

Die Pflanzenwelt Südosteuropas als Ausdruck der erd — und vegetationsgeschichtlichen Vorgänge*

IVO HORVAT

EINLEIUNG

Der schlechthin als Balkanhalbinsel bezeichnete Raum Südosteuropas weist keinen Halbinselcharakter auf, er stellt dagegen ein mächtiges gegen Südosten gerücktes Festland, das mit dem europäischen Rumpfe verbunden ist. Im Gegensatz zu der Iberischen und Apenninischen Halbinsel, die durch die Pyrenäen, beziehungsweise durch die Alpen vom europäischen Festland abgetrennt sind, verbinden die südosteuropäischen Gebirge den vorgerückten Raum fest mit seinem Hintergrunde. Die prächtigen Dinarischen Ketten im Westen und die grossartigen Rhodopen im Osten schliessen sich am engsten den Alpen und dem Karpatenbogen an und ermöglichten sowohl in der Vergangenheit als in der Gegenwart einen regen Austausch der Floren und Faunen. Aber auch die nördlichen Becken, die paannonische sowie die wallachisch-moldavische Tiefebene, bilden eine natürliche Fortsetzung des mittel- und osteuropäischen Raumes. Die grossen in die Save und in die Donau mündenden Flüsse öffnen natürliche Wege tief in das Innere der Gebirgssysteme, so dass immer Verbindung und Verknüpfung gegen Abtrennung überwiegt und den festländischen Charakter Südosteuropas bedingt hat. Halbinselcharakter weist eigentlich nur die helladische oder griechische Halbinsel auf, alles andere von der Saloniki-Bucht und Korfu nördlich bildet nur den vorgerückten Teil des Festlandes. Das kommt auch im Vegetationsbilde zum vollen Ausdruck.

Südosteuropa schliesst sich aber in seinem südöstlichen Teile eng an Kleinasien an. Man nimmt gewöhnlich die Grenze Europas und Asiens am Bosphorus an, sie verläuft aber — wie schon Grisebach (1884) vermutete, westlicher, ungefähr im breiten Maritza-Tale. Ostthrakien ist geomorphologisch, klimatisch, vegetationskundlich sowie auch politisch schon Asien, eine natürliche Fortsetzung Anatoliens gegen Westen, eine Miniatur von Kleinasien in vieler Hinsicht. Denn die

* Nach einem im Juli 1958 an der Jagiellonischen Universität in Kraków gehaltenen Vortrag.

Abtrennung von Kleinasien ist erdgeschichtlich nicht alt, sie reicht nur bis Pleistozän, als der Zusammenbruch des ägäischen Festlands stattfand und das heutige Ägäische Meer entstand.

Südosteuropa stand aber zu dieser Zeit auch mit der Apenninenhalbinsel in Verbindung, worauf die engen Beziehungen der Floren und Faunen schliessen lassen: *Pinus heldreichii*, *Quercus macedonica*, *Quercus conferta*, *Carpinus orientalis*, *Ostrya carpinifolia*, *Carex laevis*, *Sesleria tenuifolia*, *Linum capitatum*, *Drypis linnaeana* u. v. a. kommen östlich und westlich von der blauen Adria vor.

Die pflanzengeographische Lage Südosteuropas ist so eigenartig, dass man an der ganzen Erdoberfläche wenige Räume mit ähnlichen Eigenschaften finden kann. Es befindet sich nämlich nach J. Braun-Blanquet (1951) im Kreuzungsbereiche von drei grossen Vegetationsregionen der Holarktis und zwar der euro-sibirisch-nordamerikanischen, mediterranen und irano-turanischen Region und trägt an seinen Gipfeln noch die vierte alpin-hochnordische Region. Nach der periphärischen Lage könnte man leicht an eine Verarmung dieser Regionen in Südosteuropa denken. Das ist aber bei weitem nicht der Fall, denn die eurosibirisch-nordamerikanischen, die mediterranen sowie die alpin-hochnordischen Regionen sind eben hier in voller Pracht und Mannigfaltigkeit ausgebildet, sie erreichen eben in Südosteuropa die reichlichste Entwicklung. Man könnte vielleicht nur für die irano-turanische Region sagen, dass sie in unserem Raume eine Verarmung erlitten hat, obzwar sich ihre Einflüsse noch tief im Inneren des Landes spüren lassen.

Alle anderen Regionen weisen eine grosse Mannigfaltigkeit auf und ermöglichen sogar eine weitere Gliederung Südosteuropas in mehrere, gut umgrenzte, historisch und ökologisch bedingte Provinzen auf. So gliedert sich z.B. die erosi-sibirisch-nordamerikanische Region in die westliche, illyrische Provinz im engeren Sinne und die östliche, mösische Provinz. Auch die Mediterranregion weist eine Gliederung in adriatische und ägäische Provinz, die beiden noch in eine submediterrane und eine eumediterrane Unterprovinz einzuteilen sind.

Südosteuropa hat eine ausserordentlich reiche Flora und Vegetation. Hayek (1927—1933) führt in seinem „Prodromus Florae Peninsulae Balcanicae“ 1065 Gattungen mit 6800 Arten und zahlreichen Unterarten und Varietäten der Gefässpflanzen an. Seitdem hat sich diese Artenliste noch ziemlich vergrössert, so dass wir mit einer Zahl von über 7000 Arten rechnen können was mehr als 2/3 der gesamten europäischen Flora übertrifft. Die Eigenart der südosteuropäischen Flora liegt aber nicht nur in der grossen Zahl der Arten, sondern in ihrem relikten Charakter. Es sind viele uralte Typen vertreten, die an eine weite Vergangenheit schliessen lassen oder auf weitentfernte Erdteile hinweisen, z.B. die bekannten balkanischen Gesneriaceen-Gattungen *Ramondia*, *Haberlea* und *Jankaea*, die Cruciferen-Gattung *Degenia*, die Rosacee *Sibiraea*, die Oleaceen *Forsythia* und *Syringa*, zahlreiche Glockenblumengewächse der Gattung *Edraeanthus* u. s. w. Diesem gesellen sich noch viele in Südosteuropa mehr oder weniger verbreitete Bäume und Sträucher, sowie eine grosse Anzahl von Halbsträuchern und Kräutern. Neben

diesem alten, konservativen Endemismus kommt auch der progressive, noch heute tätige Endemismus der Gattungen *Festuca*, *Sesleria*, *Dianthus*, *Thymus* u. v. a. stark zum Ausdruck.

Südosteuropa weist aber eine ebenso reichliche Vegetation auf, in welcher das relikte, endemische Element nicht selten vollkommen zur Vorherrschaft gelangt. In Südosteuropa wurde bisher eine beträchtliche Anzahl neuer dem Mitteleuropa fremder Assoziationen beschrieben, sodass die Zahl der den beiden Erdteilen gemeinsamen Assoziationen wirklich klein ist. Neben einer grossen Anzahl der endemischen Assoziationen, dieser Grundeinheiten der Vegetationskunde, tritt in unserem Vegetationsbilde auch eine grosse Zahl der höheren Einheiten auf, die wir als Verbände, zum Teil sogar als Ordnungen beschrieben haben (Horvat 1930, 1938, 1954, 1958, Horvatić 1934, 1957, 1958). Viele von diesen Vegetationseinheiten haben in unserem Raume sogar ihr Entwicklungs-, Erhaltungs-, oder auch Verbreitungszentrum, womit die südosteuropäische Vegetation grosse Bedeutung für die Vegetation des ganzen europäischen Kontinentes gewinnt.

Mit Recht stellen wir uns die Frage auf, woher diese auffallende Mannigfaltigkeit und dieser grosse Reichtum der südosteuropäischen Flora und Vegetation stammen? Die Antwort ist klar: sie hängen von zwei Gruppen von Faktoren ab, und zwar von den heutigen, äusserst mannigfaltigen Lebensbedingungen und von den erd- und vegetationsgeschichtlichen Vorgängen früherer Perioden ab.

UMWELTFAKTOREN

In einer kleineren Publikation in „Vegetation“ (Horvat 1954) habe ich die mannigfaltigsten Umweltfaktoren, die die Gliederung Südosteuropas bedingen, dargestellt. Seitdem hat sich ein grosses Tatsachenmaterial gesammelt, welches meine diesbezüglichen Ausführungen weitgehend bestätigt hat.

Als die wichtigsten Umweltfaktoren, welche die Gliederung der südosteuropäischen Vegetation bedingen, sind das Relief, das Klima und der Boden zu betrachten.

Geländefaktoren. Von Geländefaktoren spielen eine ausschlaggebende Rolle die Hochgebirgssysteme, die als wichtige klimatische und biogeographische Scheiden wirken, zugleich aber als Wohnstätte einer eigenartigen Hochgebirgsvegetation mitwirken. Es hat insbesondere die südöstliche Streichung der Dinariden eine grosse Rolle bei der Verbreitung und Erhaltung der tertiären Vegetation gespielt. Einen nicht kleineren Einfluss üben die teils ausgefüllten teils überfluteten Becken welche unseren Raum umgrenzen und seinen Klimacharakter bestimmen. Es sind das die warmen, salzreichen südlichen Meere, das Adriatische, Jonische und Ägäische auf der einen Seite und das kalte Schwarze Meer mit seinen eigenartigen Lebensbedingungen auf der anderen Seite. Die das Hochgebirge durchquerenden Flüsse mit ihren grossartigen Kanjons bilden nicht nur natürliche Aus- und Einwanderungswege für die Pflanzenwelt, sondern ermöglichen das Vordringen des See- oder

des Binnenlandsklimas tief in das Innere. Es haben insbesondere die gegen Süden mündenden Flüsse eine grosse pflanzengeographische Bedeutung beim Vordringen südlicher Vegetation in das Innere Südosteuropas gehabt.

Klima. Eine besondere Bedeutung für die Gliederung der Pflanzenwelt Südosteuropas hat auch das Klima. Schon die eigenartige Stellung unseres Raumes in der Luftzirkulation Europas hat einen grossen Einfluss auf die Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse ausgeübt. Südosteuropa steht nämlich im Winter unter dem Einfluss der sibirischen Anticyklone, der eine starke Erniedrigung der Temperatur zur Folge hat, während es im Sommer, dank dem Azorenanticyklone — im Gegensatz zu Osteuropa — ein erfrischendes Klima geniesst.

Bei der geographischen Gliederung der Vegetation haben die Temperaturunterschiede sowie die Menge und die Verteilung der Niederschläge die wichtigste Rolle gespielt. Es bestehen grosse Unterschiede in verschiedenen Gebieten. Die mittlere Januartemperatur an der ägäischen Insel Santorin beträgt z. B. 9—10° und nähert sich der mittleren Jahrestemperatur unseres binnenländischen Raumes, dessen Januartemperaturen aber unter 0° liegen. Gleichzeitig sinken die mittleren Temperaturen des kältesten Monats im Hochgebirge auf — 8° und die Jahrestemperatur fällt auf — 2.7°. Nicht geringer sind die Unterschiede in der Niederschlagsmenge, bei deren Verteilung die Hochgebirgssysteme und die Becken eine grosse Rolle spielen. Im feuchten adriatisch-jonischen Westen bewegt sich die jährliche Niederschlagsmenge von 2500 mm bis 3000 mm und erreicht am Orjen oberhalb Boka Kotorska mit 5317 mm die höchsten Werte im Europa. Die östlich gelegenen Becken bekommen aber zehnmal weniger, sogar nur 400 mm jährlichen Niederschlages, was bei hohen Temperaturen einen grossen Einfluss auf die Vegetation ausübt.

