenen Wertes durchziehen die südlichen Länder. Das meridional streichende Gebirgssystem der Anden von Südamerika ist überdeckt von lang ausgedehnten schmalen Pflanzenarealen, die Nord und Süd miteinander verbinden. An der Südwestecke Afrikas drängt sich eine Fülle eng und scharf umschriebener Formen zusammen, neben vielen, die über Afrika kontinuierlich oder auch disjunkt verbreitet sind. Die Hauptmasse von Australien endlich besitzt eine Flora eigener Prägung; ihr Grundstock hat durch eine ungewöhnlich reiche Gliederung sich zu großer Vielseitigkeit entwickelt.

Wie diese gedrängte Übersicht zeigt, fallen diese Gebiete nur zum Teil mit den physiologisch bedingten zusammen, die wir als Sitz bestimmter Formationen (S. 69) kennenlernen. Es geht daraus hervor, daß weitere Untersuchungen nötig sind, um die Florerbildung in ihren Bedingungen verstehen zu lernen.

6. Wesen der Sippen.

Eine wichtige Voraussetzung dafür ist die systematische Wertung einer Flora. Immer wieder muß der Pflanzengeograph mit der wechselnden Wertigkeit der Arten rechnen. Der Arealvergleich kann nur gesunde Ergebnisse liefern, wenn annähernd gleichwertige Einheiten, „Sippen“, zugrunde liegen. Nach der Auffassung der Deszendenzlehre besteht ja zwischen allen existierenden Einheiten ein genetischer Zusammenhang, der aber gegenwärtig durch zahlreiche Lücken von verschiedenem Umfange unterbrochen ist. Es muß demnach Formen geben, die isoliert worden sind und ganz selbständig da zu stehen scheinen. Und wiederum andere, die nichts weiter sind als Glieder eines engmaschigen Formennetzes und zu einem schwer entwirrbaren Schwarme gleichwertiger Formen gehören. Theoretisch hat man demnach isolierte und kohärente Formen voneinander zu unterscheiden. Praktisch wird diese Scheidung aber oft schwierig. Es bedarf daher die Pflanzengeographie auf Schritt und Tritt einer streng kritischen Mitarbeit der Systematik. Nur dann kann sie Areale gewinnen, die wirklich vergleichbar sind, nur dann wird ihr eine statistische Analyse der Floren möglich.

Die isolierten Sippen können ein sehr weites Areal bewohnen. Der Adlerfarn, *Pteridium aquilinum*, ist dafür Beweis oder z. B. *Diapensia lapponica*, die in der subarktischen Zone eine ausgedehnte Verbreitung gewonnen hat. Häufiger aber scheint ihr Areal klein zu sein, oft sehr klein, und das stimmt gut zu der deszendenztheoretischen Annahme, daß es sich hier oft um erstarrete, dem Untergang geweihte Organismen handelt. Beispiele sind oben schon genannt unter *Welwitschia*, *Pringlea*. Auch *Sequoia gigantea* in Kalifornien, *Nuytsia floribunda* und *Kingia australis* von Südwestaustralien, *Lactoris fernandeziana* und *Thyrsopteris elegans* auf Juan Fernandez, *Lodoicea sechellarum* auf den Seychellen könnte man anführen. Aber dies sind nur bekanntere Fälle, es gibt ihrer sehr viel mehr, fast jedes Florengebiet bringt Beiträge dazu.

Verwickelter liegen die Verhältnisse bei den kohärenten Sippen. Zweifellos sind hier die kleinen Areale weitaus im Überschuß. Aber auch weite Ausdehnung läßt sich beobachten. Besonders bedeutungsvoll ist es, wenn in einem bestimmten Gebiete eine Gattung viele kohärente Formen besitzt, darüber hinaus aber nur wenige oder eine einzige weit vorschiebt, so daß diese sofort nach Überschreiten des formenreichen Zentrums den Eindruck einer isolierten Art machen. So steht es z. B. mit *Paris quadrifolia* und *Leontopodium alpinum*. Die Gattungen *Paris* und *Leontopodium* weisen in China bzw. im östlicheren Asien zahlreiche kohärente, oft stenotope Formen auf, sie strahlen von da jene beiden Arten gegen Westen aus, die sich dann dort ohne weitere Geschlechtsgenossen über weite Strecken ausgedehnt haben und als eurytope Isolierte erscheinen. Derartige Fälle verlangen eindringende Beachtung bei dem Vergleich der Floren und sind sehr fruchtbar für die Aufhellung ihrer Geschichte.

7. Endemismus.

Die Gebiete, in die man die Erde pflanzengeographisch teilen kann, verhalten sich nun sehr verschieden in dem topischen Wesen und der Wichtigkeit ihrer Florenelemente. Manche Länder besitzen wenig Eigentümliches; die meisten Sippen, die sie bergen, kommen auch jenseits der Grenzen vor und verraten eurytopische Anlagen. Dazu zählt beispielsweise Mitteleuropa. Andere Gebiete enthalten dagegen viele Formen, die außerhalb nirgends gefunden werden: sie sind reich an endemischen Formen, wie man sich ausdrückt.

Der Begriff des Endemismus ist von besonderer Wichtigkeit für das pflanzengeographische Verständnis der Erde. Denn neben den großen klimatischen Zügen ist es das Areal der Endemiten, welches die Gliederung in pflanzengeographische Gebiete höheren oder niederen Ranges bestimmen muß.

Nicht nur quantitativ verhalten sich die einzelnen Florengebiete sehr ungleich in ihrem Endemismus, sondern auch qualitativ. Sind sie reich an systematisch isolierten („Relikt“-) Endemiten, so läßt sich ihr Endemismus als konservativ bezeichnen. Überwiegt die Zahl der kohärenten Endemiten, so soll ihr Endemismus progressiv heißen. In ihrer extremsten Ausprägung sind beide Klassen völlig verschieden voneinander.

Der konservative Endemismus kann in der Regel nur so zustande kommen, daß durch Aussterben vieler Formen eine gewisse Sippe isoliert wird und sich nur in einem bestimmten Gebiete erhalten hat. Das ist nachweislich der Fall gewesen bei *Ginkgo biloba* in China, bei *Taxodium distichum* im südlichen Nordamerika. Für eine Anzahl von anderen Arten läßt sich theoretisch ein gleiches ableiten. Damit gewinnt man sowohl für die botanische Systematik wie für die allgemeine Geographie sehr schätzbare Gesichtspunkte.

Neben solcher absoluten Isolierung aber gibt es auch eine relative. Die betreffenden Arten stehen in dem fraglichen Gebiete zwar isoliert, befinden sich aber in einer anderen Gegend noch mitten im Zusammenhang mit einer vielseitigen Verwandtschaft.

Beispiele des konservativen Endemismus bieten sich bereits in Mitteleuropa zahlreich, sobald man die Alpenflora untersucht. Die *Gentiana acaulis*-Gruppe, *Paederota*, *Campanula Zoisii*, *Berardia subacaulis* u. a. gehören zu seinen unverkennbaren Zeugen. Reicher an solchen Endemiten ist dann Ostasien und das atlantische Nordamerika, viel reicher aber die echten Regenwaldgebiete: das maleisische und das neotropische. Viele von den Endemiten dieser Gebiete sind absolut isoliert und stenotop. An relativ isolierten Endemiten hat schon Europa eine nicht geringe Anzahl aufzuweisen, z. B. *Fagus silvatica*, *Adonis vernalis*, *Delphinium elatum*, *Epimedium alpinum*, *Adenophora liliifolia*: denn deren Verwandte leben getrennt von ihnen in fremden Gebieten.

Progressiver Endemismus ist weiter verbreitet als konservativer, ja, es haben die neuen systematischen Arbeiten dargetan, daß er fast überall auf der Erde vorkommt. Sehr verschieden aber ist seine Wirkung auf die menschliche Beobachtung und damit seine Bewertung. Ist sein äußerer Effekt sehr augenscheinlich, so bieten sich uns auf kurzer Erstreckung mannigfache Abänderungen, und wir meinen, deutlich verschiedene „Spezies“ unterscheiden zu können. Ist er aber geringfügig, so gelingt das Auffinden der von ihm geprägten Formen erst bei peinlicher, ins kleinste gehender Einzelforschung. Der erste Fall, eine starke Ausprägung, verwirklicht sich bei uns nur selten, z. B. in der Gattung *Hieracium*; der zweite Fall aber ist ein ziemlich gewöhnlicher in der Flora Mitteleuropas. Doch ist dies Verhältnis durchaus nicht die Regel. Nicht wenige Gebiete sind bezeichnet durch kräftige Wirkung des progressiven Endemismus, und das sind diejenigen Länder, die eine oberflächliche Betrachtungsweise als „pflanzenreich“ bezeichnen würde. Diese Wirkung wird vielfach — aber keineswegs immer und ausschließlich — geleitet durch die äußeren Bedingungen des Pflanzenlebens. Denn es gibt gewisse geographisch bedingte Klassen, die vorzugsweise reich sind an endemischen kohärenten Formen: Übergangsländer, Gebirgsländer und Inseln. Bei jeder der drei liegt eine etwas andere Mischung der ursächlichen Bedingungen zugrunde.

a) Übergangsfloren.

Klimatisch rasch abgestufte oder reichgegliederte Gebiete pflegen selbst bei geringfügigen Höhenunterschieden reich zu sein an Endemiten. Denn wenn der klimatisch bedingte Faktorenkomplex in rascher Folge sich ändert, so wird eine Gattung von weiter Reaktionsfähigkeit auf äußere Einflüsse sich in deutlich verschiedenen Formen ausprägen. So verdankt das Kapland die hohe Eigentümlichkeit der Flora seiner klimatischen Vielseitigkeit, die in ihrer Wirkung freilich noch

gesteigert wird durch ungünstige Verkehrsverhältnisse. Das Gebiet ist klimatisch annähernd abgeschlossen. Eine ausgeprägte und wenig durch Einwanderer gestörte Bevölkerung von Alt-eingesessenen ist im Besitze des Geländes in seiner vielförmigen Abstufung. Diese Verhältnisse bestehen, wie es scheint, schon lange. Einzelne Stämme hatten Zeit, sich den höchst verschiedenartigen Bedingungen anzubequemen, die hier auf engem Raume sich drängend berühren. Daher gibt es kaum irgendwo in entsprechend kleinen Bezirken solche ökologische Gegensätze wie am Kap innerhalb von *Crassula*, *Pelargonium*, *Senecio* und anderen Gattungen. Ähnlich bedingt ist der progressive Endemismus im westlichen Asien, in Kalifornien und vor allem in Westaustralien. Auch Westaustralien ist durch strenge Trockengebiete und durch das Meer vereinsamt und abgeschlossen von der Mitwelt. Auch dort liegen klimatisch ungleiche, namentlich nach ihrer Feuchtigkeit recht verschiedene Streifen in dichter Folge nebeneinander. Aber trotz ihres engen Anschlusses folgen sie sich doch in ungestörter Abstufung. Das ermöglicht „Anpassung“. Ein wandernder, ausbreitungslustiger Typus gerät zwar auf seinen Wegen sehr rasch in Gegenden mit ganz anderem klimatischen Wesen. Aber der Wandel trifft ihn nicht plötzlich unvorbereitet, sondern wird ihm allmählich fühlbar, Schritt für Schritt, sozusagen in kleinen Dosen. Dabei sind überall Einmarschlinien gegeben, von einer lang ausgedehnten Küste her; also Bedingungen, alle irgendwie auslösbaren Anlagen zu entfalten. Engler weist auch darauf hin, daß bei der Besetzung eines trockenen Gebietes von feuchtem her die Vegetation lichter würde und damit Raum geschaffen sei für neu aufgetretene Varietäten; sie wären weniger der Gefahr ausgesetzt, verdrängt zu werden, als in dicht geschlossenen Verbänden.

Die ziffernmäßige Schätzung eines solchen Endemismus — wie jedes Endemismus — ist ein sehr zweifelhaftes Unternehmen. In der Literatur finden wir z. B. angegeben, daß

Westaustralien¹⁾ unter 3700 Spezies 80⁰/₀ für sich besitze und damit das an Endemiten reichste Land der Erde sei. Es ist nützlich, sich klarzumachen, was das bedeutet. Da läßt sich unschwer erkennen, daß viele jener kohärenten Arten einem reichmaschigen Formenneze zugehören, welches in seiner Gesamtheit gleichwertig ist mit einer einzigen isolierten Form eines anderen Florengebietes. Es wäre also ganz falsch, aus der absoluten Menge und dem hohen Prozentsatz der endemischen Arten, wie sie die Willkür der Autoren festsetzt, die Pflanzenwelt z. B. von Westaustralien für eigentümlicher zu erklären als eine an Arten ärmere und mit wenigen Endemiten ausgestattete Flora. Derartiges kann nie aus jener groben Statistik ermittelt werden. Das einzige, was sich ersehen läßt, ist das Wirken des progressiven Endemismus oder, besser gesagt, des endemischen Progressivismus. Sein Walten hat eine Menge von leicht faßbaren Formen in enger Nachbarschaft nebeneinander hervorzubringen vermocht. Diese Überlegung trifft zu für viele ähnlich durch endemische Progression ausgezeichnete Gebiete, wie Spanien, die Trockengebiete Westasiens, die Prärien Nordamerikas, die Campos von Innerbrasilien, das Hochland von Mexiko u. a.

b) Gebirgsflora.

In der klimatischen Gliederung liegt auch ein Anlaß, der den Gebirgsflora gewöhnlich eine endemitenreiche Zusammensetzung gibt. Er ist es wenigstens in erster Linie. Freilich kommen andere Eigenschaften hinzu, welche die Besonderheiten der Gebirgsflora vermehren. Ein vielverzweigtes Gebirgsland wird in seiner Flora stets zahlreiche alte Elemente enthalten. Denn seine klimatische Vielseitigkeit kommt vielerlei Ansprüchen entgegen. Wird nun in einer seiner Zonen aus klimatischen Gründen der Bestand der Bewohner bedroht, so

¹⁾ Bgl. Diels, L., Die Pflanzenwelt von Westaustralien. Leipzig 1906.

finden sie Zuflucht in einer anderen Höhenlage. Auch die Flora der umliegenden Ebenen wird unter Umständen auf den Gebirgen Schutz und zusagende Lebensstätten finden, wenn in ihrer Heimat Gefahren und unzulängliche Verhältnisse des Daseins eintreten sollten. Derartige Vorgänge würden den konservativen Endemismus verständlich machen, der oft auf den Gebirgen deutlicher ist, als in den vorher besprochenen Flachländern klimatischer Übergänge.

Für den progressiven Endemismus dagegen fällt, wie eingangs angedeutet, in erster Linie die Vielseitigkeit des Klimas ins Gewicht. Denn es bildet sich nicht nur zonenweise verschieden aus, sondern wechselt auch innerhalb der einzelnen Zonen mannigfach nach der Exposition und der ganzen Modellierung des Geländes. Ferner werden die meist beträchtlichen Unterschiede des Bodens wichtig, welche durch die geognostische Buntheit vieler Gebirge und die starke Zertrümmerung und Verfrachtung der Gesteine gegeben ist.

Im Gefolge dieser Verhältnisse findet der Florist gerade in den Gebirgen viele Fälle kohärenter Arten, die in ihren Merkmalen leichte Verschiedenheiten zeigen und nach ihrer Verbreitung sich gegenseitig ausschließen: sog. „vikariierende Arten“. Das Schwesterpaar unserer alpinen Alpenrosen, *Rhododendron ferrugineum* und *Rh. hirsutum*, in ihrem edaphischen Bedingthein bildet ein Musterbeispiel solcher Nachbarformen. *Saxifraga*-, *Phyteuma*-Arten u. a. liefern andere Fälle gleicher Bedeutung. Solche Sippen lassen sich als ungleiche Reaktionen gemeinsamer Grundformen auf bestimmte Außeneinflüsse auffassen.

Scheint bei ihnen die Verschiedenheit des Mediums innerhalb ein und desselben Gebirges die Ursache der verschiedenen Gestaltung, so führt bei zwei räumlich getrennten Gebirgen umgekehrt die Ähnlichkeit der Lebensbedingungen in sich entsprechenden Höhenzonen zu gleichem Ergebnis. Auch dort bilden sich vikariierende Formen. Ihr Ursprung mag in einer

gemeinsamen Stammmart gelegen sein. Dieser Stamm kann vernichtet werden, die abgeleiteten Bergformen mögen übrigbleiben und endlich zu den Schwesterarten werden, als welche wir sie heute kennen. Die gemeinsame Wurzel verrät sich noch in ihrem ganzen Bau, aber es sind doch gewisse Unterschiede unverkennbar geworden. So stehen sich *Saxifraga lingulata* im Südwesten, *S. crustata* im Südosten der Alpen gegenüber, so *Rhododendron hirsutum* aus den Alpen dem *Rh. myrtifolium*, das im östlichen Siebenbürgen zu Hause ist. Ähnlich entsprechen sich zahlreiche Alpenformen des östlichen Himalaja und von Osttibet sowie Gebirgspflanzen von Tasmanien und Neuseeland.

Gerade bei den Floren der Gebirge tritt übrigens hervor, daß der Grad des Endemismus vom Alter des Landes abhängig ist. Die Ausbildung besonderer Formen bedarf wohl durchschnittlich einer längeren Zeitspanne. Bei den Bergformen tritt es wenigstens zutage: geologisch jugendliche Berge, wie es gewisse Vulkane sind, zeichnen sich aus durch einen unbedeutenden und endemitenarmen Pflanzenbesitz.

c) Inseln.

Die gleiche Beziehung gilt für die Inseln¹⁾. Ihre Floren sind ebenfalls abhängig von dem geologischen Alter, wenigstens soweit ihre Gliederung und Formgestaltung in Frage steht. Es trifft das zu für beide Klassen von Inseln, für die Restinseln wie für die selbständig entstandenen Inseln, trotzdem sie sonst ja völlig verschieden gearteten Wesens sind.

Die Restinseln stellen Stücke von einstigen Festländern vor; Britannien, Madaronesien, Japan, Neuseeland zählen unter diese „Kontinentalinseln“. Von Anfang an sind sie bedeckt mit ererbter Vegetation. Im allgemeinen bieten sie daher ein von den Kontinentalländern im Grunde nur wenig

¹⁾ Wallace, *Island Life*. 1880. — Gemmel, W. B., *Report on the Scientific Results of the Voyage of H. M. S. Challenger*. Botany I (1885).

verschiedenes Gefüge ihrer Flora. Die Zahl der endemischen Formen ist verhältnismäßig nicht größer, als sie es auf dem Festlande wäre. Britannien z. B., das erst relativ sehr spät, in junger geologischer Vergangenheit, losgelöst wurde, hat noch kaum eine einzige endemische Art hervorgebracht, und kann im Pflanzenreich auch nicht einen einzigen Beleg für konservativen Endemismus aufweisen. Japan und Neuseeland zeigen darin andere Artung. Japan galt früher als gutes Beispiel einer mit Endemiten gesegneten Insel; doch ist seit der Durchforschung Chinas die Zahl der Fälle stark herabgegangen. Neuseeland besitzt manche konservative und viele progressive Endemiten. Auch Makaronesien, Madagaskar, Neukaledonien können in beiden Richtungen als typische Muster der Inselarboristik gelten. Sie enthalten viele altertümliche Endemiten und zeigen in gewissen Gruppen auch starke Progression.

Die echten Inseln sind, soweit ihr Alter noch gering, naturgemäß höchst artenarm in ihrer Pflanzenbedeckung. Die Koralleninseln des Polynesischen Meeres, auch die Bermuda-gruppe sind treffliche Beispiele dafür. Auf den älteren Inseln dagegen haben sich im Laufe der Zeiten manche der einst von weit gekommenen Siedler zu kräftigen, vielverzweigten Stämmen entfaltet. Dieser Vorgang kennzeichnet z. B. die Floren von St. Helena, der Hawaii-Inseln, der Galapagos und von Juan Fernandez¹⁾. Sie alle sind reich an Endemiten, über 50%; und diese Endemiten erweisen sich zum größten Teile als progressiv entwickelte Emanationen einiger weniger alter Elemente. Die Herkunft dieser Elemente wiederum dürfte in den wenigsten Fällen zu ermitteln sein. Sie können Sippen darstellen, welche auf dem nächstgelegenen Kontinente einst weit verbreitet waren, doch heute dort verschwunden sind. Oder sie mögen erst auf den Inseln ihre bezeichnenden Merkmale erlangt haben und dadurch zu wohlumschriebenen Gattungen geworden sein. Man neigt gewöhnlich zu der ersten

¹⁾ Skottsbjerg, C., Natural History of Juan Fernandez. Upsala 1921.

Annahme und leitet die heutigen Insellemente von den Festländern der Umgebung ab. Dabei geht man öfter zu weit in der Wertschätzung von sog. Verbreitungsmitteln an Frucht und Samen. Mag für nichtendeme Arten oder für schwache Endemiten diese Rücksicht recht fruchtbar sein, bei den mehr isoliert stehenden Sippen kann sie zu Irrtümern führen. Wir wissen ja nicht, ob bei ihnen diese Verbreitungseigentümlichkeiten nicht erst auftraten, als sie schon auf der Insel wohnten. Auch fehlt es meist an den erforderlichen Daten, um die Landumrisse der Vergangenheit so sicher festzulegen, wie es nötig wäre, um Übertragungsmöglichkeiten erörtern zu dürfen.

8. Proportionen.

Für die floristische Kennzeichnung eines Gebietes ist es wertvoll, zu wissen, welcher Anteil den einzelnen systematischen Rangstufen und Verbänden an der Flora zufällt. Denn dieses Verhältnis steht innig mit der Formenbildung und folglich auch mit dem Endemismus in Zusammenhang. Viele Gebiete sind daraufhin mit Sorgfalt untersucht worden, aber es ist dabei häufig unterblieben, jene Vorsicht zu üben, die auch hier vonnöten ist, wenn man vergleichbare Daten gewinnen will.

Aus derartigen Statistiken sei entnommen, daß es gibt

	Familien	Gattungen	Arten
in Mitteleuropa	120	800 (6,6)	3500 (29,2)
in Mittelschina	155	936 (6)	2900 (19)
in Westaustralien	98	618 (6)	3700 (38)
auf Tonga	79	202 (2,5)	290 (3,7)
auf Berguelen	14	18 (1,3)	21 (1,5)

Im allgemeinen erhellt aus solchen Aufnahmen, daß (besonders junge) Inseln eine sehr buntschedige Flora tragen, d. h. es gibt wenig Arten in der Gattung, wenig Gattungen in der Familie. Auch absolut ist übrigens auf solchen Inseln

die Zahl der Arten geringer als bei festländischen Stücken, die sonst nach geographischer Lage, in Ausdehnung, in Gliederung annähernd dieselben Verhältnisse bieten. Die relative Armut der Arten (im Vergleich zu Gattungen und Familien) wird im allgemeinen um so ausgeprägter, je weiter man sich vom Festland entfernt. Doch gibt es auch von dieser Regel gewisse Ausnahmen. Diese beruhen auf der Änderungsfähigkeit der Elemente, die auf den alten Inseln sich lange genug hat betätigen können. Solche besitzen deshalb sämtlich einige artenreiche Gattungen. Auf den Hawaii-Inseln beispielsweise entfällt fast die Hälfte der endemischen Arten auf die 40 endemischen Gattungen, und Gattung zu Art verhält sich dadurch wie 1:6.

Ein wesentliches Ding bei derartigen Erhebungen und Schätzungen ist die Rücksicht auf die ökologischen Umstände. Denn da bieten die einzelnen Formationen sehr ungleiche Verhältnisse. In allen Ländern ist die Wasserflora, sind die offenen hygrotischen (feuchten) Formationen viel ärmer an endemischen Arten, viel weniger ergiebig an formenreichen Gattungen, vielfach bedeutend heterogener zusammengesetzt als die Waldungen und die xerotischen (trocknen) Formationen.

Was man darüber in den pflanzengeographischen Schriften findet, ist mit Vorsicht zu gebrauchen, weil auch hier alles abhängt von dem systematischen Wertungsmaß. Nirgends ist es weniger angebracht, ohne eigene Arbeit zu kompilieren, als auf diesem Gebiete. Denn bei einer genau durchgearbeiteten Flora neigen die meisten Autoren zu einer engen Begrenzung der Spezies. Sie darf also nicht ohne Vorbehalt und nicht ohne weiteres mit einer anderen verglichen werden, die minder gut bekannt und in ihrer Gliederung noch wenig verstanden ist. Sonst ist eine widernatürliche Einzwängung der Tatsachen unausbleiblich. Vergleicht man also, wie es vielfach vorkommt, ohne sonstige Vorsicht europäische oder nordamerikanische Florenkataloge mit tropischen oder australen, so muß das natürlich zu schweren Irrtümern führen.

Man hat auch die systematische Gliederung der Pflanzenwelt untersucht, um die relative Bedeutung der einzelnen Gruppen, ihre Rolle im Bestande einer gewissen Flora festzustellen. Da wurde z. B. ermittelt, daß, je nach der prozentualen Menge der Arten, in den arktischen Ländern die herrschenden Familien sich in folgender Rangordnung aneinanderreihen: Cyperaceae, Gramineae, Cruciferae, Caryophyllaceae, Ranunculaceae, Saxifragaceae, Ericaceae, Compositae; daß in Japan die Compositae an die erste Stelle rücken, die Gramineae die zweite behalten, an dritter aber die Faunkräuter folgen. Daß diese mühsamen Berechnungen manche interessanten Ausblicke eröffnen, kann nicht geleugnet werden. Ebenso unzweifelhaft aber hat sich herausgestellt, daß sie vielfach zu leerem Schematismus führen. Die Zahlenwerte, die sich erhalten lassen, geben einen so trügerischen Boden, daß man ihn vielleicht besser gar nicht betritt. Die Umgrenzung der Sippen ist ja willkürlich; sie ist völlig Menschenwerk. Die Arbeit irgendeines Forschers entscheidet; oft bleibt sie als Tradition wirksam durch Generationen hindurch. Ferner aber ist die Gliederung einer Familie und deren Vielseitigkeit oft mehr von ihrem Alter und ihrem inneren Gefüge abhängig, als von geographischen Momenten. Während im Deutschen Reiche nur 10 Arten von Koniferen vorkommen, gibt es 54 Orchidazeen. Trotzdem kann niemand in Zweifel sein, wie unendlich überlegen die Koniferen sind, wenn die Rolle der Familien in Frage kommt. Also selbst bei streng kritischer Verarbeitung des Stoffes, wie wir ihn in Deutschland im großen und ganzen erreicht haben, versagt die statistische Methode, ein wirkliches Bild zu geben von der relativen Bedeutung der systematischen Gruppen in einem bestimmten Gebiete. Ofter wird jene Kritik noch gänzlich vermisst. Es hat also für die moderne Pflanzengeographie nur geringen Wert, derartige Ranglisten aufzustellen.

Abteilung II.

Ökologische Pflanzengeographie.

Die ökologische Pflanzengeographie¹⁾ betrachtet die Gewächse in ihrer Beziehung zu den gegenwärtig von außen auf sie einwirkenden Kräften, zu ihrer heutigen Umgebung. Sie untersucht die Einflüsse dieses Mediums auf Haushalt, Organisation und Physiognomie der einzelnen Elemente, ferner aber auch auf die sozialen Gebilde der Vegetation, welche in erster Linie physiologisch bedingt sind.

1. Einzelwirkung der exogenen Kräfte.

Das unbelebte Medium besteht aus Klima und Boden. Beide stellen sich als verwickelt zusammengesetzte Größen heraus, wenn es sich um ihre biologischen Wirkungen handelt, schwer auflösbar in die einzelnen Faktoren und schwer bestimmbar in genauen Maßeinheiten. Die klimatischen Momente treffen die Pflanze fast stets gemeinsam und üben ihre Effekte nie ohne starke gegenseitige Beeinflussung aus, auch vermögen sie sich sehr oft gegenseitig zu ersetzen. Um die obwaltenden Beziehungen überhaupt zu studieren, ist es jedoch notwendig, sie zunächst getrennt in Betracht zu ziehen und, auf physiologische Methoden gestützt, ihren Anteil an dem Gesamterfolg zu bestimmen zu suchen. Das Klima wäre darum aufzulösen in Wärme, Licht, Luft und Wasser. Diese Faktoren sind mehr oder minder durch Messung untersuchbar. Allerdings dürfen sie nicht nach den Vorschriften des Meteorologen ermittelt, sondern müssen dort gemessen werden, wo sie die Pflanze treffen, an deren „Standort“ also. In dieser Hinsicht sind neuerdings manche Fortschritte gemacht, aber es fehlt noch zu oft an länger dauernden Messungen, wie sie gute selbstregistrierende Apparate liefern würden.

¹⁾ Journal of Ecology, Cambridge; seit 1913.

Jeder Lebensvorgang einer Pflanze in seiner Abhängigkeit von diesen Faktoren läßt sich in einer Kurve anschaulich machen, die zwischen zwei Nullpunkten verläuft und an einer gewissen Stelle ihren Höhepunkt erreicht. Die Erfahrung lehrt, daß solche Kurven höchst verschieden aussehen bei den einzelnen Arten, auch bei ihnen selbst nichts Konstantes sind, sondern durch „Aklimatisation“ sich ändern können, und sogar bei ihren einzelnen Organen und Entwicklungszuständen sich keineswegs gleich verhalten.

a) Wärme.

Die Wärmekurven hängen eng zusammen mit der inneren Veranlagung der Gewächse und sind daher einstweilen einem tieferen Erfassen unzugänglich. Jeder weiß, daß viele fremde Pflanzen bei uns im Freien erfrieren. Man kennt tropische Arten, die schon bei zwei bis fünf Grad über Null getötet werden. Innerhalb einer einzigen Pflanzengruppe wechseln die Ansprüche der einzelnen Formen sehr erheblich, z. B. bei *Salix* oder *Senecio*. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß der Nullpunkt der Celsiusskala für zahlreiche Arten ein kritischer Punkt ist. Daß aber sehr viele Spezies auch bei Frost weiterleben, sehen wir an unserer heimischen Flora. In welchem Grade das Wärmemaß sinken kann, wird man daran ermeßen, daß die Gegend des ostsibirischen Kältepol bei Berchojanek mitten im Waldgebiet liegt und noch einige hundert höhere Pflanzen birgt. Viele Algen der polaren Meere gedeihen unter dem Nullpunkt. Alles in allem weiß man jetzt, daß an keinem Punkte der Erde die Temperatur so tief hinabsinkt, um irgendwelches Pflanzenleben an sich unmöglich zu machen. Das einzige, was in dieser Hinsicht absolute Pflanzenleere an gewissen Stellen erzeugt, das ist der Mangel genügend hoher Temperaturen. Dies Zurückbleiben der Kurven unter einer gewissen Minimalhöhe läßt das Pflanzenleben in den arktischen Regionen immer spärlicher werden, je weiter wir uns dem Pole nähern; es schafft in der Antarktis vegetations-

lose Strecken. Denn es ist zu beachten, daß die Kurve der möglichen Lebensstätigkeit nicht die gleiche ist wie die der tatsächlichen; ein Same z. B. mag viele Grade unter Null ertragen, aber er keimt erst bei $+5^{\circ}$. Wo immer jedoch eine gewisse höhere Wärme irgendwann eintritt, da gibt es auch vegetatives Leben. Darum ist selbst auf den höchsten Gipfeln unserer Alpen das Dasein von Pflanzen klimatisch noch möglich, wenn sonstige Hindernisse nicht vorhanden sind.

Ähnliche Erwägungen und Erfahrungen gelten, wenn wir den positiv extremen Punkt der Kurven ins Auge fassen. Dauernde beträchtliche Hitze wird ja nur wenigen Arten zuteil. Man hat in manchen heißen Quellen noch bei 80° gewisse Algen gefunden, an anderen Thermen umfängt der Dampf auch höhere Gewächse und steigert zeitweilig die sie umgebende Temperatur erheblich. In Steppen und Wüsten treffen die Vegetation mitunter gewaltige Wärmegrade, die sie freilich durch Verdunstung herabzusetzen vermag. Immerhin ist bekannt, daß in solchen Gegenden $60-70$ Grad in der Sonne nichts Ungewöhnliches sind, und daß zum wenigsten der Stammgrund, der Wurzelhals und auch die Samen diese Hitze aushalten müssen.

Der Gipfel der Kurve, der zwischen den Nullpunkten gelegen ist, das physiologische Optimum, stellt natürlich einen wissenschaftlichen Punkt dar, da er über das beste Gedeihen einer Art mitentscheidend wird. Zwar läßt er sich, wie auch die übrigen Werte, durch Gewöhnung bis zu gewissen Grenzen ändern — sonst wäre Akklimatisation ja nicht möglich —, im ganzen aber pflegen die dadurch erzielten Abwandlungen nicht groß zu sein. Häufig ist auch durch die Verschiedenartigkeit der Einzelkurven die Akklimatisation nur eine teilweise: eine Pflanze gedeiht zwar vegetativ noch gut, bringt es aber selten oder niemals zur Blüte. Dann ist sie natürlich sehr bald am Ende ihrer geographischen Verbreitungsfähigkeit.

Die eigentümliche Natur der Wärmekurven, ihre Vielseitigkeit und Empfindlichkeit läßt es sofort begreifen, warum die

Isothermenkarte keineswegs Orte mit gleicher oder auch nur ähnlicher Vegetation verbindet. Welche Gegensätze schon auf der nördlichen Halbkugel durch die 10°-Isotherme vereinigt werden, zeigt deutlich jede entsprechende Karte. Sie schneidet das nördliche Irland und trifft Odessa. Dort hält die Myrte im Freien aus, aber der Weinstock reift nirgends seine Frucht. Und in Südrußland verfüllt im Winter eine Schneedecke den Boden, während im Sommer die Melone völlig zur Reife gelangt. Die Extreme der Temperatur, der Gegensatz der höchsten und niedrigsten Wärme, sind eben durch ihre Beziehungen zu den physiologisch bedeutsamsten Kurven von viel tiefer einschneidender Wirkung. Darum erzielte schon A. von Humboldt einen besseren Ausdruck der Tatsachen, als er Linien zwischen den Orten zog, die gleiche Sommer- oder Winter-temperatur besitzen. Ein weiterer Fortschritt waren die von Dove konstruierten Monatsisothermen. Denn diese lassen in ihrem Verlauf den Gegensatz am schärfsten hervortreten, der zwischen mäßig abgestuften (wenig periodischen) und schroff wechselnden (stark periodischen) Klimaten, zwischen „Seeklima“ und „Kontinentklima“ besteht. Beide Formen sind für die Verbreitung der Pflanzen um so wichtiger, als sie sich meist durch gleichsinnige Ordnung der Niederschläge kennzeichnen: sie bilden zwei ganz verschiedene „Klimacharaktere“.

Der Zusammenhang mit den Niederschlägen macht auch die Beurteilung der Wärmewirkung auf die Pflanzenwelt des Hochgebirges, z. B. auf die Lage der Baumgrenze¹⁾ zu einer schwierigen Aufgabe. Nach klimatologischem Gesetz nimmt die Temperatur auf der ganzen Erde auf je 100 m ungefähr 0,6° ab. Es ist dieser Wert gewissen jahreszeitlichen Schwankungen ausgesetzt und unterliegt auch manchen örtlichen Ablenkungen. Doch kommt das für uns nicht in Betracht, weil er für die Vegetationsdecke überhaupt nur bedingte Bedeutung besitzt. Denn stets greift auch das Maß der Niederschläge ein. Erst

¹⁾ Brodmann-Ferosch, S., Baumgrenze und Klimacharakter. Zürich 1919.

von diesem Faktorenkomplex hängt die Gliederung der Vegetation nach der Höhe ab. Daher rührt es, daß die Vegetation an der trockenen Nordseite des Himalaja erst oberhalb 5000 m ihr Ende findet und über 1000 m höher liegt als an den südlichen regenreichen Hängen. Und ähnliche Verschiedenheiten beobachtet man allerorten unter solchen Umständen, oft sogar bei scheinbar nur geringen Unebenheiten des Reliefs.

Die Hochgebirgsflora lehrt übrigens auch besonders klar, daß das Maß der biologisch wirksamen Wärme durchaus nicht genau mit den Werten gegeben wird, die uns die Meteorologen übermitteln. Diese messen die Temperatur im Schatten etwa 3 m über der Oberfläche. Im Gebirge aber kann die untere Bodenschicht und eventuell der Vegetationsteppich selbst viel erheblicher die Wärme aufnehmen, als die Luftschicht in 3 m Höhe. Schneelagen und schneefreie Stellen sind sehr verschieden gestellt. Ein gleiches gilt für die arktischen Länder, wo überhaupt die Verschiedenheit der Wärmekapazität oft überraschende Eindrücke hervorruft.

Alle diese Erfahrungen lehren das eine, daß wir in den klimatologisch bestimmten Werten einen vielfach mangelhaften Ausdruck für die Wärmeverhältnisse einer Pflanze besitzen. Aus diesem Grunde versteht sich das Fiasco aller bisherigen Bemühungen, für die Einwirkung der Wärme auf die Vegetation einen numerischen Ausdruck zu finden. Es waren, wie wir jetzt wissen, widersinnige Versuche, etwas höchst Verwickeltes auf einfache Formeln zu bringen. Sie haben nur historische Bedeutung. Man addierte z. B. die Mittelwerte der Wärme sämtlicher Tage, die für die Entwicklung des Maises von Aussaat bis Samenreife nötig sind. Bei diesem einjährigen Gewächs ließ sich das noch durchführen, aber wenn es sich um ausdauernde Pflanzen handelte, so entstanden unüberwindliche Schwierigkeiten. Es war bei der Roheit der Methode und der gänzlichen Vernachlässigung sonstiger Faktoren natür-

lich ausgeschlossen, daß ihre Ergebnisse für die Pflanzengeographie jemals höheren Wert gewannen.

Im Zusammenhang mit ähnlichen Bestrebungen erwuchs jedoch ein fruchtbar gewordener Seitenzweig der Pflanzengeographie, die sog. Phänologie. Sie verzichtet auf eine willkürliche Trennung der äußeren Faktoren und beschränkt sich auf die Feststellung ihrer vereinten Wirkung, wie sie in der zeitlichen Ordnung des Pflanzenlebens zutage tritt. So unternimmt sie es, genau nach Art meteorologischer Beobachtungen das Erblühen der *Syringa*, das Ergrünen von *Fagus*, das Reifen von *Prunus domestica* u. dgl. auf eine Karte¹⁾ einzutragen, verbindet dann die als gleichzeitig erwiesenen Orte und erhält damit Linien gleichzeitiger Entwicklung (Isochronen). Durch vorsichtigen Vergleich mit klimatologischen Karten läßt sich das gewonnene Material in mannigfacher Weise für die Theorie verwerten. Es liegt also ein hoher Wert in solchen phänologischen Beobachtungen. Denn sie sind berufen, nach und nach die Kurven gewisser Lebensphasen der Pflanzen in ihrer Abhängigkeit von den Außenfaktoren beurteilen zu lassen, und damit für die Aufklärung der geographischen Verbreitung verwendbar zu werden.

b) Licht.

Mit dem Einfluß der Wärme und der Hydrometeore verglichen, ist die Bedeutung des Lichtes für die großen Züge der Pflanzengeographie von minderer Wichtigkeit. Freilich ist sie bis vor kurzem unterschätzt worden. Denn die gesamte organische Arbeitsleistung der Vegetation hängt ja unmittelbar vom Lichte ab, auch wird ihre ganze Struktur aufs nachhaltigste davon beeinflusst.

¹⁾ B. B. Thne, E., Phänologische Karte des Frühlingsseinzuges in Mitteleuropa. Petermanns Geogr. Mitt. 1905. Heft 5. Gotha.

