Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut Rübel (Zürich)

Band: 3 (1925)

Artikel: Ausseralpine Vegetation : Versuch einer epiontologischen Gliederung des europäischen Waldes

Autor: Podpra, Josef

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-306784

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 04.07.2025

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

VIII.

Versuch einer epiontologischen Gliederung des europäischen Waldes

Von Josef Podpěra, Brünn

Eingegangen 9. März 1925

Die tertiäre Waldflora der europäischen Halbinsel wurde in zwei Richtungen in andere Bahnen geleitet:

1. In xeromorpher Richtung durch das aride Klima eines Teiles der Miocänperiode; von der Existenz einer solchen entwicklungsgeschichtlich so wichtigen Periode unterrichten uns vor allem die zoopaläontologischen Funde.

2. In reduzierender, beziehungsweise vernichtender Richtung durch die Eiszeit. In einem tektonisch so reichlich gegliederten und klimatisch so mannigfaltig gestalteten Gebiete, wie es gerade die europäische Halbinsel Eurasiens darstellt, ist für die Zusammensetzung des Waldes nicht nur die Entfernung vom Pole, sondern auch die Meereshöhe entscheidend. Mit der Annäherung zum Pole vermindert sich die Zahl der Komponenten im Unterwuchs und in der Vegetationsdecke; dagegen wächst die Anzahl der Arten, welche die Bodenschicht (Moose, Flechten) zusammenstellen. In dieser Richtung ist es Pflicht der vergleichenden Geobotanik, die gegenseitigen Beziehungen einzelner Meridianzonen und Höhenstufen zu untersuchen. Dabei sind nicht nur ihre Uebereinstimmung und ihre Differenzen, sondern auch ihr Verhältnis zu den entsprechenden nördlich gelegenen Gebieten, also auch zu analogen Waldassoziationen, die sich beiläufig auf derselben geographischen Breite ausbreiten, genau in Betracht zu ziehen.

Für die entwicklungsgeschichtliche Bewertung des europäischen Laubwaldes sind die Beziehungen zwischen dem arktotertiären und dem borealtertiären Elemente entscheidend.

Unter dem borealtertiären Elemente verstehen wir nach Engler die Angehörigen derjenigen Pflanzengruppen, die sich während des Tertiärs nach fossilen Belegen an der Zusammensetzung der Pflanzendecke des südlichen, mittleren

und seltener auch nördlichen Europas beteiligt haben, sich jedoch im fossilen Zustande in Ablagerungen des jetzigen arktischen Gebietes nicht finden. Durch die Glazialperiode wurde dieses Element in die geschützten Gebiete (Refugien) zurückgedrängt. Als solche können wir in Europa das östliche Mediterrangebiet bezeichnen.

Es ist eine wohlbekannte Tatsache, dass die heutige verhältnismässig arme Waldflora von Mitteleuropa nicht das mitteleuropäische Klima ausdrückt. Die Möglichkeit einer Akklimatisation von empfindlichen Gehölzern belehrt uns, dass das heutige europäische Klima eine weit buntere Waldflora gedeihen lassen könnte. Es ist kein Grund vorhanden, warum heutzutage in Mitteleuropa in geschützten Lagen die präglaziale Pliozänflora nicht wachsen könnte. Diese Tatsachen kann man durch den Einfluss der Glazialperiode, die eine Reduktion und eine Zurückdrängung der Präglazialflora verursacht hat, erklären. Bei der Neubesiedelung nach der Eiszeit kommen hauptsächlich solche Elemente in Betracht, denen es gelungen ist, sich in den mitteleuropäischen Refugien oder nicht weit von denselben in Süd- oder Südost-Europa zu erhalten. Als einmal diese Elemente den neuen Boden beherrschten, so konnten trotz des besseren Klimas die Relikte der Tertiärwälder im Südosten von Europa in Mitteleuropa nicht mehr zur Geltung kommen, trotzdem heute bei uns die Walnuss, die Edelkastanie, die Rosskastanie und andere Begleiter der Tertiärwälder vorzüglich gedeihen. Als Refugien sind speziell Gebiete auf der Balkanhalbinsel, am Fusse des Kaukasus, im fernen asiatischen Osten, sowie in Nordamerika zu nennen. In der Uebersicht gliedert sich dieses borealtertiäre Element in 1. das atlantisch-mediterrane, 2. das pontisch-orientalische, 3. das ostasiatische, 4. das nordamerikanische (nordamerikanische, kalifornische und virginische) Element.

Unter dem arktotertiären Elemente im Sinne Englers verstehen wir die Vertreter und Nachkommen derjenigen Pflanzengruppen, die während der Tertiärperiode, nach fossilen Belegen zu urteilen, in der heutigen Arktis sowie auf den eurasiatischen Hochgebirgen wuchsen und die die Eiszeitperiode in die Refugien des mittleren und südlichen Europas

zurückgedrängt hat. Von hier haben sie sich wieder, den sich zurückziehenden Eismassen allmählich folgend, von Neuem gegen Norden verbreitet. In der Zeit des Zurückweichens sowie des neuen Vorstosses haben sich die Elemente dieser Gruppe mit minder empfindlichen Vertretern des borealtertiären Elementes vermischt. Sie bildeten diejenigen Waldformationen, die bis auf kleine Ausnahmen ganz Mitteleuropa auszeichnen und auch auf den Gebirgen von Südeuropa zu Hause sind.

Weniger kommt das arktonivale Element in Betracht, welches heutzutage die arktischen Gebiete und die Hochgebirge der nördlichen Hemisphäre kennzeichnet, da die Anzahl der waldformenden Gehölze sich nur auf einige Knieholzformen beschränkt, zu deren Entwicklung in letzter Instanz die Glazialperiode am meisten beigetragen hat.

Wenn wir die oben angeführten entwicklungsgeschichtlichen Richtlinien befolgen, können wir, den Gedanken von Koržinskij weiter ausbauend, die eurasiatischen Wälder in vier Gruppen einteilen: I. Die tertiären Wälder, in denen das borealtertiäre Element vorherrscht. II. Die Reliktwälder, wo das arktotertiäre Element gemeinschaftlich mit dem jüngeren borealtertiären Elemente zur Herrschaft gelangt. III. Die eurasiatische Taiga, welche das arktotertiäre Gebirgselement gebildet hat. IV. Die Knieholzwälder des Hochgebirges und die Tundrawälder, als Ausdruck der Wirkung der Glazialperiode.