Neben den grossen Unterschieden in der Menge bestehen beträchtliche Unterschiede auch in der jährlichen Verteilung der Niederschläge. Man kann zwei ziemlich scharf getrennte Räume unterscheiden, den binnenländischen Raum hauptsächlich mit Sommerregen und den küstenländischen mit vorwiegenden Winter- oder Äquinoktialregen. Die unter dem Einfluss der grossen Sommerdürre stehenden mediterranen und submediterranen Gebiete zeichnen sich deshalb durch eine kürzere oder längere Unterbrechung der Vegetation aus, welche die Ausbildung der hartlaubigen Vegetation und die Verbreitung der Einjährigen und Halbsträucher begünstigt. Südosteuropa weist aber beträchtliche Unterschiede auch im allgemeinen Charakter des Klimas auf. Die südwestlichen und südlichen Teile geniessen ein ausgesprochen ozeanisches (maritimes) Klima, während sich die nördlichen und östlichen Teile unter dem Einfluss des kontinentalen Klimas befinden. Die durch die mittlere Temperaturschwankung ausgedrückte Kontinentalität des Klimas beträgt z. B. an südlichen Inseln nur 14.3° bis 15°, während sie im östlichen kontinentalen Raume bis 25° steigt. Die Unterschiede in der Kontinentalität des Klimas üben einen grossen Einfluss auf die Vegetation und kommen insbesondere bei der Abgrenzung der immergrünen und laubwerfenden Vegetation zum Ausdruck. Im maritimen kroatischen Westen mit einer Amplitude von 15° bis 18° reicht die immergrüne Vege-

tation mehr als 500 km nördlicher als im ägäischen Osten, welcher schon bei Saloniki eine Amplitude von 23° aufweist.

Bodenverhältnisse. Neben dem Klima und dem Gelände haben die grösste Bedeutung für die Pflanzenwelt Südosteuropas die Bodenverhältnisse, die schon in der verschiedenartigen Verbreitung der wichtigsten Gesteinarten zum Ausdruck gelangen. Was die Verteilung der Gesteine betrifft, bestehen grosse Unterschiede in einzelnen Gebieten. Im Westen und Süden überwiegen die Kalk- und Dolomitgesteine, welche sich bis über 2500 m emporheben und grossartige, stark verkarstete Gebirge aufbauen. Dagegen sind die Silikatgesteine in höheren Stufen des westlichen Teiles eine grosse Seltenheit; sie beansprechen jedoch ein grosses pflanzengeographisches Interesse. Sie sind insbesondere an Vranica Planina in Bosnien ausgebildet und tragen eine extrem azidophile Hochgebirgsvegetation, die eine Verbindung zwischen Alpen, und Karpaten makedonisch-bulgarischen Hochgebirgen vermittelt (Horvat u. Pawlowski 1939).

Im östlichen Teile Südosteuropas, in Bulgarien und Makedonien, nehmen dagegen an der Bildung des grossartigen Rhodopen-Systems die verschiedenartigsten Silikatgesteine teil und tragen in allen Höhenstufen eine eigenartige endemismenreiche Vegetation. Dort sind die Kalksteine viel seltener und hauptsächlich durch den harten Marmor vertreten. Demzufolge ist auch die basophile Vegetation viel spärlicher ausgebildet.

Eine besondere Bedeutung sowohl im Landschafts- als im Vegetationsbilde haben die basischen Serpentinesteine, welche die innere Zone des Dinarischen Hochgebirges bilden und von Westkroatien über Bosnien nach Serbien und Albanien reichen. Die Serpentinvegetation weist ein eigenartiges endemisches Gepräge auf (Novak 1928).

Neben dem Muttergestein, welches insbesondere in höheren Lagen und im stark verkarsteten Küstenland nicht selten vollkommen zur Vorherrschaft gelangt, spielen im Landschaftsbilde sowie im wirtschaftlichen Gepräge des Landes die wichtigste Rolle die nach der geographischen Lage, nach der Meereshöhe und nach dem Muttergestein recht verschiedenartigen Böden. Sie weisen einen unleugbaren zonalen Charakter auf.

Im immergrünen, hartlaubigen Raume der *Quercion ilicis*-Gesellschaften herrschen nach Gračanin (1949) die Roterden vor, sie weisen aber — im Gegensatz zu Westeuropa — eine schwache Verbraunung auf, worauf schon Lüdi (1934) auf der Apenninenhalbinsel hingewiesen hat. Landeinwärts, im Gebiete der submediterranen Wälder des *Ostryo-Carpinion orientalis* sind dagegen die submediterranen Braunerden sehr verbreitet; sie hängen genetisch mit Roterden zusammen und zeigen gleich wie die Vegetation und das Klima einen Übergangscharakter. Hierher gehören wohl auch die von Antipov-Karataev u. Gerasimov (1954) beschriebenen Zimtböden Südbulgariens. Im östlichen Teile schliesst sich an die submediterranen Braunerden eine breite Zone der schwach podsolierten Braunerden (Gajnjača), an welchen die *Quercion confertae*-Gesellschaften und ihre Degra-

dationsstadien stocken während sich im westlichen Teile eine Zone der mässig podsolierten Böden mit Eichen-Hainbuchenwäldern befindet.

Eine besondere Stellung nehmen die im Donaubecken ausgebildeten Tschernosemböden ein, die heutzutage völlig von Kultur eingenommen sind, früher aber eine reichliche Steppenvegetation getragen haben. Ob sie aber als rezente, durch gegenwärtiges Klima bedingte oder nur als relikte Böden einer früheren Epoche zu betrachten sind, bleibt noch zu prüfen.

Die höheren Lagen des binnenländischen Raumes Südosteuropas, die der Buchen-Tannen-Zone angehören, sind grösstenteils von podsolierten Böden eingenommen. In diesem Raume lassen sogar die unentwickelten Böden, z.B. die braunen Mineralkarbonatböden immer eine mehr oder weniger starke Podsolierung erkennen. Die subalpinen Wälder sowie die alpinen Rasengesellschaften stocken dagegen nach Gračanin (1951) an verschiedenartigen subalpinen und alpinen Humusböden, die je nach der Unterlage und nach der Mächtigkeit der Isolierungsschicht verschiedene Versauerung aufweisen.

Neben diesen zonalen Böden spielen eine wichtige Rolle auch die extrazonalen Böden, insbesondere die Rendzina und die Mineralkarbonatböden, die eine eigenartige Vegetation tragen. Viel kleinere Flächen wurden von mineralogenen und organogenen Sumpf- sowie Salzböden eingenommen, die sich durch besondere, grösstenteils endemische Pflanzengesellschaften auszeichnen. Wenn wir noch die Sande, Gerölle und Steinflurböden erwähnen, haben wir die wichtigsten Bodentypen angegeben, die gemeinsam mit Gelände- und Klimafaktoren die bekannte Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen Südosteuropas darbieten.

Alle diese äusserst vielgestaltigen Lebensbedingungen können jedoch die Eigenart der südosteuropäischen Flora und Vegetation nicht erklären, denn über allen schwebt noch die entscheidende Macht der Vergangenheit.

HISTORISCHE FAKTOREN

Vegetationsgeschichtlich bedingte Eigenart südosteuropäischer Vegetation

Über die Wichtigkeit der historischen Faktoren für den Aufbau der südosteuropäischen Vegetation bekommt man die beste Vorstellung beim Vergleiche unserer Pflanzengesellschaften mit entsprechenden mittel- und westeuropäischen.

Im westlichen Teile Südosteuropas, in Nordkroatien und Slovenien nimmt der Eichen-Hainbuchenwald als klimazonale Erscheinung grosse Flächen ein. In der Baumschicht herrschen die Stiel- oder Traubeneiche, Hainbuche, Kirsche, gemeiner Ahorn und Ulme vor, während die Strauchschicht von Haselnus, Spindelbaum, Weissdorn, Rainweide u.a. aufgebaut ist. In der Krautschicht treten zahlreiche aus mittel- und nordeuropäischen Eichen-Hainbuchenwäldern bekannte Arten vor, z.B. *Stellaria holostea*, *Galium silvaticum*, *Circaea lutetiana*, *Brachypodium*

silvaticum, *Asperula odorata*, *Anemone nemorosa*, *Paris quadrifolia*, *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Pulmonaria officinalis*, u.a. Das Gesamtbild ist ganz mitteleuropäisch, sowie auch die Lebensbedingungen ähnlich sind.

Wenn wir aber den kroatischen Eichen-Hainbuchenwald (*Querceto-Carpinetum croaticum*) mit dem mitteleuropäischen (*Querceto-Carpinetum medioeuropaeum*) näher vergleichen, so fällt auf den ersten Blick auf, dass im ersteren neben allen mitteleuropäischen Arten noch ungefähr zwanzig Arten vorkommen, die in dem zweiten fehlen. Es sind z.B. *Epimedium alpinum*, *Erythronium dens canis*, *Lamium orvala*, *Vicia oroboides*, *Eranthis hiemalis*, *Hacquetia epipactis*, *Scilla bifolia*, *Crocus neapolitanus*, *Helleborus atrorubens*, *Knautia drymeia* u.v.a.

Einige von diesen Arten befinden sich auch im podolischen Eichen-Hainbuchenwalde (*Querceto-Carpinetum podolicum*) und verbinden diese beiden Gesellschaften. Die erwähnten Arten des kroatischen Eichen-Hainbuchenwaldes gehören aber nicht etwa zu weit verbreiteten mitteleuropäischen Sippen, sondern zu alten, grösstenteils isolierten Typen, die auf eine weite Vergangenheit unserer Flora schliessen lassen.

Ähnliche Verhältnisse finden wir auch bei dem kroatischen Buchen-Tannenwalde (*Fagetum croaticum*), welcher wohl den artenreichsten europäischen Buchenwald darstellt und eine grosse Anzahl alter, relikter Typen enthält, z.B. *Daphne laureola*, *Ruscus hypoglossum*, *Lamium orvala*, *Omphalodes verna*, *Scopolia carnio-lica*, *Aremonia agrimonioides*, *Calamintha grandiflora*, *Hacquetia epipactis*, *Cypripedium calceolus*, vier *Dentaria*-Arten u.s.w. Auf seiner reichen Artenliste befinden sich ausserdem alle Verbands- und Ordnungscharakterarten, die z.B. im karpatischen Buchenwalde (*Fagetum carpaticum*) vorkommen, aber schon in westeuropäischen Buchenwäldern (*Fagetum boreoatlanticum*) grösstenteils fehlen. Die südosteuropäischen Fagetalia-Wälder enthalten demnach viele bezeichnende Arten tertiärer Verwandtschaft, die das Mitteleuropa nicht mehr erreichen (Horvat 1938, 1950).