Seine Rolle für die Verteilung der Gewächse ist räumlich unbegrenzt. Es ist wohl nirgends auf der Landoberfläche zu hell und nirgends zu dunkel, um Pflanzendasein zu ermöglichen. Denn auch an den Polen wird die Schwäche des Lichtes während des Winters ausgeglichen durch die Länge der Bestrahlung im Sommerhalbjahr. Der Erfolg dieses Ausgleichs läßt sich nach Warming z. B. daran ermessen, daß ihn die Wolkendecke erheblich zu beeinflussen scheint. Im Inneren der Fjorde Grönlands, wo die Nebel seltener und die Tage heiterer sind, sei die Pflanzendecke viel reicher entwickelt, als an der trüberen Küste, wo eine volle Lichtwirkung nicht zur Geltung gelangt. Wesentlichen Anteil nimmt das Licht an der physiognomischen Ausgestaltung der Vegetation. Es richtet das Laub, hilft es formen und gibt ihm seinen Farbenton; es ordnet oft die Verzweigung und hat einen mächtigen Einfluß auf die Erzeugung der Blüten. Die Blumenpracht der Hochalpen, die Massenhaftigkeit des Blumenflores in Ländern mit vorwiegend heiterem Himmel, wie Australien, Kalifornien oder Südafrika, verdient in diesem Zusammenhang besondere Erwähnung. Im Wasser der Seen und Meere entscheidet das Licht über Sein und Nichtsein pflanzlicher Bewohner, und auch für die Vegetation des Landes bildet es oft den ordnenden Faktor innerhalb der Bestände.

Um die Erkenntnis dieser Beziehung wissenschaftlich zu vertiefen, fehlte es lange Zeit an einer strengeren Methode zur Messung des Lichtes. Erst Wiesner¹⁾ ist es gelungen, auf Grund der Roscoe-Bunsenschen Methode gangbare Wege zu ermitteln, die einen großen Aufschwung der ökologischen Lichtmessung herbeigeführt haben. Roscoe-Bunsen messen die chemisch wirksamen Strahlen durch Vergleich der bewirkten Schwärzung von Silberchloridpapier mit einem bestimmten Normalpapier. Auf diesem Wege nun ermittelt Wiesner

¹⁾ Wiesner, Der Lichtgenuß der Pflanzen. 1907.

irgendwo das Gesamtlicht im Freien I. Er vergleicht damit das tatsächliche Licht eines Standortes i . Das Verhältnis $\frac{i}{I}$ ist der relative Lichtgenuß einer Pflanze an diesem Standort. So sei $\frac{i}{I} = \frac{0,252}{0,756} = \frac{1}{3}$: dann ist also der faktische relative Lichtgenuß $\frac{1}{3}$ des Gesamtlichtes. Dieser relative Lichtgenuß läßt sich nun mit der Norm vergleichen, die Roscoe-Bunsen = 1 setzen, wenn ihre Normalschwärze in einer Sekunde erreicht wird. Auf diese Weise kann man den absoluten Lichtgenuß der Orte berechnen und gewinnt damit vergleichbare Werte, — freilich nur für den chemisch wirksamen Teil des Lichtes.

Abgesehen von der hohen physiologischen und ökologischen Bedeutung dieser Messarbeit, hat Wiesner mit seinen Schülern auch für die Pflanzengeographie sehr bemerkenswerte Grundlagen geschaffen, indem er die Lichteigenschaften der verschiedenen Klimate aufdeckte. Es fand sich, daß mit Zunahme der geographischen Breite nicht nur der relative Lichtgenuß sich steigert, sondern auch der absolute. Es stellte sich auch heraus, daß verhältnismäßig in der Arktis die Lichtstärke schwach, aber recht gleichmäßig, in den Wüsten ziemlich gering ist. In den Tropen ergaben sich starke Schwankungen. Es zeigte sich, daß die häufige Bewölkung zur Zeit des höchsten Sonnenstandes die Lichtstärke dann herabsetzt. In den Niederungen wirkt das diffuse Licht bestimmend, im Hochgebirge dagegen fand Kübel das direkte Sonnenlicht relativ viel stärker am Gesamtlicht beteiligt als das diffuse. Unter Wasser gibt es z. B. im Bodensee bis zu 30—40 m autotrophe Algen. Die Grenzen des Lichtgenusses liegen bei den einzelnen Arten und Klassen der Pflanzen sehr verschieden. In den Tropen findet sich der letzte Grasanzug bei $\frac{1}{100}$ Lichtgenuß, in Mitteleuropa bei $\frac{1}{75}$. Aber Schizophyceen leben in Höhlen oder Gesteinspalten noch bei etwa $\frac{1}{2500}$.

c) Luft und Wind.

Chemisch übt die Luft der Atmosphäre auf die Verbreitung der Pflanzen, soviel wir wissen, keinerlei Einfluß aus. Dagegen ist die Zusammensetzung der im Boden eingeschlossenen oder im Wasser gelösten Luft auch geographisch von Bedeutung. Sogar in der Physiognomie kann sie zum Ausdruck kommen, indem z. B. die Sauerstoffarmut der Schlammböden oft Gegenreaktionen der Vegetation auslöst.

Einreisender wirken die Leistungen der bewegten Luft. Schon durch die rein mechanische Kraft vermag sie Schaden zu stiften oder gar zu zerstören. Das zeigt sich besonders deutlich an Vegetationen, die für gewöhnlich keinen übermäßigen Winden ausgesetzt sind, wenn sie von Stürmen betroffen werden. Die Zerknückung der Äste oder Stämme (Windbruch) ist die verderbliche Folge. Häufiger schädigt der Wind durch seine austrocknende Wirkung; Kihlmann¹⁾ hat diese seine Bedeutung gründlich besprochen. Es handelt sich dabei um eine teilweise Zerstörung der Pflanzengewebe. Der Wind entzieht größeren oder kleineren Zellengruppen das Wasser so schnell durch Verdunstung, daß keine Zeit zur ergänzenden Zuleitung bleibt; sie sterben den Trockentod und hinterlassen äußerlich einen fast wie verbrannt aussehenden Fleck. In großartigem Maßstabe vollzieht sich dies Geschieh bei den furchtbaren Orkanen, die gewisse Erdgebiete mehr oder minder regelmäßig heimzusuchen pflegen. So beobachtete Volkens bei einem Taifun auf den Karolinen, daß nach dem Unwetter das Laub der meisten Bäume völlig abgestorben an den Ästen hing, „dürr, verschrumpft, dunkelbraun, wie das Laub junger, in der Schonung stehender Eichen bei uns im Winter“.

Andersegeartete Folgen der Windwirkung sieht man in der einseitigen oder eigentümlichen Wuchsweise der von starken

¹⁾ Kihlmann, A. O., Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland. 1890.

und dauernden Winden betroffenen Pflanzengestalten. Auf der Windseite werden viele Knospen getötet oder an normaler Entfaltung gehindert, während das Wachstum auf der Leeseite entsprechend gefördert ist. So neigt sich das wachsende Individuum oder ein ganzer Bestand sozusagen von dem Winde ab: der vorherrschende Wind einer Gegend wird durch die Erscheinung der Pflanzenwelt geradezu „abgebildet“. Sand, Schnee oder Salz können schleifend die Folgen noch verstärken. Gedrückter oder zwerziger Wuchs, Verringerung der transpirierenden Fläche und sonstige auf die Verdunstung wirkende Einrichtungen sind daher an Plateaurändern, auf Klüften und Gipfeln, am Meeresstrande und in frei ausgesetzten großen Flachländern, namentlich aber auf kleineren Inseln, unter dem Einfluß des Windes ausgeprägte Eigentümlichkeiten, welche dort die gesamte Vegetation mehr oder minder aufzuweisen pflegt. Oft hängt dort das Bestehen einer Pflanze und ihre Rolle in der Vegetation davon ab, wieweit sie heftigen Wind verträgt.

Die hohe Bedeutung der Winde als Träger großer klimatischer Wirkungen, der Passate, Monsune, Wüstenwinde, Föhnwinde beruht auf ihrem Feuchtigkeitsgehalt; sie bedarf deshalb hier nur kurzer Erwähnung.

Dagegen muß auf die mechanische Rolle der bewegten Luft bei der Verbreitung der Pflanzen hingewiesen werden, indem sie den Pollen fortführt und Früchte und Samen befördern kann. Ihre Tätigkeit als Pollenträgerin ist so weitgreifend, daß man eine große Anzahl der Angiospermen geradezu als „Windblütler“ oder als „anemogam“ bezeichnet, weil ihre Blüten darauf eingerichtet sind, von dem Winde bestäubt zu werden. In pflanzengeographischer Hinsicht ist ein Vorwiegen dieser „anemogamen“ Arten über die von Insekten bestäubten an stark dem Wind ausgesetzten Örtlichkeiten, z. B. kleinen Inseln, wahrgenommen worden. Doch ist das augenscheinlich eine mittelbare Folge der starken

Luftbewegung, indem sie Insektenarmut veranlaßt und somit nur auf einem Umweg in das Verhältnis der Blütenformen eingreift.

Oft behandelt in der Literatur ist die Frage, wieweit der Wind als Transportmittel für Früchte und Samen in Frage kommt. Viele Gewächse haben leichtgeflügelte oder -befiederte Samen, die Kompositen sind durch ihre meist mit Federkrone gezierte Frucht bekannt; es läßt sich erwarten, daß der Wind imstande ist, solche leichtbeweglichen Gebilde an günstige Plätze zu bringen. Auch die Fähigkeit, Sporen von niederen Kryptogamen oder Farnarten und die staubleichten Samen mancher Blütenpflanzen (z. B. der Orchideen) weiterzutragen, wird ihm niemand abstreiten wollen. Zweifel bestehen nur über den Umfang seiner Leistungen in dieser Hinsicht. Kerner z. B. meinte, daß er nur auf kurze Entfernungen wirke. Das genügt ja auch in der Regel; es handelt sich vorerst darum, die Samen aus dem Bereich der Mutterpflanze wegzuführen, um dem jungen Keimling Raum für seine Entwicklung zu schaffen. Andere Autoren, wie neuerdings Vogler¹⁾, wollen dagegen den Windströmen eine größere Wirkungssphäre für die Verbreitung zuschreiben. Namentlich sind die stärkeren Bewegungen der höheren Luftschichten in den Tropen von Beccari und später Engler mehrfach zur Erklärung pflanzengeographischer Vorkommnisse herangezogen worden. Über weitergehende Erfolge konnte Treub nach eigener Wahrnehmung berichten, als er auf der durch den Ausbruch von 1883 entstandenen Insel Krakatau nach Jahren die dort eingetroffene Flora studierte: die ersten Ansiedler waren sämtlich Farne, die dem vom nächsten Lande etwa 30 Kilometer entfernten jungen Eiland wohl wesentlich durch Luftströmungen zugeführt worden waren. Daß der Phantasie ein großer Spielraum bleibt, auch beträchtlichere Entfernungen auf diese Weise

¹⁾ Vogler, B., Über die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen. In „Flora“ 1901.

überbrückt zu sehen, bedarf keiner Erwähnung und bestätigt sich in der Literatur.

d) Wasser.

Das Wasser entscheidet in der Pflanzenwelt am mächtigsten über die Daseinsmöglichkeit des Organismus. Es prägt ihm seine Gestaltung auf und ist der wesentlichste Faktor, der ihm seinen Wohnplatz auf der Erde anweist und abgrenzt. So hängt also von dem Wasser zum größten Teile die Tracht der Gewächse ab und damit das Aussehen der Bestände, ja die Physiognomie ganzer Floren. Aber es gibt auch unendlich oft den Ausschlag über die Bedeutung einer Art innerhalb des Verbandes, über ihre Ausbreitungsfähigkeit in einem Gebiete und damit für den Verlauf ihrer natürlichen Verbreitungsgrenze.

Von den Formen, in der das Wasser auf der Erde zu Gebote steht, ist natürlich weitaus am meisten bedeutsam der Regen oder Schnee, wenn er geschmolzen. Er liefert das Betriebswasser des pflanzlichen Daseins, meist auch einen wichtigen Anteil seiner Nahrung. Tau ist, allgemein gesprochen, von geringerer Wirkung, darf aber unter besonderen Umständen nicht unterschätzt werden. In Steppengebieten sind gewisse epiphytische Flechten auf Tau angewiesen. In anderen trockenen Gegenden sind Nebel die vornehmlich Form, in der das Wasser sich bietet. Das gilt z. B. für die Namibwüste Südwestafrikas, von deren Vegetation ein Teil nur dem Nebel zu danken ist, welcher von dem kalten Meere gegen das Land hin aufsteigt.

Die Bestimmung des einer Pflanze, einer Vegetationsformation, einer ganzen Flora verfügbaren Wasservorrats ist viel verwickelter, als es zunächst aussieht. Denn es handelt sich ja natürlich nicht um die absoluten Größen der Einnahme und Ausgabe, sondern um die Bilanz. Eine Pflanze braucht nicht viel einzunehmen, wenn bei großer Feuchtigkeit der Luft ihr keine bedeutenden Unkosten durch Transpiration erwachsen.

Andererseits kann sie selbst in trockener Luft erhebliche Ausgaben sich leisten, solange ihr ein genügender Reservenvorrat bleibt. Es hängt also die Wasserökonomie ab von Absorption und Transpiration, und zwar dem Verhältnis zwischen beiden. Die Absorption ist gebunden an die Kraft der Pflanze, das im Boden befindliche Wasser sich nutzbar zu machen; in dieser Beziehung besitzen die einzelnen Arten sowohl wie die verschiedenen Böden sehr ungleichartige Eigenschaften: die Absorption wird also nicht allein an die Regenmenge und Bewässerung geknüpft, sondern sie gerät in Abhängigkeit von edaphischen und konstitutionellen Eigentümlichkeiten. Als Gegenkraft der Absorption wirkt die Transpiration in ebenso verwickelter Form und mannigfacher Bedingtheit. Sie ist stark beeinflusst von der relativen Feuchtigkeit der umgebenden Luft, von der herrschenden Wärme, aber sie erweist sich als eine auch physiologisch recht erheblich mitbestimmte Erscheinung. Damit steht die Beurteilung der Wasserökonomie vor einer keineswegs einfachen Aufgabe. Denn die meteorologisch gemessenen Werte gestatten wohl eine gewisse allgemein zutreffende Schätzung, sie lassen aber sehr häufig im Stich, wenn es sich um eingehendere Erkenntnis handelt. Das Bestreben, exakte Methoden für die Feststellung der mitwirkenden Faktoren zu gewinnen, hat besonders in Amerika zu mannigfachen Vorschlägen und Versuchen geführt, doch bleibt dem weiteren Ausbau dieser physiologischen Grundlegung der Probleme noch ein ausgedehntes Feld offen.

Die Bedeutung der Wasserökonomie für die Pflanzen im einzelnen wie in ihrer sozialen Vereinigung ist so ausgeprägt, daß man sie jetzt der ökologischen Hauptgruppierung der Vegetationsformen zugrunde zu legen pflegt. Man unterscheidet nach dem Zustande dieser Ökonomie in abgestufter Folge die Hydatophyten, Hygrophyten, Mesophyten und Xerophyten.

Die Hydatophyten (Wasserpflanzen) bilden einen extremen Spezialfall. Die ganze Körperoberfläche wird zum Absorptionsorgan. Dieser Leistung zuliebe dehnt sie sich in die

Weite und entfaltet sich so stark wie möglich. Die Langle der Meere bilden riesige Platten oder sie sind aufgelöst in ein spitzenfeines Zweigwerk. Im Süßwasser folgt die Vegetation den gleichen Prinzipien. Auch dort herrschen große dünne oder fein zerteilte Spreiten vor, die unter dem Wasserspiegel oder auf der Oberfläche liegen.

Sobald das Land betreten ist, vollzieht sich ein gründlicher Umschwung durch die notwendig werdende Abgabe von Wasser. Aber dieser Umschwung geht nicht so allgemein, so plötzlich, so übergangslos vor sich, wie man wohl denken möchte. Viele Kryptogamen, die an feuchtes Substrat gedrückt gedeihen, leben noch halb wie Hydatophyten. Die zarthäutigen Hymenophyllazeen gleichen in dem durchsichtigen Gewebe ihres oft fein zerteilten Laubes in vielem noch den Wasserpflanzen.

Auch höhere Pflanzen des Landes erinnern unter entsprechenden Umständen noch in gewissen Zügen an die Hydatophyten. In den feuchten Erdgebieten, wo häufige und starke Niederschläge den Boden dauernd durchtränkt halten und gleichzeitig hohe Luftfeuchtigkeit andauert, sind diese „Hygrophyten“ am zahlreichsten und am besten ausgebildet. Möglichste Vergrößerung des dünnen Laubes oder Auflösung des Blattes in zahlreiche Abschnitte verleiht ihnen bezeichnende Tracht. Das sind die Charakterpflanzen der sumpfigen Gründe in dem Äquatorialgürtel: die Musazeen, die zartblättrigen Arazeen, die gewaltigen Spreiten der Waldfarne. Ja, man hat gemeint, daß diese Hygrophyten unter Umständen sogar unter einer Überfülle von Feuchtigkeit litten und besondere Vorkehrungen trafen, um sich des überschüssigen Wassers zu entledigen. Haberlandt hat dahin wirkende wasserabscheidende Einrichtungen („Hydathoden“) bei einer Anzahl von Hygrophyten aufgefunden und ihre Wirkung beobachtet. Die Ausziehung des Blattes in eine abgesetzte, oft lang vorgezogene Spitze, wie sie bei manchen Hygrophyten vorkommt, ist gleichfalls in Verbindung mit der Wasserökonomie gebracht worden.

Jungner sah darin eine „Träufelspitze“, die durch schnelle Ableitung des häufigen Regenwassers für die Aufrechterhaltung der nötigen Transpiration Sorge. Es ist eine Vermutung, gegen die mehrere Bedenken vorliegen, und die man besser einstweilen ablehnt.

Einen mittleren Stand des Wasserverkehrs weisen die Mesophyten auf. Die Größe der Spreiten nimmt ab, die flächenfördernde Gliederung vermindert sich. Selbstverständlich sind sie mit den Nachbarclassen durch völlig allmähliche Übergänge verbunden.

Eine stärkere Erschwerung oder Beschränkung der Wasserökonomie führt zu den Xerophyten¹⁾. Der Wasserverkehr hält sich bei ihnen durch Sicherung der Absorption oder durch Einschränkung des Verbrauches in dem gebotenen Rahmen, wobei eine Minderung der vegetativen Leistung die unvermeidliche Folge wird. Eine Sonderstellung nehmen die sog. „Sukkulente“ ein. Geringe Oberflächen-Entwicklung, Speicherung des Wassers und sparsamer Gaswechsel kennzeichnen diese bizarren Gewächse. Ihre Wurzeln bleiben dicht unter der Oberfläche; sie vermögen damit selbst leichte Regenfälle auszunützen, die Flüssigkeit in sich aufzunehmen und in einzelnen Zellen oder ganzen Geweben mit erstaunlicher Zähigkeit festzuhalten. Als dickgeschwollene, nicht selten säulenförmige oder kugelige Pflanzenkörper bilden sie mit ihren festen glatten Häuten, der starren Form der Gestaltung bekanntlich höchst wirksame Züge im Landschaftsbild. Geographisch ist ihre Bedeutung streckenweise unerreicht von anderen Pflanzen. Im trockneren Amerika bezeichnen die Kakteen in dieser Wachstumsform weite Gebiete. In Afrika verbindet sich mit ihr eine größere systematische Vielfältigkeit. Euphorbia-Arten von ungefüger Kandelaberform, Aloë mit fast metallisch starren Blättern, dazu eine Menge kleinerer, aber nicht minder abenteuerlicher Gestalten setzen das Heer der afrikanischen Sukku-

¹⁾ Vgl. Bolkenß, G., Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. 1887.

lenten zusammen. Auffallenderweise hat Australien in seinen heißen Wüsten diesem Reichtum nichts zur Seite zu stellen. Nur die Chenopodiaceae mit ihrem fleischigen Laube treten dort in einer Fülle von Formen zutage; aber das ist nichts Auszeichnendes, denn auch die Trockengebiete von Asien und Nordamerika sind wohlbesetzt mit ähnlichen Pflanzen.

Die Mehrzahl der Xerophyten verzichtet auf Speicherung. Aber die Absorption wird gefördert durch hohe Saugkraft der Zellen, oder sie wird gesichert durch ein besonders weitreichendes Wurzelsystem: man kennt Wüstenpflanzen, deren Wurzeln bis zu 20 und 30 m tief hinabsteigen. Andere Xerophyten sind gegen Rückgang des Wassergehaltes in ihrem Körper überraschend unempfindlich, sie sind „dürre-resistent“, wie man sich ausdrückt. Sehr verschieden ist das Ausmaß ihrer Verdunstung, aber was man darüber ermittelt hat, ermöglicht noch keine befriedigenden Schlüsse. Sehr allgemein zeigt sich bei ihnen eine Hemmung des Wachstums, auffällig ist besonders die Minderung der Blattflächen bei den Xerophyten. Sie werden nadelförmig, eingerollt, zylindrisch, schuppenförmig. Ganze Länder sind beherrscht von kleinlaubiger Vegetation; namentlich die Gebiete mäßiger Winterniederschläge in den Mittelmeerländern, in Südafrika und Südaustralien haben unzählige Arten dieser Wuchsform. Nur ein Sonderfall der gleichen Erscheinung ist das völlige Schwinden der Blätter, welches mit interessanten Ausgleicherscheinungen verbunden zu sein pflegt. Solche blattlose Gewächse mit assimilierenden Zweigen finden sich in vielen Trockengebieten.

Die Xerophyten prägen auch im feineren Bau ihrer inneren Gewebe und in der Ausstattung der Haut sehr deutliche Beziehungen zu dem Medium ihres Daseins aus. Manche davon, wie die stark entwickelten Leitbahnen, wie der Bau der Wandungen und der Spaltöffnungen, sind äußerlich nur wenig wirkungsvoll, andere aber werden physiognomisch von beträchtlichem Effekt. Namentlich gewinnen Haarbildungen bei zahl-

reichen Xerophyten eine große Bedeutung, sei es als Drüsen, deren Ausscheidung das Laub wie mit einem Lack überzieht, sei es als ein hellfarbener Überzug, der die Dichte starken Filzes annehmen kann. Schon in Deutschland gewahrt man an trockenen Stellen mancherlei behaarte Gewächse. In den Alpen mehren sie sich auf Geröll und an trockenen Hängen, besonders in südlicher Lage; Edelraute und Edelweiß verdanken dem silbernen Haarüberzug ihren Ruf. Die Länder ums Mittelmeer sind im Hochsommer durch nichts besser bezeichnet, als durch die Fülle grauwolliger und weißfilziger Pflanzengestalten allerorten. Jedes der übrigen Xerophyten erzeugenden Länder hat Beispiele gleicher Art, so die Hochgebirge Südamerikas, die Geröllhänge der neuseeländischen Alpen, die Savannen Afrikas usw.

Die vier Gruppen der Pflanzen nach dem Stande ihrer Wasserökonomie gestatten bei sachgemäßer Fassung der Begriffe einen genügenden Überblick. Die Einordnung eines bestimmten Falles aber bereitet mitunter Schwierigkeiten. Eine häufige Ursache solcher Unsicherheit liegt darin, daß infolge der Periodizität vieler Klimate die Wasserökonomie gleichfalls periodischem Wechsel unterworfen ist. Schimper hat für die extremen dieser Vorkommnisse die besondere Klasse der „Tropophyten“ geschaffen. Darin brachte er Pflanzen unter, deren Dasein in einem periodischen Wechsel (τρόπος) abläuft. Charakteristische Vertreter dieser großen Gruppe bilden die laubwerfenden Bäume und die einjährigen Pflanzen. Beide verbringen den ungünstigen Teil des Jahres in ruhendem oder wenigstens stark eingeschränktem Zustande: die einjährigen in der Form des Samens, jene blattwerfenden Gehölze unter Stillstand der Assimilationsarbeit. Es kann das völlige Aufhören der atmosphärischen Niederschläge sein, welches die Vegetationsruhe erzwingt: so ist es häufig in wärmeren Gebieten der Erde. Oder es wirkt, wie in unserem Winter, der Mangel der Wärme. Beide Fälle sind jedoch durch zahlreiche Übergangsstufen mit den übrigen Klassen verbunden;

es empfiehlt sich, sie vorläufig unter die Mesophyten einzureihen.

Für die räumliche Anordnung der Vegetation spielen die Feuchtigkeitsverhältnisse gleichfalls eine beträchtliche Rolle im großen wie im kleinen. Ihre Wirkungen sind wahrnehmbar in den großen Zügen der Pflanzenverteilung auf der Erde, wie in der Gliederung eines jeden Stückes Pflanzendecke von beschränktem Umfang. Oft wirkt in schwer trennbarer Verbindung damit auch die Wärme, und der gemeinsame Einfluß von beiden richtet über Form und Verbreitung der Vegetation. De Candolle ordnet die ganze Pflanzenwelt in Klassen je nach ihrem Bedürfnis nach Wärme und Feuchtigkeit, heute aber ist man geneigt, der Wasserökonomie die umfassendere Bedeutung zuzuschreiben.

Im großen bilden die Waldgürtel auf beiden Seiten der Wendekreise, der äquatoriale Waldgürtel und die Gürtel der Steppen und Wüsten dazwischen einen Ausdruck der Niederschlagsverhältnisse. Jedes einzelne Land verrät in gleicher Weise ihre Wirkung. Schon in dem klimatisch so langsam und allmählich abgestuften Flachland von Norddeutschland liegt sie unverkennbar offen, wenn man die Heidelandschaft des Nordwestens den kieferreichen Gegenden des Ostens gegenüberstellt. Wunderbar geschärft erscheint in der Schweiz der Gegensatz zwischen der erhitzten trockenen Talfurche des Wallis mit seiner an Sommerdürre gewöhnten Vegetation und dem feuchten Seengebiet jenseits der Berge¹⁾, das auch im Hochsommer im üppigsten Grün prangt, wo aus allen Felsenritzen zarte Pflanzen lugen, wo weiches, großes Laub die Bäume schmückt und viele Schlinggewächse sich zwischen dem Geäst hindurchdrängen.

In jeder Pflanzengemeinde macht die Verteilung der Feuchtigkeit ihre Rolle geltend, schon im engen Rahmen eines kleinen Bestandes. Da halten sich dicht am Boden, wo es

¹⁾ Christ, G., Das Pflanzenleben der Schweiz. 1870.

ruhiger und feuchter ist, andere Gewächse auf, als einen Meter höher. Das Pflanzenkleid der Wiese ändert sich, je tiefer sich ihr Boden senkt. Im Moore tragen kleine Rinnen unter dem Einfluß des strömenden Wassers eine kräftigere Vegetation als die höheren Kuppen. Der Gegensatz von Schlucht und freiem Hang oder gar ausgefekter Höhe ist auf der ganzen Erde eine sprechende Wirkung der Feuchtigkeit. Die Nähe des Grundwassers schafft die Oasen in den vegetationsarmen Wüsten. Die großen Grasflächen Afrikas und Amerikas sind durchsezt von Rinnen näheren Wassers, die ein Urwaldsaum begleitet, und die wie dunkelgrüne Adern die lichtüberflutete Fläche des Graslandes durchziehen. Der untere Dranje fließt durch eine nahezu niederschlagslose Wüste mit kümmerlichsten Xerophyten, aber seine Ufer sind umsäumt von grünenden Bäumen und Sträuchern, die er mit seinen allzeit reichlichen Wassermengen ernährt.

Auch zeitlich wechselnde Bilder sind vom Wasser bedingt. Fällt in der Wüste einmal reichlicher Regen, so ergrünt die Krauttrift dort, wo gewöhnlich kahler Lehm ist. Tritt ein Strom über die Ufer, so bedecken Sumpfpflanzen Gelände, die sonst Wiese tragen.

Eine Nebenleistung des Wassers, seine mechanische Kraft, macht bei der Ausbreitung der Gewächse sich stellenweise bemerkbar. Die Strömung bringt Samen vom Oberlauf der Gewässer talabwärts. Gebirgspflanzen des Harzes gehen mit den Bächen hinab bis in die Ebene. Die Alpenflüsse bringen subalpine Bewohner der Berge oft zahlreich ins Flachland. Auffällig wirken auch die regelmäßig austretenden Tropenströme, wie der Nil, der mit seinen Fluten tropische Unkräuter in die mediterrane Niederung von Unterägypten führt.

Wesentlich ein gleiches liegt in dem Eingreifen der Meeresströmungen vor, die für die räumliche Ausdehnung der Areale bedeutsam werden. Schon Linné hatte an dem Strande Norwegens tropisch-amerikanische Samen aufgesammelt und

den Golfstrom dafür verantwortlich gemacht. Neuerdings sind solche Beobachtungen viel zahlreicher angestellt und namentlich von Schimper umfassend verwertet worden. Dieser Forscher wies auf die mannigfachen Einrichtungen an Früchten und Samen hin, welche das spezifische Gewicht dieser Gebilde erleichtern und bei strandbewohnenden Arten besonders vollkommen ausgebildet scheinen. Die angespülte Drift an der Südküste Javas lieferte ihm Früchte und Samen, die unzweifelhaft aus einiger Ferne stammten, manche trugen außen auch die Spuren langer Reise durch die Fluten, aber fast alle zeigten unversehrte Kerne und waren bereit zur Keimung, wo immer sich günstige Bedingungen dazu fanden.

e) Boden („edaphische Faktoren“).

Sind Licht, Wärme und Wasserökonomie die Momente, welche die Verteilung, Verbreitung und Bergesellschaftung der Pflanzen in ihren großen Zügen regeln, so hängt die Anordnung im kleinen mehr von den Bodenverhältnissen, den „edaphischen Faktoren“, ab. Auch über den Boden glaubte man früher viel leichter sich unterrichten zu können. Gegenwärtig kennen wir die Schwierigkeit vieler physikalischer und chemischer Fragen¹⁾, die bei der Untersuchung der Böden sich aufrollen, und wissen ferner, welche innige wechselseitige Beziehungen bestehen zwischen dem Boden, seiner vegetabilischen Decke und den Kleinorganismen, die in ihm leben.

Zwar hat sich auch erwiesen, daß die Bodenbildung klimatisch bedingt ist, jedes Klima also seinen bezeichnenden Bodentypus schafft, aber wie weit sich dieser Zusammenhang im Wesen der Vegetationsgebiete widerspiegelt, ist bisher nicht erkundet.

Pflanzen vermögen durch ihre mechanischen und chemischen Kräfte die Gesteine anzugreifen und ihre Verwitterung in die

¹⁾ K a m a n n, G., Bodenkunde. 1911; Bodenbildung und Bodeneinteilung. 1918.
— S i l g a r d, E. W., Soils. 1914.

Wege zu leiten. Das ist die Art, wie winzige Kryptogamen die ersten Zersetzungsercheinungen hervorrufen. Die meisten Gewächse allerdings siedeln sich erst auf stärker verändertem Boden an. Sie nutzen den Boden nach Maßgabe seines Gehaltes an festen Stoffen, an Wasser und an Luft, ferner seiner Wärme.

Bei den festen Stoffen ist wichtig ihre chemische Natur und der Grad ihrer Zersetzbarkeit: die einen zerfallen rasch in „Erde“ (sind „eugeogen“), die anderen zersetzen sich langsam (sind „dyseogen“). Ferner ist wesentlich die Größe des Kornes, vom großen Block über Geröll, Kies, Sand bis zu den feinsten Partikeln im Ton: je kleiner das Korn, um so enger die Poren, um so geringer die Durchlüftung, um so höher meist der mögliche Wassergehalt. Dieser Wassergehalt aber ist oft von entscheidender Bedeutung. Im Einzelfalle kann er durchaus nicht leicht beurteilt oder gemessen werden, weil eine größere Anzahl von Faktoren beteiligt ist, das schließlich Verfügbare zu bestimmen. So werden die Niederschläge von den einzelnen Böden in sehr ungleicher Weise aufgenommen und festgehalten. Von Ton läuft das Wasser oft ab, ehe es noch hat eindringen können; in Sand sinkt es mit großer Schnelligkeit ein und laugt ihn dabei aus. Der Wassergehalt wird mittelbar wichtig auch durch seinen ausgleichenden Einfluß auf die Wärme des Bodens. Masse Böden sind schwer erwärmbar, behalten aber ihre Temperatur besser als Sand oder Kalk. Das hat z. B. für die Entwicklung der Vegetation nach kalten Jahreszeiten einen weitreichenden Einfluß. Die Bodenwärme schwankt ferner nach dem Einfall der Sonne, nach der Porosität, nach der Färbung, nach dem Wesen der Bodendecke. Man hat gemessen, daß bei 25° Lufttemperatur ein weißer Boden auf 43°, ein schwarzer auf 51° sich erwärmte.

Es ist einleuchtend, daß alle die erwähnten Seiten des Bodenproblems noch verwickelter werden durch die Ungleichheit der Schichten. Flachgründige Böden wirken völlig anders

als tiefgründige, gleichartige Oberschichten werden tatsächlich in ihren Eigenschaften durchaus verschieden, wenn die Unterschichten ungleich sind. Überhaupt stellt der Naturboden oft in vertikaler sowohl wie in horizontaler Richtung ein mannigfaltiges und ständig sich verschiebendes Mosaik dar von sehr kleinen chemisch und physikalisch verschiedenen Parzellen, deren jede ein besonderes Medium für die Pflanzendecke bedeutet¹⁾.

Die Eigenschaften der Böden werden noch mannigfaltiger durch den Einfluß der lebenden oder abgestorbenen Organismen. Wichtig davon ist vor allem der Gehalt und die Wirkung von „humosen“ Stoffen. Humus ist der Sammelname für sehr mannigfaltige, bis jetzt erst ungenügend aufgeklärte Produkte, die bei der unvollständigen Zersetzung organischer Stoffe entstehen und deren Bildung auf das Wirken der Bakterien und Pilze, sowie der Kleintiere des Bodens zurückgeht. Humusstoffe verändern die Eigenschaften der Böden stark auch in physikalischer Hinsicht und üben auf die edaphische Bedingtheit der Pflanzen daher einen sehr wesentlichen Einfluß. Die entstehenden Humusböden sind je nach den beteiligten organogenen Stoffen und nach dem Grade der Zersetzung sehr verschiedenartig. Es entsteht Torfboden in kühleren Gegenden bei Anhäufung von Kohlenstoff, wenn Sauerstoff abgeschlossen wird, unter Abscheidung von freien Humus Säuren; er hat von allen Böden die größte Aufnahmefähigkeit für Wasser und gehört daher zu den kalten Böden. Von gleichfalls saurer Reaktion ist der Rohhumus, dessen Entstehen man eine „Torfbildung auf dem Trocknen“ genannt hat. Die in ihm enthaltenen Humus Säuren gelangen durch die Niederschläge in die tiefer liegenden Bodenschichten und rufen dort oft eingreifende Veränderungen hervor. Auf solchen Vorgängen beruht z. B. die Bildung von Bleichsand und Ortstein, welche für die Pflanzendecke schädliche Folgen nach sich zieht. Der gewöhnliche Humusboden ist im Gegensatz zu den

¹⁾ Kraus, G., Boden und Klima auf kleinstem Raum. Gena 1911.

genannten Formen milde und weist neutrale oder alkalische Reaktion auf. Er besitzt viele Eigenschaften physikalischer und chemischer Natur, die ihn sehr förderlich für die Ernährung der Pflanzen werden lassen. Es ist verständlich, daß wohl die Mehrzahl der Gewächse einen gewissen Humusgehalt des Bodens verlangt, freilich in recht ungleichem Maße. Übrigens sind Wärme, Licht und Sauerstoff den Humusstoffen feindlich, da sie sie bald chemisch zersetzen. Die kühlen und schattigen Gegenden pflegen daher reicher an Humus zu sein, als die heißen und starkem Lichte ausgesetzten.

Das Zusammengreifen der lebenden und verwesenden Organismenwelt mit den anorganischen Stoffen führt zu einem so komplizierten Chemismus, daß die wissenschaftliche Erkenntnis dieser wichtigen Beziehungen einstweilen noch recht unbefriedigend ist. Bei solcher Lage der Dinge hat es eigentlich eine minder große Wichtigkeit, zu wissen, ob und wie einzelne bestimmte Stoffe auf die Vegetation einwirken. Andererseits sind derartige Einflüsse z. T. sehr deutlich der äußeren Wahrnehmung zugänglich. Ihre Erörterung hat infolgedessen seit langer Zeit einen breiten Raum in der Wissenschaft eingenommen. Besonders die Wirkungen von Chlornatrium und Kalziumkarbonat haben ausgedehnte Untersuchungen und erhitzte Polemiken veranlaßt, da sich die allgemeine Frage daran knüpfte, ob an den edaphischen Wirkungen die chemischen oder die physikalischen Eigenschaften der Böden größeren Anteil hätten.

Wo immer ein Boden Anhäufung von Chloriden, Sulfaten oder Soda nachweisen läßt, trägt er eine bestimmte, auffallend gestaltete und charakteristisch zusammengesetzte Vegetation. Die dort wachsenden Pflanzen heißen *Halophyten*, da ihr Gewöhntsein an Salze gewissermaßen den Grundzug ihres ökologischen Wesens ausmacht, und da sie dadurch in Gegensatz treten zu der großen Mehrheit der übrigen Pflanzen, welche in solchen Salzböden nicht gedeihen können. Viele

Halophyten sind charakterisiert durch Sukkulenz ihres Körpers. In zahlreichen Fällen sind hohe Saugkräfte ihrer Zellen festgestellt, die sich übrigens auf stark wechselnde Konzentration leicht einzustellen vermögen. Die Erklärung dieser Tatsachen ist öfters versucht, aber bis heute nicht gelungen. Offenbar liegt sie tief im konstitutionellen Chemismus des Stoffwechsels dieser Gewächse begründet; wenigstens ist die allgemeine Neigung zu halotischer Lebensweise in gewissen systematischen Gruppen (Chenopodiaceae, Plumbaginaceae) ein Hinweis darauf. Pflanzengeographisch ist daher die Wirkung der Salze recht bedeutend, im großen wie im einzelnen. Die Wüsten und Steppen besitzen Halophytenflora an vielen Stellen, bei uns gibt es außer den Strandgewächsen auch an den Salzstellen des Binnenlandes eine größere Anzahl von Salzpflanzen, und selbst räumlich ganz beschränkte Plätze, die chloridhaltigen Boden haben, lassen sich an ihrer Pflanzendecke erkennen; Ascherson hat dies z. B. in der Mark Brandenburg nachgewiesen.

