

Die Standortstetigkeit einiger irischer Gewächse aus mitteleuropäischem Blickpunkt gesehen

Autor(en): **Lüdi, Werner**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich**

Band (Jahr): **25 (1952)**

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-307714>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Die Standortsstetigkeit einiger irischer Gewächse aus mitteleuropäischem Blickpunkt gesehen

Von Werner Lüdi, Zollikon/Zürich

Das Zusammentreten der Pflanzenarten zu Vergesellschaftungen zeigt auf weitem Raume eine bedeutende Stabilität, so daß auffallende Unterschiede in der Zusammensetzung der Pflanzengesellschaften im allgemeinen erst auftreten, wenn die Flora sich wesentlich ändert. Der Pflanzensoziologe, der aus dem Alpenvorland nach Norden oder Westen zieht, wird infolgedessen vorerst eine Vegetation finden, in der er sich heimisch fühlt. Das bleibt auch so, wenn wir nach England oder Irland hinüberreisen. Die Pflanzengesellschaften zeigen ein vertrautes Gesicht: Ähnliche Wald- und Wiesengesellschaften, Sümpfe und Moore, gegründet auf einen gleichen Grundstock der Flora und auf übereinstimmende Ansprüche der einzelnen Arten an Klima und Boden. Und doch zeigt eine genauere Untersuchung allerlei feinere Unterschiede, die vor allem daher kommen, daß uns bekannte Arten sehr zurücktreten oder wegfallen, neue Arten hinzukommen und sogar dominant werden, zum Teil aber auch daher, daß einzelne Arten ein anderes ökologisches Verhalten zeigen.

Dieser Wechsel in der Vegetation wird im westlichen Irland bereits recht auffällig; ja, es gibt Lokalitäten, deren Pflanzenwelt den Mitteleuropäer fremd anmutet. Wir denken da in erster Linie an das Auftreten und lokale Vorherrschen von immergrünen Laubgehölzen und von krautigen südlichen Arten, stellenweise in engem räumlichen Zusammentreffen mit nordischen Arten. Diese Erscheinungen sind seit langem bekannt und wiederholt beschrieben worden¹.

Auf der I. P. E. von 1949 bildeten für uns die Eichenwälder von Killarney mit dem immergrünen Unterwuchs von *Rhododen-*

¹ Vgl. z. B. Robert Lloyd Praeger, *The Botanist in Ireland*, Dublin 1934 (587 S.). — A. G. Tansley, *The British Islands and their Vegetation*. Cambridge, University Press 1939 (930 S., 162 Taf., 179 Text-Fig.).

dron ponticum, *Ilex aquifolium* und stellenweise *Arbutus unedo* und wiederum die flachliegenden Karbonkalke des Burren-District, wo *Dryas octopetala*, *Empetrum nigrum* und andere nordische Arten zusammen vorkommen mit *Adiantum capillus veneris*, *Rubia peregrina*, *Hypericum androsaemum* und anderen südlichen Arten besondere Überraschungen dieser Art.

Wir beobachteten die dazu parallel gehende Erscheinung, daß manche Arten ihre Gesellschaftsverbundenheit geändert haben, in anderer Artenkombination vorkommen und offensichtlich auch ein wesentlich anderes ökologisches Verhalten zeigen. D. A. Webb und Anne V. Hart² haben eine Untersuchung über das Verhalten von calcicolen und calcifugen irischen Arten bei Kultur auf sauren oder gekalkten Böden ausgeführt. Wenn wir die von ihnen ausgewählten kalkliebenden Arten nach den mitteleuropäischen Erfahrungen einschätzen, so sind nur vereinzelte darunter, die wir auch in den Alpen und ihrem Vorlande als Kalkpflanzen betrachten. Eine der «Kalkpflanzen» Webbs, *Antennaria dioeca*, ist dort sogar ein Magerkeitszeiger und kommt auf sauren, karbonatfreien Böden vor; die meisten übrigen gedeihen gut auf neutraler oder schwach saurer karbonatfreier Unterlage. Das gleiche gilt für Webbs Aufzählung der Kalkpflanzen des Carrowkeel, eines Kalkberges südlich Boyle, im nordwestlichen Irland³. Es zeigt sich also, daß die Zuteilung der Arten zu bestimmten Bodentypen, wie sie sich aus der Erfahrung der Floristen ergibt, in Irland wesentlich anders ist als im Alpengebiet, wobei vielleicht in Irland auch die Fassung des Begriffs der Kalkpflanze weiter ist als in den Alpen. Das von Webb festgestellte verhältnismäßig schlechte Gedeihen der Mehrzahl seiner «Kalkpflanzen» auf karbonatreichem Untergrund mag auch damit zusammenhängen, daß der Standort über Kalkunterlage nicht immer zugleich Standort im karbonathaltigen Boden bedeutet. Denn die meisten Böden über kalkiger Unterlage sind im humiden Klima in der Wurzelregion der sie besiedelnden Krautpflanzen mehr oder weniger entkalkt oder weisen jedenfalls nicht die hohe