Im noch höheren Maasse tritt diese Erscheinung bei den termophilen Eichen- und Kiefernwäldern Südosteuropas zum Vorschein. Während diese Gesellschaften in Mitteleuropa nur äusserst spärlich auftreten und eine artenarme Zusammensetzung aufweisen, erscheinen sie in Südosteuropa in prächtiger Ausbildung. Es sind sogar drei gut ausgeprägte Verbände termophiler Wälder mit vielen Assoziationen vertreten, die eine Anzahl von Bäumen, Sträuchern und Kräutern tertiärer Herkunft enthalten, z.B. *Ostrya carpinifolia*, *Carpinus orientalis*, *Acer monspessulanum*, *Quercus macedonica*, *Fraxinus ornus*, *Petteria ramentacea*, *Colutea arborescens*, *Syringa vulgaris*, *Ruxus sempervirens*, *Forzyshia europea*, *Coronilla emeroides*, *Prunus mahaleb* u. s. w. Südosteuropa ist eigentlich ein Entwicklungs- und Erhaltungszentrum dieser artenreicher Waldgesellschaften, die nach Mitteleuropa nur spärliche Vorposten senden.

Alles übertrifft aber die Felsspaltelvegetation Südosteuropas, die z.B. in den Karpaten, insbesondere aber in der Tatra sehr artenarme und spärliche Gesellschaf-

ten bildet. In Südosteuropa ist die Vegetation der Chasmophyten an Kalk- und Dolomitunterlage durch drei besondere Ordnungen vertreten: *Potentilletalia caulescentis* im binnenländischen Raume, *Asplenetalia glandulosi* im westlichen Küstengebiet und die *Chamaepeucetalia alpini* im ägäischen Raume. Alle diese drei Ordnungen sind durch viele Verbände und eine grosse Anzahl prächtiger Assoziationen vertreten, in deren Zusammensetzung tertiäre Relikte vorherrschen. Es sei auf Ramondien, Haberleen, *Jankaea*, *Primula*, *Saxifraga*, *Potentilla* und *Campanula*-Arten, auf die strauchartigen *Viola košaninii* und *V. delphinanta* sowie auf *Linum arboreum* *Dianthus arboreus* u. s. w. hingewiesen, die in einzelnen Assoziationen oder in Verbänden eine wichtige Rolle spielen. Dazu kommt noch die Felsspaltenvegetation der Serpentin- und anderer Silikatfelsen, die wieder neuen Verbänden angehören (Horvat 1930, Horvatić 1934, Rechinger 1954).

Dieser grosse Reichtum und die grosse Mannigfaltigkeit der südosteuropäischen Vegetation kann nicht durch die gegenwärtigen ökologischen Faktoren erklärt werden, sie stehen vielmehr mit den erd- und vegetationsgeschichtlichen Vorgängen im Zusammenhang.

Geogenetische und kosmische Einwirkungen

Südosteuropa bekam ihren Antlitz und Umriss erst in neueren geologischen Perioden, im Tertiär und Quartär. In älteren Zeiten war das heutige Festland grösstenteils vom Meere bedeckt, aus welchen nur die Rhodopen-Inseln und die Dobrudža-Platte emporreichten. Die in Tiefen des Tethys abgelagerten Kalksedimente wurden erst zur Zeit des alpinen Orogens zu mächtigen bis 3000 m ragenden Ketten emporgehoben. Der Aufhebung der Dinariden haben aber die alten Rhodopen Widerstand geleistet und ihre südöstliche Streichung bedingt, die wie gesagt, später eine ausschlaggebende Rolle bei Erhaltung der tertiären Vegetation abspielt hat.

Der heutige Umriss Südosteuropas bildete sich im grossen und ganzen im Miozän aus, aber das pannonische Becken mit vallahischer Tiefebene haben erst später ihre endgültige Form bekommen. Sie wurden von wiederholten Trans- und Regressionen der Meere begleitet, die auf das Klima und auf die Vegetation einen grossen Einfluss ausgeübt haben. Durch Aufschüttung der Flüsse und insbesondere durch die mächtigen Lössablagerungen erhielt die Donauebene endlich ihre heutige Form. Das Adria-Becken ist ziemlich alt, aber das eigentliche Adriatische Meer, wenigstens sein nördlicher Teil, reicht nicht über das Pleistozän. Neueren Datums ist das Ägäische Meer, welches in Pleistozän, und zwar wohl erst in Würm seine endgültige Form erhielt. Die tektonischen Kräfte wirken aber noch heute: die lebenden Vulkane sowie die steten Erdbeben in unserem Raume sind die besten Zeugen dafür.

Zur Zeit der endgültigen Ausbildung des Umrisses Südosteuropas beginnt aber allem Anschein nach die Annäherung Mitteleuropas dem Nordpole und damit

im Zusammenhang die Abkühlung grosser nördlicher Räume, welche die Ausbildung des mächtigen Inlandeises im Norden sowie der Vergletscherung der mitteleuropäischen Gebirge zur Folge hatten. Während aber die Gletscher die Alpen mit einem mächtigen Eispanzer umrandeten und sogar in den Karpaten ein grosses Ausmass erreicht haben, bildeten sich im südosteuropäischen Raume nur vereinzelte, zum Teil zwar ziemlich grosse, aber doch umgrenzte Gletscher, die kleinere Zirken, Moränen und Karren niedergelassen haben. Einige Gebiete wurden besonders stark vergletschert, so z.B. Orjen, die Prokletien, Šar-Planina-Korab-Massiv und das Rila-Gebirge. Südlich reichten die Gletscher bis Olymp, ihr pflanzengeographischer Einfluss lässt sich aber nur bis zur Perister-Nidže-Linie verfolgen, tiefer im Süden könnten sie nicht mehr einen grösseren Einfluss auf die Vegetation ausüben (Horvat 1953).

Die pleistozäne Vergletscherung Südosteuropas vergleicht J. Cvijić (1924) mit der heutigen in den Alpen, was ziemlich gut mit vegetationskundlichen Verhältnissen im Einklang steht.

Im südlichen Teile Südosteuropas wurden dagegen die Kältezeiten des Pleistozäns durch Regenzeiten, während die interglazialen Wärmezeiten durch Trockenperioden ersetzt wurden. Auch diese Vorgänge haben grossen Einfluss auf die Vegetation ausgeübt und insbesondere die südliche Verbreitung der laubwerfenden Vegetation ermöglicht.

Zusammensetzung und Gliederung der tertiären Vegetation Südosteuropas

Südosteuropa ist ausserordentlich reich an tertiären Ablagerungen vom Eozän bis zum Pliozän. Nicht selten liegen die Schichten verschiedenen Alters und verschiedener Fazies unmittelbar übereinander und wurden sogar bei der Untersuchung nicht immer genug scharf abgegrenzt, so dass ihre Zuteilung unsicher geblieben ist. Der grösste Teil der Reste wurde nach den Blättern bestimmt, während die Früchte und Samen sowie das Pollen nur teilweise berücksichtigt wurden. Darin liegt der Nachteil eines grossen Teiles unseres paleontologischen Materials, welches eine zeitgemässe Bearbeitung zu wünschen übrig lässt.

Die ältesten Ablagerungen stammen aus Südkroatien (Promina-Schichten bei Šibenik) und gehören dem Eozän an. Sie wurden von Ettingshausen (1854) und Visiani (1858) untersucht und haben sehr interessante Ergebnisse ergeben. Viel reichlicher ist jedoch Oligozän vertreten, welches insbesondere im angrenzenden Slovenien bei Zagorje (Sagor), Trbovlje (Trifail) und Socka (Sotzka) verbreitet ist und schon von Unger (1850) und Ettingshausen (1872—1885) bearbeitet wurde. Noch reichlichere Entfaltung weist Miozän auf, welches mit verschiedenen Stufen von I. Mediterran bis Sarmat und Pont vertreten ist. Dem Miozän gehören die klassischen Floren von Radoboj (Unger 1847, 1852) und Podsused (Pilar 1883) in Kroatien, sowie eine Anzahl gut beschriebener Floren in Bosnien und Serbien (Engelhardt 1901, Pantić 1956). Von pliozänen Floren haben grosse Bedeutung die Ablagerungen bei Ivanec, die neuerdings von Špoljarić (1954)

palynologisch und xylotomisch bearbeitet wurden, sowie eine der jüngsten tertiären Floren Südosteuropas aus Podvinj bei Brod, die von Engelhardt (1894) beschrieben wurde. In Serbien wurde aus dieser Zeit Grocka von Pantić (1956) bearbeitet.

Ein besonderes Interesse beansprucht jedoch die von Stojanov u. Stefanov (1929) und von Stefanov u. Jordanov (1935) ausführlich bearbeitete Flora des Sofia-Tales bei Podgumer und Kurilo. Die reichlich, prächtig bearbeitete Sammlung von ungefähr 186 Arten mit einem ausführlichen Vergleiche mit anderen europäischen Floren, sowie mit einer gründlichen pflanzengeographischen und ökologischen Analyse versichert dieser Flora die klassische Stellung unter europäischen tertiären Floren.

Nach erhaltenen Resten in Südosteuropa ist ersichtlich, dass im älteren Tertiär — gleich wie in Mitteleuropa — eine reiche tropisch-subtropische Flora verbreitet war, die sogar bei der Bildung der mächtigen Kohlenablagerungen teilgenommen hat. An ihrer Zusammensetzung haben die immergrünen Elemente der tropischen und subtropischen Verwandtschaft teilgenommen, z.B. *Ficus*, *Cinnamomum*, *Persea*, *Oreodaphne*, *Aralia*, *Sabal*, *Grevillea*, *Magnolia*, *Myrsine* u.v.a. Es waren aber auch einige laubwerfende Gattungen z.B. *Salix*, *Populus*, *Juglans*, *Castanea*, *Platanus* u.a. vertreten (Krištofovič 1946).

Durch die Abkühlung des Klimas im Laufe des Tertiärs starben die tropisch-subtropischen Gattungen aus oder zogen sich in südliche wärmere und feuchtere Gegenden, während die laubwerfenden von Norden und Osten vordringenden arktotertiären Elemente der gemässigten Breiten ihren Platz eingenommen haben. Zu dieser Zeit sind nach Südosteuropa z.B. die Gattungen *Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Betula*, *Zelkova*, *Ulmus*, *Carpinus*, *Ostrya*, *Corylus*, *Castanea*, *Pterocarya*, *Carya*, *Vitis*, *Sassafras*, *Liquidambar* u.v.a. vorgedrungen und haben das alte Waldbild völlig umgeändert. Dieser grosse Vorgang des Zurückziehens der tropisch-subtropischen und des Vordringens des laubwerfenden Elementes vollzog sich aber nicht gleichmässig, sondern wurde beträchtlichen Schwankungen unterworfen, die endlich das Vorherrschen des gemässigten Elementes zur Folge hatten. Im Zusammenhang mit Polwanderung, Gebirgsbildung und Änderung der Land- und Wasserflächen wurden diese Vorgänge von Temperatur- und insbesondere Feuchtigkeitsschwankungen begleitet, die jeweils ein wärmeres oder kälteres sowie trockenes oder feuchteres Klima bedingten. Die Vorgänge der Umwandlung der immergrünen tropisch-subtropischen Vegetation in die laubwerfende arktotertiärer Verwandtschaft haben sich aber in Südosteuropa bedeutend später als in Mitteleuropa abgespielt. Das zeigt zu genüge, dass schon die tertiären Floren geographisch gegliedert waren, eine Tatsache, die schon L. Adamović (1909) angedeutet hat und Stefanov u. Jordanov (1934) sowie Mädler (1939) in ihren Vergleichen vermuten lassen, aber erst Szafer (1946) mit vollem Bewusstsein durchgeführt hat, indem er drei geographisch, genetisch und klimatisch verschiedene Zonen unterschieden und damit den Weg zur endgültigen Umgrenzung der tertiären Provinzen durchbrochen hat.