Ich muss jedoch ausdrücklich betonen, dass man keine genaue Grenzen zwischen diesen Gruppen ziehen kann, denn das würde weder der Entwicklung noch auch der heutigen Verbreitung entsprechen. Den ersten Entwurf einer Gliederung der eurasiatischen Wälder unter Berücksichtigung des entwicklungsgeschichtlichen Momentes hat, so weit mir bekannt, S. Koržinskij in seiner klassischen Uebersicht der russischen Flora entworfen.

I. Tertiäre Wälder (im Sinne von Koržinskij). Vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte ausgehend, müssen wir als die ältesten aussertropischen Wälder Eurasiens diejenigen bezeichnen, deren Arten wenigstens teilweise dem tertiär-

borealen Elemente angehören. Diese waren zur Tertiärzeit in Mittel- oder Südeuropa entweder in den heutigen Formen vorhanden, oder in solchen, von denen wir mit grösster Wahrscheinlichkeit annehmen können, dass sie Mutterformen derjenigen Pflanzen (Bäume, Sträucher oder Stauden) waren, die heutzutage die mediterranen oder mediterran-orientalen Wälder zusammensetzen. Als negatives Merkmal hat nach ENGLER zu gelten, dass ihre Ueberreste in tertiären Ablagerungen der arktischen Gebiete fehlen.

In der sommergrünen Gruppe können wir zwei Richtungen feststellen: A. Die thermo-tropophile Richtung, in welcher die dem warmen und feuchten Klima angepassten Bäume, Sträucher und Kräuter herrschen.

B. Die thermo-xerophile Richtung, welche diejenigen Elemente zusammensetzt, zu deren Entwicklung das aride Klima beigetragen hat. Es ist eine Tatsache, die wir bereits erwähnt haben, dass das überwiegend tropo-thermophile Element, welches die subtropische Flora des breiten mediterranen Gebietes im Tertiär kennzeichnete, seinen ursprünglichen Charakter durch die speziell im Miozän zunehmende Trockenheit verlor. Es wurde so zum Ursprung xerophiler Elemente und zwar in doppelter Richtung: 1. durch die Entstehung der mediterranen Steppen und Wüstensteppen, 2. durch die Entwicklung der xerotischen Wälder und Gesträucher im mediterranen Gebiet. Dieser xerische Charakter hat, wenn wir die aus der geographischen Verbreitung folgenden Resultate berücksichtigen, das ganze mediterrane Gebiet von der pyrenäischen Halbinsel bis zu der Ostgrenze von Turkestan betroffen. Damals hat sich hier neben der autochthonen Flora auch die der asiatischen Wüsten verbreitet, welche nicht nur weit in das mediterrane Gebiet gegen Westen eingedrungen ist, sondern auch durchdringend auf die Pflanzenbestände Mitteleuropas gewirkt hat. Die xerotischen Elemente auf der Pyrenäischen Halbinsel, wie die endemischen Wacholderbestände von *Juniperus thurifera* L. und die asiatischen Begleiter der Steppen und Halbwüsten Spaniens, können als eine Stütze für unsere Ausführungen angesehen werden. Einige von diesen xerotischen, eurymediterranen Elementen sind

bis nach Mitteleuropa eingedrungen, z. B. *Eurotia ceratoides* C. A. M., die ihre Nordgrenze in Nieder-Oesterreich an der mährischen Grenze bei Goggendorf nächst Eggenburg hat, und *Crambe tataria* JACQ., die sie auf der Steppe der Větrníky bei Vyškov in Mähren erreicht.

A. Die thermo-tropophilen eurasiatischen Wälder:

a) Die tertiären Laubwälder, an deren Ober- wie Unterwuchs das tertiäre Element in reicher Entwicklung und buntem Gemisch beteiligt ist. Diese Wälder sind heute auf solche Gebiete beschränkt, auf die die Glazialperiode direkt keinen Einfluss gehabt hat. Hieher gehören: 1. Die tertiären Wälder im Kaukasus, speziell in der Kolchis und auf dem Talyš. 2. Die Enklaven im pontischen Laubwalde auf der Balkanhalbinsel. Mit diesen Laubwäldern epiontologisch gleichwertig sind die Wälder des fernen Ostens Asiens. Die nächsten Beziehungen zu diesen Wäldern haben die atlantischen und pazifischen Tertiärwälder Nordamerikas.

b) Es ist erwähnenswert, dass sich im Gebiete der Mediterranflora der tertiäre Charakter nicht nur im Walde der niedrigen Lagen, sondern auch in einem Bergnadelwald erhalten hat, den man weder mit dem allgemein verbreiteten mediterranen Gebirgswalde identifizieren noch den Nadelholzbeständen des Meerufers zugesellen kann. Die Elemente dieses Waldes sind von einem höchst relikten Charakter und haben denkwürdige Beziehungen zu der ursprünglichen Tertiärflora, zu deren wichtigsten Vertretern in der Gebirgszone sie gehören. Die *Cedrus*wälder, die diese Richtung vertreten und auf welche ich hier zum Vergleiche hinweise, fehlen in Europa. Ebenfalls gehören hieher die Bergwälder des Himalaya, von China und Japan, berühmt durch ihren Reliktendemismus, die jedoch nicht mehr in den Rahmen dieser Abhandlung einbezogen werden.

Zu den tertiären Nadelwäldern Europas sind weiter die niedrigen Baumbestände zu zählen, welche 3. *Callitris quadrivalvis* VENT., auf den Bergen von N.-O.-Afrika heimisch, bildet,

die, wie uns CH. PAU (1913) berichtet, bei Cartagena in Südspanien gefunden wurde; es handelt sich hier um den Vertreter einer subtropischen Gattung, deren fossile Reste in tertiären Ablagerungen Mitteleuropas gefunden wurden.