² D. A. Webb and Anne V. Hart, Contributions towards an understanding of the calcicole and calcifuge Habit in some Irish plants. Sc. Proc. Royale Dublin Society 24 (N. S.) 1945 (19—28).

³ D. A. Webb, The Vegetation of Carrowkeel, a limestone hill in NW Ireland. Journ. of Ecology 35, 1947 (105—129).

Konzentration an Karbonat auf, die ihnen Webb in seinen Kalkböden geboten hat⁴.

Das verschiedene ökologische Verhalten mancher Arten in Irland und in anderen Gegenden ist schon wiederholt beobachtet worden. Andeutungen dazu finden sich z. B. bereits bei A. G. Tansley, Paul Graebner, E. Rübel in den Berichten über die im Jahre 1911 in England und Irland durchgeführte Internationale Pflanzengeographische Exkursion⁵. L. Praeger¹ und A. G. Tansley¹ nehmen Bezug auf diese Eigentümlichkeiten der Artenverbreitung, und D. A. Webb³ diskutiert sie für das Carrowkeel-Gebiet.

In Ergänzung der Ausführungen dieser Beobachter möchte ich im Nachstehenden einige Beispiele von verschiedenem ökologischem oder soziologischem Verhalten bestimmter Pflanzenarten in Irland und in Zentral- oder Südeuropa aufführen, die mir besonders aufgefallen sind. Sie betreffen Pflanzen von Mooren, Wiesen und kalkfelsigen Lokalitäten.

Schoenus nigricans. Diese Art ist in den Alpenländern und wohl ganz allgemein in Mittel- und Nordeuropa streng gebunden an Flachmoorvegetation auf basischem und neutralem Boden, der oft in beträchtlichem Umfange Kalziumkarbonat ausfällt. Ihre Bestände können adsorptiv gesättigten, neutralen Torf bilden und in der Sukzession überleiten in sauren Torf bildende Vegetation. Leo Zobrist⁶ hat ihre Ökologie in dem schweizerischen Alpenvorland eingehend untersucht. *Schoenus nigricans* wird als gesellschaftstreue Charakterart des nach ihm benannten Schoenetum nigricantis betrachtet.

⁴ Webb, unter Berufung auf A. G. Tansley, führt die alte Angabe von Carl Nägeli an, nach der das Artenpaar *Achillea atrata* und *moschata* in den Schweizer Alpen eigentlich bodenvag sei und die Ausscheidung der erstgenannten Art auf Kalkböden, der zweiten auf Silikatböden nur durch gegenseitige Konkurrenz bedingt werde. Diese Angabe von Nägeli, die von ihm gleichzeitig (Sitzungsber. königl.-bayr. Akademie der Wissenschaften in München 1865, Bd. 2, S. 367 ff.) auch auf das Artenpaar *Rhododendron hirsutum* und *ferrugineum* ausgedehnt wurde, hat sich nicht bestätigt. Beide Artenpaare sind ziemlich stenösisch, und ein Übergreifen auf den anderen Bodentyp kommt jedenfalls nur sehr vereinzelt vor.

⁵ Vgl. New Phytologist 10 (1911), 11 (1912).

⁶ Leo Zobrist, Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchung des Schoenetum nigricantis im nordostschweiz. Mittellande. Beiträge zur Geobot. Landesaufnahme der Schweiz 18, 1935 (144 S.).

In Irland kann man *Schoenus nigricans* an ähnlichen Standorten finden. Wir haben sie zum Beispiel so gesehen im Flachmoor am Ufer des Lough Derg bei Portumma. Am Südufer des Lough Carra nördlich von Ballinrobe nahm ich einen üppigen und hochwüchsigen *Schoenus*-Bestand auf, der mit den von Z o b r i s t geschilderten *Schoenus*-Beständen floristisch sehr nahe Verwandtschaft aufwies und auf einem Boden mit reichlichen Kalkausfällungen wuchs.