Vor kurzem versuchte Pantić (1956) in einer interessanten Studie den Entwicklungsgang der tertiären Vegetation Serbiens auf Grund sicher bestimmter Floren zu geben, während Anić (1958) den ganzen westlichen Teil Südosteuropas im gleichen Sinne bearbeitet hat. Wir freuen uns der inhaltsreichen, geologisch sowie paleontologisch begründeten Studie von Anić die wichtigen Ergebnisse entnehmen zu können. Wir haben nach dieser Studie ein Grafikon hergestellt, welches einen guten Einblick in die verwickelten Vorgänge der Vegetationsentwicklung unseres Tertiärs veranschaulichen kann.

Nach Anić (1958) sollte z.B. das Klima des oberen Eozäns tropischwarm und trocken gewesen sein, was nicht nur mit der Vegetation sondern auch mit stratigraphischen Verhältnissen im Einklang steht. Auf dem Grund der Prominenzschichten wurden zahlreiche Nummuliten- und Korallenreste gefunden sowie eine stark verkarstete Oberfläche mit Bauxitlagerstätten, die auf ein Trockenklima schliessen lassen. Im oberen Oligozän ist das Klima schon weniger warm, aber noch immer trocken. Die Meeresnähe sollte auf das Klima bedeutungslos gewesen sein. Ähnliche Verhältnisse walten auch im I. Mediterran, welches im Vegetationsbilde mehr ein oligozänes als miozänes Gepräge trägt. Einen echt miozänen Charakter haben erst die Floren des II. Mediterrans (Helvet und Torton), bei dem die Wärme etwas abnimmt, gleichzeitig aber die Feuchtigkeit steigt, so dass die feuchtigkeitsliebenden Elemente zur Vorherrschaft gelangen. Das steht mit der grossen Meerestransgression am Anfang des II. Mediterrans im Zusammenhang.

Im oberen Miozän (Sarmat) steigt aber infolge einer Regressionsphase wieder die Wärme und besonders die Trockenheit. Das Klima sollte warm-subtropisch sein und ähnelt dem Klima des oberen Oligozäns. Im Radoboj erscheinen wieder die Palmen, zahlreiche Leguminosen, Malpighiaceen u.s.w. mit einer Anzahl der Insekten tropischen Charakters.

Die pontische Stufe stellt wieder eine Transgressionsphase dar, der Übergang ist ziemlich rasch und die xerophilen Elemente verschwinden bald, während die feuchtigkeitsliebenden Arten arktotertiärer Herkunft sowie die Lauraceen zur Vorherrschaft gelangen. Das Klima sollte nach Anić von ostmediterranem Typus sein mit mehreren oder weniger Frosttagen und grösseren Temperaturschwankungen.

Im obersten Pont Nordkroatiens fällt das Ende der Regressionsphase des Pannonischen Sees, das Becken trocknet mehr oder weniger aus, aber die kleineren Teiche und Seen enthalten noch immer Wasser mit einer bunten Waldvegetation. Das Klima wird etwas wärmer, so dass viele wärmeliebende Elemente wieder zur Entwicklung gelangen. Die Floren enthalten sogar einige Pflanzen miozäner Verwandtschaft, aber den Grundstock bilden jedoch die arktotertiären Elemente. Die Vorgänge der Umwandlung der immergrünen tropisch-subtropischen Vegetation in die laubwerfende arktotertiärer Verwandtschaft haben sich demnach in Südosteuropa bedeutend später als in Mitteleuropa abgespielt. Špoljarić (1952) hat durch ausführliche pollenanalytische und anatomische Untersuchungen der Lignite bei Ivanec in Nordkroatien das Vorherrschen der Taxodiaceen bewiesen. Nach

ihrem Aufbau weisen diese dem Pont angehörige Reste den Charakter einer miozänen Flora Mitteleuropas auf.

In Südosteuropa wurden, wie gesagt, mehrere pliozäne Floren beschrieben. Von diesen ist die erwähnte Flora der Lignite von Ivanec am besten bearbeitet, indem sie auch die Resultate der Pollenanalyse und der anatomischen Untersuchung der Holzgewächse berücksichtigt hat. Da sie aber unter ganz eigenartigen Lebensbedingungen in einem feuchten Becken abgelagert wurde, beansprucht sie ein nicht so grosses Interesse wie z.B. die Flora von Podvinj bei Brod oder die Flora des Sofia-Tales. Wir haben deshalb in erster Linie diese zwei Floren berücksichtigt.

Die tertiäre Flora von Podvinj sollte nach stratigraphischer Lage eine der jüngsten von allen pliozänen Floren Südosteuropas zu sein. Sie gehört den obersten pontischen Schichten an und wurde in einer Höhe von 120 m ausgegraben. Es wurden ca 45 Arten entdeckt, die von Engelhardt (1894) eingehend bearbeitet wurden.

Die Analyse, welche schon Engelhardt durchgeführt hat, zeigt, dass in ihrem

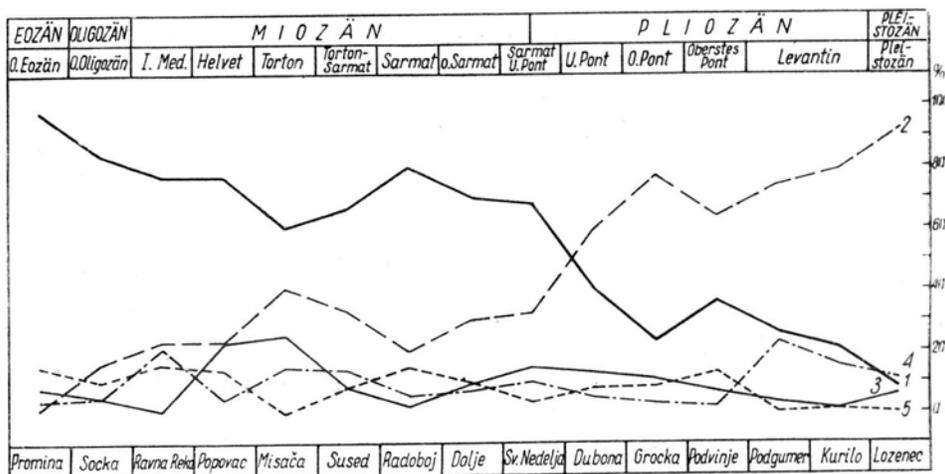


Abb. 1. Entwicklungsgang der tertiären Vegetation, hergestellt nach einer Tabelle von D. Anić (1958) und ergänzt nach Angaben von B. Kitanov (1956) für Bulgarien.

Gesamtanteil (in %) der Elemente: 1 — des tropisch-subtropischen Klimas (einschl. mediterraner Elemente); 2 — des gemässigten Klimas; Gesamtanteil (in %) der: 3 — Lauraceen; 4 — Coniferen; 5 — Leguminosen

Aufbau verschiedenartige Elemente vorherrschten, und zwar nordamerikanische, ostasiatische, kaukasische sowie einheimische, europäische. Es waren sogar Vertreter der tropisch-subtropischen Vegetation vorhanden. Wären die Schichten nicht genau als oberpontisch bestimmt, könnte man an eine ältere, sogar miozäne Flora schliessen, eine Erscheinung die auch für die Kreka-Ablagerungen in Bosnien Katzner (1901) bemerkt hat. Das ist aber wohl im Zusammenhang mit besonders günstigen Lebensbedingungen, in welchen diese Flora abgelagert wurde, zu verstehen, weshalb sie schon damals einen relikten Charakter aufwies. In ihrer Zu-

sammensetzung tritten insbesondere nordamerikanische Elemente zum Vorschein, die in besonders günstigen Verhältnissen des östlichen Teiles Nordamerikas noch heute leben, z.B. *Taxodium distichum* v. *miocenicum*, *Quercus deuterogena* (aff. *Q. montana*), *Ulmus pluvineris* (*U. alata*), *Platanus aceroides*, *Juglans bilinica*, *Liquidambar europaeum*, *Rhamnus eridani*, *Rhus meriana*, *Robinia regeli*. Von vorderasiatischen Arten kamen dagegen vor: *Juglans acuminata*, *Pterocarya denticulata*, *Pterocarya massalongi* und *Zelkova ungeri*.

Die zweite wichtige Fundstelle der pliozänen Flora in Südosteuropa ist die berühmte, von bulgarischen Forschern mustergültig bearbeitete Flora des Sofia-Tales. Sie enthält über 186 Arten, deren pflanzengeographische Gliederung sowie die Beziehungen zu der heutigen Vegetation ihre Bearbeiter schon eingehend dargestellt haben. In der reichen Artenliste dieser Flora befinden sich nämlich die Vertreter einer bunten Vegetation, die verschiedenen Höhenstufen und verschiedenen Pflanzengesellschaften angehörten. Die etwas jüngere bulgarische Flora unterscheidet sich weitgehend von der bei Podvinj in Kroatien und ihre pflanzensoziologische Analyse lässt interessante Schlüsse ziehen. Es fragt sich, warum sich die nicht viel älteren Podvinj-Ablagerungen in Kroatien so sehr von denen aus Kurilo oder Podgumer in Bulgarien unterscheiden? Die Antwort ist leicht: abgesehen von verschiedener geographischer Lage (westlicher bzw. östlicher Teil Südosteuropas), befinden sich beide Ablagerungen in wesentlich verschiedenen Umweltsbedingungen. Podvinj liegt in der Höhe von 120 m, am Rande des anmutigen Hügellandes in der Saveniederung, geschützt vom Norden durch niedrige Berge, noch heute klimatisch begünstigt. Der Sofia-Tal liegt dagegen in der Höhe von 600 m in der Nähe der mächtigsten Gebirgsmassive Südosteuropas und genießt auch heutzutage ein rauhes, kontinentales Klima. Die Lebensbedingungen waren wohl zur Zeit der Ablagerung der Blattreste viel günstiger als heute, aber bei weitem nicht so gut wie im Podvinj. Ausserdem stellt das zusammengebrachte Material dieser Ablagerungen die Reste verschiedener Höhenstufen und verschiedener Pflanzengesellschaften dar, während die Podvinj-Schichten nur einer und zwar der niedrigsten und wärmsten Höhenstufe entsprechen, obzwar sie möglicherweise verschiedenen Gesellschaften angehören.

An der Abb. 1. wurde nach einer Tabelle von Anić (1958) der Entwicklungsgang der tertiären Vegetation im südosteuropäischen Binnenlande dargestellt. Es wurden noch die bei diesem Autor nicht berücksichtigten Sofia-Ablagerungen eingetragen und zwar von Podgumer, Kurilo und Lozenc; diese letzten sollten aber nach Kitanov (1956) schon dem Pleistozän angehören.

Durch zwei Hauptlinien ist das Verhältnis des immergrünen tropisch-subtropischen und des laubwerfenden Elementes dargestellt: man sieht zwei Elemente. Die feineren Linien sollen den gleichzeitigen Anteil der Koniferen, Leguminosen und Lauraceen veranschaulichen. Während die ersten zwei Gruppen in den Trockenperioden vorherrschen, sinken gleichzeitig die feuchtigkeitsliebenden Lauraceen herab, bis sie endlich mit Erniedrigung der Temperatur im Pleistozän vollkommen verschwinden.