Auf der Balkanhalbinsel sind 4. die tertiären Nadelholzwälder durch drei Typen vertreten: Omorika-Fichte, Mura und weissrindige Kiefer. Omorika *(Picea omorika* PANČIČ), die merkwürdige Fichte aus West-Serbien und Ostbosnien, ist mit den japanischen Arten *Picea ajanensis* FISCHER, *P. Alcockiana* CARR., *P. Glehni* F. SMITH, sowie mit einigen amerikanischen Typen am nächsten verwandt. Die Omorika wuchs noch am Ende des Pliozän in Mitteleuropa als Krummholz *(Picea omoricoides* WEBER); auch aus dem Tertiär Nordpreussens wurde von CONWENTZ in der Monographie über die baltische Bernsteinflora eine verwandte Fichte als *P. Engleri* beschrieben. Von derselben entwicklungsgeschichtlichen Bedeutung ist auch die Murakiefer (*Pinus peuce* GRISEB.) bekannt aus Bulgarien, Mazedonien, Albanien und Montenegro, und verwandt mit der *Pinus excelsa* WALL., die im südlichen und westlichen Himalaya heimisch ist, sowie mit *Pinus strobus* L., aus dem östlichen Amerika, die aus der tertiären Art *P. paleostrobus* entstanden ist.

Dazu gesellt sich der vollständig xerophil ausgebildete Bergnadelwald im Karstgebiete von Herzegowina und Montenegro, Kiefernwälder von *Pinus leucodermis* ANT. zwischen 1200 und 1800 m.

B. Die thermo-xerotischen Wälder, deren ursprüngliches Tertiärelement in xerischer Richtung modifiziert wurde. Hieher gehören:

5. Die Nadelwälder (meistens Kiefernwälder) und Nadelholzgestrüppe *(Juniperus)*, welche den mediterranen Strand begleiten.

6. Die Wacholderwälder von Turkestan, Kleinasien, die auch auf die Balkaninsel ausstrahlen und ähnliche Wälder auf der pyrenäischen Halbinsel *(Juniperus thurifera* L.).

7. Die xerotischen Laubwälder: a) immergrün, b) sommergrün.

Sie werden von verschiedenen Arten der Gattung *Quercus* gebildet, deren einzelne Vertreter grosse Plastizität in der Ausbildung des xerotischen Baues der Assimilationsorgane entwickeln. Als Relikte treten einzelne Vertreter dieser Gruppe, z. B. *Quercus lanuginosa* WILLD., auch in Mitteleuropa auf.

9. Die xerophilen Laubgebüsche, a) immergrün, b) sommergrün.

II. Die Reliktwälder (im Sinne von KORŽINSKIJ). Schon in der Tertiärzeit herrschte auf den Gebirgen Eurasiens ein Wald, welcher, als sich gegen Ende des Pliozäns das Klima allmählich verschlechterte, in die niederen Lagen herunterstieg, und das Territorium eroberte, wo das thermotropophytische Element nicht mehr bestehen konnte. Dieselbe Aufeinanderfolge der Waldbestände wie in der Höherichtung stellte sich auch in der Meridianrichtung ein. Von den Bergen herabgestiegene Laubwälder bemächtigten sich der ihnen klimatisch entsprechenden Gebiete. Die Eiszeit hat eine grosse Reduktion der Formen verursacht und hierin ist der Grund zu suchen, warum in diesen Wäldern meistens nur wenige Arten den Oberwuchs bilden. Sie sind sozusagen die letzten Relikte der tertiären Flora und deshalb hat KORŽINSKIJ (1899) sie als Reliktwälder bezeichnet. Nach den Ansprüchen, die sie an Feuchtigkeit und Wärme stellen, können wir einige Gruppen unterscheiden, wobei wir einerseits an die Tertiärwälder anknüpfen. Die allmähliche Abschwächung derselben gegen N.-W. ist für uns gleichzeitig auch ein Maßstab für die Bewertung der europäischen Wälder. Anderseits gehen wir von dem mediterranen Gebirgswalde aus, der sein Analogon auf dem Kaukasus, der Krim und der Strandža planina in den Beständen der *Fagus orientalis* LIPSKY findet. Auf Grund der allmählichen Abschwächung der begleitenden Elemente kommen wir zu den Begriffen des mitteleuropäischen Laubwaldes und des gemischten mitteleuropäischen Bergwaldes. Die neuen pollenanalytischen Untersuchungen haben eine sehr kritische Frage aufgerollt, nämlich die, ob die Leitelemente dieser Bestände die Glazialperiode in den Refugien zwischen der nordischen und dem Nordrande der alpinen Vergletscherung überdauert haben. Zu solchen Refu-

gien würden in erster Reihe der böhmische Kessel und dann die südlichen Vorberge des Karpathenbogens gehören, wo sich eine Reihe von geobotanisch denkwürdigen Elementen erhalten hat.

Die bisherigen Resultate dieser so wichtigen Forschungen sprechen nicht für eine positive Beantwortung dieser Fragen. Entscheidend können hier jedoch nur die Untersuchungen aus mehr östlichen Gebieten (Gesenke, Karpathenbogen) sein. Hier wäre auch zu betonen, dass die Begleitflora des Karpathenwaldes in der Richtung gegen S.-O. an Reichlichkeit und Selbstständigkeit der Typen zunimmt.

a) Die Laubwälder. Auf der Balkanhalbinsel sowie an den östlichen Ufern des Schwarzen Meeres, wo sich die Laubwälder besser erhalten haben, besitzen sie im Oberwuchse, Unterwuchse und in der Bodenschicht eine Reihe von Formen, die zwar entwicklungsgeschichtlich nicht so bedeutsam erscheinen, wie die Begleiter der Kaukasusmischwälder, nichtsdestoweniger aber durch ihre verwandtschaftlichen Beziehungen sich an dieselben anknüpfen. Wir bezeichnen diese Wälder als 9. pontische Laubwälder. Ihre Beziehung zu dem europäischen Laubwalde ist analog derjenigen, die zwischen dem mediterranen und dem europäischen Bergwalde besteht. Da, wo die xerotischen klimatischen Bedingungen sowie der trockene Charakter der Bodenunterlage (steile Hänge) die baumartige Entwicklung des Waldes nicht erlaubt, haben sich Mittel- bis Buschwälder entwickelt, in welchen viele pontische Pflanzen ihre Zuflucht gefunden haben, die auf den Steppen entweder die Gebüsche oder den Rand der Waldsteppe der russischen Ebene begleiten. Man bezeichnet diese Buschwälder als 10. pontische Haine, wobei kleine Unterschiede in der Zusammensetzung der Bodendecke und des Unterwuchses im eurypontischen Gebiete verschiedene Nuancen zur Folge haben. Die pontischen Haine beginnen bereits in Mitteleuropa, z. B. in Böhmen, Südmähren, umsäumen die Donauniederung, wo sie als wichtige Walddecke der Hügel und Hänge auftreten und dann durch den nördlichen Teil der Balkanhalbinsel sich in das engere pontische Gebiet ausbreiten.