So hat über die Rolle des Chlornatriums und der Sulfate als chemisch wirkenden Verbreitungsfaktors niemals eine Meinungsverschiedenheit aufkommen können. Dagegen hat die Rolle des Kalziumcarbonats eine Trennung der Ansichten veranlaßt, in deren Erörterung viele Probleme weiteren Umfangs hineingezogen worden sind. In den Alpen Mitteleuropas wies Unger 1836 zuerst auf die floristische Gegensätzlichkeit zwischen dem Urgebirge und den Kalkalpen hin. Er prüfte die gesamte Flora seines Untersuchungsgebietes bei Rißbüchel in Tirol auf ihr edaphisches Verhalten und schied sie danach in mehrere Klassen. Er traf „bodenbauge“ Pflanzen, die zwischen Urgebirge und Kalk keinen Unterschied zu machen schienen; er bemerkte „bodenholde“, die eines der beiden Gesteine bevorzugten, und endlich fand er „bodenstete“, die unter allen Umständen nur auf der einen Unterlage wuchsen. Da es in Europa an Gebieten ähnlicher Gegensätze nicht mangelt,

so wurden bald darauf andere Forscher auf ähnliche Erscheinungen aufmerksam und sahen sich zu ähnlichen Ergebnissen geführt. Der Muschelkalk und der Buntsandstein in der Trias, der Bechstein und das Rotliegende, der Jurakalk und die umliegenden Kieselböden, alle wiesen auf dieselben Beziehungen der Flora zu ihrem Untergrunde. Es stellten sich allenthalben gewisse Arten als kalkliebend heraus, wie etwa *Coronilla Emerus*, *Hippocrepis comosa*, *Sesleria coerulea*, *Aster Amellus*, viele *Orchis*, manche „Kalk“flechten; andere dagegen als kalkfliehend, wie *Ulex europaeus*, *Vaccinium Myrtillus*, *Jasione montana*, *Digitalis purpurea*, *Sarothamnus scoparius*. Bei der kausal gerichteten Untersuchung dieser Verhältnisse ergab sich durch Kultur und Analyse, daß es kein übergroßes oder besonders geringes Bedürfnis nach Kalk sei, das jene Erscheinungen schaffe. Eher sprachen viele Erfahrungen dafür, daß der Kalkboden auslesend wirke, indem er die kalkfeindlichen Arten ungünstig oder geradezu als Gift zu beeinflussen schien. Erheblich erweitert wurde die Erörterung durch Thurmann, der nach umfangreichen Studien im Schweizer Jura zu der Theorie veranlaßt wurde, es sei nicht das chemische Wesen, welches hier wirksam wäre, sondern die Physik der Böden. Obwohl die offenbare Wärmebedürftigkeit der meisten Kalkpflanzen Thurmanns Gedanken als fruchtbar erweist, wurden ihm doch manche Einwände entgegengestellt. Der entfachte Streit zwischen den Vertretern der physikalischen Bodentheorie und den Anhängern der chemischen bereicherte sehr bald die einschlägigen Erfahrungen in wesentlicher Weise. Man lernte einsehen, daß das Problem verwickelter ist, als es anfangs zu sein schien. Die Listen der bodenwag, bodenholden, bodensteten Arten, wie sie in einer bestimmten Gegend aufgestellt waren, hatten in einem anderen Gebiete keine vollkommene Geltung mehr. Manche Arten, z. B. *Bromus erectus*, waren hier kalkhold, dort bodenwag oder sogar vorzugsweise auf Kieselböden zu finden. Es ergab sich allgemein, daß die

Arten, je mehr sie im Kerne ihres Areales wachsen, um so edaphisch gleichgültiger, je näher sie seinen Grenzen kommen, um so empfindlicher werden. Damit wurde es notwendig, zuzugestehen, daß ein Ersatz chemischer Eigenschaften durch physikalische möglich sei. Zugleich lenkte der Fortschritt der osmotischen Forschungen den Blick auf physikalisch-chemische Momente, unter denen der Sättigungszustand der Lösungen und Säuregrad im Boden besonders wichtig sind. Den jeweiligen Säuregrad mißt man an der Konzentration der Wasserstoff-Ionen, p_H , deren Bestimmung neuerdings erheblich vereinfacht worden ist. Saure Böden haben die p_H -Zahl 6,7—3, neutrale 7—6,7, basische über 7. Freilich unterliegt der Säuregrad räumlichem Wechsel nach den Schichten des Bodenprofils; aber für den Ökologen kommt zunächst diejenige Schicht in Betracht, in der die saugenden Wurzelteile liegen. Auch zeitlich bleibt die p_H -Zahl nicht immer gleich, wenn auch in vielen Böden der Säuregrad nicht wesentlich schwankt. Im ganzen zeigen sich die Beziehungen der Arten und Artenverbände zum p_H -Wert ebenso wie bei anderen Faktoren in einer Kurve mit bestimmtem Optimum, die aber nicht absolut verläuft, sondern von vielen Umständen weitgehend beeinflusst wird¹⁾.

In hohem Grade hängen die Eigenschaften des Bodens davon ab, welche Tiere und pflanzliche Mikroorganismen darin leben und in welcher Menge diese Insekten, Würmer, Protozoen, Spaltalgen und Bakterien vorhanden sind. Denn die Durchlüftung der Erdschichten, ihr Gehalt an Kohlensäure, die Bindung von Stickstoff, der Aufschluß anorganischer Substanzen und der gesamte Kreislauf der Stoffe gehen größtenteils zurück auf die Lebenstätigkeit dieser verborgenen Bodenbewohner. Damit berühren wir bereits die „biotischen Faktoren“.

¹⁾ Vgl. Wiegner, G., Boden und Bodenbildung in Kolloidchemischer Betrachtung. 4. Aufl. Leipzig 1926.

f) Fremde Organismen („biotische Faktoren“).

Die innige Verflechtung der Organismen, ihre soziale Abhängigkeit zeigt sich im pflanzengeographischen Bilde der Erde auf Schritt und Tritt. Doch sind uns die Einzelheiten dieser Beziehungen größtenteils noch unbekannt, auch ist die Entscheidung gewöhnlich schwierig, ob eine wirkliche gegenseitige Abhängigkeit zweier Organismen von einander vorliegt oder das gemeinsame Verknüpftsein mit einem dritten, anorganischen oder organischen Faktor.

Die gegenseitige Abhängigkeit der Pflanzen von einander tritt zutage, wo immer man die Vegetation näher ins Auge faßt. Unter der Erde streiten die Wurzeln um Raum, um Wasser und Nährsalze, in der Luft die Laubspitze um das Licht. Die eine Art bietet der anderen Schutz und gibt ihr Halt, oder aber sie entzieht als Schmarozer ihr Stoffe und Kräfte. Fast überall beeinflussen die Gewächse sich mittelbar, indem sie das Medium ändern: den Boden durch Bedeckung mit Streu und darunter durch Stoffwandlung und Stoffentzug, das Licht durch Beschattung. Solche Vorgänge bilden die wichtigste Ursache des Formations-Wandels (S. 99).

Die Bedingtheit der Pflanzen durch Tiere ist besonders durch Darwins Darstellung des Kampfes ums Dasein in der Welt der Organismen sehr bekannt geworden; namentlich waren es die Bestäubungsverhältnisse der Blumen, und dabei die Abhängigkeiten der Pflanzen von der Insektenwelt, welche den berühmten Forscher beschäftigten. In der Tat hat sich bei praktischen Unternehmungen herausgestellt, daß gewisse Arten in ihrer ganzen Daseinsmöglichkeit an ihre bestimmten Bestäuber gebunden sind; der Tropenlandwirt weiß beispielsweise, daß die Kultur der Vanille ohne künstlich ausgeführte Bestäubung unmöglich ist. In ähnlichem Zusammenhang mag die Blumenstatistik einer bestimmten Flora von dem Insektenleben ihrer Heimat bedingt sein; in Verfolg solcher Gedanken hat man z. B. die Häufigkeit gewisser Blumenfarben mit dem

Vorherrschenden mancher Tiergruppen in allerdings meist noch lockere und oft hypothetische Beziehung gebracht. Endlich ist darauf hingewiesen worden, daß die tatsächliche Arealausdehnung einer Pflanzenart von ihren Beziehungen zur Tierwelt geordnet sein kann. Einen solchen Fall bietet die Gattung *Aconitum*. Sie ist ausgeprägt an Bestäubung durch Hummeln (*Bombus*) angepaßt, sie bedarf dieser Insekten notwendig, um Samen zu bringen. Die Arten von *Bombus* sind weniger einseitig, sie vermögen auch anderen Blumen ihre Nahrung zu entnehmen. Damit stimmt es überein, daß ihr geographischer Bezirk weiter reicht als das Areal von *Aconitum* und es völlig überdeckt: es gibt nirgendwo *Aconitum* ohne *Bombus*.

Großen Wert messen viele Autoren den Tieren als mittelbaren Förderern pflanzlicher Wanderungen bei. Beeren und fleischige Früchte werden vorzugsweise von Vögeln verspeist. Die Samen, meist hinreichend geschützt gegen die Verdauungssäfte, werden auf diese Weise weitergetragen und können oft in größerer Entfernung von der Mutterpflanze zur Keimung gelangen. Früchte oder Samen mit Anhängseln, Stacheln u. dgl. bleiben an vorüberstreifenden Tieren haften und werden von ihnen fortgeführt. Ameisen verschleppen vieles in ähnlicher Weise. Kurz, die „zoochore“ Verbreitung ist für große Klassen von Gewächsen ähnlich bedeutungsvoll, wie die „anemochore“ für andere Pflanzen.

Größere Tierherden wirken auf die Vegetation auch zerstörend ein; aber solcher Einfluß wird bald zu einem natürlichen Gleichgewicht führen, wenn nicht dauernde Zuwanderungen immer tiefer gehende Schäden verursachen.

Von allen biotischen Faktoren der mächtigste ist der Mensch. Er hat die ursprüngliche Vegetation der Erde in großem Umfang bereits gründlich umgestaltet, ja vielfach gänzlich vernichtet. Teils greift er direkt ein durch Brennen, Roden, Mähen, Beweiden, Düngen u. a., teils mittelbar durch Veränderung

der physischen Zustände oder durch die Störung des natürlichen Gleichgewichts zwischen den Arten und Beständen. Diese vom Menschen ausgehenden („anthropogenen“) Einflüsse steigern sich mit der Höhe seiner Zivilisation. In dichter bevölkerten Ländern ist die oft sehr kurzfristige Zerstörung der Urvegetation schon so weit fortgeschritten, daß nicht nur Gefahren in ethischer, ästhetischer und wissenschaftlicher Hinsicht bestehen, sondern für die Zukunft auch schwere Schäden rein praktischer Art zu befürchten sind. Darum haben in allen Kulturländern Bestrebungen eingesetzt, wenigstens einzelne Teile der urwüchsigen Vegetation zu retten, sie in möglichst unberührtem Zustand zu erhalten und unseren Nachkommen ein Stück der echten Natur der Länder zu bewahren. Diese Bewegung für Naturschutz und „Naturdenkmalpflege“, ein Ausdruck wahrer Kulturhöhe, verdient von allen Seiten entschlossene und beharrliche Förderung.

2. Die Gesamtwirkung der exogenen Kräfte.

Die Bedingtheit der Vegetation durch die gegenwärtig sie beeinflussende Außenwelt tritt am stärksten hervor in ihrer Physiognomie und in den sozialen Gebilden, in die sich die Flora der Länder unter jenen exogenen Kräften gliedert.

a) Physiognomik.

Auf die Erfassung jener sozialen Gebilde in ihrer Bedingtheit durch das Medium kam es schon Alexander von Humboldt in seinen Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse an. Der ökologische Zusammenhang der Erscheinungen dabei war ihm freilich noch weniger klar, als wir ihn heute in mancher Hinsicht sehen. Auch brachte er noch andersgeartete und andersbestimmte Momente mit in seine Betrachtung hinein, wenn er „gewisse Hauptformen“ zu erkennen strebt, „auf welche sich viele andere zurückführen lassen“. Aber in seinen Anschauungen

liegt schon der Kern einer ökologischen Auffassung der Vegetation geborgen.

Humboldt nennt unter seinen 16 Formen Palmen, Bananen, Heidekraut, Orchideen, Kaktus, Nadelhölzer, Lianen, Aloe, Gras, Farngewächse, Weidenform und Lorbeerform. Es sind also Gruppen, die durch Häufigkeit und Wuchsform den Charakter einer Landschaft bestimmen. Aber ihre Bedeutung besteht auch darin, daß der Zusammenhang zwischen Struktur und Umgebung bei ihnen klarer sich heraushebt, als es bei den systematischen Klassen geschieht. Darauf weist Grisebach hin, wenn er sagt, die physiognomische Gruppierung wolle die klimatologische Seite der Pflanzengeographie widerspiegeln, während die verwandtschaftliche (also systematische) Gruppierung die Entwicklungsgeschichte aufzuhellen strebe. Praktisch hat freilich die physiognomische Klassifizierung bedeutende Schwierigkeiten. Nur mit Zwang hätte man den Rahmen des Humboldtschen Versuches einhalten können; deshalb vermehrte Grisebach die Zahl der Gruppen auf 54, freilich nur, um damit die Unausführbarkeit des ganzen Gedankens zu erweisen. Die Wissenschaft hat seitdem diese Bahnen verlassen, sie verzichtet auf physiognomische Charakterisierung im Humboldtschen Sinne, und stellt die ökologischen Züge der Vegetation in ihren sozialen Verbänden in den Vordergrund, indem sie die Pflanzengesellschaften festzustellen und zu schildern unternimmt. Der Zusammenschluß bestimmter Arten zu einem ökologisch bedingten organisierten Verbände ergibt eine Formation. Die Erscheinung dieser Verbände hängt ab von der ökologischen Wuchsform und von dem Häufigkeitsgrade der Mitglieder.

b) Wuchsformen.

Als ökologische Wuchsformen kennen wir Gehölze, d. h. Bäume und Sträucher, — Stauden, Kräuter, Gräser, Lianen, Epiphyten, Sukkulente, sowie Moose, Flechten und Pilze.

1. Die Gehölze besitzen in ihren oberirdischen, meist verzweigten, verholzten, langlebigen Stämmen einen leistungsfähigen Apparat zur Regelung des Wasserverkehrs. Das Laub ist in allen Fällen von kürzerer Dauer als das Holzgerüst der Pflanze. Periodisch — theils regelmäßig, theils unregelmäßig — wird es abgestoßen. Das Normale ist dauernde und langsame Erneuerung, die die Pflanze immer grün erscheinen läßt. Sehr oft aber findet der Laubwechsel periodisch und plötzlich statt, und dieser Modus wird zur Nothwendigkeit, wenn strenge Periodizität des Klimas eine andere Ordnung unmöglich macht: so in warmen Gebieten mit ausgeprägter Trockenzeit, so in winterkalten Gegenden wie bei uns. Die Gehölze setzen eine gewisse Großzügigkeit des Wasserverkehrs voraus, sie sind deshalb in trockenen Ländern an besondere Vorzüge des Mediums gebunden, in feuchten dagegen weit verbreitet und oft die vorherrschende Wuchsform. Der Baum bildet die ausgeprägteste Form des Gehölzes, ist aber durch zahllose sanfte Übergänge mit dem Strauch verbunden.

2. Die Stauden erfahren in ihren oberirdischen Theilen keine starke Verholzung, weisen aber oft eine vieljährige Lebensdauer auf. Das wird dadurch erreicht, daß der Stamm durch die Verlegung unter die Erdoberfläche oder wenigstens in die tieferen Schichten der Pflanzendecke vor äußeren Schädigungen besser gesichert wird; er trägt Knospen in mancherlei Anordnung und mit mancherlei Fähigkeiten, die die Anlagen der Vegetationsorgane bergen. Der Blattwechsel vollzieht sich, wie bei den Gehölzen, entweder dauernd und allmählich, oder plötzlich durch völlige Entlaubung. In den Ländern üppigster Vegetationsentfaltung bilden die Stauden in den Waldungen gewissermaßen das Erdgeschoß des vielstöckigen Vegetationsgebäudes. Wo aber das Klima periodische Ruhepausen erzwingt, da sind sie offenkundig bevorzugt durch ihre Fähigkeit, die ungünstige Zeit unterirdisch zu überdauern. Die Nothwendigkeit, die Lebensfunktionen zeitlich

zu ordnen, hat eigentümliche Anlagen für die Stoff- und Kraftreserven erwachsen lassen: sie hat die Formen der Zwiebel-, Knollen- und Rhizompflanzen geschaffen, die in der Ruhezeit den Wasserverkehr stillstellen, ihre oberirdischen Teile einziehen und sich dadurch von den Außenwirkungen in hohem Grade unabhängig machen.

3. Die Kräuter entsprechen gleichfalls einem periodischen Wechsel des Lebensganges. Sie vegetieren nur während einer einzigen Vegetationsperiode (oder zweien), wachsen, blühen und bringen Frucht, um dann zum Ausgangspunkte zurückzukehren, dem im Samen schlummernden Keimling. Der Samen ist eine oft höchst widerstandsfähige Form pflanzlicher Lebensmöglichkeit und als solche geeignet, schwere und lange Krisen zu überstehen. Alles dies läßt die einjährigen oder zweijährigen Kräuter sehr geeignet werden bei einer ausgeprägten Periodizität des Klimas. Gleichmäßige Witterung dagegen, wie sie in feuchten Tropengebieten oder in mild temperierten Ländern, auf ozeanischen Inseln vorherrscht, ist für Kräuter nicht vorteilhaft, und in solchen Teilen der Erde kommen sie daher nur in beschränkter Anzahl vor oder fehlen gänzlich.

In ihrer vegetativen Ausstattung sind die Kräuter oder „Annuellen“ sehr plastisch. Je nach Lage und Gunst der vegetationfördernden Jahreszeit erreicht sie ein stattliches Ausmaß oder bleibt gering und dürrstig; je kürzer sie wird, um so mehr beschränkt sich die Entfaltung der vegetativen Organe. Wo nur zwei bis drei Monate Regen fällt, und zwar in dem kühlfsten Abschnitt des Jahres, wie z. B. in Nordafrika oder im Kapland, da gibt es ein ganzes Heer von vegetativ bescheidenen Annuellen. Aber auch bei ihnen ist die Samenerzeugung ergiebig; geringe Ansprüche an Platz befähigen sie, den Raum auszunutzen, wie wenig andere Pflanzen; die Widerstandskraft der Samen öffnet ihnen Standorte, wo andere Formen versagen, wie z. B. periodisch austrocknende

Teiche oder extreme Dürregebiete. Für die floristische Phytognomik gewinnen sie unter diesen Umständen hohen Wert. Bei uns geben die künstlichen Felder der Saaten, des Rapses, des Weins das Bild eines Annuellenbestandes. In anderen Ländern schafft die Natur solche Felder, die von malerischer Wirkung sind, wenn Größe oder Färbung der Blüten sich mit ihrer Menge vereinen. So sind in Kalifornien, Südafrika, Vorderasien, Australien manche Gegenden ausgezeichnet durch reiche Kräutervegetation.

4. Die wichtige Klasse der Gräser schließt sich an die der Stauden an, erhält aber durch die Wachstumsverhältnisse und namentlich durch die konstitutionell gegebene Eigenart der beteiligten Gewächse einen Charakter für sich. Der rasige Wuchs, der vielen dieser Pflanzen zukommt, läßt das Individuum einen größeren Raum beherrschen; entweder bildet sich dadurch ein geschlossener Rasen, wie auf unseren Wiesen, oder es bleibt zwischen den Grasbüscheln eine anderweit bewachsene oder auch kahle Stelle übrig: so ist es meistens bei den Steppen und Savannen. — Die Grasform umfaßt nicht nur die echten Gräser, Gramineae, sondern erstreckt sich auch auf die Cyperaceae, Juncaceae, Restionaceae und andere ähnlich gestaltete Monokotylen. Ökologisch wichtig ist die vorherrschend flache Bewurzelung dieser Gewächse; sie sind daher meist auf eine oberflächliche Benetzung wenigstens während der Vegetationszeit angewiesen und verlangen eine häufigere, wenn auch nicht besonders starke Bewässerung in ihrer Wachstumsperiode. Schimper stellte ein „Grasflurklima“, das diesen Anforderungen entspricht, geradezu in Gegensatz zu einem „Gehölzklima“ mit zeitlich vielleicht weniger zuverlässigen, dafür aber quantitativ jedesmal beträchtlichen Niederschlägen. In Wahrheit liegen die Dinge nicht so einfach, um sich in dieser Gegenüberstellung erschöpfen zu lassen, und die Pflanzengeographie kennt zahlreiche Erscheinungen, die mit der Schimper'schen Anschauung nicht in Einklang stehen.

Außer Gehölzen, Stauden und Kräutern bleiben einige Wuchsformen zu betrachten, die zwar keine Formationsbildner ersten Ranges bezeichnen, die aber als nebengeordnete Bestandteile für die Formation von hoher Bedeutung sein und auch mit ihren Hauptelementen in genetischem Zusammenhang stehen können.

a) Die *Vianen*¹⁾ wurzeln im Boden, treiben langgliedrige, anfangs schlaffe Sprosse und würden zur Erde zurückjinken, wenn sie nicht durch irgendwelche Stützung in die lichten Regionen aufsteigen könnten, um dort Blätter und Blüten zu entfalten. Allmählich erstarken diese kletternden, schlingenden oder windenden Pflanzen; viele bilden zuletzt bis armdicke Holzstämme. Physiognomisch spielen sie in mehreren Formationen eine ansehnliche Rolle, besonders in den wärmeren Ländern mit ausgeglichenem Klima. Neun Zehntel der *Vianen* beschränken sich auf die Tropen, und dort sind sie am häufigsten in den feuchten Waldungen. Aber auch in den lichtereren Formationen sind sie keineswegs selten, sobald sich stützende Gehölze bieten. Ist dies nicht der Fall, so bleiben sie niedrig und strecken ihre schlaffen Zweige am Boden aus, wie wir es von unserer *Clematis*, auch *Rubus* u. a. kennen. Dank der Fähigkeit, starkes Licht zu ertragen, sind wahrscheinlich selbst typisch entwickelte *Vianen* imstande, bei langsamer Wandlung der Umgebung zum aufrechten Wuchs zurückzukehren. An die hohe Feuchtigkeit der Waldatmosphäre gewöhnt, unterliegen dergleichen Arten allerdings sehr starker Reduktion in xerotischer Richtung. Manche extreme Xerophyten in den Campos von Südamerika, im trockenen Afrika, auf der regenärmeren Ostseite von Neuseeland u. a. gehören offenbar zur Klasse der wiederum aufrecht gewordenen *Vianen*. Sie sind gewissermaßen Vermittler des Waldes und der Savanne. Viele Pflanzengattungen enthalten in diesem Sinne aufrechte und kletternde

¹⁾ Schenk, S., Beiträge zur Biologie und Anatomie der *Vianen*. Jena 1893. 1897.

Arten nebeneinander: so *Ficus*, *Lonicera*, *Clematis*, *Combretum* und manche andere.

b) Die Epiphyten¹⁾ haben sich von dem Erdboden, in dem die Landpflanzen sonst wurzeln, gänzlich losgesagt. Solt, mineralische Nahrung und Wasser, das sonst der Boden der Pflanze gibt, finden sie auch auf anderer Unterlage. In den kälteren Ländern nisten Algen, Flechten und bescheidene Moose auf Stämmen und Ästen der Holzpflanzen, und treffen dort alles, wessen sie bedürfen. Anspruchsvollere Gewächse und Blütenpflanzen aber finden an solchen Plätzen nur bei der üppigen Stoffbildung und der hohen Feuchtigkeit gleichmäßig feuchtwarmer Klimate für ihre Bedürfnisse Genüge: sie sind die Epiphyten im engeren Sinne. Das Luftleben der Epiphyten setzt leichte Beweglichkeit ihrer Samen voraus; in der That sind die Farnkräuter mit ihren mikroskopischen Sporen und die Orchideen mit ihren staubfeinen Samen wohl die häufigsten aller höher organisierten Epiphyten, und spielen in der Flora der Tropenländer eine sehr beträchtliche Rolle. Ein weiteres Bedürfnis vieler Epiphyten in Folge der Unsicherheit der Wasserversorgung an ihren oft sonnigen und dem Winde ausgesetzten Standorten sind kerotische Einrichtungen des Vegetationskörpers, die man in allen epiphytisch lebenden Gruppen, am reichsten wohl bei Bromeliaceen und Orchideen antrifft. Übrigens zeigt sich eine klare Beziehung zwischen Epiphytismus und Gestaltung des Klimas insofern, als große klimatische Gleichmäßigkeit und eine gewisse Höhe der Temperatur den Epiphytismus am meisten begünstigt, und jede Entfernung von diesem Daseinsoptimum die Zahl der Arten vermehrt, welche die epiphytische Lebensweise aufgeben, wieder auf den Boden herabsteigen. Das ist z. B. in Neuseeland und im östlichen Australien vorzüglich zu beobachten. Andererseits sind manche Epiphyten durch einseitige Betonung des Kerotismus so erhaben über die ursprünglichen Bedürfnisse ihrer Wuchsz-

¹⁾ Schimper, A. F. W., Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena 1888.

form, daß sie in ihrer geographischen Verbreitung ein sehr weites Areal haben einnehmen können. So hat Schimper die Epiphyten Floridas und Argentinien's für echt tropischen Ursprungs erklärt und angenommen, daß sie aus den Äquatorialländern mit Hilfe ihres ausgesprochenen Xerotencharakters in die höheren Breiten vorgeedrungen seien. Ähnliches habe ich für die Epiphyten Neuseelands wahrscheinlich gemacht.

c) Die Sukkulente (s. S. 45) sind xerotische Pflanzen mit geringem Wurzelwerk, aber guter Entwicklung wasserspeichernder Gewebe. In der Schwäche ihrer Verholzung gleichen sie den Stauden, aber ihre Lebensdauer ist oft so lange wie die der Bäume. Je nach dem Sitze der sukkulente Eigenschaften unterscheidet der Morpholog Stamm- und Blattsukkulente, die aber in ihrer geographischen Verbreitung keine Sonderung wahrnehmen lassen. Von den Stammsukkulente sind die Cactaceae Amerikas, die Euphorbia-Arten, einige afrikanische Geraniaceae die bekannteren; zu den Blattsukkulente gehören die Aloë, Agave, viele Crassulaceae und die Aizoaceae, von denen die Gattung Mesembryanthemum besonders in Südafrika höchst formenreich auftritt.

d) Als „Zellenpflanzen“ faßte Grisebach seine Laubmoos- und seine Lichenenform zusammen. Beide Formen sind gut umschrieben, doch nach den obwaltenden Bedingungen wiederum mannigfach gegliedert. Die Laubmoose sind durch die Massenhaftigkeit ihrer Entfaltung in vielen Teilen der Erde wertvoll zur Charakteristik der Vegetationen, auch bilden sie durch ihr eigenartiges Verhältnis zum atmosphärischen Wasser einen beträchtlichen biotischen Faktor für die übrige Pflanzenbekleidung jener Länder. Physiognomisch nicht unähnlich wirken gewisse Abarten der Erdflechten-Form. Die Steinflechten dagegen bilden eine Erscheinung für sich; ihre Lebensfähigkeit zeigt sich Verhältnissen gewachsen, bei denen sonst jedes Pflanzenleben erstorben ist, wie in den höchsten schneefreien Lagen der Hochgebirge oder in den Polargebieten.

Jede der hier erwähnten Wuchsformen ließe sich naturgemäß noch weiter in Unterformen gliedern, wobei zu beachten wären: Gestalt und Dauer der Blätter, Art des Knospenschutzes, Einrichtung der Absorptionsorgane, gewisse Züge von Blüte und Frucht, endlich die Besonderheiten, die in der nicht näher verständlichen Konstitution liegen. Derartige Wuchsformen-Übersichten sind kürzlich von mehreren Autoren vorgeschlagen worden. Am meisten Anklang hat das System von Raunkiaer gefunden, das als Leitmotiv der Anordnung die Anpassungen der Gewächse an die ungünstige Jahreszeit (besonders die Lage der Laubknospen) wählt.

Selten bestimmt eine einzige Wuchsform allein den Bestand; in der Regel beteiligen sich daran mehrere, meist liegen sie in Schichten übereinander, wie in unseren Wäldern, wo unter den Bäumen oft Sträucher wachsen, darunter Kräuter und zu unterst Moose.

e) Mengenverhältnis der Elemente.

Neben den Wuchsformen ihrer Glieder kommt für den Charakter einer Pflanzengemeinde sehr wesentlich ihre floristische Zusammensetzung in Betracht. Sämtliche vorkommende Arten müssen festgestellt werden, denn sie sind ja eben die Komponenten jeder solchen Gemeinde. Die gegenwärtige Vegetationskunde¹⁾ bestimmt daher die begrifflichen Einheiten, mit denen sie arbeitet, die „Assoziationen“ (s. S. 69) nach der Flora der bestimmten Einzel-Bestände. Neben der Feststellung, welche Arten überhaupt vorkommen, ist es dabei von großer Bedeutung für den phytognomischen Eindruck und für das tiefere Verständnis, in welchem Mengenverhältnis sie vertreten sind und wie weit sie regelmäßig der Gemeinschaft angehören. Es gibt strenggenommen kaum eine Assoziation, welche sich rein aus einer einzigen Art zusammensetzt; doch

¹⁾ Braun-Blanquet, J. Pflanzensoziologie. Berlin 1928.

kommt es auf kürzere Strecken vor, daß eine Spezies gewaltig vorherrscht, wie bei uns etwa die Fichte (*Picea excelsa*) unter bestimmten Verhältnissen. Der gewöhnliche Fall dagegen ist eine Mischung mehrerer oder vieler Arten, deren mengenmäßige Verteilung man durch Schätzung zu bestimmen sucht. Nach dem Geselligkeitsgrad z. B. werden unterschieden gesellige (*socialis*), herdenweise auftretende (*gregariae*), häufig eingesprengte (*copiosae*) Bestandteile; auch zerstreute und einzelne Arten pflegt man bei genauen Darstellungen zu erwähnen, obwohl sie für die Phytognomie keine Rolle spielen.

Da jedoch solchen auf subjektiver Schätzung beruhenden Feststellungen eine gewisse Willkür anhaftet, so hat man sie durch exakte Methoden zu ersetzen versucht, die heute von vielen Autoren angewandt werden. Man steckt z. B. im Untersuchungsgebiet bestimmte kleine Flächen ab, etwa Quadrate von 1 m Seitenlänge, und ermittelt die Beteiligung der Arten, indem man sämtliche darin wachsende Individuen zählt. Wenn man mehrere derartige Probeflächen auszählt, gelangt man zu Durchschnittswerten. Da aber die Auswahl ja gleichfalls nur willkürlich sein kann, so mag das Endergebnis kaum viel wahrheitsgetreuer ausfallen, als die Resultate der Schätzung. Die Exaktheit ist eine nur scheinbare, und oft dürfte es zweifelhaft sein, ob die aufgewandte Mühe wirklich hinreichend belohnt wird.

Wie immer man aber auch das Gefüge der Assoziation zu zergliedern sucht, stets bietet das Mengenverhältnis verschiedene Seiten, die nähere Untersuchung verlangen. Neben dem bereits erwähnten Geselligkeitsgrad (Soziabilität) der Arten erheischen Beachtung die relative Individuen-Anzahl (*Abundanz*), der Deckungsgrad (*Dominanz*), den man durch Raumausmessung oder durch Wägung ermittelt, und die Frequenz einer Art, die sich daraus ergibt, in wie vielen Probeflächen sie vorkommt. Auch auf die rhythmischen Erscheinungen im Leben der Assoziations-Mitglieder, wie Keimung,

Belaubung, Blüten, Früchten, auf ihren jeweiligen Entwicklungszustand und auf ihr Vermögen, sich im Bestande zu behaupten, muß geachtet werden.

3. Formationen (Vegetationskunde).

Die Gesellschaften, zu denen sich die Pflanzen auf der Erde vereinigen, können in verschiedener Abstufung begrifflich begrenzt werden. Je nach dem Zwecke der jeweiligen Betrachtung wird die Vegetationskunde ihre Einheiten weiter oder enger fassen. International festgelegt ist der Begriff der *Assoziation* als „einer Pflanzengesellschaft von bestimmter floristischer Zusammensetzung, einheitlichen Standortbedingungen und einheitlichen Physiognomie“, mit bestimmten Leitpflanzen (z. B. unser Buchenwald, „Fagetum silvaticae“). — Eine Stufe höher steht die *Formation*: eine ökologisch bedingte Gesellschaft von einheitlichen Standortbedingungen und einheitlicher Physiognomie mit bestimmten maßgebenden Wuchsformen (z. B. der Sommerwald). Eine Formation kann also mehrere Assoziationen umfassen, so wie eine Gattung mehrere Spezies. Die noch höheren Einheiten, wie „Formationsgruppen“, „Formationsklassen“, „Vegetationstypen“, werden verschieden umschrieben. Eine allgemein gültige Norm aller dieser Einheiten und ihrer Begrenzung wird es nie geben können; ihre Fassung ist stets abhängig von dem jeweiligen Ziel der Untersuchung, auch von der Erfahrung des Autors.

Für die vergleichende ökologische Pflanzengeographie kommt es zunächst darauf an, diejenigen Formationen zu erkennen, festzuhalten und allgemein vergleichbar zu benennen, welche als Typen der Vegetationsgestaltung auf der Erde erscheinen. Zu diesem Zwecke wird man die beteiligten Verbände nach den Wuchsformen der herrschenden Arten, die — nebst einer z. T. nicht ausschaltbaren Beeinflussung durch ihren phyletischen und konstitutionellen Charakter — viele Züge des umgebenden Mediums ausdrücken, sowie nach ihrer Wasser-

ökonomie anordnen. Damit sind die Vegetationstypen begrifflich nach ihrer Ökologie gefaßt. Ihre Benennung ist schwierig und gegenwärtig in der Wissenschaft noch unklar und umstritten; man hat vorgeschlagen, sie mit Worten griechischen Stammes international zu bezeichnen. Für den gewöhnlichen Gebrauch genügen die im folgenden aufgeführten Typen mit ihren Benennungen. Abgesehen von den Hydatophytien (den Formationen im Wasser) ordnen sie sich unter die Hygrophytten (Formationen von hoher Wasserbilanz), Mesophytien (Formationen von mittlerer Wasserbilanz), Xerophytien (Formationen von niederer Wasserbilanz).

a) Meeresvegetation (Thalassium).

Für die an das Wasser gebundenen Organismen ist die chemische Natur ihres Mediums von wesentlicher Wichtigkeit, vor allem der Gehalt an Chloriden. Die meisten Arten sind in dieser Hinsicht einseitig organisiert, so daß sich scharf scheidend läßt zwischen den Formationen des Salzwassers und denen des Süßwassers.

Beiden gemeinsam sind gewisse Züge der Bedingtheit, durch welche sie sich von der Vegetation des Landes unterscheiden. Die Wärme wird für sie nicht so bedeutsam, da sie zu gleichmäßig ist, vielmehr wirkt am nachhaltigsten die Verteilung des Lichtes. Je nach der wirksamen Lichtmenge findet eine zonale Schichtung der Wasservegetation statt: die „euphotische“ genießt reichliche Belichtung, die „dysphotische“ erhält nur abgeschwächtes Licht, in die „aphotische“ Zone gelangt keine meßbare Lichtmenge mehr. Ein weiterer, tiefgreifender Unterschied in der aquatischen Pflanzen- wie Tierwelt liegt darin, ob die Individuen frei leben oder ob sie festgewachsen sind. Danach sondert man Plankton und Benthos. Die Arten des Benthos haften auf dem Boden oder an Felsen der Ufer. Das Plankton dagegen schwimmt frei umher. Wie die tierischen Planktonorganismen zeigen die Arten des Phytoplanktons Ein-

richtungen, die die Oberfläche vergrößernd das spezifische Gewicht verringern, und zwar in schöner Abstufung je nach der Dichte des Wassers. Im Benthos sowohl wie im Plankton treten oft mannigfaltige Gemenge vieler Arten auf, oft aber auch große Massenbestände einer einzigen Spezies.

Das Meeresplankton¹⁾ besteht überwiegend aus sehr kleinen, oft einzelligen Formen. Wenn größere Tange und ähnliche Dinge frei schwimmend angetroffen werden, so handelt es sich meist um abgerissen umhertreibende Teile. Floristisch ist im Phytoplankton der Meere die Wichtigkeit der Peridineen beachtenswert. Die Entfernung von der Küste spielt eine ansehnliche Rolle für den Charakter des Planktons, indem küstennahe Meeresteile von anderen Elementen bevorzugt werden als küstenferne.

Die höher organisierten Formen des Meeresbenthos leben in der euphotischen Zone. Die Blütenpflanzen, wie *Zostera*, *Posidonia*, *Cymodocea* u. a., wurzeln gewöhnlich auf dem Grunde des Meeres und können dort förmliche „Wiesen“ unter der See bilden. Die Algen haften lieber an Felsen, so daß klippenreiche Gestade besonders reich sind an diesen Pflanzen. Im großen und ganzen ziehen die grünen und braunen Algen die stärker beleuchteten Zonen vor, während die roten Rhodophyceen die schattigen lichtschwächeren Lagen einnehmen. Doch gibt es hier vielerlei Unregelmäßigkeiten. Die Breite der Zonen namentlich ist stark von örtlichen Verhältnissen beeinflusst.

Die geographische Verbreitung der marinen Wasserpflanzen ist ungenügend bekannt. Es scheint eine ziemlich ausgeprägte Verschiedenheit der Floren zu bestehen, sowohl floristisch wie physiognomisch. Zum Beispiel hat das Rote Meer eine andere Algenflora als das Mittelmeer, die Küsten Australiens bergen sehr eigentümliche Formen, die arktischen Floren weichen von

¹⁾ Vgl. G. Stiasny, Meeresplankton, in Samml. Götschen, Nr. 675. 1913.

den antarktischen in vieler Hinsicht ab. Klareres Verständnis dieser Dinge ist gegenwärtig noch unmöglich, sogar einige allgemeine Vorstellungen, die man für ziemlich gesichert hielt, sind neuerdings auf Widerspruch gestoßen. Bisher galt die Algenflora der tropischen Meere für ärmer als die der temperierten. In warmgemäßigten Gewässern dagegen wurde sie für vielförmig gehalten. Dabei gab das Mittelmeer das Muster ab. Dort fand man in den oberen euphotischen Schichten ein Maximum der vegetativen Tätigkeit in der lichtschwächeren Zeit des Jahres, also im Winter. Im Sommer dagegen, wo auch die tieferen Lagen durchleuchtet werden, sinkt die Zone größter Aktivität tiefer, und oben, wo es hell und heiß ist, wird es ziemlich still. In den kälteren Meeren endlich fällt die vegetative Betätigung fast ganz in die helle, warme Zeit, im Winter bilden sich die Reproduktionsorgane. Bei vielen Algen tritt vor der ungünstigen Jahreszeit eine Art Laubfall ein, indem sich die vorzugsweise assimilierenden Glieder des Körpers ablösen.

Befremdend ist die Tatsache, daß in den kalten Meeren der subpolaren Gebiete, deren Temperatur meist nur wenige Grade über dem Nullpunkt liegt, ganz riesenhafte Formen in reicher Massenfaltung gedeihen. Sie zeigen nach Kjellman eine überraschende Gleichgültigkeit gegen Licht und Wärme; sie gedeihen im arktischen Winter trotz Kälte und Finsternis kaum schlechter als zur Sommerszeit.

b) Süßwasservegetation (Limnium).

Das Süßwasserplankton entwickelt sich aus einleuchtenden Gründen wesentlich in stehenden Gewässern. Höhere Pflanzen sind nur wenige darunter, dagegen sind zahlreiche Schizophyceae, viele Flagellaten und Diatomeen, auch manche Grünalgen daran beteiligt; Peridineae, die im marinen Plankton eine Hauptrolle spielen, trifft man dagegen seltener.