Daneben wächst diese Art aber in Westirland auch auf ganz abweichenden Standorten: Auf den Karbonkalk-Terrassen von Blackhead im Burren-District, ca. 20 m über dem Meeresspiegel, sind zahlreiche kleine, schalenartige Vertiefungen im Kalkfels, oft kaum 1 dm² groß durch *Schoenus*-Horste ausgefüllt. Die Art lebt hier als Autök ohne Zusammenhang mit der übrigen Flora. Sie gedeiht gut auf einem offenbar alkalischen Boden, der beinahe ohne mineralische Feinerde ist und infolge der geringen Tiefe leicht austrocknen muß. Aber das Klima ist sehr luftfeucht, mit hohen, regelmäßigen Niederschlägen, so daß wesentliche Trockenzeiten kaum vorkommen werden.

Ferner findet sich *Schoenus nigricans* in allgemeiner Verbreitung und meist reichlich oder sogar dominant in den Sphagnum-Mooren von Connemara und West-Mayo. Begleiter sind neben verschiedenen Sphagnum-Arten (z. B. *Sphagnum papillosum*, *subsecundum*, *plumulosum*, *cuspidatum*) Laubmoosen (z. B. *Camylopus atrovirens*, *Pleurozia purpurea*) und Flechten (z. B. *Cladonia silvatica* und *uncinalis*) Gefäßpflanzen, die als ausgesprochene Azidophyten bezeichnet werden müssen (*Eriophorum angustifolium* und *vaginatum*, *Trichophorum caespitosum*, *Rhynchospora alba*, *Narthecium ossifragum*, *Drosera rotundifolia*, *Erica tetralix* u. a.). Bei Roundstone fanden wir *Schoenus* auch kleine Moorbülten mit *Rhacomitrium lanuginosum* bildend. Die Pflanzenlisten von G. C o n n o l l y⁷ und die Bestandesaufnahmen von H. O s v a l d⁸ zeigen die Art in gleicher Vergesellschaftung.

A. G. T a n s l e y¹, S. 700, erklärt dieses abweichende Verhalten von *Schoenus nigricans* in Westirland dadurch, daß vom

⁷ Gertrude C o n n o l l y, The Vegetation of Southern Connemara. Proc. Royal Irish Academy 39, Section B, 1930 (203—231).

⁸ Hugo O s v a l d, Notes on the Vegetation of British and Irish Mosses. Acta Phytogeogr. Suecia 26, 1949 (62 S.).

Meer her mit dem Gischt der Stürme Salz ins Landesinnere gelange und die von Natur aus saure Bodenreaktion der Moore in der Richtung gegen den normalen Standort von *Schoenus* hin verändere. *Osvald* schließt sich dieser Deutung an. Es wäre von Interesse, dieses Problem näher zu verfolgen und die Salzzufuhr durch die Meerwinde zu prüfen, wie es von *Osvald* während der I. P. E. vorgeschlagen wurde. Die von *Tansley* (zit. 1, S. 715) für die Deckmoore von Connemara angegebenen pH-Werte (4.4—4.6) lassen keine wesentliche Neutralisation dieser Böden erkennen. Es ist auch nicht zu vergessen, daß eine Neutralisation des Bodens der Moore durch die Zufuhr von Meersalz nicht nur den basiphilen *Schoenus* begünstigen, sondern andererseits die azidophilen Moorpflanzen schädigen würde, was dem Anscheine nach nicht der Fall ist.

Empetrum nigrum wächst in den Alpen in der azidophilen Zwergstrauchheide, besonders in Verbindung mit *Vaccinium uliginosum* in der Nähe der Baumgrenze und etwas darüber hinaus (Empetreto-Vaccinietum), selten auch auf hochgelegenen Hochmooren. Der Boden ist stark sauer, oft ein mächtiger Rohhumus als oberste Bodenschicht. *Empetrum* findet sich auch auf einzelnen Hochmooren des Jura, ebenfalls im Azidophyten-Zwerggesträuch, meist mit Sphagnumdecke. Auf den Karbonkalen von Blackhead gedeiht die Art recht gut zusammen mit *Dryas octopetala* auf Felsschutt und am Fels. Allerdings lebt in den Alpen nur die ssp. *hermaphroditum*, in Westirland ssp. *nigrum*. Aber die ssp. *nigrum* verzeigt im Skandinavien, wo beide Unterarten vorkommen, in bezug auf die Bodenunterlage nicht wesentlich andersgeartete Ansprüche als ssp. *hermaphroditum*. Sie kommt z. B. im mittleren Schweden auch auf Hochmooren und in mageren Wäldern mit podsolierten Böden vor, ebenso in der nordwesteuropäischen Heide und in Dünentälern mit saurem, ausgelaugtem Boden.