Pflanzensoziologische Analyse der pliozänen Vegetation

Für das Verständnis der gegenwärtigen Vegetation Südosteuropas hat die grösste Bedeutung das Pliozän, in welchem die wichtigsten Vegetationseinheiten unserer Waldvegetation schon ihren Umriss bekommen haben. Deshalb werden wir die grösste Aufmerksamkeit diesen Floren widmen und ihre Gliederung nach pflanzensoziologischen Gesichtspunkten versuchen.

Es haben wohl schon mehrere Forscher, vor allem Pilar (1883), Depape (1923), Stojanov u. Stefanov (1929), Mädler (1939), Mägdefrau (1942) u.v.a. die fossilen Floren nach vegetationskundlichen Prinzipien zu gliedern versucht und sprechen nicht nur von verschiedenen Höhenstufen sondern auch von verschiedenen Formationen. So haben auch die erwähnten bulgarischen Forscher eine Gliederung der pliozänen Floren des Sofia-Tales nach Vegetationsstufen durchgeführt und ihre Beziehungen zu der heutigen Vegetation dargestellt. Aber erst Szafer (1946) hat, soweit uns bekannt, bewusst eine Gliederung nach rein pflanzensoziologischen Prinzipien versucht. Er spricht von Vegetationseinheiten von Verbänden, Ordnungen und Klassen der pliozänen Vegetation im Sinne der modernen Pflanzensoziologie, macht aber dabei darauf aufmerksam, dass wir erst nach einer zeitgemässen Bearbeitung der Vegetation der relikten Bezirke Nordamerikas und Ostasiens, wo die pliozänen Floren am besten erhalten sind, eine sichere Grundlage für ihre Gliederung bekommen und sogar die Bahn für eine zeitgemässe tertiäre Pflanzensoziologie eröffnen werden.

Im südosteuropäischen Raume sind viele, an Relikten besonders reiche Gesellschaften erhalten geblieben, die einen interessanten Einblick in die tertiäre Vegetation ermöglichen. Wir glauben deshalb, dass es nicht ohne Interesse sein kann, die pliozänen Floren Südosteuropas einer pflanzensoziologischen Analyse zu unterwerfen und ihre Beziehungen zu der gegenwärtigen Vegetation zu erörtern. Inzwischen hat R. Knapp (1957) eine neue, äusserst interessante Gliederung der rezenten Vegetation der relikten Bezirke Nordamerikas veröffentlicht, die uns weitgehende Vergleiche mit der pliozänen Vegetation unseres Raumes ermöglicht.

Von der gegenwärtigen Vegetation Südosteuropas und von relikten Zentren Nordamerikas ausgehend möchten wir die pliozäne Vegetation Südosteuropas etwa folgenderweise zu gliedern versuchen.

In der pliozänen See- und Teichlandschaft des südosteuropäischen Binnenlandes haben einen verhältnismässig grossen Anteil die Wasser- und Sumpf-Gesellschaften (*Potamion* und *Phragmition*) gehabt, während am Rande üppige Ufer- und Auenwälder grosse Räume eingenommen.

Das wichtigste Material für die Braunkohlenbildung geliefert haben. Sie haben die grössten Verluste nicht nur in ihrem Artbestand erlitten, sondern es sind ganze Gesellschaften völlig verschwunden. Es sind namentlich die Sumpfwälder der *Taxodietea*-Klasse mit ihren nordamerikanischen und ostasiatischen Vertretern, z.B. *Taxodium distichum*, *Sequoia langsdorfii* und *Glypto-*

strobis heterophyllus in Südosteuropa völlig ausgestorben. Dagegen sind Bestandteile der mit den gegenwärtigen, viel artenärmeren Gesellschaften der *Populetalia* verwandter Auenwälder erhalten geblieben, ob zwar sie gegen amerikanische Ordnungen *Ulmeto-Aceretalia saccharini* und *Froaxina-Quercetalia prini* eine starke Verarmung aufweisen.

Als die wichtigsten Bestandteile der pliozänen Auen- und Ufervegetation, die heutzutage in Südosteuropa nur durch die *Populetalia albae* vertreten ist, seien erwähnt: *Salix triandra foss.*, *Salix varians (fragilis)*, *S. (longa) viminalis*, *Populus alba v. pliocenica*, *P. leucophylla*, *P. nigra foss.*, *Alnus incana foss.*, *A. glutinosa foss.*, *Fraxinus oxycarpa*, *Platanus aceroides aff. occidentalis*, *Juglans acuminata*, *Carya serraefolia*, *Pterocarya caucasica foss.*, *P. denticulata*, *Ulmus campestris foss.*, *U. pluvinervia (alata)*, *Zelkova (ungeri) crenata*, *Z. (praelonga) serrata*, *Z. cretica*, *Liquidambar europaeum*, *L. orientalis*, *Gleditschia sp.*, *Rhamnus rössmässleri*, *Berchemia volubilis*, *Ampelopsis sp.*, *Smilax aff. excelsa*.

Die niedrigste, ausserhalb Überschwemmungsbereiches liegende, feuchtwärmste Stufe wurde im westlichen Teile des Pannonischen Beckens in Nordkroatien und Nordbosnien (Podvinj, Kreka), von artenreichen, mesophilen Waldgesellschaften der *Querceto-Fagetea*-Klasse aufgebaut, die dem *Carpinion betuli* und *Fagion silvaticae* gegenwärtiger südosteuropäischer Vegetation entsprachen. Im Aufbau dieser pliozänen Gesellschaften haben neben einer Anzahl noch heute in Südosteuropa lebender Arten der *Fagetalia silvaticae* bzw. *Querceto-Fagetea silvaticae* noch zahlreiche Vertreter der nordamerikanischen und ostasiatischen Wälder teilgenommen, insbesondere die Arten der amerikanischen *Querceto-Fagetea grandifoliae*-Klasse und zwar hauptsächlich der Ordnungen *Liriodendretalia*, *Ulmeto-Aceretalia saccharini* und *Fageto-Magnolietalia grandiflorae*.

Von verbreiteten europäischen Arten haben z.B. *Fagus pliocenica*, *Taxus baccata*, *Abies pectinata*, *Carpinus (grandis) betulus*, *Acer platanoides*, *Acer pseudo-platanus*, *Acer campestre*, *Salix caprea*, *Prunus domestica*, *Ilex aquifolium*, *Daphne aff. mezereum*, *Hedera helix*, *Lonicera xylosteum* u.a. teilgenommen. Daneben waren aber auch zahlreiche südosteuropäische und vorderasiatische Arten vertreten, die noch heute in unseren Gesellschaften vorkommen, z.B. *Fagus orientalis*, *Acer hircanum*, *A. tataricum*, *Castanea sativa*, *Staphylea pinnata*, *S. colchica*, *Aesculus hippocastanum*, *Prunus laurocerasus*, *Daphne aff. laureola*, *Rhododendron ponticum*, *Vaccinium arctostaphylos* u.a. Einige von diesen Arten kommen heute auf dem europäischen Boden nur in dem Strandža-Gebirge vor. Die pliozänen *Fagetalia*-Gesellschaften enthielten aber noch folgende Arten amerikanischer oder ostasiatischer Verwandtschaft: *Cephalotaxus sp.*, *Tsuga europaea*, *Acer dasycarpoides*, *A. rubrum*, *Magnolia acuminata*, *Liriodendron procaccinii*, *Hamamelis latifolia*, *Robinia pseudoacacia*, *Quercus deuterogena (aff. montana)*, *Diospyros brachyse-pala*, *Viburnum cf. prunifolium* u.a.

Die *Fagetalia*-Gesellschaften Südosteuropas weisen im Vergleich mit ähnlichen nordamerikanischen Gesellschaften eine starke Verarmung an Holzgewächsen

auf. Gegen die mitteleuropäischen Gesellschaften zeichnen sie sich insbesondere in ihrer Bodenschicht durch beträchtliche Anzahl südosteuropäischer, z.T. endemischer Arten. Nach ihrer Verwandtschaft und nach ihren Arealen sollen auch diese Arten als Relikte pliozäner Wälder betrachtet werden, obzwar von ihnen bisher keine fossilen Reste vorliegen. Solchen relikten Arten gehören an, um nur einige zu erwähnen, z.B. *Primula vulgaris*, *Ruscus hypoglossum*, *Epimedium alpinum*, *Erythronium dens canis*, *Lamium orvala*, *Vicia oroboides*, *Hacquetia epipactis*, *Omphalodes verna*, *Scopolia carniolica* u.v.a.

Die dritte Gruppe der *Querceto-Fagetea* bilden *Quercetalia pubescentis*, die heutzutage im submediterranen Raume Südosteuropas grosse Flächen einnehmen, aber im fossilen Zustand verhältnismässig wenig auftreten. Ob dabei die ungünstigeren Fossilisationsbedingungen dieser die trockenen Hänge bewohnender Gesellschaften oder ihr spärliches Vorkommen in feuchteren Bedingungen des Pliozäns Südosteuropas ausschlaggebend waren, bleibt noch festzustellen. Als typische Vertreter dieser xerophylen, submediterranen Wälder und Gebüsche Pliozäns sind folgende zu betrachten: *Juniperus oxycedrus foss.*, *Pinus laricio var. pliocenica*, *Quercus cerris foss.*, *Q. crenatifolia (Q. conferta)*, *Q. macedonica foss.*, *Q. siriaca foss.*, *Carpinus orientalis foss.*, *Ostrya carpinifolia foss.*, *Celtis japeti*, *Pyrus aff. amygdaliformis*, *Pyracantha coccinea foss.*, *Mespilus germanica foss.*, *Buxus sempervirens*, *Pistacia terebinthus*, *Rhus cotinus*, *R. coriaria foss.*, *R. meriandi*, *Paliurus aculeatus*, *Acer monspessulanum var. ibericum*, *Fraxinus ornus*, *Viburnum lantana foss.*, *Rosa dumetorum*, *Coriaria lanceolata*, *Sassafras ferrettianum* u.a.

Einige von diesen Arten reichen bis Rumänien und Polen, wo sie noch in Ablagerungen von Borsec, Kroskienko und Czorsztyn gesammelt werden (Pop 1936. Szafer 1946, 1954).

Quercetalia pubescentis Südosteuropas enthalten aber noch eine grosse Anzahl eigenartiger Gewächse, die nach ihrer Verwandtschaft und nach ihren relikten Arealen auf pliozäne oder sogar noch ältere Herkunft schliessen lassen. Trotzdem diese Arten bisher fossil nicht gefunden worden sind, unterliegt es keinem Zweifel, dass sie die wichtigsten Bestandteile der die trockenen Hänge bewohnenden tertiären Wälder gebildet haben. Solche Arten sind z.B.: *Tamus communis*, *Dioscorea balcanica*, *Forsythia europaea*, *Petteria ramentacea*, *Syringa vulgaris*, *Colutea arborescens*, *Coronilla emeroides*, *Podocytisus caramanicus*, *Malus florentina*, *Jasminum fruticosans* u.a.