Reicher gliedert sich das Süßwasserbenthos. Eine Menge von höheren Kryptogamen und Blütenpflanzen, ferner viele Grünalgen und einige wenige braune und rote Algen nebst gewissen Schizophyceae gehören in seinen Verband. Die höher stehenden Teilnehmer dieses Benthos erscheinen in verschiedener Gestalt, je nachdem sie mit dem ganzen Körper untergetaucht leben (wie *Isoëtes* oder *Chara*) oder ihre Sprosse über die Oberfläche erheben. Ihre Assimilationsorgane, sowohl die untergetauchten und die auf dem Wasser schwimmenden, wie die ganz in der Luft ausgebreiteten Blätter, wechseln auffallend in Gestalt und innerem Bau je nach ihrem Verhältnis zum Wasser, und auch die Blütenerzeugung ist eng damit verknüpft. Ebenso erleiden in fließendem Wasser alle diese Arten gewisse Abwandlungen, die dem Zuge der Strömung entsprechen. Die lebhafteste Bewegung des Wassers ertragen die an Steinen haftenden Wasserpflanzen, wie bei uns einige Algen und Moose, in den Tropen auch die phanerogame Familie der *Podostemonaceae*. Übrigens sind sämtliche höhere Wasserpflanzen auf die euphotische Zone beschränkt, die bei uns zwischen 5 und 30 m unter dem Spiegel ihr unteres Ende findet. Tiefer leben nur noch mikroskopische Algen, besonders Diatomeen.

c) Mangrove (*Halodrymium*).

An tropischen und subtropischen Küsten entwickelt sich an geschützteren, meist schlammreichen Buchten die Formation der Mangrove¹⁾, eine Gehölzformation, mit der sich die tropische Landvegetation noch über die Flutlinie hinaus vorschiebt. Ihr Gedeihen knüpft sich an mehrere ökologische Anpassungen sehr eigentümlichen Wesens. Die Festigung des Individuums geschieht durch die Entwicklung sogenannter „Stelzwurzeln“. Der Sauerstoffmangel des schlammigen Untergrundes bewirkt das Auftreten von besonderen Atmungsorganen, vertikal empor-

¹⁾ Schimper, A. F. W., Die indomalayische Strandflora. Jena 1891.

gerichteten „Pneumatophoren“. Bei der sehr verbreiteten Mangrove-Art *Avicennia officinalis* haben diese Ventilatoren das Aussehen spargelartig aufgeschossener Sprosse, die rings um den Baum aus dem Schlamme hervorragen. Am eigentümlichsten aber ist die Fürsorge für die Nachkommenschaft bei den Mangrovepflanzen. Sie äußert sich in der weitgeförderten Ausbildung der Keimlinge noch während ihres Zusammenhanges mit der Mutterpflanze. Der Keim von *Rhizophora* erreicht bereits an der Frucht eine Länge von 60 cm und mehr, ehe er abfällt: dann ist er schon genug gekräftigt, um in kurzer Zeit einige Wurzeln zu treiben und in dem Schlamme Fuß zu fassen, ehe die neue Flut ihn hinwegspülen könnte.

Diese sehr speziellen Einrichtungen, die das Leben in der Mangrove verlangt, dann die hohe Widerstandsfähigkeit gegen die Chloride und die starken Schwankungen des Salzgehaltes, welche dabei erforderlich scheint, machen es verständlich, daß die Zahl der Mangrovepflanzen eine beschränkte ist. Eigentlich gibt es nur zwei Formen der Mangrove: die östliche, an den Küsten des ganzen Indischen und an der Westseite des Stillen Ozeans — und die westliche, welche die tropischen Küsten des Atlantischen Ozeans und die amerikanische Seite des Pazifikums bewohnt. Die Mangrove reicht vom Äquator unter günstigen Umständen bis zu 30—32°. Die äußersten Vorposten bildet öfters *Avicennia officinalis*, wobei sie zu einem niedrigen Strauche herabzusinken pflegt.

d) Regenwald (Hygrodrymum, englisch „jungle“).

Der Regenwald ist in seiner besten Entwicklung in den Tropen der großartigste Ausdruck, den Vegetationskraft gegenwärtig auf der Erde findet. Er ist nur in Gebieten entwickelt, wo eine Regensumme von 200—400 cm gemessen wird und keine ausgeprägte Trockenzeit den fortwährenden Gang des Wachstums unterbricht. Der Regenwald ist ein Wald, der von

äußerst mannigfaltigen Bestandteilen gebildet wird und die verschiedensten Wuchsformen vereinigt. Sein Umriß verrät schon von fern an der unruhigen Linie, die ihn oben begrenzt, wie ungleich an Höhe, wechselnd im Profil, verschieden im Umfang der Krone die zahlreichen Arten sind, welche als Bäume der Formation zugehören. Tritt man näher, so bestärkt sich derselbe Eindruck durch die Fülle der mannigfach abgestuften grünen Farbtöne im Mosaik der Belaubung. Genauerer Einblick zeigt an der Verschiedenartigkeit der Stämme nach Höhe, Umfang, Rindenbeschaffenheit von neuem die Vielzahl der Waldelemente. An manchen der stärkeren Stämme entwickelt sich gegen den Grund hin das „Plankengerüst“, meist aus mächtigen Auswüchsen der Wurzelbasen gebildete Strebepfeiler. Ihre Funktion ist noch nicht aufgeklärt, doch muß irgendein Zusammenhang mit dem Medium des Regenwaldes bestehen, weil dort das Plankengerüst bei Bäumen der verschiedensten Verwandtschaftskreise vorkommt. Weiter zeigen die Bäume eine schwache Borkebildung und eine relativ geringe Entfaltung der Krone, weil die Zusammendrängung der Individuen daran hindert. Das Laub ist bei den meisten Arten immergrün, es erneuert sich gewöhnlich ganz allmählich, seltener sprungweise; bei den höchsten Bäumen pflegt es derb lederig zu sein, bei den mehr niederen ist es zarter und größer. Die Blüten sind häufig unansehnlich und in der Färbung oft wenig auffallend; sonderbarerweise treten sie bei vielen Arten nicht an jüngeren oder ganz jungen Zweigen auf, sondern brechen aus dem Holze von älteren Ästen, ja sogar aus dem Stamme hervor. Diese als „Kauliflorie“ bekannte Erscheinung findet sich bei zahlreichen verschiedenen Gattungen des tropischen Regenwaldes vor, während sie in anderen Formationen nur selten angetroffen wird; ihre biologische Bedeutung ist oft erörtert, aber noch nicht einwandfrei aufgeklärt worden.

Nach der Höhe ordnen sich die Bäume des Waldes ungefähr in 5—6 Stockwerke. In sanfter Abstufung gehen sie

endlich in die Strauchform über. Je tiefer sie wachsen, um so hygrotischer ist der Bau des Laubes. Die Stauden des Urwaldgrundes zeigen dies in höchstem Maße; viele davon sind strokend von Saft und mit riesigen weichen Blattspreiten versehen.

Im Regenwalde sind Lianen und Epiphyten machtvoller und formenreicher entwickelt als in irgendeiner anderen Formation. Die Lianen zeigen sich in allen Formen des Aufsteigens, Klimmens und Kletterns. Sie verhüllen die Linien der Baumwipfel, so daß nur gestaltlose Laubmassen zu erkennen sind. Im Urwald der Alten Welt sind die kletternden Palmen der Gattung *Calamus* die mächtigsten Erscheinungen darunter, die oft mehrere Baumkronen überwuchern und umranken; man maß davon einst ein Exemplar von 240 m Länge. Andere gewöhnliche Gestalten in der Schar der Lianen sind Arazeen mit mannigfachster Bildung des Laubes, dann zahlreiche Piper, *Vitis* und vielerlei Leguminosen.

Die Epiphyten sind ungleich je nach der Höhenlage ihres Standortes. In den unteren Etagen gehören dazu noch stark hygrophile, meist fakultativ epiphytische Arten (S. 65). Höher hinauf mit steigender Trockenheit nimmt der xerotische Charakter mehr und mehr zu. Oder aber es kommt zu einer teilweisen Rückkehr zum terrestrischen Dasein, dann spricht man mit Schimper von Hemiepiphyten; diese machen zwar in der Höhe der Baumstämme und Kronen die Keimung und erste Entwicklung durch, senden später aber lange Wurzeln zum Boden und gewinnen dort ihre hauptsächlichliche Nahrung. So entwickeln sie sich nicht selten zu sehr kraftvollen Organismen; große Arazeen, mächtige *Ficus*-Arten bilden dafür Beispiele.

An geschützten Stellen siedeln sich selbst auf den Blättern Epiphyten an: besonders Algen und kleine Moose sind häufig solche „Epiphyllen“.

Der Regenwald in der geschilderten Form findet sich am reichsten und großartigsten im feuchtwarmen Asien von Ceylon

und Hinterindien über die Sunda-Inseln und Neuguinea nach Polynesien. Der große Urwald Mittelafrikas steht dem asiatischen und amerikanischen an Zahl der Elemente vielleicht etwas nach. In Amerika dagegen entfaltet er sich vom südlichen Mexiko bis ins mittlere Brasilien in einer dem südasiatischen Walde ebenbürtigen Vollkommenheit. Überall in diesen Gebieten bedarf seine feinere Gliederung noch sorgfältiger Untersuchungen, wozu neulich z. B. auf den Philippinen erfreuliche Anfänge gemacht sind.

Der Regenwald in subtropischen und gemäßigten Gebieten, entsprechend also auch in Berglagen, erscheint als eine abgeschwächte Form des tropischen. Der Formenreichtum nimmt etwas ab, die Großblättrigkeit wird seltener, die Plantengerüste sind verschwunden, holzige Lianen und Epiphyten treten zurück, Kaulistorie kommt nicht mehr vor. Dies gilt für den subtropischen Regenwald, wie etwa in Nordmexiko, an der Südspitze Floridas, im südlichen Brasilien und in Nordargentinien, in Natal und an der australischen Ostküste.

Mit dem Vorrücken gegen die gemäßigten Gürtel geht diese Verarmung weiter. Der epiphytische Einschlag verliert an Blütenpflanzen stark, die Lianen lassen nach in Formenreichtum. Auch der bunte Wechsel der Bäume mindert sich zugunsten gewisser Formen, die in großer Individuenfülle die Vorherrschaft an sich ziehen. Aber alles dies versteht sich als Folge der abnehmenden Niederschläge, die nur noch 100 bis 150 cm im Jahre betragen, in Japan sowohl wie in Australien. Denn sobald man wieder stärker besuchte Gebiete betritt, so gewinnt der Regenwald auch in hohen Breiten wieder eine Fülle zurück, die durchaus an tropischen Reichtum erinnert. Dies vollzieht sich in Neuseeland und Südchile. Besonders bevorzugt ist das westliche Neuseeland mit 300 cm Regen. Die Wälder sind dort erfüllt von Lianen, die Mannigfaltigkeit der Bäume ist noch tropisch, wenn auch floristisch-systematische Unterschiede auffommen. Moose und namentlich Farne werden

verhältnismäßig zahlreicher und wichtiger. Auch die wachsende Teilnahme der Koniferen bringt einen Zug in das Vegetationsgemälde, der den tropischen Waldungen fremd ist. Der südchilenische Regenwald ist weniger formenreich an Bäumen, aber dicht besetzt mit Lianen und durch die Massenhaftigkeit der Kryptogamen ausgezeichnet.

Den montanen Regenwald kann man in den echten Tropenländern etwa bei 1500 m ü. M. beginnen lassen. Die abnehmende Wärme, die stärkeren Extreme zwischen großer Luftfeuchtigkeit und erheblicher Trockenheit der Luft, oft auch die absolute Abnahme der Niederschläge wirken auf den Wald ähnlich, wie es das Klima der Subtropen tut. Mit dem tropischen Regenwald verglichen, pflegt die Höhe der Stämme geringer zu sein, ihr Holz ist fester gebaut, Plankengerüste kommen nicht mehr vor. Lianen und Epiphyten in den großartigen Formen des Tieflandes werden seltener. Dafür treten die Kryptogamen in mächtiger Entfaltung auf den Plan: Farne und wuchernde Moose, höher auch Flechten werden tonangebend für die Szenerie. Eine mustergültige Schilderung dieser Änderung und Verarmung des Tropenwaldes hat Volkens¹⁾ vom Kilimandscharo gegeben.

Eine oft erwähnte Form des Regenwaldes ist der Galeriewald. Er ist bezeichnend für Gegenden, deren Klima regenwaldartige Bestände nur noch dort gestattet, wo dauernde Wasserzufuhr gegeben ist, also in Flußrinnen, bei hochstehendem Grundwasser. Der Entwicklungsgrad des Galeriewaldes hängt demgemäß von der Ausdehnung des ihn speisenden Inundationsgebietes ab. In sehr umfangreichen Flußauen kann er äußerlich dem echten Regenwald gleich werden, an schmalen Wasseradern dagegen stellt er ein verkümmertes Gebilde dar, das schließlich nur eine Auswahl der allerwiderstandsfähigsten Elemente aus den benachbarten Regenwaldgegenden umfaßt.

¹⁾ Volkens, G., Der Kilimandscharo. Berlin 1897.

e) Monsunwald (Tropodrymium).

Tritt in den Tropen eine stärkere Periodizität des Jahresklimas mit Trockenzeit ein, so verliert in dem Maße dieser Störung der Charakter des Regenwaldes seine wesentlichen Eigenschaften. Besonders wird bei vielen Arten der Laubfall auf den Beginn der Trockenzeit gelegt: der Wald wird zu dem „regengrünen“ Monsunwalde.

Die Stammhöhe seiner Bäume pflegt geringer zu sein, die Blanks an der Basis fehlen, Jahresringe zeichnen sich im Holzgefüge deutlicher ab, die Rinde erzeugt öfter eine dicke grobschuppige Borke. Die Verzweigung der Kronen ist besser entwickelt als im Regenwald. Die Blätter sind im Durchschnitt nicht so umfangreich. Kauliflorie scheint selten vorzukommen.

Am besten studiert sind solche Monsunwälder in Asien. Im östlichen Java und in Hinterindien z. B. sind die Wälder der *Tectona grandis*, des Liefholzbaumes, zwischen Juni und Oktober völlig kahl, das gefallene Laub bedeckt als knisternd trockener Belag den Boden. Lianen sind in diesen Wäldern seltener als im Regenwald, die Epiphyten viel weniger formenreich; merkwürdig häufig sitzen parasitische *Loranthus*-Arten an den Ästen der Bäume. Überhaupt wird angegeben, die Blütenfülle dieses *Tropodrymiums* sei größer als im Regenwald, namentlich käme sie mehr zur Geltung, weil die Blütezeit mit der Trockenperiode zusammenfällt, wo die Belaubung so stark gemindert erscheint. Entsprechende Monsunwälder von floristisch natürlich abweichendem Gefüge kennen wir aus Afrika und von Brasilien.

f) Sommerwald (Therodrymium).

Der Sommerwald ist eine ökologische Parallele zum Monsunwald. Für seine Bäume ist die Zeit des Entlaubtheits gleichfalls eine physiologische Trockenperiode, in der eine ausreichende Wasseraufnahme nicht möglich ist, der Winter. Demnach spielt sich auch im Sommerwalde das Leben der meisten

Gewächse in einer wellenförmig auf- und niedersteigenden Kurve ab. Während der Vegetationszeit herrscht ersprießliche Witterung. Die Assimilation geht energisch vor sich. Wenn der Höhepunkt vegetativer Leistung überschritten ist, werden die Blütenknospen für das folgende Jahr angelegt. Die vorbereiteten Assimilate wandern aus den Laubzweigen in den Stamm, wo sie während des Winters aufbewahrt bleiben. Schließlich tritt Verfärbung des Laubes ein, und die Blätter fallen ab. Der Winter bringt beträchtliche Verlangsamung des Wachstums; die Knospen sind von harten Schutzblättern umhüllt. Im Frühjahr findet unter allgemeiner Umsezung der gespeicherten Stoffe die oft vorzeitige Entfaltung der Blüten und das Austreiben der neuen Laubzweige statt.

Die Sommerwälder sind meist aus sehr viel weniger Arten zusammengesetzt als die Regenwälder. Die Bäume selbst sind in ihrer Tracht gleichartiger. Ihre Stämme umhüllt, wie im Monsunwald, eine stark korkenbedeckte Rinde. Die Verzweigung der Wipfel ist oft sehr ausgiebig, das Blattmosaik dichter und gleichartiger. Das Laub erreicht zwar nicht die stattlichen Ausmaße mancher tropischer Blätter, ist aber zart gebaut, frisch und rein grün, im ganzen höchst assimilationefähig. Die Blüten öffnen sich größtenteils vor der Belaubung des Waldes und sind, vielleicht damit im Zusammenhange, meist auf Windbestäubung angewiesen.

Während im Regenwalde, wenn er gut entwickelt ist, eine Folge von fünf und sechs Schichten unterscheidbar ist, finden sich im Sommerwalde gewöhnlich nur drei oder zwei, nicht selten sogar nur eine einzige. Die hohen Bäume, die alles beschatten, geben das Dach. Ihr Nachwuchs bildet tiefere Lagen. Der Strauchwuchs kann in den reichen Sommerwaldgebieten recht üppig sein, in den weniger bevorzugten dagegen verarmt er und wird abhängig von der Belichtung. Unser Buchenwald zeigt einen sehr ungünstigen Fall; er ist zuweilen so spärlich, daß selbständig assimilierender Unterwuchs nicht ge-

deiht und nur noch Saprophyten und Schmarotzer unter der toten Laubdecke nisten. Für die Lianen gilt dieselbe Beobachtung: auch sie sind noch ganz reichlich, wenigstens an Individuen, in den Grenzgebieten zu den Regenwäldern hin, verringern sich von dort ab jedoch auffallend schnell. Epiphyten von höherer Stellung im System fehlen ganz. Der Bodenwuchs erlangt eine relativ große Wichtigkeit. Wie im Regenwalde erfreut er sich trefflicher Wasserversorgung. Das spricht sich aus in der Dünnblättrigkeit und der Zartheit aller Organe bei vielen seiner typischen Bestandteile. Eigenartig gestaltet sich sein Lichtgenuß. Denn im Sommerwalde besteht eine Periodizität des Lichtes, die mit der allgemein klimatischen nicht zusammenfällt. Das Maximum des Lichtgenusses fällt in das Frühjahr, wenn die Baumkronen noch wenig beschatten.

Daher üben manche Bodenpflanzen des Sommerwaldes ihre lichtbedürftigen Funktionen zeitig im Frühjahr aus. Die Staudenflora unserer Laubwälder, und ebenso der von Asien und Amerika, entfaltet dann größtenteils ihre Blüten und färbt den Waldboden bunt für einige Wochen. Auch das assimilierende Laub erscheint bei vielen dieser Arten früh, ist aber bei manchen nur von kurzer Dauer. Unsere bekannte *Anemone nemorosa*, die Arten von *Corydalis*, *Arum maculatum* z. B. fangen bereits an zu vergilben, wenn die Bäume sich eben erst belaubt haben. Die länger grün bleibenden Stauden ziehen von dem höheren Kohlen säure-Gehalt des Waldgrundes Nutzen.

Wie sich die ökologischen Eigentümlichkeiten des Sommerwaldes ursprünglich entwickelt haben mögen, wird anschaulich aus dem Verhalten, das er gegenwärtig in China und Japan bietet. Denn dort steht er noch am deutlichsten in Zusammenhang mit dem Regenwalde. Manche Bäume hat er damit gemeinsam, Lianen kommen noch zahlreich vor, unter den Epiphyten gibt es wenigstens noch Farne. Der geregelte Blatt-

fall setzt sich erst allmählich durch, man sieht ihn förmlich in der Entstehung begriffen. Bei Eichen, Birken, Magnolien, Rhododendren, Laurazeen, Ahorn gibt es nebeneinander immergrüne und blattwerfende Spezies, ja es scheinen fakultativ abfällige Arten vorzukommen. So ist in Mittelchina oder im südlichen Teile Japans der Sommerwald gewissermaßen in statu nascendi zu beobachten. Geht man nördlich weiter, so wird er immer typischer, d. h. eine durch Ausscheidung alles Empfindlicheren verarmte und gleichmäßig gewordene Formation. In Nordamerika ist eine derartige Verbindung des Sommerwaldes mit reicheren Formationen nicht so sichtbar, doch ist er wenigstens im bevorzugten Südosten noch formenreich. In Europa und Vorderasien tritt er am artenärmsten auf. Noch das üppigste Waldbild bietet sich an der Südostküste des Schwarzen Meeres. Blattwerfende Laubhölzer stehen dort in majestätischen Exemplaren zusammen, aus den Gattungen *Quercus*, *Ulmus*, *Carpinus*, *Tilia* und *Fagus*. Als Lianen klettern *Smilax*, *Vitis* und *Hedera* empor in die höchsten Kronen, Moose und an lichten Stellen auch der Bodenwuchs sind sehr üppig. Im übrigen Europa wird der Wald viel ärmer, neben Mischwaldungen gibt es größere Bestände, die fast rein von Eichen, Buchen oder Birken gebildet sind. Im Bereiche strömenden Wassers wachsen Auenwälder von *Salix* (Weiden), *Populus* (Pappeln) oder *Alnus* (Erlen).

Auf der südlichen Halbkugel ist das Klima der Entstehung von Sommerwäldern nicht günstig, da es keine solche periodische Zuschärfung und keine so kalten Winter kennt. Unter diesen Umständen erstreckt sich ja der typische Regenwald in Südamerika und auf Neuseeland bis in die Breiten von Deutschland. Nur in Patagonien schiebt sich zwischen die immergrünen Küstenwälder des Westens und die Steppen im Osten eine schmale Mittelzone ein, die von blattwerfenden *Nothofagus*-Arten gebildet wird.

g) Nadelwald (Conodrymium).

In dem Bereiche der Sommerwälder gibt es höchst ausgedehnte Bezirke, die von immergrünen Nadelwaldungen eingenommen werden. Sie haben in ihrem Unterwuchs ökologisch viele Beziehungen zu den Sommerwäldern, aber die herrschenden Bäume leben nach einem ganz anderen Plane. Die Koniferen oder Nadelhölzer gehören einem durchaus verschiedenen Stamme des Pflanzenreiches an als die Blütenpflanzen, ihr anatomischer Bau zeigt beträchtliche Unterschiede, sie sind, geologisch gesprochen, älter. Es ist daher nicht zu verwundern, wenn auch nicht wirklich erklärbar, daß ihre Ökologie in vielen Stücken abweicht. Wo bei den Blütenpflanzen der Typus des blattwerfenden Baumes ausgelöst ist, da behalten sie mit wenigen Ausnahmen (z. B. der Lärche) ihr sonderbar perotisches Nadellaub und sind befähigt, auch die härtesten Winter damit zu ertragen. In den Gebirgen steigen sie gewöhnlich in höhere Zonen hinauf als die Laubbäume, ebenso gehen sie oft in höhere Breiten und bilden daher in den arktischen Gebieten nicht selten die Polargrenze des Baumwuchses überhaupt. Die räumliche Ausdehnung der Koniferenwälder ist eine höchst beträchtliche, ganz besonders in den kälteren Gürteln der nördlichen Halbkugel, wo nicht selten eine einzige Art über ungeheure Strecken den Bestand bildet. Auf der südlichen Hemisphäre spielen sie dagegen eine geringere Rolle, und zu reinen Beständen vereinigen sie sich dort selten.

h) Trockenwald (Xerodrymium).

Wo die Wasserzufuhr dauernd oder im größeren Teil des Jahres nur gering ist, da fehlen die wichtigsten Vorbedingungen für ein gutes Gedeihen der Bäume. Daher sind die „Trockenwälder“ bei weitem nicht so einheitlich und faßbar in ihrer Erscheinung wie Regenwald oder Sommerwald. Ein leichtes Schwanken der Umgebung nach der ungünstigen Seite hin bringt die Gehölze gänzlich zum Weichen und führt die kon-

kurrierenden Formationen zum Sieg, oder es schafft einen Zustand des Gleichgewichtes, bei dem wesensverschiedene Genossenschaften sich gegenseitig durchdringen.

Die Trockenwälder gleichen oft bei lichter Stellung der Bäume einer Parklandschaft. Die Höhe des Stammgerüstes ist im Durchschnitt geringer als in anderen Waldungen, doch gibt es da mancherlei Abweichungen und Ausnahmen. Von starker Borke überdeckt, ist der Stamm mit festem Holz versehen oder durch Einschaltung wasserführender Gewebe aufgetrieben und dann von schwammiger Beschaffenheit. Die Krone bildet sich häufig in Gestalt einer verkehrten Pyramide oder noch flacher in Form eines Schirmes aus. Solcher Umriß der Wipfel ist von starker physiognomischer Wirkung. Es ist eine Wuchsform, die in allen wärmeren Trockengebieten vorkommt; nach ihrer ökologischen Bedeutung harret sie noch einer befriedigenden Erklärung. Das Laub der Bäume ist mittelgroß oder klein, xerotisch immergrün oder in den trockensten Zeiten abzuwerfen. Sehr eindrucksvolle Trockenwälder finden sich in Australien. Die Gattung *Eucalyptus* gibt dort den Ton an mit schmalen, sichelförmigen Blättern in senkrechter Stellung und von blaugrüner Färbung; der Unterwuchs besteht aus Gras oder aus immergrünem Strauchgestrüpp. Danach lassen sich vielleicht in allen Erdteilen die Trockenwälder im Sinne von Schimper zerlegen in Savannenwälder (mit Gras) und Hartlaub- und Dornwälder (mit xerotischem Strauchwuchs), wobei freilich viele Übergänge zu anderen Formationen noch näherer Untersuchung bedürfen. Sehr typische Dornwälder besitzt Brasilien in seiner *Catinga*, die schon Martius geschildert hat. Da herrschen unter den höheren Gehölzen dornige *Mimoseae*; niedrige Palmen, säulenförmige *Rakteen* stehen in den Lücken, dünne Schlinger winden sich an den Stämmen empor. Den Boden bedecken harte *Bromeliaceen*. Kräuter und Gras gibt es so gut wie gar nicht.

i) Heide (Mesothamnium).

Die Heide setzt sich zusammen aus niedrigen Gehölzen von dauernder Lebensbetätigung: aus immergrünen Sträuchern. Sie haben bleibendes, hartes, oft kleinblättriges Laub und neigen zu geselligem Wuchse.

Eine typische Form der Heide ist die Macchie der Länder ums Mittelmeer, deren klassische Schilderung in Grisebach's Vegetation der Erde (I 283 ff.) noch heute kaum übertroffen ist. Diese Gebiete sind durch Winterregen bezeichnet. Wärme und Feuchtigkeit, die beiden großen Förderer vegetativen Gedeihens, trennen sich in unvorteilhafter Weise. Die Konstellationen sind niemals ganz günstig, freilich auch niemals völlig ungünstig. In solchen Lagen ist das immergrüne, eingeschränkte, etwas xerotische Laub am Platze, wie es den Macchiensträuchern eigentümlich ist. Reichliche Verzweigung, zahlreiche, doch kleine Blätter, oft zahlreiche Blüten: das ist die Normalform dieser Gewächse.

Die Macchie ist mitunter aus wenigen Arten zusammengefügt, in anderen Fällen aber vielförmig in hohem Grade. Doch auch dann bleibt ihr Aussehen eintönig, weil die Sträucher in der Tracht sich fast alle gleichen. Nebenbestandteile treten wegen Raum Mangels meist weniger in die Erscheinung als bei den Waldungen. Was vorkommt, das sind Zwiebel- und Knollenpflanzen, einzelne schwächliche Anfänge des Lianenwuchses, wenige Kräuter. Die Färbung des Laubes ist meistens dunkel, oft stumpf und fahl, sie verleiht der Macchie etwas Düsteres und Schwermütiges.

Name und Begriff der Macchie stammen aus dem Mittelmeergebiet. *Olea europaea*, *Myrtus communis* und die blüten schönen Arten von *Cistus* sind berühmte Gewächse dieser Formation. Auch *Erica arborea* bildet eines der wichtigsten unter ihren Elementen. Knollen- und Zwiebelpflanzen sind reich und schön, vergängliche Kräuter schmücken im Lenz den Boden mit frischem Grün. Ähnliche Vegetationsformen herr-

schen im südwestlichen Kapland in einer floristisch sehr reich gegliederten Pflanzenwelt. Mit dem ersten Winterregen beginnt die Blütenentfaltung dieser Kapheiden. Knollenpflanzen und zahlreiche Zwiebeln, auch Kräuter erscheinen zuerst; ihre Blumen sind zahlreich und bunt gefärbt. Es sind also die Nebenbestandteile, die den Reigen eröffnen. Erst später breitet sich das Blühen aus über die strauchige Vegetation, die prachtvollen Proteazeen, die schönen Rutazeen, die Leguminosen und über das Heer von Erica-Arten, die zu Hunderten auf den Flächen wachsen. In der ökologischen Ausprägung recht ähnlich, wenn auch systematisch ganz eigenartig entwickelt sich die Macchie in Südaustralien. Es ist ein höchst vielseitiges Gemisch von Sträuchern, das arm ist an Nebentwuchs und bei ähnlichstem Laube erst zur Blütezeit offenbart, wie mannigfaltig es sich zusammensetzt. In Amerika herrscht die Macchienform in Kalifornien und Chile, in systematisch wiederum gänzlich abweichenden Floren.

Eine geographisch bemerkenswerte Form der Heide ist die Callunahaide¹⁾ von Nordwesteuropa, die bei uns im norddeutschen Flachland bis etwa zur Elbe große Strecken des Landes bedeckt. Durch ihre Leitart, *Calluna vulgaris*, mit den erika-reichen Heiden der Winterregengebiete von Südwesteuropa systematisch und physiognomisch verbunden, trägt sie den Typus der Heide hinein in klimatisch abweichend ausgestattete Gegenden. Sie lebt im Bereiche des ozeanischen Klimas auf sandigen nährstoffarmen Böden und bildet eine artenarme Formation, die mit vielen anderen Beständen genetische Beziehungen eingeht.

Macchienartige Hartlaubgehölze gibt es endlich auch auf den tropischen Hochgebirgen in den oberen Zonen. Die hohen Vulkanberge Afrikas und der Sunda-Inseln haben derartige Strauchbestände in der Nähe ihrer Gipfel, und auf den

¹⁾ Graebner, B., Die Heide Norddeutschlands. In Engler und Prudes Vegetation der Erde V (1901).

Anden Südamerikas ziehen sie sich bei 3000—3500 m ü. M. als dunkle Bänder an den Abhängen entlang.

k) Savanne (Mesopodium).

Die Savanne stellt eine von Gramineen beherrschte Formation dar, eine „Grasflur“, die mit eingestreuten Bäumen verschiedensten Wuchses und Höhenmaßes besetzt ist. Sie beschränkt sich auf wärmere Gebiete der Erde und findet dort ihr bestes Gedeihen in Gebieten von periodischem Klima bei einer Regenmenge von 90—150 cm. Von ihrem Aussehen gilt in den meisten Gegenden, was Schomburgk¹⁾ von den Planos in Britisch-Guiana sagt. Der Anfang der Vegetationszeit liegt dort im April; da beginnen die Gräser zu treiben. In kurzer Zeit erreichen sie großes Ausmaß und bilden übermannshohe Rasen, doch sind die einzelnen Büsche durch kahle Zwischenräume geschieden. Anfangs sieht das ganze Gesichtsfeld aus wie eine Meeresfläche von Halmen, allerdings nie so rein grün wie die Wiesen des Nordens, weil vergilbte Reste des Vorjahres zwischen dem frischen Grün stehen bleiben. Die schließliche Höhe des Wuchses schwankt erstaunlich nach der Ergiebigkeit des jeweiligen Regens; es ist häufig vorgekommen, daß Reisende dieselbe Gegend nicht wiedererkannten, weil die ungleiche Höhe der Savanne sie täuschte. Zwischen dem Gras eingestreut finden sich zahlreiche Stauden — besonders Leguminosae, Amarantaceae, Compositae —, Sträucher und kleine Bäume, alle mehr oder minder xerotisch ausgestattet und in der guten Jahreszeit mit Blumen geschmückt. Gegen Ende der Vegetationszeit vergilbt die ganze Fläche rasch. In den dünnen Monaten gewährt sie einen winterlichen, trübseligen Anblick.

Solche Savannen nehmen in Brasilien und namentlich in Afrika riesenhaft ausgedehnte Flächen ein. Weniger umfangreich ist ihr Gebiet in Asien, während sie in Australien wieder

¹⁾ Schomburgk, R., Botanical Reminiscences in British Guiana. Adelaide 1876.

in den Vordergrund treten, und zwar in sehr enger Verbindung mit dem grasigen Eufalyptuswalde.

1) **Steppe (Xeropoium).**

Pflanzengeographisch bedeutet die Steppe eine xerophile Grasflur ohne Baumwuchs. Es empfiehlt sich dringend, wissenschaftlich den Begriff auf diese ursprüngliche Fassung zu beschränken, und nicht der Gepflogenheit von Laien nachgebend alle möglichen gehölzarmen oder irgendwie xerotischen Bestände als Steppe anzusprechen.

Neben den xerotischen Gramineen setzt sich die Steppe zusammen aus hochwüchsigem Stauden, vielen Knollen- und Zwiebelgewächsen; zeitweilig nimmt sie auch jährige Pflanzen auf.

Der Name der Steppe stammt aus dem südlichen Rußland, und ihre Entwicklung dort gibt einen zureichenden Begriff von der allgemeinen Bedingtheit der Steppe. Es handelt sich um Gebiete, die bei extremem Winter und Sommer einen Niederschlag von 35—50 cm empfangen. Die im Winter herrschenden Winde aus dem östlichen Quadranten gelten als wesentlich für die Erhaltung der Steppe, da sie dem Baumwuchs feindlich sind. Ihrer Herrschaft folgt ein Frühsommer mit zuverlässigen und häufigen Niederschlägen, die das Gedeihen der Steppe fördern.

Die herrschenden Gräser der südrussischen Steppe gehören den Gattungen *Festuca*, *Andropogon*, *Koeleria* u. a. an, besonders wirksam aber sind die Arten von *Stipa*, hochhalmige Gestalten mit anmutig sich neigenden Blütenrispen. Am Beginn der Vegetationszeit sprießen unscheinbare Kräuter mit bescheidenen Blumen und einzelne hübsche Zwiebelpflanzen unter dem jungen Grase hervor. Erst im Mai beginnen höhere und stolzere Stauden ihre Blumen zu entfalten, z. B. *Crambe*, *Papaver*; auch einzelne niedrige Sträucher blühen um diese Zeit. Später, im Sommer folgen stattliche Doldenpflanzen und Labiaten, prachtvoll blühende *Astragalus*, steife

Euphorbia. Wenn diese Flora vertrocknet ist und der heiße dürre Spätsommer Einzug gehalten hat, dann legt die Steppe ein düsteres, graues Gewand an. Stark behaarte Stauden mit aromatischem Laubwerk gewinnen die Oberhand neben den verdorrten Grasshalmen. Sukkulente Chenopodiaceen werden bemerklich in fahlen Farbentönen, nur die Euphorbien bewahren ihr lebhaftes Grün in der herbstlichen Steppe.

Die Ausdehnung der altweltlichen Steppe reicht von Rumänien durch die aralokaspische Niederung nach dem südlichen Sibirien und weiter bis fast zum Stillen Ozean. In Amerika wiederholen die Prärien des Nordens und die Pampas des Südens das Bild der Steppe mit bestimmten Abweichungen im einzelnen. Die Prärie löst sich aus wiesenartigen Beständen allmählich durch mancherlei Übergangstufen heraus, um bei 96—98° w. L. am meisten typisch zu werden. Dort liegen jene weiten Grasfluren mit dem bunten Blumenflor der Stauden, der den ganzen Sommer in stetem Wechsel sich erneuert und infolge der längeren Befeuchtung Nordamerikas bis gegen den Herbst hin erhalten bleibt, der mit vielen hochwüchsigen Kompositen den Abschluß bringt.

Aus den Pampas hat uns Lorenz, der Erforscher der Vegetation von Argentinien, ein hübsches Bild entworfen von dem Farbenwechsel der Grasflur in den einzelnen Jahreszeiten. Schwarz sieht sie im Frühjahr aus, wenn die großen Grasbrände über sie hingegangen sind. Blaugrün färbt sie sich, sobald die jungen Blätter dem Boden entsprossen, braungrün im Zustand des Erwachsenseins, silbern sind die Gräser zur Blütezeit, da ihre Spelzen sich entfalten.

In den Tropen sind echte Steppen offenbar seltene Erscheinungen.

m) Wiese (Hygropodium).

Auch die Wiese wird durch die Herrschaft der Gramineen bezeichnet. Aber sie ist der Ausdruck eines weniger exzessiven

Klimas, bei dem die Gegensätze der Temperaturen geringer sind und die Winter in der Regel milder verlaufen. In der Vegetationszeit herrschen sehr ersprießliche Witterungsverhältnisse, der Bau der Wiesengräser hat daher manche hygrotische Züge, eine ansehnliche Laubfläche erlaubt ihnen beträchtliche Assimilationstätigkeit. Im Winter sterben nur in ungünstigen Jahren ihre oberirdischen Teile ab, oft aber bleiben sie wenigstens teilweise grün und erhalten eine beschränkte Funktionsausübung aufrecht.

Typische Wiesen sieht man in Mitteleuropa, wenn auch ihre floristische Zusammensetzung keine ursprüngliche mehr ist und durch menschliche Wirtschaft starke Veränderung erlitten hat. Die Gramineen sind meist ausdauernd, bezeichnet durch lebhaftes basales Verzweigen und entsprechende Wurzelbildung, welche einen zusammenhängenden Rasen erzeugt. Bemerkenswert ist die große Anzahl (oft 20—30) verschiedener Grasarten, die sich an der Bildung einer Wiese beteiligen, wenn nicht durch künstliche Mittel gewisse Arten bevorzugt werden und ein Übergewicht erlangen. Mit den Gräsern teilen sich Stauden in die Beherrschung der Wiese, in wechselndem Verhältnis, aber gewöhnlich gleichfalls in einer Mehrzahl von Spezies. Wenig Raum bleibt für Annuelle, sie sind nur spärlich eingestreut. Unter den Stauden der deutschen Wiesen sind Arten wie *Ranunculus acer*, *Cardamine pratensis*, *Lychnis flos cuculi*, *Rumex acetosa*, *Primula officinalis*, *Taraxacum officinale*, mehrere Doldenpflanzen, im Westen auch *Colchicum autumnale* die gewöhnlichsten und am allgemeinsten verbreiteten.

Wiesen von ähnlichem Typus gibt es in allen feuchteren, kühleren Gebieten der nördlichen Hemisphäre. Doch haben sie in den meisten Ländern erst durch den Eingriff des Menschen ihre jetzige Zusammensetzung und die heutige Ausdehnung gewonnen: es sind „Halbkulturbestände“. An den Grenzen zu mehr trockenen Gegenden treten zahlreiche Übergänge zu den Steppen auf: so besonders in Sibirien und Nordamerika. Wo

dagegen die Vegetationszeit durch Kälte oder lange Schneedauer verkürzt wird, beginnt sich das Verhältnis von Stauden und Gräsern zu verschieben, so daß eine Annäherung zur Matte stattfindet. Das beobachtet man in den Gebirgen des Wiesengebietes, dann besonders auch im nordöstlichen Asien gegen die Küsten hin. Im nördlichen Japan, im Amurlande und um die Ochotskische See ist die Untermischung der Wiesen mit großartig hochwüchsigen Stauden so bedeutend, daß ein eigenartiger Typus entsteht, dessen Platz bei den Matten ebenso berechtigt wäre, wie bei den Wiesen.

n) **Wiesenmoor** (Niedermoor, Flachmoor, Hygrophorbium).