Aehnliche buschförmige bis mittlere Wälder finden wir in verschiedener Entwicklung auch im ganzen Mediterrangebiet. Vom Monte Bajo auf der Pyrenäischen Halbinsel bis zum Chrastalak oder Šibljak der Balkanhalbinsel können wir eine Reihe von Nuancen unterscheiden, die jedoch keineswegs die Selbständigkeit der pontischen Haine besitzen, da sie vielmehr als Folge der zeitweiligen und ungünstigen Verhältnisse (Schaf- und Ziegenweiden, unrationelle Waldwirtschaft usw.) erscheinen, also als dynamische Bestände zu betrachten sind. Hier könnte auch der Kastanienniederwald der südlichen Schweiz erwähnt werden. Von den verschiedenen Buschformationen legen die grösste Selbständigkeit 11. die pontischen Gebüsche an den Tag, die bereits in Mitteleuropa (hauptsächlich in Böhmen und Südmähren) beginnen und an den Rändern der Donauniederung bis in das eupontische Gebiet fortschreiten. Die pontischen Gebüsche haben auch Bedeutung als wichtiger Bestandteil der südrussischen Steppen und begleiten beim Uebergang der Steppe in die Waldsteppe die sog. Steppenwaldränder (opuški), welche die russischen Botaniker so oft als selbständige Assoziation anführen.

Die weitere Fortsetzung dieser Gebüsche führt dann zu den 12. strauchartigen Beständen der Strauch-Steppe, die jedoch besser an der Grenze der Steppe selbst ihren Platz finden.

Entwicklungsgeschichtlich anderen Ursprunges sind die Gebüsche, welche auf der sibirischen Steppe und Waldsteppe auftreten, und deren Komponenten mehr verwandtschaftliche Beziehungen zu der Altaiflora besitzen. Wir bezeichnen dieselben als 13. die Gebüsche der subarktischen Steppe. Es ist erwähnenswert, dass einzelne Komponenten dieser Buschassoziation (z. B. *Rosa cinnamomea)* bis nach Mitteleuropa reichen.

In Mittel- und Nordeuropa schliessen sich die letzten Relikte der mediterranen und pontischen Gebüsche, vermehrt durch wenige eigene Bestandteile (meistens Buschformen des Laubwaldes), zu einer Buschassoziation zusammen, deren Zusammensetzung verhältnismässig wenig bunt erscheint, und die wir

unter dem Namen 14. mitteleuropäische Gebüsche anführen. Gegen Norden und in grösserer Meereshöhe wird ihre Zusammensetzung immer einfacher und meistens gehen sie dann in die 15. montanen Gebüsche über.

Ganz Mittel- sowie Nordeuropa ist, soweit die klimatischen Bedingungen günstig erscheinen, mit einem ursprünglich wohl immer hochstämmigen Laubwald bestanden, den wir als 16. europäischen Laubwald bezeichnen. In diesem Walde herrschen die Eichen und andere, ähnliche Anforderungen stellende Gehölze (Weissbuche, Linde usw.) vor. Von dem äusserst atlantisch beeinflussten Laubwalde im Westen Europas (z. B. Irlands) bis zu der Waldsteppe Russlands und der Donauniederung geht ein allmählicher Uebergang, welcher sich meistens im Unterwuchse und in der Decke äussert. Auf Grund dieser Verschiedenheiten können wir unterscheiden: a) den atlantischen Laubwald, b) den westeuropäischen Laubwald, c) den mitteleuropäischen Laubwald, d) den osteuropäischen Laubwald, in welchem die podolischen Eichenwälder eine bedeutende Rolle spielen, e) die russische Eichenvorsteppe, f) die cisuralischen gemischten Laubwälder, g) die Lindenwälder auf dem Nordfusse des Altai.

Im europäischen Laubwalde kommen, wie gesagt, im Westen die atlantischen Begleiter zur Geltung, im Osten erscheinen als Begleiter viele pontische Elemente; eine ziemlich grosse Einförmigkeit unterscheidet jedoch diesen Wald von dem pontischen Laubwalde. In der Mediterranzone hat sich in höheren Lagen ein Laubwald entwickelt, der an die Luftfeuchtigkeit grössere Anforderungen stellt als der europäische. Hier liegt auch die Ursache dafür, dass einer der wichtigsten Begleiter dieses Waldes, die Buche, im Nordwesten Europas, wo die Wirkung des atlantischen Klimas zur Geltung kommt, eine eigene Zone bildet, aber im Osten Europas bald verschwindet. Diesen Laubwald bezeichnen wir 17. als mediterranen Bergwald. Zu den Elementen, die den Oberwuchs des europäischen Laubwaldes bilden, gesellt sich, wie schon erwähnt, die Buche, welche stellenweise selbst das Terrain beherrscht. Von den Nadelhölzern ist noch die Tanne zu erwähnen, welche sicher in die-