Calluna vulgaris ist im gemäßigten Europa eine allgemein verbreitete Heidepflanze auf mageren, sauren Böden, wobei sie feuchte Klimate liebt. In den Alpen steigt sie bis weit über die Baumgrenze hinauf (gegen 2700 m) auf ähnlicher Bodenunterlage, doch in den Hochlagen ausgesprochen die Sonnseiten vorziehend und ganze Hänge überdeckend, die zeitweise starker Austrocknung ausgesetzt sind und wo der Schnee im Frühling früh-

zeitig weggeht. Dieses Vorkommen in den Hochlagen der Alpen zeigt bereits in bezug auf die klimatischen Ansprüche eine bedeutende Plastizität der Art. In Blackhead aber wächst sie zusammen mit *Empetrum* und *Dryas octopetala* auf dem Kalkfelsschutt, also auf einer ganz verschiedenen Bodenunterlage. Auch auf dem Carrowkeel-Mountain fanden wir *Calluna*, sogar bestandbildend, direkt dem Kalkfels aufsitzend. D. A. Webb³ hat die eigentümlichen Vegetationsverhältnisse auf den Kalken dieses Berges und namentlich auch die Verbreitung der Azidophyten sowie ihre Durchmischung mit Kalkpflanzen eingehend geschildert.

Sieglingia decumbens ist eine Art, die im Alpengebiet und weit darüber hinaus charakteristisch ist für magere, saure Wiesen, nach Oberdorfer⁹ Vermagerungszeiger, Rohhumuszeiger. Im Burren-Distrikt fanden wir sie bei Ballyvaughan in einer trockenen Strandwiese auf sandigem Boden reichlich und gut gedeihend in einer Vergesellschaftung von vorwiegend basiphilen Arten, worin *Sesleria coerulea* dominierte. Am Ben Bulbin-Südhang wächst die gleiche Art zusammen mit den beiden basiphilen Arten *Sesleria coerulea* und *Asplenium viride* am Fels, ebenfalls Karbonkalk, daneben auch in einer *Festuca ovina-Carex pulicaris*-Wiese, von nur schwach azidophiler Prägung.

Carex pulicaris fand ich auch anderswo, so am Hang des Carrowkeel im Weiderasen und am Kalkfels, zusammen mit *Koeleria gracilis*, *Thymus serpyllum*, *Hypericum pulchrum*. In Mitteleuropa dagegen wächst sie in Flachmooren an quelligen Stellen mit neutralem Wasser, besonders im Bestand des Caricetum Davallianae. Dem Anschein nach ist in Irland das Wasserbedürfnis dieser Art ganz verändert.

Das Vorkommen von *Dryas octopetala* auf den Kalken von Blackhead, im Gürtel der laubwerfenden Eichen, überrascht den Alpenbotaniker, weil diese Art in den Alpen eine sehr besiedlungstüchtige Bewohnerin der alpinen Stufe ist, wo sie bis über 3000 m hinaufsteigt. Aber sie geht auch in den Alpen häufig in die subalpine Stufe hinab und findet sich gelegentlich, vom Wasser herabgeschwemmt, auf Bachalluvionen tiefer Lagen, wo sie recht gut gedeiht. In Blackhead besiedelt sie als Vegetationspionier

⁹ Erich Oberdorfer, Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Südwestdeutschland und die angrenzenden Gebiete. Ulmer, Stuttgart 1949 (411 S.).

im wesentlichen gleichgeartete Standorte wie in den Alpen, und ihr Gedeihen an dieser Lokalität ist im Grunde genommen nicht abwegig, zur Hauptsache ein Konkurrenzproblem. Ganz ähnlich verhält es sich mit *Sesleria coerulea*, nach der alpine Pflanzengesellschaften benannt worden sind, die aber auch im Alpengebiet auf Kalkböden bis in die Tiefenlagen hinabsteigt und dort normal gedeiht, sobald die Konkurrenzverhältnisse es erlauben.