Im Mangel der Gehölze und in wesentlichen ökologischen Zügen ihrer Bestandteile schließen sich an die Wiesen die Wiesenmoore¹⁾ an. Ihr Bestand ist jedoch viel mehr an rein tellurisches Wasser, d. h. an hohes Grundwasser geknüpft als bei der Wiese, sie sind also vorzugsweise auf tiefgelegenen, flachen Geländeteilen entwickelt. Ihr Boden ist nicht mildhumös wie dort, sondern er ist vertorft, enthält viel freie Humusäuren und ist daneben meist reich an mineralischen Salzen. Der Vegetationsbestand ist oft geschlossen wie auf der Wiese, aber er wird gewöhnlich nicht von den Gräsern beherrscht, sondern von den physiognomisch nächst verwandten Cyperazeen, in den kühleren Ländern der Erde besonders von der Gattung *Carex*; einige Moose, Junkazeen, Gramineen (z. B. *Molinia*) und eine bedeutende Zahl von dikotylen Stauden vervollständigen das normale Bild des Wiesenmoores. Den meisten sind mehrjährige Lebensdauer und speichernde Organe unter der Bodenfläche eigen, die oberirdischen Teile pflegen im Winter abzustorben.

Die Wiesenmoore sind genetisch oft mit Wasserpflanzenbeständen verknüpft durch eine Reihe von Übergangsforma-

¹⁾ Früh, F. und C. Schröter, Die Moore der Schweiz. Beitr. zur Geologie d. Schweiz III 1904.

tionen, deren Studium für die Entwicklungskunde der Pflanzenvereine allgemein bedeutsam gewesen ist. Eine sehr wesentliche dieser Stufen, wenn man will, der Beginn des Wiesenmooses, wird vertreten durch das Röhricht, durch Bestände gewisser hoher Gräser oder Hyperazeen am Saume der Gewässer. Diese Pflanzen, vor allen *Phragmites communis*, das Schilfrohr, wurzeln im Schlamm und bilden keinen geschlossenen Rasen, sondern lassen in Zwischenräumen allerorten das klare Wasser hervortreten. Ihre hohen, schlanken Halme neigen sich leicht im Winde und im Anprall der Wogen; sie steigen auf aus weitkriechenden, kräftigen Wurzelstöcken und bilden große Gesellschaften. Rohrbestände gibt es beinahe überall auf der Erde, wo reichliches Wasser steht, überall sind gewisse Gramineen oder Hyperazeen die Herrscher, und nur der Charakter der Nebenbestandteile unterliegt systematischem Wechsel.

o) Moosmoor (Hochmoor, *Hygrophagnium*).

Hängt das Wiesenmoor vom nährenden, stoffreichen, tellurischen Wasser ab, so verlangt das Moosmoor¹⁾ stoffarmes, oft nur atmosphärisches Wasser in hohen Beträgen. Sein Vorkommen beschränkt sich daher auf die niederschlagreichen Gebiete der Erde, und unter diesen auf die kühleren oder kalten. Denn nur bei niedriger Temperatur können die Moose, welche das *Hygrophagnium* charakterisieren, zu eigenen Bestandsbildungen gelangen. Es sind vorzugsweise Angehörige der Gattung *Sphagnum*, eines isolierten Geschlechtes der Moospflanzen, das in seinen Vegetationsorganen sehr sonderbare Einrichtungen aufweist. Gegen Kälte und z. T. auch Austrocknung durch innere Eigenschaften geschützt, vermögen sie durch den feinporösen Bau ihrer kleinen Blätter das Wasser kapillar zu leiten und festzuhalten. In dauerndem Spitzenwachstum führt

¹⁾ Weber, C. A., Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoors von Augstmal im Memeldelta. 1902. — Dörsch, H., Die Vegetation des Hochmoores Komosse, Svensk Växtbiol. Sällsk. I. Uppsala 1923.

das Individuum ein zeitlich und räumlich kaum beschränktes Dasein. Das ganze Moor nährt sich fast gänzlich von den Niederschlägen der Wolken. Von innen nach außen sucht es selbsttätig den Umfang seines Bereiches ständig auszu dehnen. Meist liegen die ältesten Teile, in der Mitte des „Hochmoores“, am höchsten, die jüngeren, am Rande, sind niedriger: das ganze Moor erhält dadurch einen gewölbten Umriß, im Gegensatz zu der meist ebenen Fläche des Wiesenmoores.

Für die allermeisten Pflanzen enthält der torfige Boden und das Wasser der Hochmoore zu wenig nährrende Stoffe. Neben Sphagnum ist es also eine recht artenarme Pflanzengesellschaft, welche das Moosmoor besiedelt, die aber sehr bezeichnend dafür ist und selten in andere Formationen übertritt. In der nördlichen Hemisphäre gehören dazu mehrere Hyperazeen, dann namentlich niedrige Sträucher aus der Familie der Ericazeen, z. B. *Erica tetralix*, *Ledum palustre*, *Vaccinium*- und *Kalmia*-Arten, einzelne Rassen von Riefernarten, ferner die sonderbaren fleischverdauenden Sonnentaugewächse (*Drosera*) und in Nordamerika noch einige andere Insektivoren, wie *Sarracenia* und *Dionaea*. Es ist bemerkenswert, daß auch auf der südlichen Hemisphäre die Hochmoore eine sehr ähnliche Vegetation besitzen, ja daß auch die floristischen Züge vielfach übereinstimmen. Sphagnum und *Drosera* finden dort gleichfalls ihr Gedeihen, und für die Ericazeen treten die *Epacridaceae* ein, welche im System ihre Schwestergruppe ausmachen. Als Hauptverbreitungsgebiet der Moosmoore ergeben sich die Gebiete, deren Jahrestemperatur durchschnittlich unter 10° gelegen ist, und die gleichzeitig eine ausgeglichene feuchte Vegetationsperiode besitzen. Das sind also größere Stücke von Nordamerika und Nordeuropa. Hier haben die Moosmoore eine z. T. sehr ausgedehnte Verbreitung, gehen aber ebenso wie die Wiesenmoore durch menschliche Eingriffe mehr und mehr verloren. Weiter südwärts ziehen sie sich auf die höheren Gebirge zurück und verschwinden endlich ganz.

Einige Wichtigkeit erlangen sie erst wieder in den am meisten südlichen Ländern, Patagonien, Neuseeland, Tasmanien und auch auf den Inseln der antarktischen Gewässer.

p) Matte (Mesophorbium).

Die Stauden, welche im Untewuchs des Waldes, auf den Wiesen und in den Mooren schon eine ansehnliche Rolle spielen, gewinnen in gewissen Fällen eine noch größere Bedeutung. Ganz besonders steigert eine abgekürzte Vegetationszeit ihren Wert in der Formation. Die Speicherung größerer Mengen von Assimilaten in ihren unterirdisch gelegenen Organen setzt sie in die Lage, die günstige Wendung der Jahreszeit sofort auf nachdrücklichste auszunutzen, in kurzer Zeit ein umfangreiches Assimilationssystem aufzubauen und die obwaltenden Umstände in idealer Weise zu verwerten. Davon überzeugt man sich bei uns in den mittleren Zonen der Gebirge¹⁾, wo die Vegetation nach der späten Schneeschmelze sofort in förderliche Witterungsverhältnisse versetzt wird. Da sind Stauden wie die hohen Aconitum, Delphinium, Gentiana, Adenostyles, Ligularia, Geranium, Mulgedium der sichtbarste Ausdruck dafür, wie vorteilhaft unter solchen Umständen die Staude ausgestattet ist. In noch höheren Lagen wird ihr Wuchs niedriger, die Blätter sind geringer an Größe und drängen sich oft rosettenartig zusammen, der ganze Rasen erhebt sich nur wenig über den Boden: das ergibt dann die Matten des Hochgebirges mit ihrem dufenden Heu und den prächtig gefärbten Blüten, die beinahe alle Gebirge der kühleren Erdgebiete auszeichnen.

q) Trift (Xerophorbium).

Wo in niederschlagsärmerem Klima oder auf trockenem Boden in einer Formation die Stauden oder Halbsträucher

¹⁾ Vgl. namentlich: Schröter, C., Das Pflanzenleben der Alpen. 2. Aufl. Zürich 1923—1926.

herrschen, da spricht man von „Trift“. Nach der Ausgestaltung ihrer oberirdischen Vegetationsorgane ist sie xerotisch, sie läßt sich auffassen gewissermaßen als Seitenstück zur Steppe, Steppe mit zurückgetretenem Graswuchs.

In Mitteleuropa ließe sich die Pflanzendecke einer trockenen Sandfläche, soweit Stauden sie beherrschen, als eine Trift bezeichnen. Typischer noch ist die Flora trockener Hügel, z. B. mit Muschelfalkunterlage, oder der sog. „Steppenheiden“ süddeutscher Autoren auf den Schotterzungen des Alpenvorlandes. Sie bieten uns ein Gemisch von Kräutern und verschiedensten Stauden mit schnell wechselnden Erscheinungen während der Wachstumsperiode. Im Frühjahr blütenreich, später weniger farbenbunt, gehören sie zu unseren floristisch am reichsten bedachten Beständen. Wie in der Steppe steht der Pflanzenwuchs nicht in allseitigem Zusammenhang, sondern läßt vielerorts den nackten Boden hervorschauen. Allgemein tritt xerotische Einrichtung des Daseins in der Organisation mit voller Deutlichkeit zu Tage. Ähnliche Triften sind auch in den Ländern ums Mittelmeer häufig, teils als ursprüngliche Gebilde, teils erst durch Verwüstung der Wälder und Heiden entstanden.

In höheren Bergzonen besitzt die montane oder alpine Trift eine weite Verbreitung. Denn überall, wo die Gehänge zu steil werden oder nicht genug Niederschlag empfangen, wo der Boden zu durchlässig ist oder wo bei größerer Höhenlage die Extreme in Wärme und Feuchtigkeit sich allzu schroff fühlbar machen, da tritt sie für die Matte ein als xerotischer Ersatz. Schöne Beispiele solchen Wechsels zeigen schon unsere Alpen. In der Gegend des Col di Tenda z. B. herrscht eine durch Trockenheit beschränkte, aromatische, silzreiche Flora an der sonnigen Süabdachung, ein üppiges, halbmansshohes Dickicht kräftiger Mattenstauden an der feuchtschattigen Nordseite. Einen noch großartigeren Fall ähnlichen Gegensatzes bietet Neuseeland in seinem südlichen Hochgebirge. Die Hänge dort tragen im Osten nur ausgeprägt xerotische, locker bewachsene,

dauernd „offene“ Triften auf unstemem, geröllreichem Boden, im Westen aber prächtige dicht geschlossene Matten selbst an steiler geneigten Lehnen.

In den höchsten Zonen der Gebirge, welche noch Pflanzenwuchs tragen, führen die Wärmemaße und die Verdunstungsverhältnisse zu einer besonderen Prägung der Bergtrift. Die Gräser werden seltener. An den Stauden verkürzen sich die Sprosse stark, die Blätter werden kleiner, das Ganze drängt sich oft zusammen zu moosartigen Rasen oder dichtgefügtcn Polstern. Aber die Blüten bewahren ihre Größe und vertiefen öfters die Färbung. Das stärkere Licht der Höhe, die Luftverdünnung, die Windbewegung, der rasche Wechsel von feucht und trocken, die meist geringe Temperatur des zugänglichen Wassers, alles das führt in komplizierter Gesamtwirkung zu der typischen Tracht der Alpenpflanzen, die in allen Gebirgen wiederkehrt. Trotz ihrer systematischen Verschiedenheit zeigen die meisten Hochgebirgsflora der Erde sehr ähnliches Aussehen, eben weil die Daseinsbedingungen so ähnlich werden, weil überall gleiche Kärghchkeit das Leben in beengte Bahnen zwingt.

In vielen Beziehungen ähnelt der oreophilen (Gebirgs-) die arktische Trift. Ein ganzer Komplex von Bedingungen, namentlich die niedere Durchschnittstemperatur und die Kürze der Vegetationszeit, gleicht sich bei beiden; andere freilich, wie besonders die Lichtverhältnisse, bieten starke Unterschiede. Die Pflanzendecke der Arktis zeigt demnach vielerorts triftartige Anordnung und hat in physiognomischer und floristischer Beziehung mit der oreophilen viele Ähnlichkeiten, die man auf die äußeren Einflüsse zurückführen kann. Wie im Hochgebirge verkürzt sich die Vegetationsperiode auf etwa zwei Monate. Nur im Juli und August liegt das Tagesmittel über dem Nullpunkt. In diesen wenigen Wochen muß alles geleistet werden. Die eiserne Notwendigkeit drängt alle Gewächse zu gleicher Betätigung. Es gibt eigentlich keine Frühlingsflora und keine Herbstflora. Alles blüht zugleich mit einem Schlage

auf. Das Laub entwickelt sich rasch aus seinen Knospen. Das Klima duldet nur wenig vegetative Entfaltung, benachteiligt aber die Blüte nicht. Wie in den Hochalpen, ist das Bild des kleinen, mit Blüten übersäten Polsters gewöhnlich in der arktischen Pflanzenwelt. Das Verblühen schreitet rasch voran, bald gibt es Früchte und Samen, und was sich irgend verspätet, wird vom Winter überrascht.

Eine extreme Form der Trift ist die Wüste, die freilich auch bei anderen Formationen als letztes Reduktionsergebnis sich anfügen ließe. In der Wüste lockert sich die Vegetation so stark, daß mehr Bodenfläche kahl als pflanzenbedeckt erscheint. Klimatisch ist der Mangel und die Launenhaftigkeit der Niederschläge daran schuld. Man rechnet die Gebiete mit durchschnittlich weniger als 25 cm jährlichen Niederschlag im allgemeinen zu den Wüsten. Hohe Lufttrockenheit und starke Temperaturkontraste sind ihnen allen eigen. Mannigfaltig aber gestalten sich die edaphischen Zustände, je nachdem kahler Fels, harter Kies, wehender Sand oder salziger Lehm den Boden bildet.

Die Ausstattung der Wüste mit Pflanzen ist ärmlich und äußerst licht, doch nicht überall so dürftig, wie die gewöhnliche Vorstellung von der Wüste wohl annimmt. Ökologisch gliedert sie sich stets in zwei Typen: die Grundwasserflora und die Regenflora.

Die Grundwasserflora ist die dauernd bleibende. Sie besteht aus Sträuchern und Stauden mit stark xerotisch gebautem Achsen- und Laubwerk, entweder durch Speicherung suffulent oder vorbeugend die Verdunstung beschränkend, oft mit gewaltig entwickeltem Wurzelsystem. Die Sträucher neigen zur Verdornung, zu verworrener Astbildung, ihre Umrisse sind rundlich, der ganze Körper strebt der Kugelform zu. Viele vertragen zwar bedeutenden Salzgehalt im Boden, aber auch sie finden auf weiten Strecken ihre Grenze an der übermäßigen Salzfättigung mancher Wüstenböden.

Ganz verschieden davon gibt sich die Regenflora. Auf die sporadischen Regenfälle angewiesen, ist sie von vergänglichem Dasein. Vornehmlich setzen sie Kräuter zusammen, Kräuter, die alle Eigentümlichkeiten dieser Wuchsform — kleine, aber gegen Verdunstung ungeschützte Laubflächen, rasche Frucht- reife, widerstandsfähige Samen — in höchster Vollkommenheit entwickelt zeigen. Ferner beteiligen sich auch Rhizomstauden und Knollengewächse am Regenflor; ihre oberirdischen Organe sind physiologisch ganz wie bei den ephemeren Annuellen ausgerüstet.

Die subtropischen Gebiete um die Wendekreise herum sind auf der Erde in weitem Umfange wüstenartig. Besonders mächtig ist der Wüstengürtel in der nördlichen Hemisphäre der Alten Welt, wo er vom westlichen Afrika durch Asien bis fast zum Stillen Ozean in wenig unterbrochenem Zusammenhange sich hinzieht. Minder umfangreich sind die amerikanischen Wüsten mit ihren wunderlichen Kaktazeen. In Südwestafrika kennzeichnet sich die Namib als ein besonders ausgeprägtes Gebiet fast völliger Regenlosigkeit, das in *Welwitschia mirabilis* die merkwürdigste aller Wüstenpflanzen besitzt. In Australien ist das gesamte Innere wüstenartig, und im Nordwesten greift der Wüstencharakter weiter bis ans Meer heran. Die Flora bringt Zwerggesträuch und Sukkulentenbestand in vielseitigem Wechsel. Ausgedehnte Strecken werden von einem starr stehenden Grase (*Triodia*) erfüllt. Wieder andere weite Gebiete sind gänzlich entblößt von oberflächlichem Wasser, und trotzdem mit dichtem etwa mannhohen Strauchdickicht von stark xerotischer Tracht bedeckt. In der Regenflora herrschen annuelle Kompositen vor, viele mit bunten, papierartigen Hüllchen um die Blütenköpfe geziert („Immortellen“); damit verglichen, treten alle anderen Elemente weit in den Hintergrund.

Rein edaphisch bedingte, oft nur transitorische Formationen mit steppen-, trist- oder wüstenartigen Merkmalen entwickeln

sich auf Dünen, Kiesbänken der Alluvionen, auf Geröllhalden, Lavafeldern u. dgl.

r) Formations-Wandel.

Der stete Wandel alles Organischen auf der Erde zeigt sich an der Vegetation in ihrem genetischen Verhalten aufs deutlichste. Schon aus sich selbst heraus macht jeder Vegetationstypus eine „ontogenetische“ Entwicklung¹⁾ durch, bis er zu dem Endstadium („Klimax“) gelangt, welches den herrschenden Bedingungen am besten und vollkommensten entspricht. Solche Entwicklung hat man „Sukzession“ genannt. Dabei lösen relativ schnell verschiedene Phasen einander ab, die man als transitorische Formationen den (scheinbar) stabilen Endstadien, den Dauerformationen, gegenüberstellen kann. Bei allen diesen Vorgängen sieht man die einzelnen Arten je nach ihren Fähigkeiten eine ganz verschiedene Rolle für die Entwicklung der Bestände spielen; Pavillard hat im Hinblick darauf aufbauende, erhaltende, festigende, neutrale und zerstörende Arten unterschieden.

Es entsteht an der Küste, an den Ufern der Gewässer, am Saume zurückziehender Gletscher, auf eruptivem Auswurfboden auch gegenwärtig noch Neuland, das im Boden keinerlei Keime enthält: wo sich der Vegetation also völlig unberührtes Siedelungs-gelände bietet. Die allmähliche Eroberung solcher Stellen durch die Vegetation vollzieht sich in gesetzmäßiger Stufenfolge, eben in einer Sukzession.

Zum Beispiel pflegen auf einer frisch gebildeten Düne zunächst blaugrüne Algen stellenweise eine leichte Verkittung des Sandes herbeizuführen. Dann folgen ausgeprägte Halophyten, die durch ihr Wurzelwerk den unstillen Sand hier und da zusammenbinden. Ihnen schließen sich xerotische Gräser an, wie etwa *Triticum junceum* oder *Psamma arenaria*, und diese befördern mit ihren widerstandsfähigeren und kräftigeren Wurzeln die Festigung des lockeren

¹⁾ Vgl. Clements, F. C., *Research Methods in Ecology*. 1905. S. 239ff.; *Plant Succession*. Washington 1916.

Bodens viel nachhaltiger. Auch für empfindlichere Gewächse bieten sich im schirmenden Schutze der Strandgräser bald passende Siedelplätze. Unter der Einwirkung der Niederschläge wird das Salz aus dem Boden allmählich ausgelaugt. Die Vegetation nimmt in ihre Reihen auch nichthalophile Arten auf. Es kommt zur Bildung einer Sanddrift, und diese ist fähig, nach und nach in andere Formationen überzugehen. — Eine Callunaheide sah Graebner auf Neuland in folgenden Stufen entstehen. Der frische feuchte Boden wird von Schizophyceen durchwoben. Ihre zersetzten Reste geben ihm die ersten Spuren von Humus. Er wird besiedelbar für Moose und kleinere Blütenpflanzen. Deren Wurzeln machen die Unterlage fester, ihr Zerfall mehrt die Humusmenge. Zuletzt ist alles vorhanden, was das Leben der echten Heidepflanzen erfordert. Die Formation gelangt zu ihrer gegenwärtigen Schlußstufe. — Aus einem See geht durch „Verlandung“ allmählich ein Wiesenmoor hervor; dies ändert sich zur Wiese, und daraus kann unter Umständen ein Wald sich bilden. In anderen Fällen dagegen wandelt sich das Wiesenmoor zum Zwischenmoor, und dies wiederum zum Sphagnummoor. — Das bewegliche Kalkgeröll der östlichen Alpen wird anfangs von *Thlaspi rotundifolium* locker besiedelt. Darauf erscheinen die angedrückten Deckensträucher der *Dryas octopetala* und breiten sich aus. Zwischen ihrem Gezweig häufen sich Humus und Staub an, Grassamen keimen darin, und daraus werden Grasshorste, die langsam die *Dryas* überwuchern und sie schließlich töten.

In allen diesen Fällen wird anfangs das neue Land durch Keime aus benachbarten Formationen besiedelt und nach und nach in Besitz genommen, wobei jede Stufe durch ihre eigenen Wirkungen, besonders auf die Beschaffenheit des Bodens, sich allmählich aufhebt und die nächste herbeiführt, bis der beste Ausgleich mit dem Medium erreicht ist.

Etwas anders gestaltet sich der Verlauf, wenn die Keime des zugänglich gewordenen Bodens in ihm selbst schon enthalten sind, also wenigstens teilweise nicht aus der Umgebung oder weiteren Entfernung stammen: hier kommt es, wie man sagt, zu einer „sekundären Sukzession“. Dieser Fall trifft auf Dichtungen und Rodungen zu, auch bei oberflächlichen Berwehungen und Verschüttungen. Denn ob nun Art oder Feuer die alten Bestände beseitigt hat, es bleiben stets manche

unterirdische Teile unverfehrt, viele Samen verharren ungestört, bis sie keimen können. Jedenfalls wird bald von der alten Vegetation ein Teil von neuem emporkachsen und sich mengen mit solcher, deren Keime aus der Umgegend hinzugeflogen sind. Es sind namentlich krautige Pflanzen, Annuelle oder Stauden, welche solchen entblößten Boden zuerst wieder mit Pflanzenwuchs bedecken. Anfangs stehen sie zerstreut und locker, dann schließen sie sich durch reiche Vermehrung zu dichten Gesellschaften, wie etwa *Epilobium angustifolium* auf unseren Waldlichtungen. Dabei ist die beteiligte Artenzahl am Beginne gering, steigt dann rasch zu einer gewissen Vielheit, sinkt aber schließlich wieder herab, und der Bestand wird zuletzt gleichartiger. Dem krautigen Dickicht der ersten Stufe folgen Gehölze, zuerst lichtliebende, später solche, die Schatten brauchen. Das Schlußstadium liefert auch hier gewöhnlich die Formation; der die betreffenden Verhältnisse am besten entsprechen. Es ist daher die Regel, daß eine künstliche vernichtete Formation von selbst allmählich sich vollständig wiederherstellt. In der That ist dies nicht nur bei uns festgestellt, sondern hat sich z. B. auch für die mediterrane Macchie oder den echten Regenwald auf Java nachweisen lassen. Doch kennt man von der Norm auch Ausnahmen. Wenn die betreffende Formation dort, wo sie vernichtet wurde, nicht von den besten Bedingungen des Gedeihens umgeben war, sondern eine bereits schwierige Lage verteidigte, so kann es geschehen, daß sie zur natürlichen Verjüngung nicht mehr die Kraft besitzt. Die hierüber vorliegenden Mitteilungen sind nicht alle zuverlässig und sollten mit einer gewissen Vorsicht aufgenommen werden; jedenfalls müssen sich einschlägige Beobachtungen über längere Zeiträume erstrecken. Aber es darf erwähnt werden, daß aus verschiedenen Gegenden berichtet wird, abgebrannter Wald habe sich nie wieder ergänzt, es habe sich Grasslur an seiner Stelle ausgebreitet, und andererseits, vernichtete Steppe sei dauernd einem Walde gewichen. Es scheint, als ob derartige

bleibende Änderungen bei sonst gleichen Verhältnissen nur in strittigen Grenzbezirken erfolgen, dort, wo verschiedene Formationen miteinander ringen und wo geringfügige Ausschläge nach der einen oder anderen Seite weittragende Folgen nach sich ziehen können.

Abteilung III.

Genetische Pflanzengeographie.

Alle Ermittlungen der floristischen Pflanzengeographie, ein selbst oberflächliches Studium der Areale und des Endemismus beweisen, daß die Verbreitung der Pflanzen nicht ausschließlich aus den gegenwärtig sie beeinflussenden Faktoren erklärt werden kann. Denn die Pflanzenwelt selbst ist etwas historisch Gewordenes. Die Außenbedingungen waren und sind in der Entwicklung der Erde stetem Wandel unterworfen. Von ihnen aber waren allezeit die Pflanzen abhängig. So ergibt sich, daß auch die Areale etwas historisch Gewordenes sind. Wir werden sehen, daß es größtenteils nicht möglich ist, die Phasen dieses Werdeganges mit Sicherheit zu ermitteln. Trotzdem muß die Wissenschaft alles, was nur irgend von Daten sich finden läßt, zu verwerten suchen. Denn die genetischen Schicksale einer Flora gehören so gut zu ihrer Bedingung, wie die Regenmenge, über die sie verfügt, oder das Maß von Wärme, das ihr zukommt. Und in der möglichst vollständigen Darlegung der Bedingungen besteht eben die Aufgabe der Naturforschung.

Soweit es sich um die geschichtliche Bedingtheit der Pflanzenverbreitung handelt, fällt diese Aufgabe der genetischen Pflanzengeographie zu. Sie bildet den jüngsten Zweig der Disziplin; aber sie ist in ähnlich wichtiger Weise wie die ökologische Richtung geeignet und berufen, sowohl die Botanik wie die Erdkunde zu fördern.

Schon Unger sprach sich offen dahin aus, daß „die Pflanzenwelt der Gegenwart in dem unermesslichen Entwicklungsgange nur wie ein Moment ist, und zwar der letzte, der ihren bisherigen Lebensgang beschließt“. De Candolle in seiner *Géographie botanique raisonnée* wies zum erstenmal bewußt und im Zusammenhang auf die Bedeutung des genetischen Momentes für die wissenschaftliche Pflanzengeographie hin. In England erkannte man etwa gleichzeitig die hohe Wichtigkeit dieses Zweiges, bei Darwin spielt er eine beträchtliche Rolle, und bis zur Gegenwart haben sich die britischen Schriftsteller seine Förderung stets angelegen sein lassen. In der deutschen Literatur hat die neuere Pflanzengeographie den genetischen Standpunkt eifrig vertreten und namentlich durch Kerner, Christ und Engler mit ihren Schülern viele wertvolle Ergebnisse gezeitigt.

Die Entwicklung kann nun geographisch oder botanisch beobachtet werden. Die Länder entwickeln sich, die Pflanzen entwickeln sich. Beide Vorgänge zu verfolgen, bildet die Aufgabe der Wissenschaft.

1. Geogenetik.

Die Anschauungen der Geologie über die erdgeschichtlichen Vorgänge haben sich ähnlich wie die der Biologie gebildet. Seit Lyell bekennt sie sich zur uralten Lehre vom ewigen Flusse der Dinge. Sie kennt keine umstürzenden Revolutionen in der Erdgeschichte. Dafür aber hat sie gelernt, die Außerungen der ewig beständigen Kräfte in ihrer Häufung durch unendlich lange Zeitfolgen auch der gewaltigsten Wirkungen für fähig zu halten. Die Gebirge, die heute hochragen über das Flachland, sind alle in undenklich langsamer Schwellung emporgestiegen. Und doch stehen die höchsten davon, die wir heute bewundern, dem Alter nach noch in frischer Jugend, geologisch genommen sind es eigentlich erst Gebilde von gestern. Aber so mächtig sie heute scheinen, so sicher werden sie einst hinab-

getragen sein in die See, und so sicher bringt jeder einzelne Tag diesen Riesenprozeß einen Schritt näher seinem uns endlos dünkenden Ziel. Alle diese Vorgänge aber ziehen klimatische Folgen nach sich. Ebenso, wie die Verteilung von Meer und Festland, von Niederung und Gebirge, muß die Verteilung des Klimas in den langen Zeiten des Erdendaseins mannigfaltigen Wechsel durchgemacht haben und sich noch heute in ständiger Änderung verschieben. Und diese Wandlungen gehen ganz selten plötzlich vor sich, meist spielen sie sich in kaum vorstellbar allmählichem Verlaufe ab. Dies gibt ihnen gerade ihre Wichtigkeit für die Verbreitung der Tiere und Pflanzen. Plötzlich einbrechendem Wechsel gegenüber versagt der Organismus, langsam sich durchsetzendem paßt er sich ohne Schwierigkeit an. Dabei hat eine vollkommen gleiche Kombination der äußeren Bedingungen wohl niemals in Zeit oder Raum stattgefunden, so wenig, wie wir sie heute beobachten. In ihren Folgen aber wirkt jede Kombination von geologischen oder klimatischen Variationen sowohl auf das Individuum wie auf die Verbände in floristischer und ökologischer Hinsicht. Sie beeinflussen die Struktur, helfen sie zum Teil schaffen. Sie veranlassen die Tracht der Formationen. Sie greifen ein in den Wettbewerb ihrer Elemente, sie stärken und schwächen die Arten, sie setzen ihnen die Grenzen der Verbreitung und entscheiden schließlich über ihr Sein und Nichtsein.

Diese theoretischen Erwägungen können klar genug die Kräfte, welche die Pflanzenverbreitung genetisch beeinflusst haben, in allgemeiner Hinsicht nachweisen. Doch irgendwelchen Aufschluß über ihren Gang im einzelnen und im besonderen, einen Schlüssel zu den in der Gegenwart tatsächlich ermittelten Arealen und Beziehungen würden wir von ihnen nicht gewinnen. Da tritt die Erforschung der Reste ein, die uns unmittelbar Kunde geben von dem Leben der Vorwelt, die Paläontologie. Ihre Ergebnisse schaffen die Daten zu einer wirklichen Geschichte der Floren. Leider sind sie in keiner

Weise erschöpfend und werden es nie sein können. Das, was wirklich überliefert ist, gibt nur einen ganz geringen Bruchtheil des je vorhanden Gewesenen. Das ist schon bei den Tieren der Fall. Aber für den Pflanzenpaläontologen liegen die Verhältnisse noch weit ungünstiger wegen der geringen Brauchbarkeit der Reste, die vorhanden sind. Die meisten Pflanzen sind zu weich, überhaupt erhalten zu werden. Nur unter besonderen Bedingungen, wie sie etwa in Mooren herrschen, bleiben die Reste in größerem Ausmaß bewahrt; namentlich die Pollenkörner vieler Pflanzen erhalten sich im Torfe gut und sind dadurch für die jüngere Vegetationsgeschichte wichtig geworden: durch Auszählung der Proben ermittelt man die relative Häufigkeit der Arten in den einzelnen Schichten und schließt daraus auf die Beteiligung der betr. Bäume an der Vegetation zurück. Abgesehen von dem Pollen, bieten die widerstandsfähigen Teile, wie Holz und harte Früchte, selten genügend ausgeprägte Eigenschaften, um eine genaue Bestimmung der Art zu ermöglichen. Blüten sind nur ausnahmsweise erhalten, und daß man Blütenteile in ihr eingeschlossen findet, das sichert z. B. der durch Göppert und Conwentz aufgeklärten Flora des Bernsteins ihre hohe Bedeutung. Häufiger werden Blattreste gefunden; sie haben den Paläobotanikern oft ausgiebige Arbeit gewährt. Die jüngeren Formationen, die für die Pflanzengeographie der Jetztzeit fast allein in Betracht kommen, sind besonders reich an Lagerstätten, die fast ausschließlich Blätter einschließen. Wie mißlich es aber ist, nach Blättern zuverlässige Bestimmungen zu geben, weiß jeder, der nur über einige Kenntniß von Pflanzenformen verfügt. Pflanzen ohne jede wahre Verwandtschaft besitzen täuschend ähnliche Blätter. Es gibt zahlreiche Familien, bei denen lindenartige Blätter vorkommen oder Ahornlaub sich findet; und noch viel öfter kehrt die Gestalt von Weidenblättern oder Oleander in den verschiedensten Gruppen wieder. Und selbst wenn wir wirklich eine bestimmte Blattform heute nur in

einem einzigen Falle kennen, so sind wir nicht völlig sicher, daß sie bei ganz anderen, ausgestorbenen Formen nicht schon einmal vorgekommen sei. Alles in allem ist die Erkennung einer Pflanze nur nach dem Laube — ohne gleichsinniges Ergebnis nach Blüte oder Frucht — nur in seltenen Fällen einwandfrei, häufig zweifelhaft und allermeistens gar nicht ausführbar. Von dieser ja wenig tröstlichen Tatsache aber ließen sich Wunsch und Phantasie mancher Phytopaläontologen nicht überzeugen, sondern sie bestimmten nach Wohlgefallen und glaubten fest an die Möglichkeit, die meisten fossilen Relikte an heute lebende Gewächse annähern oder ihnen gleichsetzen zu können. Auf diesem trügerischen Boden ruht die Vorstellung Ungers, es habe im Tertiär eine gleichmäßige Universalflora die Erde bewohnt, und aus ähnlicher Irrung ist die Lehre erwachsen, Europa habe damals Gewächse australischen Wesens besessen. Es wird sich unten zeigen, wie weit solche Beurteilung der Reste Vertrauen verdient.

In dieser Hinsicht bieten sich der Zoopaläontologie unschätzbare Vorteile. Bei den Tieren sind die erhaltungsfähigen Teile oft die systematisch bedeutungsvollen. Das gilt besonders für die Wirbeltiere, die infolge ihrer Gleichzeitigkeit mit den Blütenpflanzen für den Pflanzengeographen am stärksten in Betracht kommen. Die tiergeographischen Arbeiten können daher paläontologische Ergebnisse in viel weiterem Umfange heranziehen; sie haben darin einen unersehbaren Vorteil vor allen pflanzengeographischen Untersuchungen voraus. Jedenfalls werden die zoopaläontologisch genügend begründeten Anschauungen von der Entwicklung der Festländer und den Beziehungen ihrer Fauna auch für uns von weittragender Bedeutung.

Die pflanzengeographisch maßgebende Gruppe des Pflanzenreiches sind die Blütenpflanzen, namentlich die Angiospermen. Es scheint eine paläontologisch gestützte Annahme, sie als den jüngsten Stamm des Pflanzenreichs zu betrachten,

aber es ist ungewiß, wann sie zuerst auf der Erde erschienen. Die ältesten sicheren Spuren kennt man aus der Kreide, aber von dem bisherigen Fehlen in tieferen Horizonten darf natürlich keinesfalls geschlossen werden, sie seien überhaupt nicht vorhanden gewesen. Zudem erscheinen in der Kreide bereits so zahlreiche bestimmt ausgestaltete Typen, daß wir auch aus rein genetischen Gründen einen langen Zeitraum für ihre allmähliche Herausbildung anzunehmen gezwungen sind. Man darf also vermuten, daß schon im mittleren Mesozoikum die Anfänge der Angiospermen vorhanden waren.

a) Mesozoikum.

In jener Epoche, dem Jura, war die Begrenzung von Land und Wasser auf der Erde noch erheblich verschieden von den Verhältnissen der Gegenwart; aber sie hat in dieser Gestaltung sicher noch bis in Zeiten fortbestanden, die für die Entwicklung der noch heute gedeihenden Floren bereits von Bedeutung waren. Manches in dieser Begrenzung erscheint schon auf den ersten Blick als pflanzengeographisch wirkungsvoll. Dahin gehört die Scheidung von Nord- und Südamerika, die Zerstückelung Europas, der Zusammenhang Afrikas mit Madagaskar und Südindien, endlich die Erstreckung der malaiischen Landmasse nach Australien und Neuseeland hin. Strittig ist der Zusammenhang von Südamerika und Afrika, für den zwar viele Autoren eingetreten sind, der sich aber zeitlich bisher kaum hat festlegen lassen. Hat er einmal bestanden, so könnten immerhin gewisse Areale der Gegenwart in jene uralten Zeiten zurückgehen. Zahlreiche heute pantropische Farne, vielleicht auch gewisse Blütenpflanzen hätten damals zwischen der Alten und Neuen Welt ausgewechselt werden können.

Die Kreidezeit ist für unsere Zwecke paläontologisch kaum besser aufgeklärt als der Jura. Es besteht die Trennung der beiden amerikanischen Festländer fort, die „holarktische“ Region

bildet einen ununterbrochenen Zusammenhang und reicht in Ostasien weit südwärts. Diese feste Verbindung Ostasiens mit den nördlichen Nachbarländern und mit Nordamerika, die der borealen Flora noch heute ihren Stempel gibt, wird dadurch besonders bedeutungsvoll, daß gleichzeitig noch breiter Verkehr mit den Tropen möglich war. Europa bleibt noch immer zerstückelt und kommt ebenso nahe an Afrika wie an Asien.

b) Tertiär.

Die eigentliche Geschichtschreibung der Pflanzenwelt kann heute erst von der Tertiärzeit an ihren Aufgaben näher treten. Die Ausgestaltung der Erdoberfläche neigt mehr und mehr dem gegenwärtigen Zustande zu. Ein großer und wichtiger Unterschied liegt anfänglich noch in der Theilung Amerikas. Sie bestand fort bis zum Miozän, und ihre Spuren sind noch heute wenigstens in der Flora sehr deutlich wahrnehmbar.

In lehrreicher Weise hat sich das Schicksal der beiden Hälften an ihrer fossil erhaltenen Fauna verfolgen lassen. Im unteren Miozän besitzt Nordamerika noch kein einziges Säugetier von neotropischem Typus, und umgekehrt hat Südamerika nichts aufzuweisen, was an die borealen Länder erinnern könnte. Die ausgezeichnete Flora der Neotropen scheint ursprünglich ganz südamerikanisch gewesen zu sein; und die höheren Breiten des Nordens hat sie auch heute noch wenig beeinflusst.

Den faunistischen Resten nach vollzog sich im oberen Miozän die Verschmelzung Südamerikas mit Zentralamerika. Damit war der Weg für nordische Eindringlinge geöffnet. Zahlreiche Säugetiere fluteten nach Südamerika hinüber, namentlich Karnivoren und Huftiere. Einzelne der damaligen Einwanderer sind heute in Südamerika wieder ausgestorben, z. B. das Pferd. Umgekehrt sind andere in ihrer neuen Heimat erhalten geblieben und im Norden, woher sie kamen, ausgestorben: so das Lama. Auch diese großen Wandervorgänge haben in der Pflanzenwelt ihre Seitenstücke. Hier waltet eben nicht

das Spiel des Zufalls, sondern ein notwendiges Geschehen, notwendig durch den Ausbreitungstrieb aller Organismen, der einen solchen Austausch bewirken mußte. Wie bei den Tieren scheint der Norden mehr gegeben, als empfangen zu haben, zumal die langsam emporsteigenden Anden eine sehr geeignete Einzugstraße boten. Damals dürften Gattungen wie *Ribes*, *Saxifraga*, *Hydrangea*, *Juglans*, *Quercus*, *Monotropa* über die Enge von Panama hinweg nach den Gebirgen Südamerikas gewandert sein.