sem Gebiete heimisch ist. Als eingestreute Elemente treten hinzu: der Bergahorn (*Acer pseudoplatanus* L.), der Spitzahorn (*A. platanoides* L.), die Bergulme (*Ulmus scabra* MILL.), in verflossenen Zeiten hauptsächlich die Eibe (*Taxus baccata* L.), deren Reliktcharakter durch die Angehörigkeit zu dieser Assoziation am besten gekennzeichnet ist. Von der atlantischen Küste bis zu den Gestaden des Schwarzen Meeres erscheint der mediterrane Bergwald in verschiedenen Nuancen; von diesen wären zu erwähnen: die mediterranen Nadelholzbergwälder der spanischen Weisstanne (*Abies pinsapo* BOISS.), die in der Provinz Malaga in einer Erhebung von 974—1148 m einen Waldgürtel bildet und früher tiefer hinab verbreitet war, auf dem südlichen Teile der Balkanhalbinsel *Abies cephalonica* LK., die in der subalpinen Stufe auf fast allen griechischen Gebirgen in einer Höhe von 1500—1700 m vorkommt, die *Abies nordmanniana* LK., welche im westlichen Kaukasus und dem, den Kaukasus mit dem armenischen Hochlande verbindenden Quergebirge in einer Erhebung von gegen 2000 m gemeinsam mit *Picea orientalis* LK. Wälder bildet. Eine grössere Selbständigkeit unter diesen mediterranen Nadelwäldern besitzen die Bestände von *Pinus nigra* ARNOLD, deren Formenkreis in der neuesten Zeit K. RONNIGER kritisch gesichtet hat. 19. Die Schwarzföhrenbergwälder kommen in zwei Nuancen zum Vorschein: als Bestände von *Pinus laricio* POIRET, bisher nur auf Silikatgestein bekannt, im westlichen Teile des Mediterrangebietes (Spanien, Südfrankreich, Korsika, Kalabrien, Aetna) und als Bestände der *Pinus nigra* ARN., soweit bekannt, stets auf Kalk, in einem ziemlich geschlossenen Verbreitungsgebiete von Niederösterreich bis Griechenland, Kreta, Südrussland, Kleinasien, Zypern und einem grossen Teile Italiens. Auf der Balkanhalbinsel werden die Beziehungen dieser Waldassoziation zum pontischen Nadelwalde durch die nahe systematische Verwandtschaft dieser Art mit *Pinus leucodermis* ANT. verraten, deren Bestände ich bereits in der 5. Gruppe als eine vollständig xerophile Anpassung der tertiären Nadelwälder angeführt habe.

Während im Mediterrangebiet im Unterwuchse und in der Decke eine buntere Zusammensetzung und grössere Originalität

der Begleitformen zu beobachten ist, herrscht in Mitteleuropa grössere Einförmigkeit. In zwei grossen Aesten klingt der Formenreichtum des mediterranen Bergwaldes aus. In dem illyrischen Aste, der sogar die Donau übersetzt und bis in die Kleinen Karpathen nördlich von Bratislava durchdringt, und in dem karpathischen Aste, längs dessen viele Bestandteile des Mediterrangebirgswaldes bis in die mährischen Beskyden zur Wasserscheide der mährischen Pforte zwischen der Donau und der Oder reichen. Hier geht der mediterrane Bergwald in den 18. mitteleuropäischen Bergwald über, in welchem durch den Einfluss der Glazialperiode sämtliche empfindlicheren Elemente verschwunden sind und nur die minderempfindlichen Begleiter sich erhalten haben. Während diese Wälder auf den Bergketten Mitteleuropas als Mischwälder auftreten (Buche, Tanne, Bergahorn), werden sie im europäischen Norden mehr monoton und oft bildet die Buche allein den Oberwuchs und auch der Unterwuchs und die Decke haben sich in entsprechender Zusammensetzung ausgebildet.

Der Unterschied zwischen dem Eichen- und dem Buchenwalde gilt nur in den Extremen. Oft finden wir in Mitteleuropa, hauptsächlich in den Gegenden, die dem atlantischen Einflusse näher stehen, also im feuchteren Klima bei mehr gleichmässigem Gange der Jahrestemperatur, Landschaften, wo sich die beiden Leitbäume gegenseitig unter gleichen Höhenverhältnissen ersetzen. Diesen Fall können wir aber weiter gegen S.-O. nicht beobachten.

Die Nähe eines Wasserlaufes, sei es auch nur eines kleinen Bächleins, erzeugt besondere Nuancen in der Zusammensetzung der Laubwälder; hier ruft der Lokalkampf zwischen Wald und Au die dynamische Assoziation der Auenwälder hervor. Diese können sich entweder als ein überschwemmter Hochwald oder als Ufer- oder Auengebüsche ausbilden, auf deren Zusammensetzung immer die benachbarten Waldassoziationen einen Einfluss ausüben.

III. Die eurasiatische Taiga. Auch die Hochgebirgsketten der äquatorialen Gebirge Eurasiens hat im Tertiär wahrscheinlich ein Wald bedeckt, der in erster Linie durch die

Föhre und die Fichte, ferner auch durch die Lärche und Zirbe vertreten war. Es war die Glazialperiode, welche bedeutend zur Erweiterung der Fläche, die diese Wälder einnahmen, beigetragen hat. Auch rief sie bei ihnen, verglichen mit den Mitgliedern des mediterranen und mitteleuropäischen Bergwaldes, eine grössere Fähigkeit hervor, sich den ungünstigen, nicht nur klimatischen, sondern auch edaphischen Verhältnissen (ewiger Gefrierboden Sibiriens!) anzupassen. Der selbständige Charakter der Walddecke der Föhrenwälder deutet auf ein höheres Alter gegenüber den Fichtenwäldern hin. Die Lärche ist bekanntlich der Baum des kontinental-glazialen Abschnittes; darauf weist auch ihre heutige Verbreitung auf den weiten sibirischen Ebenen und Gebirgen, die an Niederschlägen sehr arm sind (bis ca. 200 mm Jahresdurchschnitt!). Neuerdings zunehmende Feuchtigkeit bewirkte dann den Rückgang der Lärche in solche Gebiete, die wenigstens edaphisch trocken sind, trotzdem die Niederschlagsverhältnisse weit entfernt sind von dem sibirischen Minimum. Die Lärche ist ein Begleiter des Alpenwaldes der höheren Lagen auf meistens steinigem Boden geworden.

Im allgemeinen bezeichnen wir diese Wälder als die eurasiatische Taiga (Urwald) und teilen dieselben in zwei Gruppen ein: 20. Die europäische Taiga und 21. die sibirische Taiga. In den breiteren Rahmen der eurasiatischen Taiga gehören auch die Birken- und Zitterpappelwälder, denen man jedoch vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte aus keine grosse Selbständigkeit zusprechen kann, da sie weder eigene Bodendecke noch Unterwuchs ausgebildet haben, und die man, dem Beispiele von P. N. Krylov folgend, nur als dynamische Assoziationen bezeichnen kann. Aehnlichen Charakter tragen auch die in diesen Assoziationen erscheinenden verschiedenartigen Weiden- und Erlengebüsche usw.; sie begleiten die Wasserläufe in den Gebirgen, sowie die Torf- oder Wiesenmoore, und sind erst in einer genauen Schilderung richtig zu bewerten.