Im Gebiet von Blackhead fanden wir auf Kalkfels auch *Minuartia verna*, eine Art, die in den Alpen weit vorwiegend in der alpinen Stufe vorkommt und bis über 3000 m hoch aufsteigt, bei ähnlichen Ansprüchen an die Bodenbeschaffenheit. Allerdings bildet diese Art sowohl in den Alpen als im Mittelmeergebiet viele Rassen, die teilweise auch in tieferen Lagen vorkommen, und es ist nicht gesagt, daß die irischen Pflanzen mit einer hochalpinen Rasse identisch seien.

Euphrasia salisburgensis und *Thalictrum minus* sind beide in den Alpen hauptsächlich subalpin im Piceetumgürtel verbreitet, die erstere bei Kalkunterlage im Fels, auf Schutt, in trockenen Rasen und in trockenen, lichten Föhrengbüschen und -wäldern, die zweite an ähnlichen Standorten, aber wohl mehr hinuntersteigend und auch auf karbonatfreier Unterlage. Beide Arten finden sich also in Zentraleuropa in mancherlei Gesellschaften innerhalb der genannten Grenzen. In Westirland fanden wir sie im Burren-District auf Kalk, viel stärker auf den Felsboden beschränkt als im Alpengebiet.

Die letztgenannten *Dryas*, *Sesleria*, *Minuartia*, *Euphrasia* und *Thalictrum* scheinen in bezug auf die Bodenbeschaffenheit im Alpengebiet und in Westirland ähnliche Ansprüche zu machen, aber bemerkenswert ist in Irland das tiefe Hinabsteigen bis zum Meeresspiegel. Damit gelangen sie in den Eichengürtel und in eine floristisch andere Umgebung, und treten in der Folge auch in andere Pflanzengesellschaften ein, als im zentraleuropäischen Hochland.

Sedum roseum ist in den Alpen streng auf kristalline Unterlagen beschränkt, meist in Felsspalten wurzelnd und gewöhnlich erst oberhalb der Baumgrenze auftretend (bis etwa 2600 m). Im Alpenvorland steigt es tiefer hinab und kommt auch im Mittelgebirge vor, so im Schwarzwald, aber immer auf Urgestein. In Westirland fanden wir sie auf dem Ben Bulbin bei Sligo in etwa

500 m Meereshöhe ebenfalls in Felsspalten, aber auf Karbonkalk zusammen mit *Sesleria coerulea* und anderen Basiphyten. Nach der Flora Westirlands von L. Praeger¹⁰ ist sie in Westirland eine sehr charakteristische Pflanze auf den Meerfelsen, woraus zu schließen ist, daß sie Kalk und Urgestein besiedelt, also indifferent ist.

Teucrium scorodonia ist im Vorland der Alpen und wohl allgemein in Mitteleuropa eine Pflanze, die Kalkböden meidet und charakteristisch ist für sauren, mäßig trockenen Boden. Sie gilt als Charakterart des bodensauren Quercion roboris (Braun¹¹, Oberdorfer⁹). Außerdem wächst sie an Wald- und Gebüschrändern, gelegentlich in Callunaheiden, am Südfuß der Alpen im Sarothamnus-Gebüsch, in Quercus- und Castanea-Wäldern mit sauren Böden. Wer die Art von Zentraleuropa her kennt, ist höchlich verwundert, sie im Gebiet des Blackhead überall auf dem Kalkfelsschutt zusammen mit *Dryas octopetala* und *Sesleria coerulea* zu treffen, ebenso in den Karrenlöchern des Felses, zusammen mit *Adiantum capillus veneris*, *Phyllitis scolopendrium* und *Asplenium marinum*, immer in bester Vitalität. Webb³ zählt aber *Teucrium scorodonia* am Carrowkeel doch zu den kalkfliehenden Arten, woraus zu schließen ist, daß sie sich vermutlich in Westirland mit Bezug auf die Bodenunterlage sehr duldsam verhält.