Reicher sind die paläontologischen Aufschlüsse für die Flora der nördlichen Länder. Wir wissen seit Heer, daß zur Miozänzeit in Grönland eine Flora wohnte, die im wesentlichen mit der weiter südlich in Nordamerika herrschenden übereinstimmte. Es ist dieselbe, die noch heute im atlantischen Nordamerika einen starken Bestandteil der Pflanzenwelt ausmacht. Es sind Gattungen darunter wie *Taxodium*, *Corylus*, *Salix*, *Magnolia*, *Liquidambar*, *Vitis*, *Platanus*. Solche Formen lebten fast in der gesamten Holarktis und bildeten jene große Gemeinschaft, die Engler die „arktotertiäre Flora“ genannt hat. Ihre Verbreitung war also der heutigen erheblich überlegen; manche damals weit ausgedehnte Gattungen sind heute stark eingeschränkt in ihrem Vorkommen und bilden hervorragende Beispiele von konservativem Endemismus. Allerdings scheint schon zu jener Zeit eine gewaltige fast zusammenhängende Landmasse die nördliche Halbkugel eingenommen zu haben. Es war in der ganzen Holarktis ein vielseitiger Austausch möglich. In mancherlei Erscheinungen wirkt dieser Zustand nach bis zur Gegenwart. Er spiegelt sich besonders deutlich wider in der Gemeinsamkeit der Waldflora, von der noch heute die Einzelgebiete nur positiv oder negativ abgewandelte Erscheinungsformen besitzen. Am stärksten treten diese Beziehungen hervor zwischen dem atlantischen Nordamerika und Ostasien, obwohl sie heute so weit getrennt sind und in keinerlei räumlicher Verbindung mehr stehen. Viele

höchst bezeichnende Gattungen sind beiden gemeinsam, ohne sonst irgendwo auf der Erde vorzukommen: so Liriodendron, Menispermum, Calycanthus, Catalpa, Hamamelis u. a. Schon A. J. Gray erklärte dies durch das einst verbindende Zwischenstück im Norden, welches später durch die Vereisung großer Teile seiner früheren Flora beraubt wurde und auch heute noch keine Verkehrsmöglichkeiten für jene empfindlichen Pflanzen bieten kann.

Recht verwickelte Verhältnisse zeigt das Mittelmeergebiet, welches seit langer Vorzeit ein unruhig bewegtes Stück unserer Erdoberfläche gewesen ist. Im Eokän war es vermutlich feuchter und tropischer als heute, wie die Natur der Petrefakten zu verraten scheint. Gleichzeitig stand es in engerer Berührung mit der afrikanischen Landmasse und erweist sich mit ihr zusammen als ein zoopaläontologisch einheitliches Gebiet, welches auch Madagaskar und die makaronesischen Inseln eingeschlossen haben dürfte. Man hat angenommen, daß in jene Zeit eine gegenwärtig zerstückelte Flora zurückreicht, welche von Christ als „altafrikanisch“ bezeichnet wird. Seine beste Vertretung bis zur Jetztzeit hat dieser altertümliche Florentypus im Kapland bewahrt, aber auch sonst hat er zerstreute Spuren hinterlassen. Eine Glockenblumengattung (Canarina) wächst nur in Makaronesien und auf einzelnen Bergen des zentralen Afrikas, ein sonderbares Adiantum teilt Makaronesien allein mit Madagaskar, ziemlich zahlreich sind die Gemeinsamkeiten zwischen jener „altafrikanischen“ Flora und der mediterranen (Erica, Pelargonium, viele Scrophulariaceae und Iridaceae usw.). Die unverkennbare Störung und Beschränkung der heutigen Areale kann wohl auf die Ereignisse des Pliokäns zurückgeführt werden. Denn damals drangen von Asien her starke Wanderzüge westwärts vor. Zahlreiche Säugtiertiergattungen erschienen in Afrika und gelangten bald zu massenhafter und vielseitiger Entfaltung. Sie haben die altafrikanische Fauna offenbar stark verdrängt; nur Madagaskar ist von ihrem

Einfluß nicht berührt, weil es schon vorher sich von dem Festland getrennt hatte. Seit jener Zeit besitzt Afrika seine Antilopen. Botanisch beobachtet man auch zu diesem Einbruch asiatischer Tiere deutliche Parallelen. Die in Afrika heute stark vertretene Gattung *Rhus* bietet im einzelnen genaue Analogien: höchst entwickelt in den trockeneren Teilen, zurücktretend in den Waldgebieten, vorgedrungen bis zum äußersten Südwesten an das Kap der Guten Hoffnung. Selbst Gebirgspflanzen kamen damals wohl von Indien her nach Afrika. *Populus*, *Delphinium*, *Primula* gelang es, über das südliche Arabien hinweg den Nordosten Afrikas bis in die Nähe des Äquators zu besetzen.

Der Himalaja dürfte zwar in jener Epoche noch kein sehr machtvolles Gebirge gewesen sein, dagegen bestanden in Osttibet vielleicht schon gewaltige Ketten. Im fernen Osten scheint das Land sich weiter gedehnt zu haben als heute, besonders in südöstlicher Richtung. Bis Neuguinea war wenigstens zeitweise ein Zusammenhang vorhanden, und vermutlich reichte dieser teilweise bis nach dem östlichen Australien und hinein in die melanesische Inselwelt. Auf das hohe Alter jener Beziehungen deutet die im Grundstock ähnliche Flora aller dieser heute in einen Archipel zersplitterten Länder. Zugleich aber bleiben die Unterschiede zwischen dem Westen bis Borneo und dem Osten von Neuguinea ab beträchtlich, als wären es alte Kernländer mit ursprünglich ungleichem Florenbestand; doch dazwischen liegt ein labiles Zwischenstück — Molukken, Philippinen, Celebes —, das in mehrfachem Wechsel Verbindungen schuf und wieder löste und dadurch teils Gemeinsamkeiten, teils Unterschiede veranlaßt hat.

c) Quartär.

Über die Veränderungen und Entwicklungsbahnen der Floren seit dem Schluß der Tertiärzeit sind wir auf der nördlichen Halbkugel z. T. schon eingehender unterrichtet. Die

Tropen jedoch und die südlichen Länder sind noch weniger erschlossen und manches dort verbleibt unsicher. Aus paläontologisch-faunistischen Gründen vermutet man, daß die Flora Südamerikas am Ende des Tertiärs noch gleichartiger war als heutzutage. Afrika besaß um dieselbe Zeit vielleicht noch mehr Wald von floristisch altertümlicherem Charakter, es mag, mit heute verglichen, weniger stark von Savannenpflanzen besiedelt gewesen sein. In Ostasien und Malesien herrschten möglicherweise schon sehr ähnliche Verhältnisse wie jetzt. Dagegen machte im fernsten Osten der Zerfall des melanesisch-neuseeländischen Kontinentes rasche Fortschritte und führte vielerlei Wandlung in Klima und Pflanzenleben herbei, bis endlich die Flora in die heute verbliebenen Reste aufgelöst war.

Das Hauptinteresse aber in der Quartärzeit knüpft sich an die Eiszeiten, welche die nördliche Hemisphäre durchzumachen hatte. Die Veranlassung der Eiszeit ist vorläufig nicht sicher aufgeklärt, auch von ihrem Verlauf bleiben viele Einzelheiten strittig, um so besser aber kennt man die allgemeinen geographischen Züge der Erscheinung. Die Wirkung auf die Pflanzenwelt muß natürlich eine tiefgreifende gewesen sein. Denn im späten Tertiär herrschte in Europa sowohl wie in Nordamerika noch eine reiche Flora, die etwa der ostasiatischen von heute gleich. Die Floren der Gegenwart sehen in beiden Erdteilen aus wie verarmte Ausgaben jener alten Bestände. Wir wissen, daß vor der Eisbedeckung ein Zurückweichen der Floren, nachher ein Wiedervorrücken stattfand, und wissen auch, wie verwickelt diese Vorgänge durch große Schwankungen der Eisausdehnung wurden. Solche Bewegungen konnten sich in Nordamerika mit seinen nord-südziehenden Verkehrsbahnen leichter vollziehen, als in Europa, wo die Ostwestrichtung der mächtigsten Gebirge den direkten Rückzug abschnitt und Umwege verlangte. Die heutige Beschränkung einst verbreiteter Typen in Europa auf kleine Striche (*Aesculus Hippocastanum*, *Picea omorica* u. a.) bezeugt die Wirkung dieser Umstände.

Man muß insbesondere annehmen, daß in Deutschland damals zwischen dem Südrand des nordischen Eises und den Gletschern, die aus den Alpen kamen, wohl nur an wenigen Stellen Baumwuchs vorhanden war. Vielmehr umzog die Ränder der Eisgebiete ein Saum von „Glazialflora“, aus Arten bestehend, die mit geringer Sommerwärme auskommen. Nathorst hat als erster solche Arten fossil direkt nachgewiesen. Nur bleibt es fraglich, wie weit diese Flora reichte. Ferner bestehen beträchtliche Unterschiede der Ansichten über die Bedeutung der Schwankungen. Während manche Autoren der dem letzten Eisvorstoß vorangehenden Zwischenzeit wärmeren Klimas, der letzten sog. Interglazialzeit, bereits eine ansehnliche Bedeutung für das heutige Florenbild zuschreiben, leugnen andere Forscher solche Wirkung deswegen, weil sie meinen, jegliche Einflüsse derart hätten durch die nachfolgende Vereisung zerstört werden müssen. Die Vertreter der ersten Ansicht schließen sich der Anschauung an, die der Zoolog Nehring vertreten hat. Seine Nachweisungen deuten auf wärmeres und trockneres Klima für die fragliche Periode. Er traf auf gleicher Unterlage eine Folge charakteristischer Tierreste, die anfangs auf subarktische Tundra, dann auf Steppe schließen lassen. Später fanden sich Lagerstätten interglazialer Pflanzen, die zwar gleichfalls ein wärmeres Klima voraussetzen, doch zugleich auch vermehrte Feuchtigkeit andeuten. Dies weist auf örtliche Unterschiede hin, wie sie noch heute in Mitteleuropa bestehen. Auch wäre denkbar, daß schon damals periodische Schwankungen des Klimas vorkamen. Wissen wir doch von dem letzten, also postglazialen Rückzug des Eises sicher, daß er sich wellenförmig vollzog und von oszillierenden Faktoren geleitet wurde.

Die Wirkungen dieses Rückganges äußerten sich in dem Vordringen des Waldes und dem Weichen der nordischen Arten, bzw. der Hochgebirgspflanzen in größere Höhen oder in nördlicher gelegene Gegenden. Die Linien dieser Bewegungen sind noch heute durch zurückgebliebene Posten („Relikten“) er-

kennbar, sie gehen wahrscheinlich auch in der Gegenwart noch weiter.

Die Einzelheiten des Regenerationsprozesses der vertriebenen Vegetation, die Neubesiedelung der vom Eise erlösten Gegenden hat man in mehreren Ländern Europas studiert, ohne zu gänzlich übereinstimmenden Ergebnissen zu gelangen. Aber ein vertieftes Studium der Moorprofile, besonders nach ihrem Pollengehalt („Pollenanalyse“¹⁾), hat in vielen Gegenden gestattet, die aufeinander folgenden Waldperioden zu erfassen und damit ein wichtiges Kennzeichen des Vegetationswandels zu gewinnen.

Nach diesen Methoden die Geschehnisse aufzuklären, hat man zuerst in Skandinavien versucht.

Danach erscheint es sicher, daß dort der Einmarsch der rückkehrenden Bäume sowohl von Südwest wie von Südost sich vollzog, und zwar nicht gleichzeitig, sondern in einer durch das allmählich sich wandelnde Klima bestimmten Reihenfolge. Auf die glazialen Ablagerungen folgt ein Ton mit manchen arktischen Pflanzen, unter denen Dryas octopetala eine bedeutame Rolle spielt. Darüber lagert Torf mit Resten von *Populus tremula* und *Betula*. Höher darauf folgt dann eine durch *Pinus silvestris* gekennzeichnete Zone; diese Kiefer dürfte von Dänemark her eingerückt sein und zwar in Begleitung vieler Sträucher und Stauden. Später schloß sich *Quercus* an und begann vielerorts die Kiefer zu verdrängen. Sie kam zusammen mit vielen noch heute etwas empfindlich erscheinenden Arten. Zuletzt erst ist von Südwesten *Fagus sylvatica* vorgeedrungen. Doch früher bereits hatte auch der Südosten Beiträge zur Wiederbesetzung des Landes geliefert. Namentlich ist darunter die Fichte, *Picea excelsa*, als wichtiger Vertreter anzuführen. Bei dieser Rückkehr der Verbannten scheint die zunehmende Wärme der mächtigste Ordner gewesen zu sein. Offenbar aber vollzog sich diese Zunahme nicht gleichmäßig bis zur Gegenwart, sondern hatte in der sog. Eiszeit bereits einmal einen Höhepunkt erreicht; heute ist es wieder kühler geworden. Mehrere Arten (z. B. die Hasel, *Corylus avellana*) haben infolgedessen an Gebiet wieder eingebüßt. Ja, im ganzen scheinen trockene und feuchtere Abschnitte sich sogar zweimal

¹⁾ Vgl. Gams, G., Die Ergebnisse der pollenanalytischen Forschung. Zeitschrift für Gletscherkunde. 1927.

abgelöst zu haben; man spricht von einer dem Eisrückgang folgenden „borealen“ Periode, die trocken gewesen sei und allmählich an Wärme zugenommen hätte, dann einer „atlantischen“, die Feuchtigkeit mit Wärme verbunden habe, darauf einer „subborealen“, die kühl und trockner gewesen sei, und einer „subatlantischen“, die kühl und verhältnismäßig feucht, zum heutigen Zustand überführe. Es leuchtet ein, daß bei dieser mehrfachen Änderung des Klimas viele Verschiebungen der Grenzen vor sich gingen und manches Abbröckeln unausbleiblich war. Das Geschick der einzelnen Art erlaubt daher wenig sichere Schlüsse; können jedoch für ganze Genossenschaften von Pflanzen gleiche Wanderwege erschlossen werden, so ist dies von großem Belang für die Genetik.

Für südlichere Gegenden Europas, also z. B. Deutschland, läßt sich ein annähernd ähnlicher Gang der Ereignisse aus den Befunden herauslesen, natürlich mit den Änderungen, die die geographische Breite und die Unterschiede der Höhenlagen bedingen. Die oben für Schweden erwähnte warme Zeit hat auch hier bestanden. Mehrere Autoren nehmen an, daß in der Kiefernzeit neben den Wäldern infolge des trockneren Klimas die Steppe in Europa weiter ausgedehnt gewesen war als heute und größere Gebiete Deutschlands einnahm. Ebenso vermuten sie, daß in dem zweiten Abschnitt der Eichenzeit wiederum für die Steppen ein gewisser Hochstand in Mitteleuropa eintrat. Auch die alpinen Pflanzengeographen rechnen jetzt mehrfach mit postglazialen Trockenzeiten. In solche verlegt Beck z. B. gewisse Vorstöße pontischer Elemente nach Westen, namentlich das Eindringen „illyrischer“ Elemente in Krain. Briquet spricht von einer période xérothermique, die sicher nach der letzten Vereisung falle, da viele Orte, wo heute diese xerothermen Pflanzen wachsen, während der Glazialzeit unter Eisbedeckung vergraben waren. Andere setzen noch spätere Zeiten für die Einwanderung der Pontiker an, manche lassen sie sogar bis zur Gegenwart fort dauern.

Zwar bleibt bei diesen paläontologisch-botanischen Forschungen in Mitteleuropa noch sehr viel Unsicherheit im einzelnen, zwar beleuchten sie einen geologisch betrachtet nur kurzen Zeitraum und ein kleines, gegenwärtig nicht einmal sehr wesentliches Florengebiet. Aber sie sind von hoher allgemeiner Bedeutung für das richtige Verständnis der Genesis der Floren. Denn sie geben Zeugnis von der Zähigkeit der Vegetationen und von der Elastizität der Areale; sie lassen uns

die gewaltigen Zeiträume ermessen, die für die Scheidung und Entwicklung der Floren notwendig gewesen sein müssen. Es steht nicht zu hoffen, daß sich die älteren und viel bedeutsameren Zeitperioden paläontologisch jemals mit ähnlicher Sicherheit werden ergünden lassen. So muß es genügen, wenigstens für die jüngste Epoche der Florengeschichte über unmittelbare Nachweise zu verfügen. Für die ältere Zeit bleibt die Aufgabe, aufmerksam die Ergebnisse der Geologie und der Zoopaläontologie zu verfolgen und alle Brauchbare zu verwerten, um das lückenhafte Bild der einstigen Pflanzengeographie zu ergänzen.

2. Phylogenetik.

Die genetischen Grundlagen und Vorbedingungen der heutigen Pflanzenverbreitung zu erforschen, bietet sich endlich ein letztes Hilfsmittel in der phylogenetischen Richtung. Es ist nur mit Mühe und Vorsicht zu handhaben, aber bereits bewährt durch förderliche Erträge.

Diese Betrachtungsweise geht von der Ansicht aus, daß die heute wahrnehmbare Mannigfaltigkeit der Pflanzenwelt im ganzen und die jedes einzelnen Formenkreises das Ergebnis einer Entwicklung darstellt, die irgendwo ihren Ausgangspunkt genommen hat und von diesem Ausgangspunkt her in bestimmter Weise fortgeschritten ist. Daß in der Formenähnlichkeit, der Übereinstimmung gewisser Merkmale gegebene Kriterium bestimmt die Entfernung der Verwandtschaft zwischen den Sippen. Je näher sie sich verwandtschaftlich herausstellen, um so mehr werden sie auch zeitlich, genetisch zueinander gehören, um so kürzer wird die Zeit sein, die seit ihrer Scheidung, ihrer Trennung voneinander verstrichen ist. Man setzt dabei voraus, daß eine bestimmt umschriebene, wirklich natürliche Sippe nur einmal und nur an einem Orte entstehen kann. Diese Voraussetzung ist nicht unbestritten, doch spricht sehr viel dafür, daß sie, von seltenen Ausnahmen abgesehen, zutrifft.

Mit der von den Merkmalseigenschaften verratenen Verwandtschaftsstufe, in der sich gleichzeitig das genetische Verhältnis ausdrückt, hat die phylogenetische Richtung unseres Wissenszweiges die geographische Verbreitung in Zusammenhang zu bringen. Dabei stößt sie auf zwei Kategorien von Merkmalen, die zu verschiedener Beurteilung der Areale und der heutigen Verbreitung führen.

Die erste umfaßt die Merkmale, die entweder mit der gegenwärtigen Beschaffenheit des äußeren Mediums zusammenhängen oder (nach Analogie) sich als von ihr geschaffen oder beeinflusst betrachten lassen.

So findet R. v. Wettstein¹⁾ bei der Gattung *Gentiana* eine kleine Gruppe von drei Sippen, die von allen anderen Arten der Gattung durch ihren Kelch abweichen: statt fünf Zipfel hat er nur vier, und davon sind zwei sehr breit, zwei sehr schmal. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese drei in der Tat nahe verwandt und gemeinsamen Ursprungs sind. Voneinander unterscheiden sie sich nur durch leichte Merkmale. Die Areale ihrer Verbreitung, auf einer Karte eingetragen, ergeben sich als kontinuierlich und schließen sich gegenseitig aus. Ein solcher Ausschluß nahe verwandter Arten findet keineswegs unter allen Umständen statt. Wohl aber zeigt er sich stets bei Sippen, die durch die noch heute herrschenden Umgebungsverhältnisse bedingt sind, und das muß ja so sein. Es sind Formen eines Typus, die von dem Medium geprägt sind und je nach seiner Wandlung selber abgewandelt erscheinen. *Gentiana baltica* ist eine einjährige Pflanze. In den Niederungen Mitteleuropas findet sie die erforderlichen Bedingungen, um in einem Jahre von der Keimung bis zur Fruchtreife zu gelangen. *Gentiana campestris* dagegen ist zweijährig, ebenso *G. hypericifolia*. Demgemäß wächst *G. campestris* auf den Mittelgebirgen Zentraleuropas und kehrt dann im höheren Norden wieder, wo eine ähnliche Verkürzung des Sommers stattfindet. Das von *G. hypericifolia* bewohnte Areal (in den Pyrenäen) gibt durch die stark ozeanische Tönung des Klimas der Art ihre besonderen Kennzeichen. Schließlich bleibt die Frage offen, wo der Ausgangstypus der drei Sippen zu suchen sei. In Osteuropa gibt es ähnliche Arten

¹⁾ Wettstein, R. v., Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena 1918.

nicht, von dort dürfte er nicht stammen. Im Norden fehlt ebenfalls jeder Anklang. Dagegen kommt im Süden *Gentiana neapolitana* der Gruppe näher, ebenso eine Art aus Nordamerika. Beide blicken offenbar auf höheres Alter zurück. Der ganze Typus dürfte also vor der Eiszeit in Europa weiter verbreitet gewesen sein. Als die Abkühlung kam, zog er sich zurück, um nachher wieder nordwärts umzukehren. Dabei gestaltete er sich dreifältig aus, entsprechend den wesentlichsten Eigentümlichkeiten des Klimas in seinem jetzigen Wohnbezirk.

Derartige Untersuchungen erhellen die Stammesgeschichte zunächst ja nur für gewisse Gruppen. Aber je mehr Stoff derart gewonnen wird, um so besser treten gemeinsame Züge in die Erscheinung. Und diese sind dann trefflich geeignet, Licht zu verbreiten über die Geschichte der heutigen Floren und über Herkunft, Entwicklungsgang und Wanderschaft ihrer heterogenen Glieder.

In vielen Fällen handelt es sich freilich um eine größere Anzahl kohärenter Sippen als bei Wettsteins *Gentiana*-Beispiel. Dann wird die Erkennung und ordnende Sichtung der Merkmale schwieriger. Die durch die meisten Merkmale getrennten Sippen ergeben sich als die verwandtschaftlich am weitesten entfernten. Oft sind diese dann auch geographisch durch den größten räumlichen Abstand geschieden. Oder auch die Verschiedenheit dieser unähnlichsten Formen geht schon so weit, daß sie wieder innerhalb desselben Areales miteinander wohnen.

So gibt es in der Gattung *Rhus* eine Sektion *Gerontogae*¹⁾, deren Sippen durch nahezu völlige Gleichheit der Blüten ihre nahe Verwandtschaft verraten. Überraschend vielseitig aber ist ihre vegetative Ausgestaltung. In den nördlichen Abschnitten ihres Areales zerfällt sie in sehr nahestehende Varietäten mit ganzrandigen, gezähnten, glatten, drüsigen oder behaarten Blättern von im übrigen sehr ähnlicher Gestaltung. Aber diese Varietäten scheinen nun zum Ausgangspunkt von Reihen geworden zu sein, welche, von den klimatischen Verhältnissen beeinflusst, vielseitige Abwandlungen

¹⁾ Diesl, L., Die Epharrose der Vegetationsorgane bei *Rhus* Sect. *Gerontogae*. In Englers „Botan. Jahrbüch.“ 1898.

erfahren. Im Süden Afrikas gewinnen diese einzelnen Formen festere Umrisse; und am Kap wachsen äußerlich höchst ungleiche Sippen nebeneinander. Die ganze Sektion erscheint als Verband von klimatisch geprägten Sippen (von „Epharmosen“) eines einzigen Typus. Von der Häufung und Zuschärfung klimatischer Differenzen hängt hauptsächlich Zahl und Auffälligkeit der Sippen in den einzelnen Gebieten ab. Für den Reichtum dieser Bezirke an solchen Rhus-Formen gibt also vor allem ihr klimatisches Wesen den Ausschlag. Das Kapland mit seinem so vielseitigen Klima (S. 23) birgt dementsprechend die größte Zahl. Je weiter man nach Norden geht, um so deutlicher laufen die zahlreichen Fäden zu einer Ausgangsfläche zusammen. Nach den Aufschlüssen der Geologie und Zoopaläontologie war während des jüngeren Tertiärs Ostafrika in nähere Beziehungen zu Indien getreten. Zu den Einwanderern, die Asien damals abgab, scheinen die Rhus Geronotogaeae gehört zu haben. Denn in Indien wachsen sie noch heutzutage, und dort gewinnen sie Anschluß an die Schwestersektionen der Gattung, dort erscheinen sie einheimisch. Madagaskar haben sie nie erreicht. Sie entsprechen in ihren Geschichten etwa den Antilopen. Die Ableitung ihres genetischen Wesens beleuchtet also hell die Flora Afrikas nach ihrem Werden. Es ist ein auf Umwegen gewonnener Erfas für die mangelnden paläontologischen Nachweisungen.

Eine zweite Kategorie von Merkmalen läßt sich mit dem umgebenden Medium nicht in direkte Verbindung bringen. Sie werden vielmehr als unabhängig davon aufgefaßt und unter dem Namen der konstitutionellen oder Organisationsmerkmale als Ausdruck des inneren Bauplans hingenommen. Der morphologische Vergleich ermittelt jedoch gewisse Beziehungen zwischen ihnen, und solche Zusammenhänge können genetische Probleme in lehrreicher Weise aufzuklären helfen. Beispielsweise tritt eine Gattung in vielen Sippen in die Erscheinung, welche auf verschiedener Höhe der morphologischen Ausstattung stehen. Diese Sippen bewohnen sehr ungleichartige Areale, aber viele dieser Areale berühren sich in einem bestimmten geographischen Gebiete. Zugleich verlieren dort die Unterschiede, welche die Sippen trennen, offensichtlich an Schärfe. Dann liegt es nahe, zu schließen, daß in diesem Gebiete der

Ursprung der Sippen gelegen ist, daß sie von dort aus ihre Wanderungen antraten und von dort aus ihre Herrschaft ausdehnten.

Ein einfaches Beispiel erläutert solchen Zusammenhang. In der Strophulariaceen-Gattung *Diascia* bilden sich im Schlunde der Blumenkrone zwei Grübchen aus, die bei manchen Arten zu langen Spornen werden. Die Arten sind teils einjährig, teils ausdauernd. Die grubigen oder schwach gespornten Arten wachsen auf den Gebirgen des inneren Kaplandes. Von dort gewinnen die ausdauernden Formen Anschluß, um sich in den feuchten Gegenden der Südostküste reichlich zu entwickeln, während die annuellen Arten die Winterregengebiete aufsuchen, wo sie die am längsten gespornten Blüten hervorbringen. Nach diesen Tatsachen verlegt man den Ursprung der ganzen Gattung in die Gebirge des inneren Südafrika, woher die Wanderungen ausgingen. Dabei wurden je nach dem Klima die Arten jährlich oder ausdauernd und gewannen gleichzeitig Förderungen in ihren Blüten, die wir vorläufig von keinerlei äußeren Umständen herzuleiten imstande sind.

Dehnt man die morphologisch-genetische Untersuchung mit geographischen Zielen auf eine größere Anzahl verschiedener Gattungen aus, so erhält man Ergebnisse, die durchaus nicht übereinstimmen. Die wahrscheinlich gemachten Ausgangspunkte für die heute umgrenzbaren Formkreise treffen keineswegs zusammen. Das ist ja theoretisch auch gar nicht zu erwarten. Wohl aber heben sich gewisse geographische Gebiete heraus als besonders reich an Gruppen, die für andere den Ursprung geliefert zu haben scheinen. Diese verlangen dann höhere Beachtung. Sie stellen sich heraus als Zentren, wie die Knotenpunkte eines Bahnnetzes. Was an der Peripherie weit getrennt war nach Raum und Gestalt, kommt sich näher und näher. Die Unterschiede werden schwächer und verblässen, zuletzt sind sie nicht mehr zu erkennen.

Solche Gebiete gewinnen hervorragendes Interesse als die alten Stammsitze von Floren mit weiter Verbreitung. Eines davon, das an Bedeutung von wenig anderen erreicht wird, ist Ostasien¹⁾, und hier wiederum das Hochgebirgsland, das dem

¹⁾ Die Is, S., Die Flora von Zentral-China. In Englers „Botan. Jahrb.“ 1901.

Himalaja sich anschließt und nördlich mit dem Kuensuen verknüpft ist. Die Flora dieser Gegenden enthält überraschend viele Fälle, die phylogenetische Beachtung fordern. Von *Cypripedium*, der bekannten Orchideen-Gattung, gibt es mehrere sonst weit geschiedene Sektionen: sie alle treffen dort zusammen. Zwischen Gattungen, die man früher wohl als verwandt erkannte, doch stets als scharf geschieden ansehen mußte, verwischen sich dort die Grenzen zur Unkenntlichkeit. Die Schranken zwischen *Primula* und *Androsace*, die bei uns in Europa so fest und hoch erscheinen, fallen in Mittelchina und in den Gebirgen westlich davon vollkommen zusammen. Ein Bindeglied, das von *Lilium* zu *Fritillaria* leitet, wird dort durch die Gattung *Nomocharis* hergestellt. Zwischen *Saxifraga* und *Chrysoplenium* tauchen vermittelnde Formen auf, die vorher wohl niemand erwartet hatte. Von *Aquilegia* wächst dort die primitivste Art, deren Blumenblätter noch keinen Sporn gebildet haben, und *Aconitum*-Arten rücken so nahe an *Delphinium* heran, daß man die gemeinsame Ausgangslinie beider Gattungen zu berühren meint. Diese Beispiele werden ausreichen, zu erweisen, daß wir in jenem Gebiete Ostasiens gewissermaßen an die Wiege vieler großer und erfolgreicher Pflanzengattungen treten. Auch die Tierwelt bringt dazu stützende Beiträge, und die Geologie bestätigt die Bedeutung dieses alten Bodens.

Das Prinzip der phylogenetischen Methode, durch Auffuchen des morphologisch Einfacheren auch den räumlichen Ausgangspunkt zu gewinnen, führt in diesem Falle, wo es von Erdkunde und Zoologie gestützt wird, nahe heran zur Gewißheit. Darin liegt ein Beweis, daß auch dieser Zweig der Pflanzengeographie die Wissenschaft von der Verbreitung der Organismen zu fördern berufen ist.

Abteilung IV.

Übersicht der Florenreiche.

(Siehe Karte.)

Die drei Formen der Pflanzengeographie, die rein vergleichende, die physiologisch begründende, die genetisch forschende, vereinigen sich in dem Versuch, die Pflanzenwelt der Erde naturgemäß einzuteilen. Keine einzige der drei ist selbstherrlich dazu imstande. Doch dürfen die floristischen und die genetischen Tatsachen zuerst auf Rücksicht Anspruch machen. Sie zeigen uns die Verteilung des Stoffes, der von den äußeren Bedingungen erst zu jenen vielseitigen Gestaltungen geformt ist, die wir an der Szenerie der Landschaften bewundern. Aber die Szenerie ist eine ewig sich wandelnde. Sie ändert sich schneller als jener Stoff, der nur in langsamem Fortschritt sein Wesen umzubilden vermag.

1. Paläotropisches Florenreich (Palaeotropis).

Die Tropenländer der Alten Welt und ihre Abkömmlinge in pflanzengeographischem Sinne bilden das paläotropische Florenreich.

a) Maleisisches Gebiet.

Der Gesamtcharakter der Vegetation ist im größeren Teile des maleisischen Gebietes von der Gleichmäßigkeit in Wärme und hoher Feuchtigkeit bestimmt. Die räumlich (wenigstens ursprünglich) bedeutendste aller Formationen ist daher der Regenwald (S. 74). Er gliedert sich nach der Höhenlage in bestimmte Zonen, die zwar ökologisch und physiognomisch wesentliche Übereinstimmung zeigen, floristisch aber deutliche Abweichungen wahrnehmen lassen. Nach Junghuhn, der uns die Pflanzenwelt Javas lebendig geschildert hat, reicht dort die unterste Zone bis 700 m. Hier zeigen namentlich die riesenhohen Ficus-Arten ihre kraftvollste Entwicklung. Im

ganzen aber ist in der zweiten Zone, etwa 700—1350 m, die Erscheinung des Waldes wohl am großartigsten; Dipterocarpaceae, Guttiferae, Moraceae, Anonaceae pflegen hier am üppigsten zu gedeihen, die holzigen Lianen am zahlreichsten vorzukommen. Von 1350 m bis etwa 2250 m nimmt der Bestand die Eigenschaften des montanen Regenwaldes an (S. 78). Manche wichtige Bestandteile der unteren Zonen sind verschwunden, aber Lauraceae und *Quercus* in zahlreichen stattlichen Arten bilden noch imposante Bestände. Es ist die Nebelregion der Berge, ausgezeichnet durch Fülle von Moos und Farnkräutern, durch die Menge der Baumfarne und Orchideen. Höher hinauf werden die Bäume erheblich kleiner, knorriger, in jeder Hinsicht verkümmert, bis auf den Gipfeln ein Heidegesträuch mit niedrigen Baumfarnen die Berge bedeckt.

In den trockneren Teilen Malesiens gibt es statt des Regenwaldes Monsunwälder (S. 79) und verwandte Gehölzbestände. Namentlich in Hinterindien nehmen sie größere Flächen ein. Auf den Inseln spielen sie eine geringe Rolle. Auch ausgedehnte Grasbestände fehlen dort als ursprüngliche Bestandteile der Pflanzendecke. Zwar bedeckt die eintönige Formation des Mang-Grases (*Imperata arundinacea*) meilenweite Fluren, aber sie scheint wohl nirgends natürliche Bildung, sondern ein mittelbares Erzeugnis des Menschen zu sein, wenn er die Urwälder gerodet hat und durch Brände u. ä. die Wiederbewaldung verhindert.

Auf Kosten der eingesehnen Bestände vergrößert sich das Kulturland in raschem Fortschritt. Wohl birgt Neuguinea noch ungeheure Wälder in seinen unbetretenen Wildnissen; auch Formosa, Celebes, Borneo, Teile von Sumatra und die Inseln Melanesiens sind reich daran. Aber dem steht die starke Besiedelung Javas gegenüber, oder die entwickelte Kultur Hinterindiens und mancher Inseln. Die Gegenstände des Anbaues sind wechselnd nach dem Kulturstand der Einzelbezirke; in den höher entwickelten herrschen Reisfelder und Zuckerröhranlagen

mit den höchst mannigfaltigen, dicht parkartigen Baumpflanzungen, die auf den Sunda-Inseln die Siedelungen so maleisch umgeben. Die gewaltigen Teekulturen auf Ceylon, die Tabak- und Kautschukpflanzungen im westlichen Malesien, die Kaffeegärten auf Java dehnen gleichfalls den Umfang des Kulturlandes beständig weiter aus.

In floristischer Hinsicht erweist sich Ceylon als das westlichste Glied des malesischen Gebietes. Die Halbinsel Malakka und die Inseln Sumatra, Java und Borneo gehören pflanzengeographisch enger zusammen und wurden von Warburg auf Grund seiner intimen Kenntnis der malesischen Pflanzenwelt als Westmalesien zusammengefaßt, ein äußerst pflanzenreicher Bezirk, einer der artenreichsten der Erde und von Java abgesehen noch unvollständig bekannt. Jede Insel hat eine Reihe interessanter Endemiten. Die Philippinen, welche neuerdings auch botanisch von den Amerikanern mit Eifer und Erfolg durchforscht wurden, zeigen zwar viel Gemeinsames mit Westmalesien, knüpfen aber durch starke Anklänge an Celebes sehr deutliche Beziehungen zum Südosten. Auf Celebes und nach den Molukken hin nimmt die Eigentümlichkeit der Flora etwas ab, soweit sich bis jetzt urteilen läßt: man könnte sie als Ostmalesien zu einem Sonderbezirk vereinigen. Im übrigen behält die Flora ihren Grundcharakter unverändert bei, und das ist auch in Neuguinea mit Nachbarinseln der Fall, einem Bezirk, den man als „Papuasien“ den Sunda-Inseln gegenüberstellt. Diese Auszeichnung rechtfertigt sich durch die große Zahl und die Eigentümlichkeit der Endemiten Neuguineas, die vielfach konservatives Wesen zeigen und besonders in den mittleren Gebirgslagen sehr mannigfaltig sind.

Weiter nach Osten verarmt die Fülle Malesiens sichtlich. Das Gebiet zerspaltet sich gewissermaßen in drei Arme. Der mittlere ist der reichste und am individuellsten ausgestattete. Er umfaßt Melanesien von den Salomonen über die Neuen

Hebriden und Neukaledonien bis nach Neuseeland hin. Der östliche enthält Mikronesien und Polynesien; er birgt eine Flora, die nur eine stark abgeschwächte Ausstrahlung des malesischen Reichthums vorstellt. Der westliche Arm geht nach Australien hinüber und zieht längs der Ostküste in schmalen Bande und mit häufiger Unterbrechung südwärts, so daß schwache Spuren noch bis Tasmanien reichen. Hier tritt die malesische Flora so stark zurück gegenüber der so anders gearteten von Australien, daß floristisch Australien einheitlich als besonderes Reich gefaßt werden muß.

Am eigentümlichsten bleibt also der mittlere Zweig, mit dem das malesische Gebiet so hoch in südliche Breiten hinaufreicht. Auf diesem melanesischen Inselbogen herrscht im Grunde dieselbe Flora wie in den Gebirgen Neuguinea's; doch zeigen die einzelnen Inseln manche Eigentümlichkeiten und starken Endemismus. Die Salomonen und Neuen Hebriden zwar gehören noch zu den mindest erforschten Theilen der Erde. Von Neukaledonien aber ist längst eine hochinteressante Flora bekannt. Auf vielfach unfruchtbaren trockenen Böden hat ihr malesischer Grundstock viele xerotische Seitenäste abgezweigt, die sonst nirgends vorkommen. Auch die Anklänge an das australische Florenreich sind deutlicher als irgendwo sonst in der pazifischen Inselwelt. Neuseeland erscheint geographisch und biophysisch als der Rest eines früher ausgedehnteren, fast kontinentartigen Erdstückes, das bis Norfolk und Lord Howe Island gereicht haben dürfte. Auch hier bleibt das Gewebe der Flora vorzugsweise melanesisch. Doch gestalten sich auf den reich modellirten Inseln Neuseelands die Formationen recht vielseitig und gewinnen eigene Züge durch die erhöhte Bedeutung von Koniferen, Farnen und anderen mit geringerem Wärmebedürfnis begabten Gruppen. Größere Strecken des Nordens und die sehr feuchte Südwestküste sind von Regenwald besetzt, sonst wechseln Heiden, Grasfluren oder Tristland miteinander. Im südlichen Hochgebirge scheiden sich

Luft und See in der Pflanzenwelt sehr scharf: dort feuchte Matten, hier Triften und Geröllhalde. Außer den malesischen Florenkomponenten macht sich, je weiter man südwärts geht oder je mehr man in die Höhe steigt, auf Neuseeland ein ganz fremdartiges Element in der Flora geltend. Es kehrt wieder auf Tasmanien, im höheren Ostaustralien und auf den Hochgipfeln Neuguineas, zeigt starke Beziehungen zum südlichsten Südamerika und wird daher seit alters als „antarktisches“ bezeichnet. Die Alpenflora Neuseelands und Tasmaniens wird von ihm beherrscht, in den tieferen Zonen aber ist seine Rolle zu geringfügig, um die Abtrennung Neuseelands von der Paläotropis erforderlich oder nur wünschenswert zu machen.

Anhangsweise sind dem malesischen Gebiete die Hawaii-Inseln anzugliedern. Ihre merkwürdige Flora, von Gillett ausgezeichnet beschrieben, bietet eine Fülle von Problemen. Die Arten sind zu rund drei Vierteln endemisch, ihre Verwandtschaft weist teils nach Malesien, teils nach Amerika. Manche Gattungen bilden Netze von kohärenten Arten, welche nur willkürliche Trennung erlauben. Dabei zeigt sich, daß die geologisch ältesten Stücke der Inselgruppe die reichhaltigste Flora enthalten, und daß dort sich die ausgeprägtesten Arten herausgebildet haben. Das nordwestliche Kauai z. B., ein älterer Teil der Gruppe, besitzt eine Menge endemischer Arten und zugleich den mannigfaltigsten Urwald. Der Maunaloa dagegen, ein ganz junges Stück, hat die ärmste und einförmigste Flora aufzuweisen.

b) Indoafritanißches Gebiet.

Die zweite Hälfte der Paläotropis umfaßt Vorderindien ohne Ceylon und den größeren Teil von Afrika südlich der Sahara. Auch Madagaskar und die umliegenden Inseln gehören dieser Region an.