IV. Glazialwälder. (Arktische und Hochgebirgswälder und Kniehölzer). Die Entstehung der Glazialwälder fällt wohl in die Periode der Verbreitung des nordischen Inlandeises; wir wissen, dass damals nicht nur Kiefernkrummholz den süd-

lichen Eisrand in Mitteleuropa begleitet hat, sondern dass dort auch ein empfindlicheres Knieholz aus der Omorika *(Picea omoricoides* WEBER) entstanden ist. Glaziale Knieholzformen der Kiefer haben den Rang von selbständigen geographischen Rassen. *Pinus pumilio* HAENKE ist vom Riesengebirge und der Tatra bis in den westlichen Balkan, *P. mughus* SCOP. von den Ostalpen bis in die bulgarischen Hochgebirge und den Perimdagh verbreitet. Im nordostasiatischen Osten hat dagegen die Zirbe *(Pinus cembra* L.) eine eigene Knieholzform als *P. pumila* MAYR ausgebildet, die in den Gebirgen von N.-O.-Sibirien und Japan zuhause ist. Die Tundraform der Kiefer *Pinus uncinata* ANT. ist auf den europäischen Kontinent beschränkt geblieben und es ist erwähnenswert, dass in Sibirien die gemeine Kiefer nicht nur keine eigene Knieholzform, sondern auch keine Tundraform ausgebildet hat; auf der sibirischen Tundra sehen wir die gewöhnliche Kiefer meistens nur in verkrüppelten Formen.

Dagegen sind psychrophytische Formen, die von der Fichte stammen, weit minder bedeutsam und erscheinen nur als ziemlich plastische klimatische Morphosen. Es sind dies die folgenden Rassen: *Picea alpestris* STEIN in den Alpen, *P. fennica* ASCH. u. GR., heimisch in Nordskandinavien und Nordwestrussland, *P. elipsoconnis* BORBAS in den Karpathen und *P. obovata* LEDEB., die in Uebergängen zum Typus bereits auf dem Westabhange des Urals beginnt. KORŽINSKIJ vertritt sogar die Vermutung, dass *Picea obovata* die ursprüngliche, weit verbreitete Form, *P. excelsa* und viele Uebergangsformen dagegen nur von dem günstigen Klima der europäischen Niederungen abhängig seien. Es wäre noch zu bemerken, dass die polare Baumgrenze in Norwegen von der Föhre gebildet wird, auf der Tundra der Kolahalbinsel hingegen von der Birke *(Betula odorata* BESCHT.) und hinter der unmittelbar, oft bis zur Tundragrenze — hauptsächlich in der Timantundra — die Fichte *(Picea obovata* LEDEB.) folgt. Zwischen den Flüssen Petschora und Ural wird die Waldgrenze von der Fichte und der Lärche, in Sibirien nach TANFILJEV ausschliesslich von der Lärche gebildet, und zwar bis zu dem Flusse Chatanga von *Larix sibirica* und weiter gegen Osten von *Larix dahurica.*

In die europäische Taiga dringt von sibirischen Arten neben der Lärche auch die sibirische Tanne (*Abies sibirica* LEDB.) und die Zirbe (*Pinus cembra* L.) ein. Von diesen kommt die Zirbe an der russischen Seite des Urals in kleineren Gruppen und in einzelnen Exemplaren zwischen anderen Baumarten vor, während die Lärche und die Tanne stellenweise sogar selbständig Wälder bilden. Die Lärche geht nach TANFILJEV gegen Westen bis zum Meridian der Soloveckie-Insel. Ein zu der Zeit der Anna Ivanovna gepflanztes Wäldchen befindet sich noch westlicher an dem Schwarzen Flusse, südlich von der Station Railovo an der finnischen Eisenbahn. Die Tanne geht nur bis zu dem Meridian des Quellgebietes der Vaga, eines linken Zuflusses der Dwina, aber eine nicht grosse, möglicherweise angepflanzte Insel befindet sich nach BEKETOV im Bezirk Nova Ladoga der Leningrader Gubernie, unweit der Mündung der Volchov in den Ladogasee bei dem Dorfe Olomna. Die Zirbe erscheint zum erstenmal in den Tälern der oberen Vytschegda, der oberen Petschora und der mittleren Kama, und geht gegen Osten gemeinschaftlich mit der Tanne annähernd bis zur Olekma, einem linken Zuflusse der Lena, und gegen Norden bis in die Gegend der Obskaja und Tazovskaja guba. Im Altai wird die Baumgrenze von der Lärche (*Larix sibirica* LEDB.) und der altaischen Zirbelkiefer (*Pinus coronans* LITVINOV), im Alatau und Tianschan von der turkestanischen Fichte (*Picea Schrenkiana* FISCH. et MEY.) und im Nordosten des asiatischen Kontinentes durch Zirbelkrummholz (*Pinus pumila* MAYR) gebildet.

Endlich sind noch zu erwähnen die Bestände vom 24. *Juniperus nana* WILLD., von zirkumpolarer Verbreitung; es ist jedoch kaum daran zu zweifeln, dass er, ebenso wie die erwähnten Fichtenformen, nur eine klimatische Anpassung (Psychromorphose) einer klimatisch plastischen Art darstellt. Es ist ziemlich sicher, dass der Wacholder gerade in der erwähnten gedrängten Form, die wir systematisch als *J. nana* WILLD. bezeichnen, einer der ersten Vorkämpfer auf dem von den Gletschern verlassenen Boden war.

Es ist besonders hervorzuheben, dass bei keiner der erwähnten Arten die Knieholzbestände einen eigenen Unterwuchs

ausgebildet haben; die Vegetationsdecke der *Pinus uliginosa* ist in ihrer Zusammensetzung mit der der angrenzenden Torfmoore identisch; vielleicht ist es die Verschiedenheit in der Beschattung, die grössere oder kleinere Schattierungen in dem floristischen Bestande hervorruft. Die Zusammensetzung der sibirischen Tundra ist von der der europäischen kaum verschieden.