In pliozänen Ablagerungen des binnenländischen Teiles Südosteuropas erscheinen ziemlich häufig auch immergrüne, xerophile Arten, die der Ordnung *Quercetalia ilicis* anzugliedern sind. Ihre Hauptverbreitung fällt aber in das eigentliche Mittelmeergebiet, wo sie in voller Pracht und im grössten Reichtum auftreten, während sie im Inneren als Relikte einer wärmeren und zugleich trockeneren Zeit aufzufassen sind. Sie haben jedoch im Pliozän im Vegetationsbilde einiger Gegenden einen ziemlich grossen Anteil gehabt.

Als die wichtigsten Bestandteile der hartlaubigen pliozänen Vegetation im

südosteuropäischen Inneren möchten wir folgende Arten betrachten: *Pinus halepensis* foss., *P. maritima* foss., *Cupressus sempervirens* foss., *Juniperus foetidissima* foss., *J. drupacea* foss., *Ephedra* aff. *campylopoda*, *Quercus ilex*, *Q. coccifera*, *Q. aegilops*, *Passania* sp., *Laurus nobilis*, *Arbutus andrachne* foss., *Olea oleastrum*, *Lonicera etrusca*, *Smilax aspera*, *Bumelia* sp., *Osmanthus* sp. u.a.

Wenn man bedenkt, dass auch diese Xerophyten an der nördlichen Grenze und in ungünstigen Fossilisationsbedingungen auftreten, darf man nicht ihren Anteil im Vegetationsbilde unterschätzen. Die pliozänen Funde beweisen, dass im östlichen Teile Südosteuropas (Bulgarien) die *Quercetalia ilicis*-Gesellschaften viel nördlicher reichten als heute, was wohl mit dem damaligen wärmeren Klima und kleinerer Kontinentalität im Zusammenhang stand. Das verhältnismässig spärliche Auftreten dieser Ordnung im binnenländischen Raume Kroatiens und Bosniens steht dagegen wohl mit der orographischen und klimatischen Gliederung des damaligen Südosteuropas im Zusammenhang.

Die oberste Waldstufe im südosteuropäischen Binnenlande wurde von den Nadelwäldern gebildet, weil die wichtigsten waldbildenden Nadelhölzer schon in miozänen Ablagerungen reichlich vertreten waren. Ein Teil von Nadelwäldern gehörte der *Vaccinio-Piceetea*-Klasse an, die heute auf der nördlichen Halbkugel ungeheure Räume einnimmt, ein anderer Teil wurde jedoch von den *Querceto-Fagetea*-Gesellschaften eingenommen. Die pliozänen Nadelwälder Südosteuropas waren viel reicher als die gegenwärtigen und haben sogar drei lebende Relikte alter Verwandtschaft gelassen: Omorika-Fichte (*Picea omorika*), Panzer-Föhre (*Pinus heldreichii*) und Molika-Kiefer (*Pinus Peuce*). Als bezeichnende Bestandteile der *Vaccinio-Piceetea* Südosteuropas möchten wir folgende Arten betrachten: *Picea excelsa* foss., *P. omorika* (*P. omorikoides*), *Pseudotsuga styriaca*, *Tsuga europaea*, *Larix europaea* foss., *Keteleeria* sp., *Pinus cembra* foss., *P. Peuce* foss., *P. heldreichii* foss., *P. silvestris* v. *pliocenica*, *Thuja occidentalis*, *Gaylussacia* aff. *ursina*, *G. brachycera*, *Arctostaphylos uva ursi* foss., *Vaccinium myrtillus* foss., *V. uliginosum*, *V. vitis idaea*, *Rhododendron myrtifolium*, *R. aff. caespitosum*, *Lonicera nigra*, *Salix silesiaca* u.a.

Die gegenwärtigen Nadelwälder Südosteuropas weisen trotz der erwähnten relikten Nadelhölzer doch innige Verwandtschaft mit eurosibirischen Nadelwäldern auf und enthalten in ihrer Strauch- und Krautschicht wenig Eigenartiges. Die Kälteperioden des Pleistozäns haben anscheinend in der obersten sowie in der untersten Waldstufe einen wirksameren Einfluss ausgeübt.

Die Betrachtung der pliozänen Waldvegetation im Lichte zeitgemässer pflanzensoziologischer Untersuchungen hat zum Vorschein gebracht, dass die wichtigsten Klassen und Ordnungen der heutigen Waldvegetation schon damals in Südosteuropa ausgebildet und sogar innerhalb ihrer gegenwärtigen Grenzen verbreitet waren oder etwas nördlicher reichten. Einige Vegetationseinheiten waren dabei unvergleichbar artenreicher als heute (z.B. *Fagetalia*), die anderen anscheinend viel ärmer (z.B. *Alnetalia*), weil ihre Ausbildung erst während pleistozäner Kli-

maverschlechterung erfolgte. In unserem Raume lebte im Pliozän eine Anzahl Holzgewächse, die heute im Mittelmeergebiete, auf den Kanarischen Inseln, am westpontischen Randgebirge, aber insbesondere in Nordamerika und Ostasien zu Hause sind. Im günstigen etwas wärmeren und feuchteren Klima gelangte diese arko-tertiäre Vegetation zur üppigsten Entwicklung. Eine beträchtliche Anzahl von diesen Arten und Gattungen ist in unserem Raume ausgestorben, sie werden aber heutzutage mit bestem Erfolge gezogen. Sie beweisen, dass nicht die gegenwärtigen Lebensbedingungen, sondern die erdgeschichtlichen Geschehnisse für ihr Aussterben verantwortlich gemacht werden sollen. Und das waren eben die Kältezeiten des Pleistozäns.

Pleistozän in Südosteuropa

Es wurde schon dargestellt, dass die Vergletscherung in Südosteuropa ein nicht so grosses Ausmass wie in Mitteleuropa gehabt hat und dass ihre Folgen bei weitem nicht so tiefgreifend waren. Die glaziale Schneegrenze verlief zwar ziemlich niedrig und die Temperaturverhältnisse waren bestimmt viel ungünstiger als die gegenwärtigen, aber die Lebensbedingungen waren doch grundverschieden als in Mittel- und Nordeuropa.

Wenn wir die Vegetationsverhältnisse der Kältezeiten der gut durchforschten benachbarsten Gebiete, z.B. der Ostalpen, des nördlichen Teiles der pannonischen Tiefebene oder der Karpaten mit unseren vergleichen, können wir feststellen, dass in jenen Gebieten der Einfluss der Kälteperioden bedeutend grösser war als in Südosteuropa. Dieselben haben fast eine völlige Vernichtung der pliozänen Vegetation zur Folge gehabt. Schon die erste Vergletscherung am Dunajec hat nach Szafer (1956) eine tiefgreifende Änderung im Vegetationsbilde hervorgerufen und eine grosse Zahl exotischer Arten sowie überhaupt Holzgewächse vernichtet. Die günstigere interglaziale Periode (Tegelen) hat wohl manches verbessert und das Vordringen einiger bezeichneter Arten nach Norden ermöglicht, aber die darauf folgende zweite Vergletscherung führte zu einer völligen Vernichtung der Waldvegetation. Doch schon in mittleren Karpaten herrschte nach Pop (1957) im Würm-Glazial ein *Pinus*-Wald subarktischen Charakters und an günstigen Stellen überdauerte sogar die Fichte die Kältezeiten. Am Balaton war nach Zolyomi (1953) gleichzeitig eine kalte Steppe verbreitet und nur vereinzelte Holzgewächse haben an besonders günstigen Stellen Zuflucht gefunden. Am Ljubljansko Barje (Laibacher Moor) waren dagegen nach Firbas (1923) schon in der zunehmenden Wärmezeit alle pollenanalytisch fassbaren Bäume vorhanden.

Die Angaben über die Lebensbedingungen und die Vegetation des Pleistozäns im südosteuropäischen Raume sind sehr spärlich und stammen grösstenteils aus höheren Lagen von ungefähr 1200 m (Černjavski, 1937, 1943, Gigov 1956). Die pollenanalytischen Untersuchungen der Vlasina- und Tara Planina-Moore

in Serbien haben aber eindeutig gezeigt, 1. dass in Südosteuropa keine waldlose Phase vorhanden war, und 2. dass noch in einer Höhe von 1200 m ein Nadelwald mit vielen eingesprengten Laubhölzern verbreitet war.

Während also in Mitteleuropa zur Kältezeit des Pleistozäns eine waldlose Tundra vorherrschte, bekleidete schon in angrenzenden Gebieten (Mittel- und Südkarpaten) ein subarktischer *Pinus*-Wald die Gebirge. In Südosteuropa war dagegen sogar in einer Höhe von 1200 m eine üppige Waldvegetation mit vielen tertiären Arten verbreitet. In den niedrigen Stufen lebte ein bunter Laubwald, der alle heute lebende Holzgewächse und Sträucher enthielt. Über dessen Zusammensetzung geben uns einen annähernden Einblick die von Kitanov (1956) als altpleistozän bezeichneten Ablagerungen bei Lozenec im Sofia-Tale. In Gegensatz zu artenreichen, eine grosse Anzahl arktotertiärer und mediterraner Arten enthaltenden Kurilo- und Podgumer-Ablagerungen des gleichen Tales, fehlen bei Lozenec sämtliche mediterrane sowie ostasiatische Pflanzen. Merkwürdigerweise fehlen aber auch alle bei Kurilo gefundenen Hochgebirgspflanzen, so dass wir einen mesophilen Bergwald vom mitteleuropäischen Gepräge vor uns haben. In diesem Walde lebten z.B. *Carpinus betulus*, *Quercus sessiliflora foss.*, *Qu. cerris*, *Qu. hartwissiana*, *Castanea vesca*, *Acer pseudoplatanus*, *A. campestre*, *A. tataricum*, *Pirus communis*, *Sorbus aff. aria*, *Ulmus campestris*, *Juglans regia*, *Taxus baccata* u.a. Dabei waren aber noch einige, heute bei uns ausgestorbene Arten z.B. *Tsuga europaea*, *Cydonia oblonga* und *Oreodaphne heeri* anwesend. Bei Lozenec wären auch feuchtigkeitsliebende Wälder mit *Populus*, *Salix* und *Alnus* verbreitet, die einige euxinische Arten enthielten.

Falls sich die Altersbestimmung der Lozenec-Schichten als sicher herausstellt, sollen diese Wälder ein unmittelbares Bindeglied zwischen dem artenreichen tertiären und dem heutigen Eichen-Hainbuchenwalde Südosteuropas darstellen. Diese durch paleontologische und pollenanalytische Untersuchungen festgestellte Tatsache stimmt vollkommen mit älteren pflanzengeographischen Anschauungen überein (vergl. Beck-Mannagetta 1901, Adamović 1909, Košanin 1923, Turrill 1929, Stojanov 1950 u.a.).

Die natürliche Folge dieser eigenartigen Verhältnisse in Südosteuropa war die Erhaltung einer beträchtlicher Anzahl tertiärer Relikte, die in Nord- und Mitteleuropa völlig ausgestorben sind. In Südosteuropa haben sich sogar besondere Erhaltungszentren ausgebildet, die eine grössere Anzahl relikter Arten enthalten.

Die Kältezeiten des Pleistozäns, denen im südlichen Teile Südosteuropas die Regenzeiten entsprachen, haben zwar eine teilweise Vernichtung der tertiären Vegetation, insbesondere ihrer wärmeren Stufen verursacht, viele und beachtenswerte Elemente haben sich aber bis zum heutigen Tage gerettet. Viele pliozäne Pflanzengesellschaften haben einen bedeutenden Verlust an Arten erlebt, aber ihre Eigenart doch aufbewahrt, so dass sie als unmittelbare Nachkommenschaft der tertiären Pflanzenwelt betrachtet werden können.