Schließlich möchte ich noch Arten südlicher Verbreitung erwähnen, die schon dadurch, daß sie sich so weit nach Norden vorwagen, in eine ganz andere Vergesellschaftung hineinkommen als in ihrem engeren Arealbereich. Da fällt uns vor allem *Arbutus unedo* auf, eine Art der immergrünen mediterranen Macchie, des *Quercus ilex*-Gürtels. In Westirland, bei Killarney und Sligo schließt sich der Erdbeerbaum den laubwechselnden Eichenwäldern von *Quercus petraea* an, besonders an Waldrändern oder in offenem Bestand, nicht in der Klimaxausbildung auf dem podsolierten Boden, sondern in Übergangsgesellschaften auf gemäßigt sauren Böden, in dieser Hinsicht also ähnlich wie im Mittelmeergebiet.

Rubia peregrina, auch eine Art der immergrünen Stufe des Mittelmeergebietes, fanden wir im Burren-District an verschiede-

¹⁰ Lloyd Praeger, A Tourist's Flora of the West of Ireland. Dublin 1909 (243 S., Karte, viele Tafeln).

¹¹ Jos. Braun-Blanquet, Zur Kenntnis nordschweizerischer Waldgesellschaften. Beih. Bot. Centralblatt 49, Erg.band, 1932 (42 S.).

nen Örtlichkeiten, im *Corylus*-Gebüsch bei Lisdoonvarna und auf Kalkschutt in Blackhead. Jos. Braun-Blanquet¹² betrachtet sie als eine Charakterart des *Quercion ilicis*, der immergrünen Mittelmeergehölze.

Neotinea intacta, eine kleine Orchidee, ist im Mittelmeergebiet in offenen Stellen der immergrünen Macchien und Garrigues, auch etwa in Trockenrasen, zu finden, an verschiedenen Stellen Westirlands in Rasen auf Kalkunterlage. Wir sahen sie im Burren-District bei Ballyvaughan in den oben erwähnten *Sesleria*-Rasen auf der Stranddüne. Ob die Art hier in bezug auf die Bodenunterlage andere Ansprüche macht als im Mittelmeergebiet, kann ich nicht entscheiden. Ich habe sie dort auch auf Kalk angetroffen (z. B. Capri), aber in gänzlich verschiedener Vergesellschaftung.

Adiantum capillus veneris, eine weitere mittelmeerische Art, findet sich reichlich in Karrenlöchern der Meerfelsen von Blackhead und erweckt auch durch ihre Vergesellschaftung mit *Teucrium scorodonia* und die räumliche Annäherung an *Dryas octopetala* Befremden. Aber die Standorte haben doch mit anderen nördlichen Ausstrahlungen von *Adiantum*, wie etwa in Felsenlöchern nahe dem Spiegel des Neuenburgersees in der Westschweiz große Ähnlichkeit: Beschattung, stets feuchte Luft und sicherer Schutz vor Kälteextremen.

Cotyledon umbilicus, eine auffallende mediterrane Crassulacee, besiedelt in Westirland alte Mauern und auch etwa Felsen und ist damit an ganz ähnlichen Standorten, aber in veränderter Vergesellschaftung zu treffen als in der mittelmeerischen Heimat. Größer dürfte die soziologische Verwandtschaft zwischen den Beständen Irlands und denen der Areal-Ausstrahlungen längs des westlichen Frankreich sein.

Geranium sanguineum, *G. lucidum* und *Asperula cynanchica*, einige weitere wärmeliebende südliche Arten, die wir in Westirland gesehen haben, finden sich auch in warmen Gegenden von Mitteleuropa. Sie leben dort und südlich der Alpen, wie in Irland im Gürtel der laubwerfenden Eichenwälder, erwecken aber doch den Eindruck, daß sie in den beiden Verbreitungsgebieten wesent-

¹² J. Braun-Blanquet, La chênaie d'Yeuse méditerranéenne (*Quercion ilicis*). Mém. Soc. d'Etudes Sc. Nat. de Nîmes 5, 1936 (147 S., Tafeln).

lich andere Standorte besiedeln. Auf dem Kontinent sind es lichte, trockene Eichenwälder und *Bromus erectus*-Trockenwiesen, seltener auch Kalkfels und Kalkschutt; in Irland haben wir sie nur auf dem nackten Kalkfels des Blackhead getroffen, in der Größe reduziert, aber in guter Vitalität. *Asperula cynanchica* als Gesamtart ist allerdings sehr formenreich. Das hier anzuschließende *Hypericum androsaemum* dagegen besiedelt auch in Irland vorwiegend Gebüsche, kommt aber daneben in zwergigem Wuchs auf dem Felsschutt von Blackhead vor.