Klimatisch ist dies Gebiet mit durchschnittlich geringeren Niederschlägen versehen, zeigt aber viel bedeutendere Unterschiede im einzelnen als Malesien. Dem entspricht eine größere Vielseitigkeit der Formationen, obwohl die Formenmannigfaltigkeit der Floren geringer ist. Während in Malesien der Regenwald fast überall unbestrittener Herrscher ist, entfaltet sich in Afrika die ganze Skala der Formationen, welche die Tropen kennen, und unruhig schwankt deren Besitzstand hin und her.

Von Norden gegen den Äquator nimmt die Niederschlagsmenge regelmäßig zu; man gelangt aus den Wüsten der Sahara langsam in die unendlich ausgedehnten Savannen des Sudans und trifft an immer zahlreicher werdenden Galeriewäldern vorbei schließlich Gegenden, die mit Regenwäldern ausgestattet sind. In ähnlicher Folge umgekehrt schreitet man südwärts wiederum durch Savannen und Steppen zu sehr regenarmen Gebieten vor.

Die spezielle Ausprägung dieser großen Züge der afrikanischen Vegetation knüpft sich natürlich wiederum an die Niederschläge der einzelnen Bezirke. Nur in wenigen übersteigen sie 200 cm, so z. B. am Golf von Guinea, wo namentlich der Kamerunberg starke Regen empfängt, so im östlichen Madagaskar, auch am westlichen Gebirgsraum von Vorderindien. Der größere Teil des Gebietes jedoch unterliegt einer geringeren oder ausgeprägteren Periodizität seiner Witterung: fast stets ist dabei die sommerliche Jahreszeit die reichere an Regen, den in der nördlichen Hälfte die Südwestwinde, in der südlichen die von Südost wehenden Luftströmungen bringen. Welchen Betrag sie erreichen, hängt wie stets von der lokalen Modellierung der Oberfläche ab, so daß namentlich in dem gebirgrigeren Ostafrika beträchtliche Gegensätze auf kleinem Raum sich berühren.

Der Regenwald im indoafrikanischen Gebiete ist äußerlich dem der übrigen Tropen ähnlich, und er hat auf die Reisenden seinen mächtigen Eindruck nicht verfehlt. An der Guineaküste

reicht er etwa vom Kap Verde bis Kamerun und südlich weiter nach Gabun und ins mittlere Angola hinein. Ostwärts erstreckt er sich, wie wir durch *Milbreds* Forschungen wissen, durch das ganze Kongosystem bis zu den Großen Seen und geht von dort in zerstreuten Parzellen, namentlich an den Gebirgen, bis fast zur Ostküste. Ringsum ist er umsäumt von dem bald schmälern, bald breiteren Bereich der Galeriewälder (S. 79). Dort wächst bei dauernder Durchfeuchtung des Untergrundes eine Auslese von Regenwaldtypen, bald zu ansehnlichen Wäldern zusammenrückend, wie in den breiten Auen der mächtigen Ströme von Innerafrika, bald nur eine wenige Meter breite Allee, die den Fluß einfaßt und weithin seinen Lauf bezeichnet.

Aber weder Regenwald noch Galeriewald ist das, was Afrika bezeichnet, sondern das ist die Grasflur, die Savanne (S. 87). Nach Höhe und Kraft des Grasschwes, nach Anzahl und Größe der eingestreuten Bäume oder Sträucher unendlich verschieden, kehren doch immer ähnliche Typen der Savanne wieder vom Senegal bis zum Sambesi und weiter zum Transvaal hin, und vom Nil bis jenseits über die Südgrenzen von Angola. Es ist die trotz aller Wechsel einförmige recht eigentlich afrikanische Landschaft, der Tummelplatz der so reichen Säugetierwelt des dunkeln Erdteiles. Es ist das, was der Araber als „*Ahala*“, der Suaheli als „*Pori*“ den Wäldern gegenüberstellt, die helle blendende Landschaft, mit ihrer Monotonie trotz aller Lichtfülle, den fahlen Farben der Belaubung, der rotbraunen Tönung des Bodens. Das floristische Wesen wird von Pflanzengruppen bestimmt, denen das periodische Klima zusagt. Die Gräser *Andropogon* und *Panicum*, die *Amarantaceae* mit ihren strohernen Blüten, buntblumige *Leguminosae*, *Malvaceae*, *Scrophulariaceae*, *Acanthaceae*, *Asclepiadaceae* und *Compositae* geben den bleibenden Grundton der afrikanischen Savanne, und unter ihren Bäumen trifft man zahlreiche *Combretaceae* und *Leguminosae* immer wieder, oft auch

die wuchtige Gestalt des Brotfruchtbaumes, *Adansonia digitata*.

In allmählichster Abstufung leitet die Natur von der Savanne über zu den Steppen der Kalahari und zu den dornigen Beständen, die sie umsäumen und die auch am Nordrand des indoafrikanischen Gebietes getroffen werden, zusammen mit Sukkulentenfluren. Laubarme, steife Gehölze, aus deren Formen jede Weichheit geschwunden ist, wechseln da mit starren Sukkulenten von *Euphorbia*, Aloë u. a., an denen kein Erdteil reicher ist als Afrika. Von da ist es nur noch ein Schritt zur Wüste (S. 97), wie sie den Norden Afrikas in seiner ganzen Breite durchzieht, und wie sie auch an seinem südwestlichen Gestade in klassischer Form sich entwickelt zeigt.

Floristisch gestaltet sich das indoafrikanische Gebiet ziemlich einfach. Die oben umgrenzte Regenwaldregion ist als mittelafrikanischer Waldbezirk herauszuheben, weil sie reich ist an eigentümlichen Typen und einige sonderbaren Gemeinsamkeiten mit Südamerika verrät. Der ganze übrige Teil Afrikas, wohl mit Einschluß Vorderindiens, charakterisiert sich als ein einheitliches Ganzes, wenn auch der Norden weniger reich ist als der Süden. Nicht nur die Savannenflora, sondern auch die Pflanzenwelt der Gebirge bezeugt dies. Besonders wertvolle Aufschlüsse gibt die Flora der oberen Zonen, die von Abessinien über den Ruwenzori, den Kilimandscharo und die Berge des Seengebietes zu der südafrikanischen hinüberleitet. Sie ist von Engler erkannt worden als ein Gemisch teils endemischer, teils indischer, mediterraner und südafrikanischer Beiträge, während zur Flora der niederen Lagen geringere Beziehungen bestehen. Unter ihren Elementen merkwürdig sind u. a. hochwüchsige *Lobelia*-Formen, stattliche Kompositen der Helichryseen-Gruppe und aus der Gattung *Senecio*, viele *Lilifloren*, dann *Thymelaeaceae* und vor allem mehrere mit *Erica* in Verbindung stehende Gattungen. Damit ergeben sich wichtige Anklänge an die berühmte und eigenartige Flora des Kaplandes.

Die Flora von Madagaskar gilt für ausgezeichnet durch hohen Endemismus. Ihre verwandtschaftlichen Beziehungen sind recht mannigfach, haben aber noch keine brauchbare Bearbeitung gefunden. Es existieren mehrere an Malefien erinnernde Typen, zahlreiche Beziehungen zu den Gebirgen Afrikas und seiner Niederungsflora, aber auch entferntere Hinweise auf die Kanarischen Inseln und sogar auf Amerika: die Musazeen-Gattung *Ravenala* besitzt eine Art auf Madagaskar, eine zweite im tropischen Südamerika.

Für das genetische Verständnis der Flora Afrikas sind die Ergebnisse der faunistischen Paläontologie und der Tiergeographie verwertbar. Sie lassen eine ältere Periode in biophysischem Sinne, in der Madagaskar noch mit dem Festland zusammenhing, unterscheiden von einer neueren Zeit, die eine gewisse Invasion von Nordosten her brachte, und die mit einem Trockenerwerden des Klimas zusammenfällt. Sie zeigt ihre Wirkung in dem zurückgedrängten Regenwalde, der allgewaltig herrschenden Savanne, den zerstückelten Arealen der Hochgebirgsvegetation, der Verwischung der Beziehungen zwischen den Mittelmeerländern und dem Kapland, und nicht zum wenigsten in der kräftigen Entfaltung xerophiler Formenkreise.

2. Kapländisches Florenreich (Capensis).

Das kapländische Florenreich ist das kleinste unter den großen pflanzengeographischen Abschnitten der Erde, aber die Selbständigkeit der floristisch vorwaltenden Bestandteile zwingt zu seiner Absonderung von dem Reste Afrikas.

Es ist der Herrschaft der Winterregen unterworfen, welche etwa zwei Drittel des jährlichen Gesamtniederschlages ausmachen. In ihrem Maße sind diese Niederschläge infolge der Gliederung des Geländes starkem Wechsel und reicher Abstufung unterworfen, und damit hängt die beispiellose Mannigfaltigkeit der Flora zusammen. In diesem kleinen Florenreiche

zerfällt die Pflanzenwelt in eine Menge meist kohärenter Formen, die tatsächlich etwas Unübersehbares hat; die Zahl der beschriebenen Spezies beläuft sich auf mehrere Tausende, ohne daß an Erschöpfung zu denken wäre.

Von den Formationen beherrscht die Heide das Land. Wälder gibt es nicht, abgesehen von beschränkten Beständen an der feuchten Südküste, welche jedoch als Außenposten der tropisch-afrikanischen Flora von Natal her vorgehoben sind und mit der eigentlichen Kapflora nur locker zusammenhängen. Dieser fehlen höher baumartige Gestalten fast gänzlich. Um die Siedelungen der Kolonisten sind freilich jetzt stattliche Bäume angepflanzt, die Eichen des Nordens, die Pinus der Mittelmeerländer, die Eukalypten und Akazien Australiens. Wo immer aber die Natur des Kaplandes unverändert geblieben ist, da bildet der Mangel von stärkeren Bäumen das auffälligste Wahrzeichen des Landes.

Der Wuchs der Heidesträucher wird am kräftigsten in den Schluchten der Hänge, wo fließendes Wasser länger die Wurzeln speist. Hier werden die immergrünen Gebüsche 3—5 m hoch, bunt durcheinander gemengt, systematisch teils unerkennbar ans tropische Afrika erinnernd, teils aber durchaus eigenartig. Sobald man jedoch von den Schluchten die freien Hänge betritt oder sich in die Niederung begibt, wird das Gesträuch niedriger und in seinen Farben fahler und stumpfer. Diese Heide kleinlaubiger Büsche ist die vorwiegende Formation des Kaplandes; ihr Unterwuchs setzt sich zusammen aus Stauden, zahlreichen Zwiebel- und Knollenpflanzen und vielen kurzlebigen Kräutern. Aber ihre Beteiligung ist sehr ungleich, auch in der Höhe und Dichtigkeit des Gebüsches herrscht bedeutende Mannigfaltigkeit, und die Arten des Verbandes wechseln schnell; unendlich viele Formen der Flora bewohnen nur einen kleinen Bruchteil des Landes, und meist genügt eine kurze Reise, um völligen Wandel der herrschenden Spezies zu erleben.

Unter den floristischen Elementen fallen die Proteaceae vielleicht am meisten auf, durch die Menge der Formen, die Mannigfaltigkeit des Laubes, die Schönheit ihrer Blüten. Ihnen gehört der Silberbaum an, *Leucadendron argenteum*, das Wahrzeichen von Kapstadt, mit hellgrau seidigem Blattwerk wie versilbertes Weidengebüsch an den Hängen schimmernd. Aber die Gattung *Erica* übertrifft alle anderen an Artenzahl im Kapland, nicht selten lassen sich ein Duzend Spezies an einem einzigen Bergeshange sammeln. Wenige werden zu höheren Sträuchern, meist sind sie klein wie unser Heidekraut, aber ihre Blüten oft viel größer, mannigfach gestaltet und oft prunkvoll gefärbt in allen Tönen von Weiß und Gelb zu Rosa, Purpurn und Scharlach. Viele andere Gattungen kennt man als vorherrschende Beiträge zur Kapflora, wie *Pelargonium*, *Muraltia*, *Oxalis*, *Phyllica*, ein Heer von kleinblütigen, duftenden Rutazeen und ganze Scharen prachtvoll blühender Liliifloren. Besonders viele und schöne Formen aber bringen die Kompositen hinzu, sie geben der Kapflora nicht nur eine Fülle von Gesträuch, sondern auch unter den Stauden und Kräutern liefern sie zahlreiche Spezies.

Wo die winterlichen Regen kürzer und unzuverlässiger werden, da weicht in Südafrika die Heide in die höheren Lagen der Hänge zurück, wo Nebel und Höhenregen den Mangel ausgleichen. Im Flachland dagegen verlieren die Büsche ihre heideartige Tracht, sie werden stärker xerotisch: starre Dornpflanzen oder fleischig-saftige Sukkulenten ergeben sich daraus. Oder aber die kurzlebigen Ephemerer gewinnen die Oberhand, dann ist nur in der kurzen Regenzeit die Flora mit vergänglichem Blumenflor geschmückt. Beides sieht man in den Übergangslandschaften des Kapreiches zur indoafrikanischen Flora: in der Karroo und im Namalande. Die sukkulenten *Mesembryanthemum* werden dort herrschend, auch *Euphorbia* und fleischige Kompositen; in guten Jahren aber prangt das Land wie ein Garten im Blumenschmuck kurzlebigen Krautwuchses.

Floristisch liegt in dem kapländischen Florenreiche eine Zweitheit vor: eine Gruppe von tropisch=afritanischen Typen, die oft starke Veränderung durchgemacht haben, und eine andere ganz eigener Elemente, die sich aus einer uralten Flora der südlichen Erdhälfte herzuleiten scheinen. Es ist also ein ähnliches Verhältnis wie auf Neuseeland, nur daß auf Neuseeland die tropischen Formen das Übergewicht haben, im Kapland die eigenartig südlichen. Deshalb muß am Kap ein eigenes Florenreich angenommen werden.

3. Holarktisches Florenreich (Holarctis).

Die gemäßigten und kalten Gürtel der nördlichen Hemisphäre zeigen so viel enge Beziehungen in ihrer Flora, daß sie zu einem einzigen Florenreiche vereinigt werden müssen, dem größten der Erde, dem holarktischen. Es wurde früher (S. 109) bereits angedeutet, daß die Gründe dieser Ähnlichkeiten zum Teil genetische sind, und daß wir es mit dem Weiterbestehen von Verhältnissen zu tun haben, die bereits in der Tertiärperiode vorhanden waren.

a) Ostasiatisches Gebiet.

Ostasien zeichnet sich aus durch ein niederschlagsreiches Klima; nirgends fällt die jährliche Summe unter 50 cm, häufig steigt sie über 150 cm. Die Regenzeit trifft mit dem Sommer zusammen, der Winter ist im Süden noch mild, im Norden, wenigstens im Binnenlande, bereits rauh und frostreich.

Von den Formationen entwickelt der Süden noch einen subtropischen Regenwald. Er befindet sich mit dem angrenzenden malesischen in enger Verbindung. Und hier ist eigentlich die einzige Stelle der Erde, wo alle Klimagürtel in breitem Austausch miteinander stehen. Der allmählich abnehmende Niederschlag und die Zuschärfung der kälteren Jahreszeit läßt freilich die empfindlicheren Regenwaldtypen nach und nach zurückbleiben. Die Großblättrigkeit nimmt ab, Pflankengerüste

an den Bäumen verlieren sich, nur Lianen gibt es noch in Fülle und auch einige Epiphyten aus der Farn- und Orchideenwelt bleiben vorhanden. Doch systematisch ist der ostasiatische Regenwald noch gut gegliedert. Von den Hängen des östlichen Himalaja reicht er bis ins mittlere China und von Formosa bis Süd-japan. Lauraceae, immergrüne Quercus, Magnoliaceae, Theaceae u. dgl. nehmen in Menge an seiner Zusammensetzung teil, auch mehrere Nadelhölzer gesellen sich dem Bestand zu.

Ganz allmählich entwickelt sich daraus der Sommerwald (S. 79). Seine systematische Mannigfaltigkeit ist geringer, der Blattfall tritt ausgeprägter in die Erscheinung, die Lianen und Epiphyten sind anfangs noch zahlreicher, vermindern sich aber rasch nach Norden hin. Doch trotzdem bleiben die Sommerwälder Ostasiens ungleich reicher als die europäischen. Juglandaceae, Betula, Alnus, Quercus, Acer, Prunus, alle sind viel artenreicher entwickelt als bei uns. Und neben ihnen wachsen Gattungen, die wohl in unsern Parks gedeihen, die jedoch der einheimischen Flora des kühleren Europas fehlen: Morus, Gleditschia, Sophora, Ailanthus, Rhus, Paulownia, Catalpa u. a. Sehr bedeutend ist die Beteiligung der Nadelhölzer, vorzugsweise in den höheren Zonen und im nördlichen Japan. Vielförmiger gestaltet sich auch der strauchige Unterwuchs, etwa der Ribes, Deutzia, Hydrangea, Rosaceae, Rhododendron, Ligustrum, Syringa, Lonicera, in sehr abwechselnden Arten je nach der Höhenlage.

Von den Grasfluren sind die Wiesen (S. 89) im Norden Ostasiens bekannt durch die Beteiligung hochwüchsiger Stauden; das üppige Gras mit seinen Stauden verbirgt Mann und Roß, gerade wie die besten der tropischen Savannen, nur viel weicher, viel gleichmäßiger frisch, viel reiner grün, viel blumenreicher. Auf den Gebirgen in Japan und mehr noch im innern China liegen über den Waldungen wie in Europa niedrige Strauchbestände von Berberis, Spiraea, Rhododendron, Juniperus u. a., und in vielfachem Wechsel damit ausge dehnte

Matten. Es ist eine höchst artenreiche Form der Matte, mit zahlreichen Liliaceen, Rheum, Ranunculaceen, Umbelliferen, Scrophulariaceen usw. Im östlichen Tibet ernährt sie mit ihren Rhizomstauden oft ganze Bevölkerungen, und ihre Heimat ist für den chinesischen Drogenhandel das ergiebigste Stammland.

Der Osten Chinas und weite Gebiete von Japan sind durch die intensive Kultur und dichte Bevölkerung gänzlich der ursprünglichen Vegetation entkleidet. Neben den allgemein verbreiteten Feldfrüchten der nördlich gemäßigten Zone ist der Anbau des Reises am bedeutsamsten. Ferner hat Ostasien den Tee geliefert und ist noch immer das Haupterzeugungsgebiet dieses Gewächses.

Floristisch ist von den Ländern Ostasiens am längsten Japan bekannt und hochberühmt durch die graziöse Schönheit seiner Pflanzenwelt. Im Süden mit immergrünem Wald beginnend, läßt sie im Norden den Sommerwald stets tiefer herunterziehen, bis er die Ebene erreicht. Die Eigentümlichkeit der japanischen Vegetation, ihr Besitz an endemischen Gattungen und Arten mußte früher für sehr bedeutend gelten. Gegenwärtig aber hat sich die Zahl der Endemiten schon auf die Hälfte vermindert durch die Aufschließung der Insel Formosa und der inneren Provinzen Chinas. Diese gehören z. T. schon dem Gebirgslabyrinth von Osttibet an, jenem riesigen Knoten von Gebirgen, der in gewaltiger Anschwellung die höchsten Ketten der Erde entsendet. Ihm ist der östliche Himalaja gänzlich tributär. Nördlich steht der Tsin-ling-schan damit in Verbindung, der die üppige Waldvegetation Sze-tschwan's von den zur Mongolei führenden Steppen des mittleren Hoangho scheidet.

Ostasien und namentlich das innere China zeigen in ihren Wäldern wie in ihrer Gebirgsflora eine hochbedeutsame Anhäufung von allgemein borealen Zügen: zu Nordamerika bestehen enge Beziehungen, ebenso zu Europa. Nur sind viele

Gattungen reicher entwickelt und vollzähliger vertreten. Boreale Gruppen, wie Polygonatum, Lilium, Delphinium, Epimedium, Berberis, Saxifraga, Rhododendron, Primula, Gentiana, Pedicularis, manche Senecio stehen dort auf der Höhe. Dazu gibt es sehr eigenartige Endemiten: Tetracentron, Eucommia, Davidia. Geologisch sind manche Teile des Gebietes von beträchtlichem Alter, seit lange konnte sich die Vegetation dort ohne bedeutendere Störung entwickeln. Breiter als irgendwo auf der Erde berühren sich tropische und gemäßigte Zonen. Hohe Feuchtigkeit trägt der Monsun bis zu den innersten Grenzen der Gebirge. In Osttibet legen sich die Ketten nicht wie ein Riegel vor die Leben spendenden Luftströme, wie am Himalaja. Durch zahlreiche Pforten ergießt sich der milde Hauch in die Gebirgswelt. Feine Tönung des Klimas vereint sich mit der tausendfältigen Gliederung des Geländes, der Höhe, dem Wechsel der Böden. Dies alles machte das Gebiet geeignet, aus der tropischen Fülle die nordische Flora auszulesen, die heute die Halbkugel beherrscht. Da konnten sich laubwerfende Bäume bilden, da wurden Spezies erzeugt, die dem rauhen Klima Tibets gewachsen waren, die zum trockneren Himalaja wandern, die die Steppen weiter westlich besiedeln konnten. Osttibet nebst Westchina erscheint als ein in seiner Fernwirkung vielleicht unerreichtes Land. Wenn es auch nicht gerade die Stammsflora jener Vegetation enthält, die heute die Polarzonen bewohnt, so hat es jedenfalls von ihrem Bestande noch die treueste Kunde bewahrt.

b) Zentralasiatisches Gebiet.

Zentralasien, das von Grisebach schlechtthin als Steppengebiet bezeichnet wurde, stellt im Westen außer den reicheren Teilen Turkestans ein wüstes Tiefland dar, dem sich weiter östlich als 1000—1500 m erhöhte Fläche die Gobi und südlich das noch höhere Tibet ansetzt. Dürftige Niederschläge und höchst extreme Temperaturen verleihen dem Gebiet das Gepräge.

Waldungen gibt es nur in den höheren Zonen der Gebirge, in Lagen, welche Niederschläge von etwa 30—50 cm Regen haben. Namentlich sind es im Tian-schan an den Nordhängen Bestände von *Picea Schrenckiana*, welche die baumlosen Einöden unterbrechen. Auch wo die Gebirgswasser sich zu größeren Flüssen vereinigt haben, umsäumen Bäume die Ufer. *Populus* und *Salix* sind davon die wichtigsten im wilden Zustand, die Kultur hat oft noch manches hinzugefügt.

Im äußersten Westen des Gebietes sind Grassteppen von typischer Ausbildung (S. 88) verbreitet. Aber in dem Wechsel von Frühjahr, dürrem Sommer und frostigem Winter verkürzt sich die Spanne günstiger Bedingungen auf der aralokaspischen Fläche und im westlichen Turkestan sehr bald erheblich, wenn man ostwärts vorschreitet. Die Grassteppe fristet nur noch streckenweise auf günstigem Boden ihr Dasein. Auf Sand bilden sich Strauchsturen, die im Frühjahr Zwiebelpflanzen, später starres Gebüsch (*Astragalus*, *Caragana*) hervorbringen. Bei stärkerem Salzgehalt des Bodens finden sich mit zahlreichen Arten die *Chenopodiaceae* ein, unerschöpflich in wechselnden Gestalten und Formen des Wuchses. Überall ist die Karglichkeit des Daseins ähnlich. Wohl gibt es unter ganz besonders schlimmen Umständen nahezu vegetationslose Strecken, aber sie sind nicht sehr ausgedehnt. Im übrigen herrscht fast die gleiche Xerophytenflora von der Niederung bis hoch hinauf in die Gebirge. Erst bei sehr bedeutender Erhebung bleibt aus der abgehärteten Menge nur eine Schar der Allerwiderstandsfähigsten zurück. Dies ereignet sich in Tibet. Dort, wo bei 4000—5000 m ü. M. die Vegetationsmöglichkeit auf kürzeste Frist zusammengedrängt wird, da ist die Flora arm zum äußersten. Kaum 300 Arten kennt man in der ganzen Ausdehnung zwischen den Quellen des Indus und denen des Hoangho. Die gesamte Vegetation trägt den Stempel ärgster Einschränkung, aber es gelingt ihr, in Tibet wohl höher zu steigen, als irgendwo sonst auf der Erde. Noch mehr als

100 Arten fanden sich oberhalb 5000 m, und es ist sicher, daß einige Spezies sogar noch über 5700 m hinaufreichen.

c) Mittelmeer-Gebiet (Mediterraneum).

Von den übrigen holarktischen Teilen der Alten Welt ist das Mittelmeergebiet ökologisch durch die Herrschaft der Heide (S. 85), floristisch durch engere Beziehungen zu gewissen afrikanischen Elementen verschieden.

Die Ausbildung der Formationen wird veranlaßt durch die Herrschaft des Winterregens, die um so deutlicher sich ausprägt, je südlicher sie vorrückt. Nur in den Gebirgen ist sie weniger entschieden, weil sich auch im Sommerhalbjahr regenbringende Einflüsse geltend machen. Das absolute Maß der Niederschläge unterliegt vielen und stark örtlich bedingten Schwankungen, doch nehmen sie im allgemeinen von West nach Ost und von Nord nach Süd ab. In der Wärme sind die westlichen Teile gleichmäßiger, der Osten ist schrofferen Gegenzügen unterworfen.

Die Formationen der Mittelmeerländer sind durch die uralte Kultur dieser Region vielfach gestört oder gar vernichtet worden. Doch waren wohl die niederen Gebiete niemals viel besser bewaldet als gegenwärtig. Soweit man überhaupt von Wäldern in dieser Lage sprechen kann, sind sie sehr licht. Sie bilden sich aus Koniferen, aus dauerblättrigen Eichen oder dem Ölbaum, örtlich auch aus Lorbeer. Vielfach aber erscheinen sie zu Gesträuch verkümmert, woran Eingriffe von Vieh und Menschen zumeist schuld sind. Nur in den Wasserrinnen entstehen durch Hinzutreten von Populus und Platanus höherwüchsige Bestände. Erst in den oberen Stufen der Gebirge, wo das Klima viel von seiner strengen Periodizität einbüßt und die echt mediterrane Färbung der Landschaft verblaßt, da beginnt stärkere Waldbildung, und zwar ganz im Sinne der angrenzenden Landschaften des Nordens mit blattwerfenden Bäumen oder immergrünem Nadelholz.

Für das eigentliche Mediterrangebiet ist die Heide (S. 85) die führende Formation, in der Form, die früher als „Macchie“ skizziert wurde. In ihrem Wesen gleicht sie der kapländischen (S. 131), nur das floristische Gewebe ist ein verschiedenes und weniger mannigfaltiges. Wie dort mengen sich kleinlaubige, immergrüne Sträucher, häufiger daneben im Winter blattlose, mit starker Blütenerzeugung. Auch die schnell vergänglichen Zwiebelpflanzen und zarte Annuellen sind zahlreich. Nur Suckulenten gibt es viel seltener. Dafür entschädigt der Reichtum der Stauden, die auf steinigen Halden und auf Felsboden auch eigene Bestände bilden: große Labiaten mit würzigem Aroma und oft starker Behaarung, hohe Dolden, Königskerzen und Artemisien, steife Gräser und mancherlei Kompositen finden sich zu diesen Tristen zusammen, die durch alle Zonen hindurch reichen, bis sie auf den Kuppen der Gebirge als niedrige Hochweiden ausklingen.

Sehr große Flächen des Gebietes sind völlig von den Kulturpflanzen eingenommen. Die Mittelmeerländer bilden ja seit ältester Zeit die Brücke zwischen den Tropen und dem kalten Norden, dem Orient und den Ländern des Westens. Zudem reizte die Möglichkeit künstlicher Bewässerung, die vielerorts durch die Nähe höherer Gebirge gegeben ist, den Menschen dazu, dem Boden mehr abzurufen, als das örtliche Klima zu gewähren schien. Noch immer freilich sind die einheimischen Kulturgewächse, die ohne Bewässerung gedeihen, die bedeutendsten und wichtigsten: Gerste und Weizen, Ölbaum und Weinstock. Die Bewässerung aber läßt den Feldbau zur Gartenwirtschaft werden: Obst und Maulbeere, Mais, Tabak und die Agrumi, schließlich Gemüse aller Art und sogar Reis bringen die Kulturflächen ums Mittelmeer hervor.

In der Flora zeigt sich das Mittelmeergebiet in Folge seiner feinen Gliederung und zeitlich schon lange bestehenden, allerdings wechselvollen Zerspitterung reich ausgestattet und von großer Mannigfaltigkeit. Schon die Pyrenäenhalbinsel ver-

einigt große Gegensätze zwischen dem gesegneten Westen und den einförmigen Hochflächen des Innern oder dem warmen trockenen Gestade des Ostens. Italien ist in seiner Nordhälfte, abgesehen von der örtlich bevorzugten Riviera, relativ arm und auch klimatisch der am wenigsten echte Teil des Mittelmeerraums. Erst von Neapel südwärts dringt Mittelmeercharakter durch, und erst Sizilien hat wieder endemische Arten in größerer Anzahl. Auf der Balkanhalbinsel verbleibt das gesamte Bergland vorwiegend mitteleuropäisch, die Mittelerranflora säumt nur schmal die Küste und besetzt erst in Griechenland auch das Binnenland in allgemeiner Verbreitung. Von Kleinasien zeigt nur noch die Westküste rein mediterranes Gepräge, im Innern wird die Vegetation schrittweise xerotischer und stellt den Übergang her zu den Steppengebieten und Halbwüsten des fernerer Orients. Die südlichen Randländer des Mittelmeers endlich sind naturgemäß weniger verschieden untereinander. Im Klima ähnlicher, von Hemmnissen weniger durchsetzt, bilden sie einen mehr gleichartigen Länderstreifen; in Küstennähe und an den Gebirgen ist ihre Pflanzenwelt reich an Heiden und Triften, binnenwärts verarmt sie allseits, um schließlich in den Wüsten der Sahara sich zu verlieren.

Sehr eigenartig in Vegetation und Flora sind die Kanarischen Inseln. Ihre heute vielfach zerstörten Wälder zeigen den Charakter eines subtropischen Regenwaldes; ebenso wie die offenen Felsabhängen sind sie reich an stenotopen Endemiten¹⁾, während die xerotische Flora der kahlen Niederung etwa an Südmarokko erinnert.

d) Eurosibirisches Gebiet.

Von Island bis Kamtschatka reichend, übertrifft dies Gebiet an Ausdehnung alle bisher betrachteten, ist aber von einer überraschend gleichartigen Vegetation bedeckt. Diese Gleich-

¹⁾ Burchard, D., Beiträge zur Ökologie und Biologie der Kanarienvälder. Stuttgart 1929.

artigkeit kommt aus verschiedenen Ursachen zuftande. Die Niederfchlagsmengen find im Betrage recht verfchieden, aber überall erreichen fie ihren Höhepunkt im Sommer. Ähnlich liegt trotz der beträchtlichen Unterfchiede der Wärme das fommerliche Maximum im Juli allenthalben zwifchen 10° und 20° . Der Juli von Jakutzk ift fo heiß wie der von Berlin, das durch feine enorme Winterfälte bekannte Werchojansk wird fo warm wie London. So find für das Pflanzenleben bei allen fonftigen Gegenfätzen doch drei wefentliche Momente ähnlich: die Winterruhe, die Hochfommerwärme und das Regenmaximum in der warmen Jahreszeit.

Regenwald kommt nirgends vor. Sehr große Räume dagegen nehmen, befonders im Norden die Nadelwälder ein, und zwar bilden fich die Beftände meift aus einer einzigen Art der Gattungen Pinus, Larix, Picea oder Abies. Auch die Zahl diefer Arten ift gering, ihre Verbreitung weit ausgedehnt. Die herrfchenden Koniferen Europas fehen fich mit vikariierenden Arten in Sibirien fort. Bei den laubwerfenden Sommerwäldern zeichnet fich Europa durch einige Bäume (wie Buche, Carpinus, feine Eichen) vor Afien aus; befonders die nördlichen Gegenden der Balkanhalbinsel zeigen eine Mehrzahl von Bäumen in den Laubwäldern. In Sibirien dagegen bleiben wefentlich nur Erlen, Weiden, Espen und Birken; befonders *Betula alba* erweist fich als höchft widerftandsfähiger Baum von riefig ausgedehntem Areal. Im ganzen find die eurofibirifchen Laubwälder, mit den oftatifchen verglichen, an Bäumen, Sträuchern und Unterwuchs ftark verarmt, zweifellos infolge ihrer Gefchicke während der Eiszeit.

Ähnlich wie in Oftafien vollzieht fich in den Gebirgen eine Stufenfchichtung der Vegetation nach den herrfchenden Waldbeftänden, wobei in der Regel der Sommerwald die unteren Lagen einnimmt und den Nadelwaldungen die oberen überläßt. Die Nadelwälder bilden demnach gewöhnlich die Baumgrenze, im mittleren Europa zwifchen 1200 und 2400 m. Auf-

wärts schließen sich ihnen zunächst Strauchbestände und Zwergstrauchheiden an.

Von den gehölzlosen Formationen sind die Wiesen am all-gemeinsten verbreitet. Im westlichen Sibirien zeigen sich freilich, von den Flußtälern abgesehen, manche Übergänge zu steppenartigen Bildungen. Dagegen erreichen sie in Ostsibirien eine bedeutende Fülle in vegetativer Hinsicht und übertreffen sogar die europäischen.

Die Anhäufung der Niederschläge im Winter durch den Schnee drängt in vielen eurosibirischen Ländern die ganze Entwässerung auf die Sommerzeit zusammen, die ihrerseits reich ist an Niederschlägen. Diese Umstände äußern sich in den beträchtlichen Wasseransammlungen im ganzen Gebiete, und diese wiederum veranlassen die Bildung ausgedehnter Moorbestände. Die Moore werden daher um so häufiger und umfangreicher, je weiter man in schneereiche Gegenden oder in Gebiete mit kurzem Sommer gelangt. Die Wiesenmoore (vgl. S. 91) sind beherrscht von *Phragmites*, *Carex* u. a., in den Moosmooren gelangt der ziemlich eintönige Typus dieser Formation mit *Sphagnum*, *Carex* und *Ericazeen* zum reinen Ausdruck. Das Bedürfnis des Moosmoores nach Feuchtigkeit und kühler Temperatur läßt es dem Walde an seiner Nordgrenze zum gefährlichsten Gegner werden und bringt es leicht zum Siege. Jenseits der nördlichen Baumgrenze, auf der arktischen „Tundra“, geht *Sphagnum* wieder zurück, trocknere Moos- und Flechtenbestände teilen sich mit pflanzenarmen Fels- und Geröllfluren in die Bodenfläche.

Denn als äußere Vorposten der Vegetation im Hochgebirge und nach Norden polwärts gibt es in der ganzen Polararktis Staudenrispen (S. 95) und endlich Flechtenvegetation. In den europäischen Alpen treten sie für die mehr geschlossene Matte bei etwa 2400 m ein und ziehen sich unter zunehmender Auflockerung bis zur Schneegrenze (2700 m bis 3000 m) hinauf. Ja, zerstreut an geeigneten Stellen finden sich etwa 225 Arten

noch höher. Manche Verhältnisse des Klimas solcher hoher Lagen finden sich in der arktischen Zone wieder, andere sind noch ungünstiger. Die Pflanzenwelt der Polarländer ist also meistens noch öder, gleichförmiger und monotoner als die der hohen Gebirgslagen. Keine Abwechslung zeigt sich da in dem Grau und Braun der fargen Pflanzendecke; überall nur die dem Boden angepreßten Zwergsträucher, die Flechten, die Dürftigkeit der Stauden. Erst wo Wasser rieselt, wird es etwas besser, aber die schönsten Flecke bilden sich an geschützten Hängen, wo die Strahlen der tiefstehenden Sommer Sonne senkrecht treffen. Da kann die Erwärmung des Bodens ab und zu alpine Werte erreichen und Bilder schaffen, die an die lebhafteren Pflanzengemälde des Hochgebirges erinnern.

Für das floristische Verständnis des eurosibirischen Gebietes hat man das Verhältnis zu den Nachbarländern und seine geschichtlichen Erlebnisse in Rücksicht zu ziehen. An dem vom Golfstrom bespülten atlantischen Gestade Europas verleiht das Seeklima einer ganzen Anzahl von Arten ein südwest-nordost gerichtetes Areal. Ihr Gegensatz gegen die Hauptmasse der eurosibirischen Vegetation trägt zur lokalen Florendifferenzierung z. B. in Deutschland bei. Ferner ist bei uns das Vordringen mediterraner Arten bedeutsam; sie schneiden mit Westostlinien ab und sind z. T. empfindlich gegen strenge Winter. Aber derartige Einstrahlungen verwischen selten ernstlich die herrschende Gleichförmigkeit, die auf die Zurückdrängung der voreiszeitlichen Vegetation und nachfolgende Neubesiedelung zurückzuführen ist. Nur die höheren Gebirge ragen hervor durch ausgesprochene Eigentümlichkeiten ihrer Flora und durch manches Sondergut. Der Grund liegt in ihrer größeren Widerstandsfähigkeit gegen die Wechsel während der Eisperioden (S. 24).

e) Nordamerikanisches Gebiet.

Die Vegetation Nordamerikas wiederholt physiognomisch die Formationen der Alten Welt, aber sie bringt auch viele

ihrer systematischen Züge wieder. Und dies in eigentümlicher Weise, indem namentlich mit dem östlichen Asien viele Übereinstimmungen sich herausstellen.

Klimatisch zerlegt sich Nordamerika in drei Teile von ungleicher Größe, die auch floristisch besondere Bezirke darstellen. Der pazifische Küstensaum mit gemäßigttem Seeklima ist durch das Massengebirge Nordamerikas auf einen schmalen Streifen des Gestades beschränkt. Östlich folgt der Binnenbezirk, der die Hochebenen vom pazifischen Küstengebirge bis zu den Rocky Mountains umfaßt und weiter bis etwa zum 100. Meridian reicht. Es ist ein trockenes Gebiet, wird aber östlich langsam feuchter und geht über in das Tiefland des Mississippi, das schon größtenteils zu dem atlantischen Bezirk gehört. Dieser letzte Abschnitt Nordamerikas hat ein Klima mit extremen Wärmeverhältnissen, „ohne deshalb destruktiv zu werden“, scharfe Wechsel zwischen warm und kalt, ist aber überall durch reichen Gesamtniederschlag mit äußerst ergiebigen Sommerregen bevorzugt.

Die Formationen Nordamerikas umfassen die ganze Folge der im gemäßigten und arktischen Eurasion entwickelten Reihe, bereichert um ostasiatisch, mediterran oder zentralasiatisch anmutende Bestände.

Ein subtropischer Regenwald mit vorwiegend immergrüner Vegetation bezeichnet den äußersten Südosten des Erdteiles von Texas bis Virginia. Dauerblättrige Quercus und Magnolia finden sich dort unter den Bäumen, kraftvolle Lianen und Niederwuchs sind artenreich, mehrere auch im Norden vorkommende Gattungen bringen hier immergrüne Vertreter hervor, gerade wie in Ostasien. Und ebenso wie dort findet nordwärts mit Zuschärfung des Winters ein Übergang zum reinen Sommerwalde statt. Dieser Sommerwald kann sich an Mannigfaltigkeit der Bäume, Lianen und auch des Unterwuchses zwar nicht mit dem ostasiatischen messen, aber er übertrifft wenigstens im Süden weit den europäischen. Das berühmte

Farbenspiel des amerikanischen Waldes zur Herbstzeit ist nur ein äußerlich besonders eindruckvolles Merkmal seiner vielseitigen Zusammensetzung. Diese seine Bevorzugung erklärt sich zum Teil aus den geringeren Schäden der Eiszeit; die Vegetation konnte in Amerika bei der nord-süd gerichteten Lage der Gebirge südwärts sich leicht zurückziehen und später ebenso leicht die alten Sitze wiedergewinnen. Zum Teil mag auch die günstige Witterung des Sommers an dem Gedeihen zahlreicherer Laubwaldarten in dem atlantischen Bezirk beteiligt sein.