Die Kältezeiten des Pleistozäns haben aber noch eine wichtige Änderung in unserem Vegetationsbilde bedingt. Durch die Erniedrigung der Temperatur sowie durch die Senkung der Wald- und Krummholzgrenze wurden die Bahnen zum Vordringen einer Anzahl von Pflanzengesellschaften eurosibirischer und nordischer Herkunft in unserem Raum geöffnet. Zu dieser Zeit kam zu einer Einwanderung oder Bereicherung vieler borealen, sowie zur endgültiger Ausbildung der alpin-hochnordischen Gesellschaften (Horvat 1953).

Die schon im Pliozän reichlich vertretene *Vaccinio-Piceetalia*-Gesellschaften haben im Pleistozän manche neue Bestandteile erreicht. Dasselbe ist für die *Alnetalia glutinosae*, *Caricetalia fuscae*, *Sphagnetalia medii* sowie für die *Molinietalia*-Gesellschaften anzunehmen. Zu dieser Zeit fällt aber die endgültige Ausbildung unserer Hochgebirgsvegetation. Der alte, tertiäre Stock hat manchen Verlust erlebt und der neue Zufluss arktisch-alpiner Arten hat die Verhältnisse weitgehend umgeändert. Während aber die Kältezeiten z.B. auf die *Potentilletalia caulescentis* und *Thlaspetalia rotundifolii* hauptsächlich einen negativen Einfluss ausgeübt haben, wurden die *Salicetalia aherbaceae* erst zu dieser Zeit völlig ausgebildet und haben ihre gegenwärtigen Grenzen erreicht. Zwischen diesen zwei Extremen stehen die *Seslerietalia*, *Caricetalia curvulae* und *Arabidetalia coeruleae*, auf die das Pleistozän sowohl negativ als positiv gewirkt hat. Ihre geographische Verbreitung weist eine auffallende Übereinstimmung mit der Südgrenze der grössten Vereisung in Südosteuropa, den weiter südlich gelegenen Olymp ausgenommen. Auf diese Tatsache hat schon Braun-Blanquet (1948) mit vollem Nachdruck hingewiesen und unsere neueren Untersuchungen können das vollständig bestätigen.

Auf Grund aller dieser Ergebnisse können wir annehmen, dass die Eiszeiten auch in der Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Südosteuropas einen grossen Wendepunkt bedeuten, der sich einerseits in der Verarmung an wärmeliebenden tertiären Elementen, andererseits aber in einer Bereicherung an nördlichen Elementen geäusserst hat. Es sind nicht nur viele Arten und Gattungen sondern ganze Pflanzengesellschaften der tertiären Vegetation ausgestorben, aber gleichzeitig wurde unsere Vegetation durch einen kräftigen Zufluss nordischer Arten bereichert. Die Lebensbedingungen des Pleistozäns waren demnach im Südosteuropa grundverschieden von denen in Mitteleuropa, wo eine baumlose Tundra oder kalte Steppe vorherrschte. Im unseren Raume haben zur Kältezeit üppige Wälder gelebt, die zwar manche empfindliche Elemente verloren, ihre Eigenart aber nicht eingebüsst haben.

VEGETATIONSGESCHICHTE DES HOLOZÄNS

Die von Rudolph (1931), Bertsch (1940), Erdtman (1943), Szafer (1946), Firbas (1949), Lüdi (1958) u.v.a. glänzend bearbeitete postglaziale Besiedlung Mittel- und Nordeuropas hat einen klaren Einblick in die verwickelten Vorgänge der grossräumigen Wiederbewaldung dieser waldlosen Gebiete gegeben.

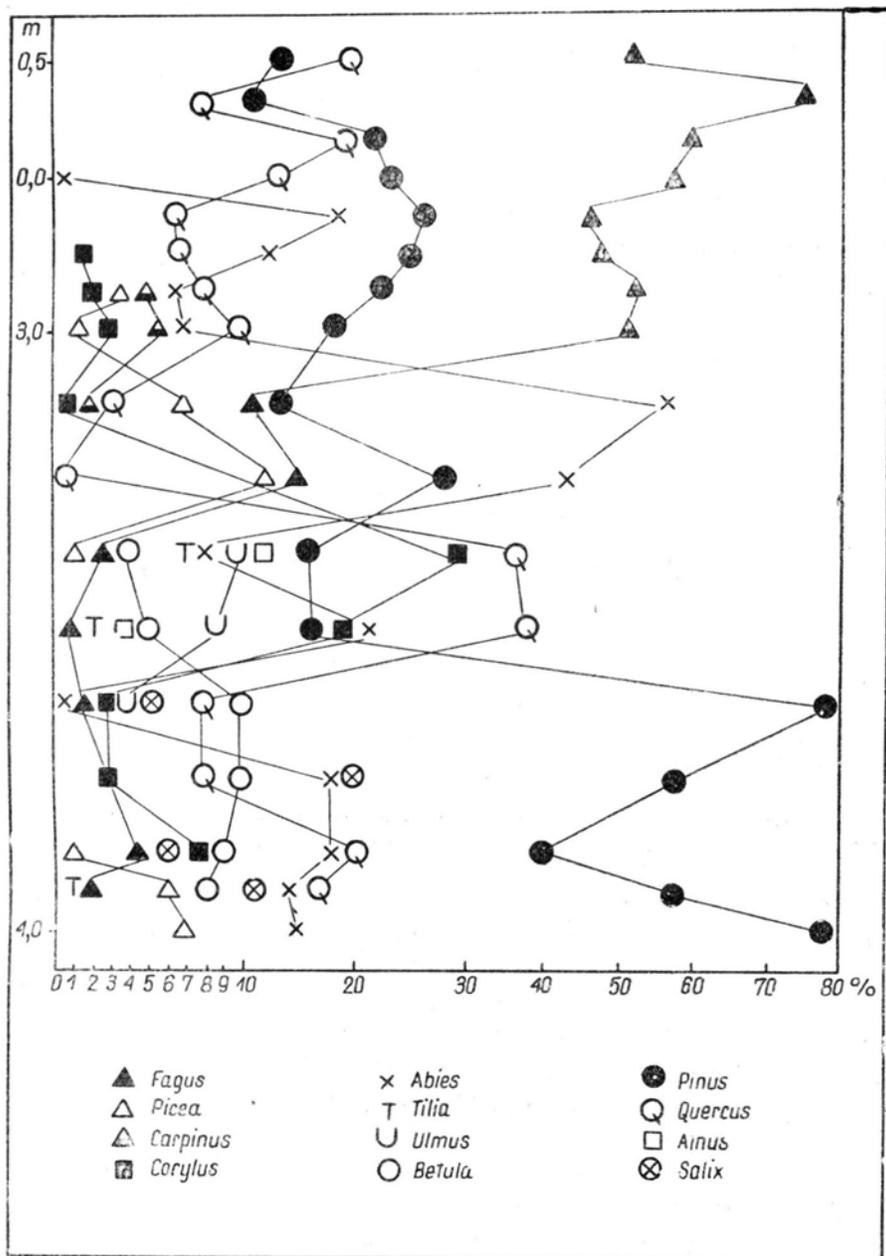


Abb. 2. Postglaziale Entwicklungsgeschichte der Waldvegetation am Vlasina-Moore in Ostserbien, nach Černjowski (1934).

Die holozäne Vegetationsentwicklung in unserem Raume hat dagegen eine andersartige Geschichte: in Südosteuropa handelte sich nämlich nach Černjavski (1937), Gigov (1956) u.a. um keine Neubesiedelung, wenigstens nicht in der Waldstufe, sondern nur um eine Versetzung der Zonengrenzen und Verschiebung der Höhenstufen. Durch pollenanalytische Untersuchungen wurde unzweideutig bewiesen, dass die Waldentwicklung nur eine schrittweise Änderung in Mengenverhältnissen der Arten erhalten hat.

Tabelle 1

Die Waldgliederung im Atlantikum nach Pollenspektren von Gigov (1956) im Vergleich mit der gegenwärtigen Gliederung der Vegetation im binnenländischem Teile Südosteuropas nach Horvat (1950)

	Oštrozub			Zvižda	Vlasina	Željina	Tara	Kopaonik	Stara Planina	
	Šuplji Kamen	Stojimirovo	Selište			Jezero	Crvena bara	Barska Reka	Ponor	Crni Vrh
Höhe ü.M.	600	700	850	1080	1200	1500	1100	1400	1400	1600
<i>Juglans</i>		10			2					
<i>Carylus</i>	20	15			1					
<i>Carpinus</i>	5	15								
<i>Fagus</i>	70	05	20	24	18	13	23		20	10
<i>Pinus</i>			16	16	20	32	13	19	10	17
<i>Abies</i>			40	29	45	32	32	27	()	
<i>Picea</i>			10	22	10	10	20	47	65	70
Gegenwärtige Waldgliederung	<i>Fagetum montanum</i>			<i>Fagetum abietetosum</i>				<i>Piceetum subalpinum</i>		

Pollenanteil (in %) wichtigster bestandsbildender Arten des Atlantikums in Mooren Bosniens und Serbiens nach Gigov (1956) im Vergleich mit entsprechender gegenwärtiger Waldgliederung Serbiens nach Horvat (1950)

Die tiefsten bis Praeboreal reichenden Schichten des Vlasina-Moores sollen uns diesen Vorgang veranschaulichen. Der untersuchte Moor liegt in einer Höhe von 1200 m und entspricht den Waldverhältnissen der heutigen Buchen-Tannenstufe. Pollenspektrum dieses Moores zeigte im Praeboreal folgende Zusammensetzung: *Pinus* 61 $\frac{0}{0}$, *Abies* 18 $\frac{0}{0}$, *Quercus* 14 $\frac{0}{0}$, *Betula* 10 $\frac{0}{0}$, *Picea* 5 $\frac{0}{0}$ und *Fagus* 2 $\frac{0}{0}$. Im Boreal, zu beginnender Wärmezeit, ändert sich das Spektrum folgenderweise: *Quercus* 35 $\frac{0}{0}$, *Corylus* 25 $\frac{0}{0}$, *Pinus* 18 $\frac{0}{0}$, *Abies* 14 $\frac{0}{0}$ u.s.w. Im Atlantikum nähern sich die Verhältnisse schon vollkommen den gegenwärtigen.

Wenn wir die Pollenspektren von einer Anzahl Moore in Bosnien und Serbien vergleichen, die von 850 bis 1600 m liegen, kommen wir zum Ergebnis, dass damals in der heutigen Buchenzone ein Buchenwald mit vereinzelt Eichen und Haselnuss vorherrschte (*Fagetum montanum*), darüber ein Buchen-Tannenwald ohne wärmeliebende Elemente, aber mit etwas Fichte, während in den höchsten Lagen, wie heute, ein reiner subalpiner Buchen- oder Fichtenwald verbreitet war.

Die im Subatlantikum und Subboreal eintretenden Änderungen haben schon viel kleinere Bedeutung und sind z.T. durch den Einfluss des Menschen bedingt.