Die vorstehenden Beispiele, die noch weiterhin vermehrt werden können, zeigen, daß eine beträchtliche Zahl von Arten in dem westirischen Randgebiet ihres Areals ihre Ansprüche an Klima oder Boden ändern, einzelne im Sinne größerer Euryözie, andere bei Beschränkung auf extreme Standorte. Damit treten sie in andere Vergesellschaftung ein.

Ähnliche Erscheinungen sind auch anderswo zu beobachten, und ich möchte da noch einige Beispiele aus Schweden anschließen, die ich im Sommer 1950 zu beobachten Gelegenheit hatte.

Narthecium ossifragum ist im mittleren Irland überall in Menge auf den Hochmooren verbreitet, in Gesellschaft von *Eriophorum vaginatum*, *Trichophorum caespitosum*, *Oxycoccus quadripetalus*, *Calluna vulgaris* und *Erica tetralix* (z. B. *Narthecium*-Sphagnum papillosum-Gesellschaft im Regenerationskomplex, vgl. H. Osvald⁸, S. 39). In Westirland ist die Art ein sehr häufiges Glied der Sphagnum-Deckenmoore, die im wesentlichen den Hochmooren gleich zu setzen sind.

Mitten durch das südliche Schweden geht die östliche Arealgrenze der Art und hier z. B. im Gebiet von Komosse, fanden wir sie nicht im eigentlichen Hochmoor, sondern in den randlichen Flachmoorbezirken mit *Carex inflata*, *Menyanthes trifoliata* und *Juncus stygius*. Des weiteren fand ich sie in Jämtland am Skudalshöjden bei Storlien, nahe der norwegischen Grenze in ca. 650 m Meereshöhe zusammen mit *Trichophorum caespitosum* einen Rasenfleck bildend, in dem auch *Carex panicea*, *Molinia coerulea*, *Pedicularis Oederi*, *Bartsia alpina*, *Succisa pratensis*, *Tofieldia palustris* und andere Arten von neutrophiler Prägung reichlich eingestreut waren. Das ist ein Beispiel verschiedenartigen Verhaltens einer Art in Irland und Skandinavien. In Westdeutschland scheint

Narthecium nach der Flora von Hegi sowohl in *Erica tetralix*-Sphagnum-Moor als auch in Flachmoorbeständen von *Carex inflata* oder *Carex dioeca* vorzukommen.

Carex pauciflora findet sich im Alpengebiet und im angrenzenden Süddeutschland besonders in Sphagnumbülten, *Trichophorum caespitosum*-Rasen, an den Rändern der Moorschlenken und gilt als eine Charakterart der Hochmoore. Im südlichen und mittleren Schweden meidet sie das eigentliche Hochmoor und ist charakteristisch für gewisse Flachmoorgesellschaften (poor fen) an den Moorbächen, den Moorrändern und im Lagg. In Enafors bei Storlien dagegen fand ich sie wiederum reichlich in Sphagnumbülten des Hochmoors.

Andererseits fällt es aber gerade in dem betrachteten ozeanischen Gebiet von Enafors-Storlien (63° nördl. Breite und \pm 600 bis 700 m ü. M.) auf, wie manche Arten sich in der Ökologie und Soziologie anders verhalten als in den Alpen. So findet sich dort *Pedicularis Oederi* in Menge im Flachmoor (*Trichophorum caespitosum* und *alpinum*, *Carex fusca*, *panicea* u. a., *Molinia coerulea*). In Mitteleuropa kommt die gleiche Art nur in den Alpen, besonders den nördlichen Kalkketten, in der Nähe der Baumgrenze vor (Braun-Blanquet und Rübél geben in der Flora von Graubünden 1800—2375 m an), auf humosen Kalkböden, in frischen, niedrigen Rasen oder zum Teil zusammen mit Spaliersträuchern wie *Dryas octopetala*, *Salix reticulata* und *retusa*.

Saussurea alpina fand sich bei Enafors auch im Flachmoor, an den gleichen Standorten, wie sie oben für *Pedicularis Oederi* angegeben wurden. In Mitteleuropa ist sie ebenfalls auf die Alpen beschränkt, besonders die zentralen Teile, selten unter der Baumgrenze vorkommend und bis 3000 steigend, wobei sie trockene Rasen verschiedener Art bevorzugt, überwiegend auf karbonatfreien, aber nicht stark sauren Böden¹³.