Einen anderen Charakter tragen die Bestände des 25. Sevenwacholders (*Juniperus sabina* L.). Dieser Wacholder beginnt im Westen Europas auf den Hochgebirgen Spaniens, im Süden auf den Apenninen und der Balkanhalbinsel. Der Sadebaum kommt im ganzen Alpensystem von Ligurien bis Montenegro vor, in den südlichen und Zentral-Alpen zerstreut oder stellenweise häufig, in den nördlichen seltener.

In den Karpathen beginnt er in den Pieninen, geht mit dem siebenbürgischen Karpathenbogen bis zum Domugled im Banate. Auf der Krim kommt er an der Jaila vor und im Kaukasus begegnen wir ihm in den meisten Fällen nahe der oberen Waldgrenze. Weiter ist er verbreitet: im Altai, auf dem Tianschan und anderen Gebirgen Mittelasiens, wo er meistens in die alpine Stufe gehört. Im europäischen Russland (Litvinov) begegnen wir dem Sadebaum im mittleren Teil des südrussischen Kreiderückens und Köppen macht auf das Vorkommen sogar im Pinsker Bezirk der Minsker Gubernie aufmerksam. In dem Kreidegebiet Südrusslands, also in niedrigen Lagen, kommt derselbe im nördlichen Teile des Gebietes der Donschen Kosaken vor, dem der südlichen Kosaken ist er unbekannt. Litvinov erklärt dies als ein Glazialrelikt und zeigt gleichzeitig, dass die ganze Flora um das Kreidegebiet herum teilweise identisch, teilweise verwandt erscheint mit den Formen, die als «alpisch» (nach Litvinov, besser als Glieder der arktischen oder subarktischen Steppe) bekannt ist. Besonders interessant sind die in der Nähe vorkommenden kleinen Torfmoore mit *Sphagnum*, *Carex lasiocarpa* Ehrh., *Eriophorum gracile* Koch, *Malaxis paludosa* Sw., *Liparis Loeselii* Rich. und *Betula pubescens* Ehrb., die hier weit gegen Süden vorgeschoben sind.

Als Ergänzung sind noch anzuführen: 26. Kleine Knieholzgebüsche mit meist sommergrünem, jedoch auch mit

wintergrünem *(Arctostaphylos)* Laube. Dieselben werden von der Zwergbirke *(Betula nana* L.) und von zahlreichen kleinen Weiden gebildet, von denen viele vom arktischen Gebiet bis auf die europäischen und arktischen Hochgebirge reichen. Die kleinen Knieholzsträucher stellen uns die ersten Vorkämpfer auf dem vom Eise verlassenen Boden dar und ihre Bedeutung besteht darin, dass sie auch dort gedeihen können, wo sich bisher kein Humus für eine weitere Vegetation angesammelt hat. Sie bilden eine dynamische Assoziation, besitzen weder eigenen Unterwuchs noch eigene Bodendecke; nur der Schutz, den sie den ihnen eigenen Flechten und Moosen gewähren, ermöglicht eine bessere Entwicklung dieser Kryptogamen und dadurch auch eine raschere Bildung von Humus. Sie gehen einerseits in die Bestände der steinigen Tundra *(Empetrum)*, anderseits in die mehr zusammenhängenden und höheren Bestände der arktischen Uferweidengebüsche über, die wir hauptsächlich an den Tundra-Ufern der mächtigen sibirischen Flüsse sehen können.

Ein Teil dieser Elemente ist unter dem Einfluss der Glazialperiode auf Torfmoore und Tundren übergegangen und hat hier eine selbständige Assoziation, die 27. Tundragebüsche ausgebildet, die auch in Mitteleuropa als Glazialrelikte auftreten. Ihre wichtigsten Begleiter sind die kleinen Birken *(Betula nana* L. und *B. humilis* Schrk.) und im Uebergange zu der Tundraheide auch *Ledum palustre* L. Hier können auch die Gebüsche von *Spiraea salicifolia* L., welche die Ufer der durch die Torfmoore fliessenden Bäche begleiten, Anschluss finden.

Zum Schluss lassen wir eine Uebersicht der epiontologischen Giederung des europäischen Waldes folgen:

I. Die Tertiärwälder. Das borealtertiäre Element vorherrschend.

A. Ursprüngliches thermotropophiles Element erhalten.

a) Laubwälder. 1. Die Kaukasuswälder, 2. Enklaven auf der Balkanhalbinsel. (Die Wälder des fernen Ostens in Ostasien).

b) Nadelholzwälder. 3. Die *Callitris*-Wälder in Südspanien (die Zedernwälder im Atlas, Libanon und Hima-

laya). 4. Reliktnadelwälder auf der Balkanhalbinsel (*Picea omorika* Pančić, *Pinus peuce* Griseb., *P. leucodermis* Ant.).

B. Veränderung des ursprünglichen thermotropophilen Elementes in xeromorpher Richtung (bis zu immergrünen Arten) oder Eintreten von Nadelhölzern als xerotisches Element.

5. Die Strandkieferwälder. 6. Die Wacholderwälder von Turkestan, Kleinasien und Spanien. 7. Die xerotischen Laubwälder (mediterrane Laubwälder): a) immergrün, b) sommergrün. Die xerotischen Laubgestrüppe (mediterrane Laubgestrüppe): a) immergrün, b) sommergrün.

II. Die Reliktwälder. Das arktotertiäre und das stark reduzierte borealtertiäre Element vorherrschend.

a) Die Laubwälder (tropophil). 9. Die pontischen Laubwälder. 10. Die pontischen Haine. 11. Die pontischen Gebüsche und die Steppenwaldränder. 12. Die Gebüsche der pontischen Steppe. 13. Die Gebüsche der subarktischen Steppe. 14. Mitteleuropäische Gebüsche. 15. Montane Gebüsche. 16. Der europäische Laubwald. 17. Der mediterrane Bergwald. 18. Der europäische Bergwald.

b) Nadelwälder. 19. Föhrenwälder der Schwarzkiefer.