Von beträchtlicher Entwicklung sind in Nordamerika die Nadelwälder (S. 83), kaum ein anderes Gebiet der Erde kann sich mit ihm darin messen. Besonders mannigfach sind sie im pazifischen Küstengebiet; da bietet der Norden prachtvolle Koniferen in *Tsuga Mertensiana*, *Picea sitchensis*, *Pseudotsuga Douglasii*, *Thuja gigantea* und *Chamaecyparis nutkaensis*, weiter südwärts in der Sierra Nevada von Kalifornien wächst die berühmte *Sequoia gigantea*, der höchste Baum der Erde, der über 100 m erreicht. Auf den Rocky Mountains bilden wie in Kalifornien oberhalb der trockenen Flächen tieferer Lagen gewisse Nadelhölzer Baumvegetation an den Berghängen. In den atlantischen Staaten sind es *Pinus*-Arten vorzugsweise auf trocknerem Boden, das bekannte *Taxodium distichum* in versumpften Brüchen, welche unter den Nadelhölzern Beachtung erfordern. Die massenhafteste Entwicklung aber finden sie im höheren Norden, wo z. B. *Picea alba* die ganze riesige Breite von Britisch-Nordamerika erfüllt und die Baumvegetation Nordamerikas polwärts auch abschließt.

Im Gebiete der Sommerwälder und des Nadelholzes wechseln mit den Baumbeständen Wiesen und Moore, die zwar floristisch mancherlei Auszeichnendes besitzen, im übrigen aber den euro-sibirischen zu ähnlich sind, um eingehende Erörterung zu verlangen. Typischer sind die Steppen (S. 88) Nordamerikas, die unter dem lokalen Namen der „Prärie“ weiten

Auf genießen. Xerotische Gramineen geben dort den Grundton des Bestandes, aber ein reicher Staudenflor belebt ihren Rasen. In ununterbrochenem Wechsel ersetzen sich die Blüten vom Frühjahr bis zum Herbst, denn die Regen sind vorwiegend sommerlich und verhindern das frühe Vergilben, wie es die russische Steppe leiden muß. Im übrigen bestehen bei der weiten räumlichen Erstreckung viele Unterschiede in der Gestaltung der Prärie. Nach Süden geht sie langsam in dürrere Gebiete über, welche als der trockenste Teil Nordamerikas durch ihre lichten starren Strauchgebüsche und ihre oft wüstenartigen Triftformationen den Übergang zu Mexiko herstellen und auch floristisch fremde Elemente aufnehmen. Es sind dort Gattungen vorhanden, welche sonst keine Vertretung in der Holarctis besitzen und durch ihre verwandtschaftlichen Zusammenhänge auf südamerikanischen Ursprung deuten.

4. Neotropisches Florenreich (Neotropis).

Mittel- und Südamerika nimmt in seiner klimatischen Wesenheit eine Mittelstellung ein zwischen Male sien, dem inselreichsten Erdenraum, und Afrika, dem gedrungenen Kontinent. Es ist besser bewässert als Afrika, doch weniger gleichmäßig warmfeucht als die malesischen Länder. Dabei hat Mittelamerika ein ziemlich buntscheckiges Klima, während in Südamerika die hohe Anschwellung der Anden der Witterung etwas Ausgeglichenes und Regelmäßiges verleiht. Der regenbringende Südost findet dort auf weiten Strecken ungehinderter Zugang zu den innersten Flächen. Nur die küstennahe Erhebung in Nordostbrasilien bildet einen Wall und schafft trockene Gegenden auf der Leseite. Sonst erreicht der feuchte Wind erst weit im Westen die Gebirgsleiste des Erdteiles. Dort steigt er auf, um von neuem große Wassermengen zu verdichten: daher der Oberlauf des Amazonas ein so regenreiches Gebiet und daher weiter südlich keine öde Savanne wie die Kalahari, sondern die gut bewässerten Striche des Gran Chaco.

In der Entfaltung des Regenwaldes geben die Neotropen ein ebenbürtiges Seitenstück zu Malesien. Es ist ein müßiger Streit, wer von beiden der reichere oder vollkommener wäre. Reisende finden, der neotropische Urwald habe noch mächtigere Bäume, seine Lianen seien noch gewaltiger, die Fülle der Epiphyten mannigfaltiger und bunter. Er beginnt an den atlantischen Gestaden von Mittelamerika, besetzt viele Teile der Antillen und tritt dann nach Südamerika über, wo in den Anden von Kolumbien ein wahres Paradies tropischen Pflanzenwuchses artenreich und prachtvoll sich aufstut. Die Wälder am Orinoco stehen schon in unmittelbarer Verbindung mit dem Regenwaldbezirk des Amazonas, der seit Humboldt den Namen „Syläa“ führt. Dort hat der Regenwald vielleicht noch das umfangreichste Dominium, das irgendwo auf der Erde vorhanden ist. Je nach der Befeuchtung des Bodens tritt er in verschiedenen Formen auf, und der „Igapo“-Wald im Bereiche der Überschwemmungen ist durch Palmenreichtum und geringere Zahl anderer Bäume gesondert von dem „Ete“-Wald auf niemals überspültem Boden. In dem Etewald fällt auch die ansehnliche Zahl stenotoper Endemiten auf, was ganz an malesische Verhältnisse erinnert. An den Abhängen der Anden, auch an den Gebirgen von Venezuela und Guiana erleiden die Regenwälder des Amazonasgebietes die geläufige Verarmung bis zu den flechtenbehangenen Buschdickichten, die in ihrer ganzen Tracht die Hochgebirgsformen des malesischen Waldes wiederholen.

Blattwerfende Monsunwäldungen und xerotische Strauchformationen finden sich noch vielerorts als Gebilde des trockneren Klimas, so in gewissen Teilen Zentralamerikas, in Kolumbien und Venezuela, im innern Brasilien, im östlichen Bolivien, in Argentina oder in dem Winterregenteile von Chile.

Die Savannen der Neotropis (S. 87) stehen hinter dem Walde an Bedeutung kaum zurück. Wie in Afrika löst sich der

Regenwald langsam gegen die Savanne hin auf. Zuerst treten baumarme Plätze auf den höchsten Rücken des Plateaus auf, allmählich ziehen sich die Bäume mehr gegen die Talfurchen hin zurück, beschränken sich auf die Streifen fließenden Wassers, die die Senkungen bezeichnen, und durchziehen zuletzt nur als feine Adern die sonnenglänzende Savannenflur. Die Planos von Venezuela, die Humboldt in seinen „Ansichten der Natur“ beschrieben hat, viele Campos von Guiana und Brasilien gehören zu dem weiten Bereich der südamerikanischen Savanne. Wechselnder Graswuchs, zerstreute Bäume, sehr allgemein z. B. *Curatella americana*, buntblühende Stauden geben wie in Afrika die Hauptzüge im Wilde der Savanne.

In Uruguay und im nördlichen Argentina geht die Savanne in die Steppen über, die mit dem Lokalnamen der „Pampas“ oft erwähnt werden. In ihrer Tracht gleichen sie den Prärien der nördlichen Hälfte Amerikas, vielfach auch in ihrer geophysischen Bedingtheit. Doch sind sie klimatisch weniger extrem gestellt, es herrscht ein ideales, fast maritimes Klima, das jene Gebiete für die Kultur zu so ertragreichen Weideländern und Kornkammern macht.

Die zur Wüste führenden Formationen sind in Südamerika schwach ausgebildet. Das dauernd regenarme Gebiet beschränkt sich auf den schmalen Küstenstreifen am Westfuße der Anden von Peru bis zum nördlichen Chile, und nur dort ist echte Wüstenvegetation zu treffen; wichtig werden für sie die Nebel des Winters, die in Jahren, da sie reichlicher auftreten, die Wüste für ein paar Wochen in eine grünende Krauttrift verwandeln können.

In den Anden oberhalb des Wald- und Strauchgürtels herrschen je nach dem Klima der öden Tristen der Puna mit zerstreutem harten Graswuchs, Polsterstauden und niedrigem Gesträuch, oder die nebelreichen Wildnisse der Paramos, wo der Pflanzenwuchs sich zu blumigen Matten zusammenschließt.

Bei aller Ähnlichkeit der Formationen mit denen der Alten Welt bietet der floristische Kern der Neotropis durchgreifende Unterschiede gegen die übrigen Teile der Erde. Die Bromeliaceae und Cactaceae sind fast ganz auf sie beschränkt. Viele sonst verbreitete und namentlich in Nordamerika noch häufige Elemente fehlen in Südamerika gänzlich und beweisen die Sonderung dieses Stückes der Erde. Daß trotzdem auf dieser ungleichen Grundlage mancher Austausch stattgefunden und einzelne scharfe Züge verwischt hat, wurde S. 108 als Ergebnis paläontologischen Forschens mitgeteilt. Im mittleren Amerika war dieser Verkehr einleuchtenderweise besonders erfolgreich, so daß dort heute ein Gemenge nördlicher und südlicher Bestandteile vorliegt. Das Vordringen der Cactaceae, einer echt südlichen Gruppe, nach Nordamerika, in die Halbwüsten des Nordillenenlandes und in die südliche Prärie hat Schumanin auf systematischer Grundlage schildern können. In Mexiko ist die Gemischtheit der Flora von hohem Interesse. Die vermutlich nordischen *Quercus* bilden große Wälder, auch *Pinus* wächst in Beständen, auf den hohen Bergen herrschen die Hochlandsgattungen der nördlichen Hemisphäre. Aber gleichzeitig gewinnen die perotischen Formationen stark südliches Aussehen, und die Regenwälder der unteren Stufen nehmen ausgeprägt neotropische Züge an. Noch mehr ist das der Fall in Westindien, das schon eine echt neotropische Provinz darstellt. Die einzelnen Inseln der Antillen zeigen übrigens noch heute hochgradige Sonderentwicklung, Kuba und vielleicht noch mehr Jamaika verfügen über eine ansehnliche Menge eigentümlicher Gattungen oft konservativen Gepräges.

Mehr progressiv ist der Endemismus auf dem langen Zuge der südamerikanischen Anden von Kolumbien bis Chile. Nordische Eindringlinge (S. 109) und echt neotropische Elemente nehmen daran in gleicher Stärke teil. *Valeriana*, *Fuchsia*, *Calceolaria*, *Bartsia*, viele Kompositen geben bekannte Beispiele.

5. Antarktisches Florenreich (Antarctis).

Das südwestlichste Stück Südamerikas gleicht klimatisch etwa Neuseeland: eine ungemein regenreiche, in der Wärme ausgeglichene Westseite eines Gebirges, welche es vom trockneren Osten scheidet. Stürmische Winde, fast stets bewölkter Himmel, Nebel und Regen wie gleichmäßig kühle Temperatur geben ihr das Gepräge.

Ein temperierter Regenwald entspricht diesen Bedingungen. Die meisten Bäume sind dauerblättrig; lorbeerartige, ziemlich kräftige Blätter walten vor. Die wichtigste Gattung der Bäume ist Nothofagus, eine nahe Verwandte der holarktischen Buchen. Die Raumausnutzung mit Lianen, Unterwuchs, Bambuseendickichten und Epiphytenwuchs, meist freilich kryptogamischem, erinnert an den Tropenwald, ähnlich wie es die Waldungen Neuseelands tun. Mit jener Insel stimmt auch die kräftige Entwicklung der Farnkräuter überein und die große Rolle, die den Moosen in der Pflanzendecke zukommt. Sie verhüllen den Boden in dichten Massen, sie bekleiden die Bäume wie mit einem frisch grünenden Pelzwerk, in zierlichen Behängen schmücken sie die Äste und füllen alles mit Grün. Im Süden besonders bildet der ewig feuchte Waldboden eine fast zusammenhängende hohe Moossschicht, die bei unzureichender Entwässerung leicht in Moosmoore übergeht. Diese Moosmoore des hohen Südens von Amerika enthalten neben Sphagnum auch mehrere andere Moose und Lebermoose; sie bilden ein verschiedenfarbiges Mosaik von dunklem Grün bis zu fahlem Gelbbraun. Dazu gesellen sich kleine Sträucher und Stauden, manche davon in dichtem harten Polsterwuchs (z. B. Azorella, Donatia). Von diesen Moospflanzen erinnern viele äußerlich an die Bewohner nordischer Moore, auch in systematischen Zügen tritt manches Übereinstimmende zutage (Empetrum).

Auf den Höhen macht sich ein andiner Einschlag der Vegetation sehr bemerkbar. Die Baumgrenze liegt hier tief, um

Baldivia bei etwa 1300 m, im Feuerland schon bei 400—500 m. Darüber folgen dann Bergmoore und lichte Staudentriften auf Geröll und Fels.

Großes Interesse knüpft sich an die floristischen Beziehungen der geschilderten Vegetation. Im Walde und namentlich auf den Moosmooren gibt es nämlich zahlreiche Arten, die nahe Verwandte auf Neuseeland oder Tasmanien haben, die also zirkumpolar um die Antarktis verbreitet sind und von J. D. Hooker zuerst als antarktisches Element zusammengefaßt wurden. Bis auf Einzelheiten kehrt das Bild der feuerländischen Moore auf den Bergen Neuseelands und auf Tasmanien wieder.

Dazwischen liegen nur einzelne kleine Inseln, deren Flora aber kostbare Zeugnisse für die Auffassung der „antarktischen“ Flora liefert. Allen gemeinsam ist der Mangel an Baumwuchs, die dürftige Entwicklung der Sträucher, die Neigung zu moorartigen Bildungen auf Torfboden. Ganz an Patagonien schließt sich die Flora der Falkland-Inseln an. Ihre unwirtlichen Flächen sind bald von dem hochwüchsigen „Tussock“-Gras *Poa caespitosa* bestanden, bald von einförmigen *Empetrum*-Heiden überzogen; manche Striche erhalten durch die harten Polster der *Azorella glebaria* physiognomisch ihren Stempel. Ähnliche Bedeutung hat die Polster-*Azorella* auch auf den felsreichen Inseln von Kerguelen. Ein sonderbarer Endemit kommt neben ihr vor, *Pringlea antiscorbutica*, der Kerguelenfohl, das stattlichste Gewächs in seiner eng umgrenzten Heimat. Sonst umfaßt die höhere Vegetation von Kerguelen nur noch etwa 20 Blütenpflanzen und eine größere Anzahl von Kryptogamen, die verwandtschaftlich meist noch stark an die Südspitze Amerikas erinnern. Weiter östlich mit der Annäherung an Neuseeland gewinnt dessen Einfluß einigen Ausdruck. Trotzdem ist die Flora auf den Campbell- und Auckland-Inseln recht arm und im ganzen kümmerlich, wenn sie auch manche Endemiten entwickelt haben. In der Breite von Berlin zählen sie nur 75 bzw. 150 Arten von Gefäßpflanzen.

Sie sehen aus wie letzte Reste einer einst zu Neuseeland gehörigen Gebirgsachse.

Es ist kein Zweifel, daß die Beziehungen dieser „antarktischen“ Inseln untereinander und auch ihre floristische Armut nur genetisch ganz verständlich werden. Der heute vereiste und so gut wie vegetationlose Südpolar-Kontinent scheint den Schlüssel dazu zu bergen. Unmittelbare Beweise für diese Vermutung mangeln zwar noch. Denn südlich vom 62° hat man bis heute keine Blütenpflanze mehr gesehen, die Aufschluß geben könnte. Wohl aber sind auf Seymour Island fossile Pflanzen gefunden und auf Kerguelen Baumstämme aufgedeckt worden, die das einstige Bestehen reicherer Pflanzenlebens und stattlicher Bäume in diesen hohen Breiten des Südens sicherstellen. Seine letzten Reste scheinen auf die Gegenwart gelangt zu sein. Im antarktischen Florenreiche herrschen sie noch vor, in Neuseeland und Tasmanien bzw. dem südlichsten Australien beschränken sie sich auf gebirgige Lagen und wachsen neben fremdartigen Elementen, deren Macht ihnen überlegen ist.

6. Australisches Florenreich (Australis).

Australien bildet ähnlich wie die Südhälfte Afrikas ein ausgedehntes Hochplateau, das in seiner Mitte vertieft ist, an den Rändern aber an vielen Stellen zu einem etwas erhöhten, teilweise gebirgigen Saume ansteigt, ehe es zu den schmalen vorgelagerten Küstenlandschaften abfällt. Die Niederschläge, die ihm seine geographische Lage verspricht, kommen daher nur den Küsten, und auch diesen nicht überall, in reichlicherem Maße zugute, die größte Fläche des Erdteiles ist ein trockenes Gebiet, und Trockenheit ist es, das der echt australischen Pflanzenwelt ihr bezeichnendes Gepräge verleiht. Dabei besitzt sie floristisch eine ganz eigenartige Zusammensetzung, so daß ohne Zweifel Australien zu einem besonderen pflanzengeographischen Reiche erhoben werden muß.

Die Ostküste, vom Golf von Carpentaria bis Tasmanien, ist klimatisch der bevorzugteste Anteil des Ganzen. Nur hier finden sich Strecken, wo das Jahr gegen 200 cm Regen empfängt, und nur dort läßt sich in Australien echter Regenwald finden. Er ist merkwürdigerweise völlig malesisch in seiner Tracht und in seinem Grundgewebe, verleugnet aber floristisch auch manche Eigenheiten nicht. So läßt er sich auffassen als ein Abkömmling des großen malesischen Waldes, der aber selbständig neben den anderen steht und sich wie ein Parallelzweig etwa zu dem melanesischen ausnimmt. Gegenwärtig ist er stark zerstückelt; die australischen Regenwaldbezirke sind klein von Umfang und oft weit voneinander getrennt durch Savanne und Waldbestände echt australischen Wesens. Namentlich sind sie oft rings umzingelt von Eukalyptuswäldern, der herrschenden Formation an der australischen Ostküste. Eucalyptus bildet überhaupt die beherrschende Gattung des Erdtheiles. In unendlich vielen Formen hat sich diese Myrtazeengattung allen Verhältnissen angepaßt, bald als leitender Baum geschlossener Wälder, bald als Charakterfigur in lichten parkartigen Beständen, oder als Bildner verworrener Dickichte in dürren Gegenden des Binnenlands, als kleiner Strauch einsamer Sandheiden, sogar als Gebüsch auf den rauhen Höhen der südlichen Gebirge. Weithin bestimmt Eucalyptus mit seinem unverkennbaren immergrünen Laubwerk die australische Landschaft und zeigt aufs beste, wie stark die spezifische Eigenart der beteiligten Elemente das Vegetationsgepräge beeinflussen kann, wie einseitig es also wäre, das biophysische Wesen eines Landes rein auf physiologischer Grundlage verstehen zu wollen.

Der Eukalyptuswald gehört zu den Wäldern, die nur eine geringe Anzahl leitender Bäume aufweisen. Sehr oft sind einige Arten von Eucalyptus ganz unter sich, anderwärts treten Casuarina, Acacia und von kleineren Bäumen ein paar Banksia hinzu. Gewöhnlich richten sich die Blätter der Bäume senk-

recht; daher rührt die Schattenarmut der echt australischen Wälder, die schon früh den Reisenden aufgefallen ist. Dem Unterwuchs nach verhalten sich die Wälder verschieden. In den bevorzugtesten Lagen erinnert noch manches an tropische Üppigkeit, wie in den Schluchten die Baumfarne und gewisse Palmen, welche bis Victoria südlich reichen. Wo die Niederschläge fast nur in der kühleren Jahreszeit fallen, dann aber ergiebig und regelmäßig, wie an den beiden Südkanten des Erdtheiles, da deckt ein dichtes immergrünes Gebüsch kleiner Sträucher den Boden der Wälder. Zum Beispiel ist der Südwesten des Staates Westaustralien ganz erfüllt von solchem Eukalyptuswald mit heideartigem Unterholz. Wo dagegen die Regen geringfügiger sind oder mehr im Sommer fallen, da überzieht Graswuchs mit Kräutern den Waldeboden, frisch grün und buntblumig in der feuchten Jahreszeit, dürr und strohfarben, wenn die Niederschläge aufgehört haben. Weiter landeinwärts endlich, wo die Befeuchtung spärlicher und launischer wird, wo manche Jahre das Land unter hartnäckigen Dürren zu leiden hat, hören an vielen Stellen die Eukalypten auf. In der nördlichen Hälfte des Erdtheiles, im Bereiche der Sommerregen bleibt das Land dann eine Savanne, soweit es selbst dazu nicht zu trocken wird und sich in Wüste wandelt. Die Savannenvegetation wird dort in günstigen Jahren üppig und ertragreich, an sie knüpft sich das Gedeihen der so wertvollen Schafzucht in Queensland und Neusüdwales. Weiter südlich aber, wohin die tropischen Sommerregen seltener gelangen und nur leichte Schauer im Winter spärlichen Ertrag liefern, da findet die Savanne ihr Ende. Ein wirrer Trockenwald aus xerotischen Akazien und Eukalypten, der gefürchtete „Scrub“, oder niedrige Heiden auf dürren Sandfeldern bilden den monotonen Ausdruck des Lebens dort, bis sie schließlich in dürftiger Wüstenvegetation ausklingen. Ganz pflanzenlos aber ist Australien nur in den großen salzgeschwängerten Pfannen, sonst sind stets ein paar starre Büsche

oder fleischige Sukkulenten zu finden, so furchtbar auch die Hitze und Helligkeit unter dem nur selten sich bewölkenden Himmel der Binnenwüsten sein mag.

Die Flora Australiens ragt hervor durch die große Zahl eigenartig ausgebildeter Formenkreise. Im großen und ganzen lassen sich der Verwandtschaft nach zwei Gruppen scheiden: die eine weist nordwärts auf ferne tropische Verbindungen hin, die andere findet Anknüpfungen in den übrigen Ländern der südlichen Hemisphäre. In diesem Sinne tropenverwandt erscheinen z. B. die Myrtazeen, welche in höchst zahlreichen Arten von verschiedenster Tracht vorkommen. Die hohen Eucalyptus und Melaleuca gehören dazu, aber auch die strauchigen Leptospermum mit weißen Blüten, die äußerlich an unsere Rosazeen erinnern, ferner in einer Fülle verschiedener Arten die Gruppe der Chamaelaucieae, von der die schönsten Arten mit farbenprächtigen Blüten ganz auf den Südwesten beschränkt sind. Tropische Anklänge lassen sich auch bei Acacia finden, die wohl mit 400 Arten fast alle Formationen Australiens bevölkert, ferner bei seinen zahlreichen Sterculiaceae, Rutaceae und manchen anderen. Südwärts dagegen weisen die Zusammenhänge z. B. bei den Proteazeen, wohl der eigenartigsten aller australischen Familien, bei den Epatridazeen, den Droserazeen, den seggenartigen Restionazeen. Ungemein reich an Arten sind auch die Kompositen. Dazu gehören kleine Sträucher sowohl wie viele Kräuter, von denen die „Immortellen“ mit bunten strohernen Hüllen um die Blütenköpfe zuweilen in solchen Mengen auftreten, daß sie für die ganze Szenerie tonangebend werden.

Nach der Verteilung seiner floristischen Elemente zerfällt das australische Reich in drei Abschnitte. Im östlichen Bezirk treten neben der echt australischen, besonders an Sträuchern reichen Flora viele malesisch-melanesische Einflüsse hervor, und im südlichen Teile auf den Gebirgen lassen sich ähnlich wie auf Neuseeland auch antarktische Spuren wahrnehmen.

Der mittlere Bezirk, die „Eremäa“, umfaßt die ausgedehnten trockenen Binnengegenden; obwohl räumlich bei weitem der größte, enthält er eine relativ nur kleine Auslese aus den Nachbargegenden ohne besonders selbständige Zutaten. Seine Flora ist arm und gleichmäßig. Der südwestliche Bezirk dagegen zeigt die echt australische Flora ungemischt und in reinsten Ausbildung. Sowohl in der tropischen wie in der südlichen Klasse verrät sie dabei das Wirken eines starken progressiven Endemismus. Daher sind Rutazeen, Myrtazeen, Proteazeen, die „Grasbäume“ und manche andere dort artenreicher als im ganzen übrigen Australien. Auch fehlt es nicht an altertümlich anmutenden isolierten Endemiten (z. B. *Nuytsia*). Im ganzen macht diese Flora des Südwestens einen sehr ausgeglichenen Eindruck, es ist eine Flora, die wirklich heimisch geworden scheint in ihrer Heimat.

Sachregister.

! Absolute Isolierung 21.
! Absorption 43.
! Abundanz 68.
! Adventivpflanzen 6.
! Afrika 127.
! Akklimatisierung 32.
! Alpenpflanzen 96.
! Altäfrikanische Flora 110.
! Amerika 108.
! Anden 149.
! Anemochore Verbreitung 49, 58.
! Anemogam 40.
! Annuellen 62.
! Anpassung 23.
! Ansiedler 7.
! Antaretis 150.
! Antarktisches Element 151.
! Antarktisches Florenreich 150.
! Anthropogene Einflüsse 59.
! Antillen 149.
! Aphotisch 70.
! Areale 12, 17.
! Arktische Trift 96.
! Arktotertiäre Flora 109.
! Assoziation 67, 69.
! Atlantische Periode 115.
! Auentwälder 82.
! Aufgaben der Pflanzengeographie 5.
! Ausbreitungsbestreben 9.
! Australien 126, 152.
! Australisches Florenreich 152.
! Bäume 61.
! Baumgrenze 34.
! Behaarte Pflanzen 47.

Benthos 71, 73.
Beraformen 26.
Bestäubung 57.
Biotische Faktoren 57.
Blattlose Pflanzen 46.
Boden 50ff.
Bodenholde Pflanzen 54.
Bodenorganismen 56.
Bodenstete Pflanzen 54.
Bodenwage Pflanzen 54.
Boreale Periode 115.

Callunaheide 86.
Capensis 130.
Catinga 84.
Ceylon 124.
Chemie der Böden 53.
China 135.
Chloride 53.
Chlornatrium 53.
Conodrymium 83.

Dauer-Formationen 99.
Deckungsgrad 68.
Disjunkte Areale 14, 15.
Dominanz 68.
Dornwald 84.
Dürre-resistent 46.
Dysgeogene Böden 51.
Dysphotisch 70.

Echte Inseln 27.
Edaphische Faktoren 50.
Eiszeiten 112.
Endemismus 20.
Entwicklung 103.
Entwicklungszentren 120.
Epiphyllen 76.
Epiphyten 65.
Eremäa 156.

Eugeogene Böden 51.
Eukalyptuswälder 153.
Euphotisch 70.
Euro-sibirisches Gebiet 140.
Eurytop 13.
Erklären der Areale 15.
Erogene Kräfte 31ff.

Fakultative Epiphyten 76.
Falklandinseln 151.
Feuchtigkeit 42ff.
Fitzige Pflanzen 47.
Fleischmoor 91.
Flechten 66.
Floren 6.
Florenreiche 122.
Floristische Pflanzengeographie 5.
Formation 69.
Formationswandel 99.
Fremde Organismen 57.
Frequenz 68.

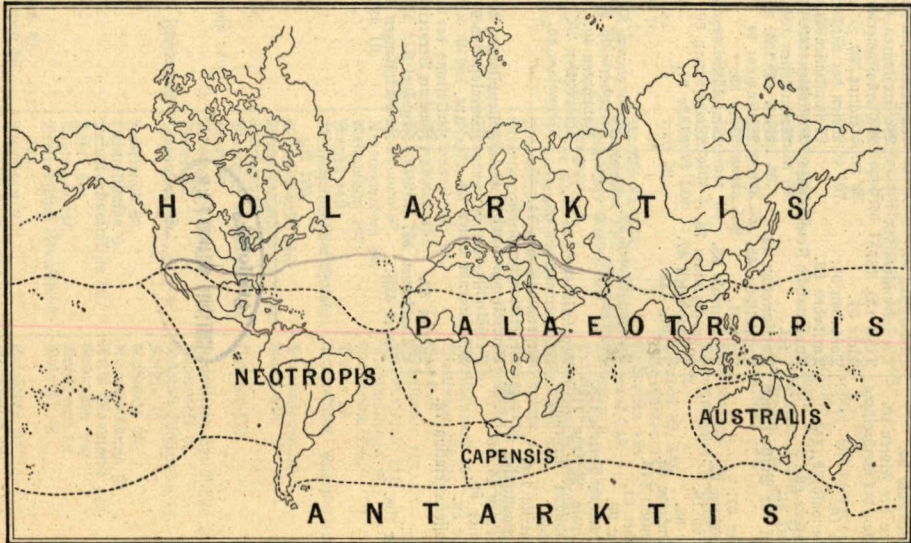
Galeriewald 78.
Gebirgsfloren 24.
Gehölze 61.
Gehölz-klima 63.
Genetische Pflanzengeographie 102.
Geogenetik 103.
Gesellige Pflanzen 68.
Glazialflora 113.
Glazialzeiten 112.
Gliederung der Floren 28.
Gramineen 63.
Gräser 63.
Grasslurklima 63.
Größe der Areale 12.
Grundwasserflora der Wüste 97.

- Halodrymum 73.
 Halophyten 53.
 Hartlaubwald 84.
 Hawaii-Inseln 10, 126.
 Heide 85.
 Hemiepiphyten 76.
 Hindernisse der Verbreitung 10.
 Hochgebirgsflora 34, 96.
 Hochmoor 92.
 Holarctis 133.
 Holarctisches Florenreich 133.
 Humus 52.
 Hydatyoden 44.
 Hydatophyten 43.
 Hydatophyten 70.
 Hygrodrymum 74.
 Hygrophorbium 91.
 Hygrophyten 44.
 Hygrophyten 70.
 Hygropoium 89.
 Hygrospaghnum 92.
 Hyläa 147.
 Immortellen 98.
 Indien 126.
 Indoafrikanisches Gebiet 126.
 Inseln 26.
 Interlazialflora 113.
 Isochronen 36.
 Isolierte Sippen 19.
 Isothermen 34.
 Japan 135.
 Jungle 74.
 Jura 107.
 Kalifornien 144.
 Kalk 54.
 Kanarische Inseln 140.
 Kälte 32.
 Kapland 130.
 Kapländisches Florenreich 22, 130.
 Karoo 132.
 Kauliflorie 75.
 Kerguelen 151.
 Kieselboden 55.
 Klima 31.
 Klimax 99.
 Knollenpflanzen 62.
 Kohärente Sippen 20.
 Koniferen 83.
 Konservativer Endemismus 21.
 Kontinentalinseln 26.
 Kontinuierliche Areale 14.
 Kosmopoliten 12.
 Kräuter 62.
 Kreide 107.
 Laubmoose 66.
 Lilien 64.
 Licht 36.
 Lichtgenuß 38.
 Lichtungen 100.
 Limnium 72.
 Literatur 4.
 Llanos 148.
 Luft 39.
 Madagaskar 130.
 Malaisisches Gebiet 128.
 Mangrove 73.
 Matte 94.
 Mediterraneum 138.
 Meeresströmungen 49.
 Meeresvegetation 70.
 Melanesien 124.
 Mengenverhältnis 67.
 Mensch 58.
 Mesophorbium 94.
 Mesophyten 45.
 Mesophyten 70.
 Mesopoium 87.
 Mesothamnium 85.
 Mesozoikum 107.
 Mexiko 149.
 Mittelafrikanischer Waldbezirk 129.
 Mittelamerika 146.
 Mittelmeergebiet 110, 138.
 Monjunwald 79.
 Montaner Regenwald 78.
 Moor 91.
 Mooruntersuchungen 114.
 Moose 66.
 Moosmoor 92.
 Nadelwald 83.
 Naturalisation 6.
 Naturdenmalpflege 59.
 Nebel 42.
 Neotropis 146.
 Neotropisches Florenreich 146.
 Neubürger 7.
 Neufaledonien 125.
 Neuseeland 125.
 Niedermoor 91.
 Nordamerikanisches Gebiet 143.
 Oasen 49, 101.
 Ökologische Pflanzengeographie 31.
 Orophile Trift 96.
 Ostasiatisches Gebiet 133.
 Ostaustralien 126, 155.
 Ostmalen 124.
 Paläontologie 104.
 Paläotropisches Florenreich 122.
 Pampa 89, 148.
 Pantropisten 13.
 Papuaasien 124.
 Paramos 148.
 Passanten 6.
 Periodizität 61.
 Pflanzenreiche Floren 22.
 Phänologie 36.
 Philippinen 124.
 Phylogenetik 116.
 Phytotaxische Bodentheorie 55.
 Phytognomik 59.
 Plantengerüste 75.
 Planton 71.
 Polarländer 143.
 Pollenanalyse 114.
 Pollenpflanzen 96.
 Polynesien 125.
 Prärie 89.
 Progressiver Endemismus 22.
 Proportionen 28.
 Puna 148.
 Quartär 111.
 Regenflora der Wüste 97.
 Regenwald 74.
 Relative Isolierung 21.
 Relikte 15.
 Restinseln 26.
 Rhizombpflanzen 62.
 Rocky Mountains 145.
 Rodungen 100.
 Rohhumus 52.
 Röhricht 92.
 Salzboden 53.
 Sandboden 51.
 Säuregrad 56.
 Savanne 87, 128, 147.

- Savannenwald 84.
 Scheiben der Floren 10.
 Schranken der Verbreitung 10.
 Sippen 19.
 Sommerwald 79, 140.
 Sozialabilität 68.
 Standort 31.
 Statistik der Proportionen 28.
 Stauden 61.
 Steinflechten 67.
 Stenotop 13.
 Steppe 88.
 Steppenheide 95.
 Steppenzeit 113.
 Sträucher 61.
 Stürme 39.
 Subatlantische Periode 115.
 Subboreale Periode 115.
 Subtropischer Regenwald 77, 144.
 Südamerika 146.
 Südwestaustralien 24, 156.
 Suffulenten 45, 66.
 Sulfation 99.
 Sulfate 53.
 Süßwasservegetation 72.
 Tau 42.
 Tertiär 108.
- Thalassium 70.
 Therodrymium 79.
 Tibet 135, 137.
 Tiere 57.
 Tonboden 51.
 Torfboden 52.
 Transitorische Formationen 99.
 Transpiration 43.
 Trüfelspitze 45.
 Trift 94.
 Trockenwald 83.
 Tropodrymium 79.
 Tropophyten 47.
 Tundra 142.
- Übergangsfloren 22.
 Ubiquisten 12.
- Vegetationsformen 59.
 Vegetationskunde 69.
 Vegetationslinien 11.
 Vegetationstypen 69.
 Verbreitungsmittel 9, 41.
 Verhältnisse 28.
 Vitatierende Arten 25.
- Wärme 32.
 Wärmekurven 32.
 Wasser 42ff.
- Wasserökonomie 43.
 Wasserpflanzen 43.
 Wasserstoffionen-Konzentration 56.
 Wesen der Sippen 19.
 Westaustralien 24, 156.
 Westindien 149.
 Westmoresien 124.
 Wiese 89, 134.
 Wiesenmoor 91, 142.
 Wind 39.
 Windblütler 40.
 Wuchsformen 60.
 Wüste 97.
- Xerodrymium 83.
 Xerophorbium 94.
 Xerophyten 45.
 Xerophyten 70.
 Xeropoium 88.
- Zellenpflanzen 66.
 Zentralasiatisches Gebiet 136.
 Zerküstung der Areale 14.
 Zoonore Verbreitung 9, 58.
 Zugvögel 9.
 Zwiebelpflanzen 62.



Die Floren-Reiche der Erde.



Im Rahmen der Sammlung Götschen wird jetzt auch die

Biologie

den ihr gebührenden Platz erhalten. Das Programm umfaßt eine Reihe Bände, die, von ersten Fachleuten bearbeitet, in engem Rahmen, auf streng wissenschaftlicher Grundlage und unter Berücksichtigung des neuesten Standes der Forschung zuverlässige Belehrung bieten. Jeder Band ist eine geschlossene Darstellung, doch stehen alle Bände in innerem Zusammenhang miteinander, so daß das Ganze, wenn es vollendet vorliegt, ein einheitliches, systematisches

Handbuch der Biologie

zu einem erstaunlich billigen Preis bilden wird.

*

Jeder Band gebunden RM 1,62.

Sammelbezugspreise: 10 Bände RM 14,40,

25 Bände RM 33,75, 50 Bände RM 63,—.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen.

Walter de Gruyter & Co. · Berlin W 35

Das Programm

1. Zelle und Gewebe:

- a) Zelle: Verfasser Dr. Hans Bauer, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem. In Bearbeitung.
- b) Gewebe: Verfasser Dr. E. Ries, Zoolog. Institut der Universität Leipzig. Im Druck.

2. Morphologie und Organographie:

- a) der Pflanzen: In Vorbereitung.
- b) der Tiere: Verfasser Professor Dr. H. Weber, Institut für Zoologie und vergleichende Anatomie in Münster i. W. In Bearbeitung.

3. Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie:

- a) der Pflanzen: Verfasser Dr. G. Melchers, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem. In Bearbeitung.
- b) der Tiere: Verfasser Prof. Dr. F. Seibel, Zoologisches Institut der Universität Berlin. In Bearbeitung.

4. Stoffwechsel:

- a) der Zelle: Verfasser Dr. Hans Gaffron, Hopkins Marine Station in Pacific Grove. In Bearbeitung.
- b) der Pflanzen: Verfasser Dr. R. Virschle, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem. In Bearbeitung.
- c) der Tiere: Verfasser Dr. Konrad Herter, Professor an der Universität Berlin. Mit 69 Abbildungen. Band 972 *).

5. Hormone: Verfasser Prof. Dr. G. Koller. In Bearbeitung.

6. Reiz oder Reizbeantwortung:

- a) Reizphysiologie der Pflanzen: In Vorbereitung.
- b) Reizphysiologie der Tiere: Von Dr. Konrad Herter, Professor an der Universität Berlin. Mit 91 Abb. Band 973 *).

- 7. Fortpflanzung im Pflanzen- und Tierreich: Verfasser Dr. J. Hämmerling, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem. In Bearbeitung.
- 8. Geschlecht und Geschlechtsbestimmung im Tier- und Pflanzenreich: Verfasser Prof. Dr. Max Hartmann, Direktor am Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem. Mit 62 Abbildungen. Band 1127. Soeben erschienen.
- 9. Vererbung: Verfasser Dr. K. Patau, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem. In Bearbeitung.
- 10. Abstammungslehre und Artbildung: Verfasser Prof. Dr. F. v. Wettstein, 1. Direktor am Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem. In Bearbeitung.
- 11. Pflanzengeographie: Verfasser Dr. Ludwig Diels, Professor an der Universität Berlin und Generaldirektor des Botanischen Gartens und Museums. 3. Auflage. Band 389 *).
- 12. Tiergeographie: Verfasser Professor Dr. Arnold Jacobi in Dresden. Berichtigte Neuauflage im Druck. Band 218 *).
- 13. Symbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen: Verfasser Paul Buchner, Professor an der Universität Leipzig. Mit 121 Abbildungen. Band 1128. Soeben erschienen.
- 14. Hydrobiologie des Süßwassers (Limnologie): Verfasser Prof. Dr. F. Ruttner, Biologische Station in Lunz am See. In Bearbeitung.
- 15. Pflanzenzüchtung: Verfasser Dr. H. Kuckuck in Eisleben. In Bearbeitung.

Die mit *) versehenen Bände
liegen aus unserem bisherigen Zoologie- und Botanik-Man vor.
Alle übrigen Bände erscheinen im Laufe des Jahres 1939.