¹³ Anmerkung während des Druckes: In Nordfinnland scheint sie sich wie in Enafors zu verhalten. Mauno J. Kotilainen (Über die Verbreitung der meso-eutrophen Moorpflanzen in Nordfinnland. Ann. Acad. Sc. Fenn. A IV 17, 1951, 162 S., Verbreitungskarten) zählt *Saussurea alpina* zu seinen meso-eutrophen Moorpflanzen. Andererseits kann sie auch in den Alpen ihr Verhalten ändern: im kontinentalen Oberengadin fand ich sie im Sommer 1951, sehr gut fruktifizierend, wiederholt in *Sphagnum fuscum*-Bülten eines Moores bei St. Moritz (1820 m Meereshöhe).

Die Ursachen für ein so verschiedenartiges ökologisches Verhalten mancher Pflanzenarten sind eigentlich noch wenig bekannt. Es würde aber zu weit führen, hier die Möglichkeiten zu erläutern und gegeneinander abzuwägen. Doch seien einige Hinweise gestattet. Faktoren verschiedener Art sind jedenfalls beteiligt. Sie können in der Pflanze selber liegen, indem in den verschiedenen Gebieten andere Rassen, insbesondere andere Ökotypen auftreten. Eine wichtige Rolle spielen die gegenseitigen Konkurrenzverhältnisse der Arten. Auf den unfruchtbaren Kalken des Burren-Districts z. B. werden Arten konkurrenzfähig, die in bezug auf die lokalen Minimumfaktoren anspruchslos sind und sich diesen Verhältnissen anpassen können, die aber unter günstigeren Lebensbedingungen der Konkurrenz anderer Arten nicht gewachsen wären. Des weiteren sind als dritte Gruppe von bestimmenden Ursachen die verschiedenartigen Kombinationen der auf die Pflanzen einwirkenden Faktoren der Außenwelt zu nennen, vor allem des Klimas (z. B. ozeanisch-kontinental, trocken-feucht, spezielle Formen des Mikroklimas) und des Bodens (Azidität, Nährstoffgehalt, physikalische Struktur, Humusart und Humusgehalt u. a. m.).

Für die auffallende Häufung im abweichenden ökologischen Verhalten von Blütenpflanzen im westlichen Irland liegt es nahe, die Besonderheiten des Klimas, seinen hyperozeanischen Charakter als Ursache verantwortlich zu machen, wobei das Klima auch indirekt, z. B. durch Beeinflussung der Bodenbildung, einwirken kann. Diese als Ganzes einleuchtende generelle Feststellung kann aber den einzelnen Fällen nicht genügend Rechnung tragen, da alle die einwirkenden Faktoren sich in unendlich vielen Möglichkeiten kombinieren, auf welche die Pflanze individuell reagiert. Wir gelangen auch zu den Problemen der Ersetzbarkeit ökologischer Faktoren, auf die namentlich E. R ü b e l immer wieder hingewiesen hat¹⁴. Hier liegt ein großes Arbeitsgebiet vor uns, sowohl für beobachtende und messende Forschung, welche die Verbreitungstatsachen und die Standortsverhältnisse genau aufnimmt und über größere Gebiete vergleicht, als auch für experimentelle Ökologie. Oft wird mehr gemutmaßt als untersucht, und Einzelbeobachtungen oder lokale Ergebnisse werden zu sehr verallgemei-

¹⁴ Vgl. z. B. E. R ü b e l, The replaceability of ecological factors and the law of the minimum. *Ecology* 16, 1935 (336—341).

ner. Das erklärt viele widerstreitende Meinungen über das gleiche Objekt. Auch die Zuteilung der Arten zu bestimmten Vegetationsgürteln nur auf Grund der Areale und der vermuteten Schöpfungszentren läßt das teilweise durch Ökotypenbildung bedingte verschiedene ökologische und soziologische Verhalten vieler Arten außer Betracht. Insbesondere ist aber bei der Beurteilung und Wertung des soziologischen Verhaltens der Arten etliche Vorsicht angebracht, namentlich wenn größere Gebiete in Betracht gezogen werden. Die Gesellschaftstreue höheren Grades gilt auch da, wo sie eindeutig festgestellt wird, meist nur für einen beschränkten Raum. Sie kann sich innerhalb der Arealgrenzen der in Frage stehenden Art völlig ändern.