III. Die eurasiatische Taiga. Das arktotertiäre Element herrscht vor, und zwar überwiegend als Koniferen; die begleitenden Laubbäume (Birke, Espe) erlangen keine Selbständigkeit. 20. Die europäische Taiga. 21. Die sibirische Taiga. Eine selbständige Stellung nehmen in beiden Gruppen die Kiefernwälder ein. An der Grenze zu der folgenden Abteilung stehen die Gebirgswälder der Zirbelkiefer und der Lärche.

IV. Die Glazialwälder. (Die arktischen und alpinen Knieholzwälder und -gebüsche). Das glaziale Element vorherrschend. 22. Knieholzwälder (Kiefer, Fichte, auch Lärche). 23. Die Wälder der Moorkiefer. 24. Das Wacholderknieholz. 25. Das Sevenwachoiderknieholz. 26. Niedrige Knieholzgebüsche. 27. Die Tundragebüsche.

Literaturverzeichnis

CAJANDER, A. K., Die Vegetation des Urwaldes am Lena-Thale. Acta Soc. scient. Fenn. Tom. 32. Helsingfors *1906*.

ENGLER-GILG, Syllabus der Pflanzenfamilien. Anhang. 353 u. 356. 1919.

ENGLER, ADOLF, Versuche einer Entwicklungsgeschichte der extratropischen Florengebiete der nördlichen Hemisphäre. Leipzig *1879*.

HÖCK, F., Studien über die geographische Verbreitung der Waldpflanzen Brandenburgs. Verh. d. bot. Ver. Prov. Brandenb., Bdd. *37-41*, *43*, *44*. *1896* bis *1900*, *1902*, *1903*.

HOOPS, JOHANES, Waldbäume und Kulturpflanzen im germanischen Altertum. Strassburg *1905*.

GOLENKIN-GRAEBNER, Die Pflanzengeographie. Moskva 1914.

KÖPPEN, W., Geographische Verbreitung der Holzgewächse des europäischen Russlands. Beiträge zur Kenntnis des russischen Reiches. 3. Folge, Bd. 5—6. Petrograd *1888* u. *1889*.

KORŽINSKIJ, S., Tentamen florae Rossiae orientalis 495, 1898.

— Uebersicht der Flora Russlands. Lexikon BROCKHAUS-JEFRON, T. XXVII A. 1899. Rossia S. 42 u. f.

KRÜDENER, Osnovy klassifikacij tipov nasažděnij i narodochozjajstvennoe značenje v obichodě strany. Petrograd. — Die Grundzüge der Klassifikation der Waldtypen und ihre nationalökonomische Bedeutung. Petrograd *1916*. — Verzeichnis der Literatur p. XIV—XVI. Sonderabdruck aus: Materialy po izučeniju russkago lesa. (Materialien zur Erforschung des russischen Waldes.)

KRYLOV, P. N., Tajga s jestestvenno-istoričeskoj točki zrěnija. Naučnye očerki Tomskago kraja. Tomsk *1898*. — (Die Taiga vom naturwissenschaftlichen Standpunkte. Wissenschaftl. Skizzen a. d. Tomsker Lande).

— Očerk rastitel'nosti Tomskoj gubernii. Naučnye očerki Tomskago kraja. Tomsk 1898. (Abriss der Vegetation der Gubernie von Tomsk. Wissenschaftliche Skizzen aus dem Tomsker Lande.)

— Lipa na predgorijach Kuzneckago Alatau. Izvěstija Tomskago Universiteta. Kn. 3. Otd. 2. *1891*. (Die Linde auf den Vorlagen des Kuzněckij Alatau. Berichte der Universität Tomsk 1891).

PAČOSKIJ, J. K., Opisanie rastitel'nosti Chersonskoj gubernii. l. Lěsa. Cherson 1915. (Beschreibung der Vegetation der Gubernie von Cherson.)

PODPĚRA, JOSEF, Vývoj a zeměpisné rozšíření květeny v zemích českých ve srovnání s poměry evropskými. Mor. Ostrava *1906*. (Die Entwicklung und geographische Verbreitung der Flora in den böhmischen Ländern im Vergleiche mit den europäischen Verhältnissen. Mähr. Ostrau *1906*.

— Geobotanický rozbor arealů rostlinnych stepí příuralských (Geobotanical Analysis of the plant-areas in the steppes adjacent to the Ural mountains) Brünn *1923*.

— Naše lesy jejich vývoj a vztahy. (Unsere Wälder, ihre Entwicklung und Beziehungen.) Věda přirodni. III. Prag *1923*.

RONNIGER, K., Ueber den Formenkreis von *Pinus nigra*, ARNOLD, Z. B. G. Wien LXXIII. *1923*, 127, *1924*.

TANFILJEV, G. I., Glavnějšija čerty rastitel'nosti Rossii. (WARMING, Raspredělenie rastenij v zavisimosti ot vnějšich uslovij.) Petersburg, *1902*, P. 313—432 i karta. Biblioteka Estestvoznanija, izd. BROCKHAUS i EFRON. (Die wichtigsten Grundrisse der Vegetation von Russland. Beilage zur Uebersetzung TANFILJEFS der ökologischen Pflanzengeographie WARMINGS.)

IX.

The Vegetation of the Southern English Chalk (Obere Kreide-Formation)

By A. G. TANSLEY, Cambridge

Eingegangen 28. März 1925

Introduction

The Chalk (Upper Cretaceous) Formation of southern and eastern England is a northward and westward extension of the identical or similar formation of north-eastern France. This rock forms characteristic rolling hills of smooth contour and no great height, never reaching 1,000 feet (300 meters) above sea-level, though in several places approaching that altitude. The summits of the chalk hills are rounded and the upper slopes of gentle inclination, though the escarpments and valley sides may reach an angle of as much as 38°—40° to the horizon.

The limestone of which the Chalk formation is composed is notably soft and very pure, containing over 90 per cent and sometimes over 98 p. c. of calcium carbonate. On the narrower ridges and some of the steeper slopes, where the overlying soil is very shallow (frequently only 5 to 10 cm. in depth), the vegetation is largely controlled by the immediate proximity of the limestone rock. This control is partly exercised through the relative dryness, partly through the alkalinity of the surface soil, and partly through the meagre depth available for the root systems of plants. These factors are operative most markedly during the earlier stages of succession: when vegetation has