Einen wichtigen Einfluss auf die Vegetation Südosteuropas hat aber die holozäne Wärmezeit ausgeübt. Durch die Hebung der Wald- und Krummholzgrenze wurde der zusammenhängende Verbreitungsraum der alpinen Vegetation zerstückelt und die Möglichkeit weiterer Ausbreitung der Hochgebirgsvegetation verhindert. In niedrigeren Stufen hat die Erwärmung insbesondere die Moorgesellschaften verdrängt und gleichzeitig die Ausbreitung einer wärmeliebenden Steppenvegetation ermöglicht. Diesem Vordringen der Steppenvegetation hat jedoch die erhaltene Waldvegetation einen starken Widerstand geleistet so dass die Steppen im nördlichen Becken hauptsächlich die Sand- und Lössböden, am Alpenstrand dagegen die eisfrei gewordenen Flächen erobert haben.

DIE BEDEUTUNG SÜDOSTEUROPAS FÜR DIE VEGETATIONSGESCHICHTE MITTEL-UND NORDEUROPAS

In einem inhaltsreichen Buche über die Entwicklung des mitteleuropäischen Waldes hat Bertsch (1940) die Waldgeschichte Mitteleuropas auf Grund der pollenanalytischen Untersuchungen verfolgt. Er nimmt als Ausgangspunkt für die postglaziale Ausbreitung der Fichte und der Buche das berühmte Ljubljansko Barje (Laibacher Moor), welches schon von Firbas (1923) untersucht wurde.

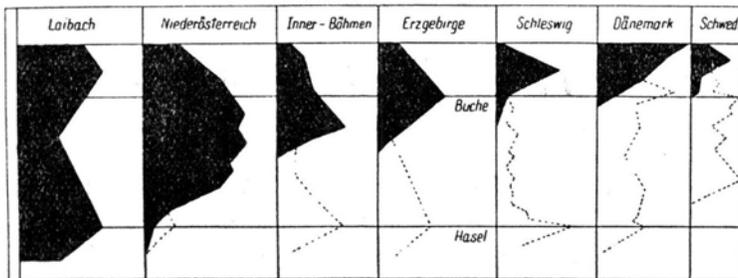


Abb. 3. Vordringen der Fichte und Buche aus südostalpinen Erhaltungszentren nach Mitteleuropa, nach Bertsch (1940)

Von diesem Moor aus verfolgt er die Ausbreitung dieser beiden wichtigen Waldbildner gegen Norden Europas. Wir glauben nicht zu verfehlen, wenn wir die diesbezüglichen Diagramme hier nochmals wiedergeben, weil sie so klar und eindrucksvoll sind, dass sie, was die Waldbildner allein betrifft, keiner Erklärung bedürfen. Wir möchten aber den Buchendiagramm folgend die Wiederbesiedlung des Buchenwaldes vom pflanzensoziologischen Standpunkt an zu belichten versuchen. Das ist umso mehr interessant als in niedrigeren Stufen auch der Eichen-Hainbuchenwald eine ähnliche Ausbreitung gehabt hat.

Schon anfangs wurde darauf hingewiesen, dass die südosteuropäischen Gesellschaften des *Carpinion*- und *Fagion*-Verbandes fast alle Arten entsprechender mittel- und nordeuropäischer Waldgesellschaften enthalten, daneben aber noch eine grosse Anzahl der in Mitteleuropa fehlenden endemischen Arten beherbergen. Diese Arten stellen grösstenteils alte, relikte Elemente der tertiären Floren. Von unserem Raume ausgehend können wir eine rasche Verarmung dieser Elemente gegen Mitteleuropa verfolgen. Eine kleinere Anzahl dringt an geeigneten Stellen noch in den eigentlichen pannonischen Raum, eine kleine Gruppe befindet sich sogar in Podolien, fehlt aber schon im eigentlichen Mitteleuropa vollständig. Die grösste Anzahl dieser Arten hat den tertiären Erhaltungsraum kaum überschritten. Nur die weniger anspruchsvollen Arten sind weit nach Norden vorgedrungen. Wie eine organisierte Armee, sei uns der Vergleich gestattet, haben im zunehmender Wärmezeit die Buchen-Tannenwälder in höheren und die Eichen-Hainbuchenwälder in niedrigeren Stufen das Mitteleuropa erreicht. Bei diesem Vordringen sind aber die empfindlichen, weniger ausbreitungsfähigen Glieder immer hie und da zurückgeblieben. Nur die widerstandsfähigsten Bestandteile mit einer weiteren ökologischen Amplitude haben den mitteleuropäischen Raum wieder erobert. Es sind dies hauptsächlich die Verbands- und Ordnungscharakterarten der *Fagetalia*, die am weitesten gegen Norden vorgedrungen sind. Die wärmeliebenden Gesellschaften der *Quercetalia pubescentis* sind viel südlicher stehen geblieben und haben gegen Mitteleuropa nur verarmte Vorposten gelassen.

Die in Südosteuropa erhaltene, durch die Kältezeiten des Pleistozäns stark dezimierte Vegetation hat also bei der Wiederbesiedlung Mitteleuropas eine grosse Rolle abgespielt.

RÜCKBLICK

Der Entwicklungsgang der südosteuropäischen Vegetation stellt im Zusammenhang mit erd- und vegetationskundlichen Geschehnissen einen verwickelten und grandiosen Vorgang des Werdens und Vergehens dar, welcher selten an der Erdoberfläche seinesgleichen findet. Während nämlich die tertiäre Pflanzenwelt Mitteleuropas sozusagen völlig vernichtet wurde, in Ostasien und in Ostamerika dagegen fast völlig erhalten geblieben ist — steht Südosteuropa in der Mitte — hier verknüpfen sich sowohl die zerstörenden als die erhaltenden Kräfte, und es ist oft schwer zu entscheiden, was geblieben und was neu gebildet wurde. Das Endresultat dieser verwickelten Vorgänge der Vegetationsentwicklung ist:

1. Eine reiche über 7000 Arten enthaltende Flora höherer Pflanzen mit vielen relikten Gattungen, Sektionen und isolierten Arten,
2. Eine eigenartige artenreiche Vegetation mit besonderen endemischen Assoziationen, eigenen Verbänden und Ordnungen, die ihren Anschluss grösstenteils unmittelbar an tertiären Gesellschaften finden.

3. Ein wichtiger Anteil der südosteuropäischen Pflanzenwelt an der grossräumigen postglazialen Besiedelung des waldfreien Mittel- und Nordeuropas.

Wir haben versucht den Entwicklungsgang der südosteuropäischen Pflanzenwelt im Lichte der erd- und vegetationsgeschichtlichen Vorgänge darzustellen. Das Hauptgewicht wurde an die Verbreitung und Ausbildung der Vegetationseinheiten im Sinne der zeitgemässen Pflanzensoziologie gelegt um ihre Beziehungen zu jungtertiären Pflanzengesellschaften zu erklären. Obzwar manche Fragen dieser verwickelten Vegetationsentwicklung klar geworden sind, müssen wir doch gestehen, dass das gesammelte Tatsachmaterial aus unserem Raume noch viel zu wünschen übrig lässt, um ein endgültiges Bild der Entwicklung unserer Pflanzenwelt zu bekommen.

STRESZCZENIE

Europa południowo-wschodnia leży w zakresie krzyżowania się trzech wielkich holarktycznych rejonów (kręgów roślinności) w sensie Braun-Blanqueta, a nadto jeszcze żywi na swych najwyższych wyniesieniach roślinność kręgu alpejsko-arktycznego. Jej świat roślinny odznacza się nie tylko wielkim bogactwem i reliktowym charakterem flory, w skład której wchodzi szereg endemicznych rodzajów, sekcji i izolowanych pod względem systematycznym gatunków, ale także swoistą i niezwykle urozmaiconą roślinnością, która zawiera obok poważnej liczby endemicznych asocjacji także i liczne, temu tylko terenowi właściwe związki, zespoły, a nawet kilka rzędów zespołów. Ta wielka różnorodność południowo-wschodnio-europejskiej roślinności była już przedmiotem klasycznego opracowania przez autorów, takich jak: G. Beck-Mannagetta, L. Adamović, N. Stojanov, Markgraf, Turrill i w. in., a w nowszych czasach była opracowana w duchu szkoły zürichsko-montpellierskiej przez Horvata, Horvatića, Oberdorfera, Ema, Jovanovića, Slarniča i in.; pozostaje ona w ścisłym związku z najwyższą różnorodnością warunków życia, ale w mniejszej mierze także z wydarzeniami w zakresie dziejów ziemi i roślinności, jakie rozegrały się na tym terenie od czasu trzeciorzędu.

Autor daje najpierw krótką analizę warunków życia roślinności południowo-wschodnio-europejskiej, w szczególności czynników orograficznych, klimatycznych i glebowych. Podkreśla jednakże, że najistotniejszą przyczyną swoistego charakteru tej roślinności była historia jej rozwoju, która była zasadniczo odmienna niż w środkowej i północnej Europie. Gdy bowiem roślinność środkowoeuropejska pozostaje pod wpływem niszczącego działania zimnych okresów, które zniszczyły prawie zupełnie roślinność trzeciorzędową, tak że ponowne zajęcie terenu przez roślinność nastąpiło dopiero w ciągu okresu polodowcowego ocieplenia, to roślinność południowo-wschodniej Europy, bardzo wprawdzie zubożała, ale przeciw zachowana, nawiązuje bezpośrednio do roślinności trzeciorzędowej.

By uczynić zrozumiałym to potężne w swym przebiegu zjawisko rozwoju roślinności południowo-wschodnio-europejskiej, autor stara się prześledzić wielkiej wagi wydarzenia, jakie zachodziły w dziejach ziemi i roślinności, od starszego trzeciorzędu aż po dni dzisiejsze.

Badania paleontologiczne doprowadziły do rozpoznania łączności warstw od najstarszego trzeciorzędu po pliocen. Na podstawie znakomitych badań Ettingshausena, Stojanova, Stefanova, Jordanova, Kitanova, Pantića i in. dochodzi autor do wniosku, że szereg współczesnych naszych fotosocjologicznych jednostek, jak np. *Fagetalia*, *Quercetalia pubescentis*, *Quercetalia ilicis*, *Vaccinio-Piceetalia* i in. był wykształcony już w pliocenie. Były one jednak o wiele bogatsze w gatunki; zawierały szereg gatunków rosnących dzisiaj we wschodniej części Ameryki Północnej, w krajach kaukaskich i we wschodniej Azji. Liczne trzeciorzędowe zbiorowiska roślinne, jak i wiele trzeciorzędowych gatunków wyginęło w zimnych okresach plejstocenu. Jednakże, jak wykazały analityczno-pyłkowe badania Firbasa, Černjaskiego, Wodziczki, Gigova i in., roślinność leśna nie została nigdy wyparta z naszego terenu; jeszcze na wysokości 1200 m rozpowszechniony był bogaty las szpilkowy, z licznymi drzewami liściastymi, podczas gdy niższe piętra porośnięte były przez las liściasty bogaty w relikty.

Wielka liczba naszych jednostek fitosocjologicznych zawiera jeszcze i dzisiaj liczne reliktowe rośliny trzeciorzędowe, nawiązując bezpośrednio do plioceńskich fitosocjologicznych jednostek. Natomiast na wykształcenie innych zbiorowisk miały istotny wpływ dopiero zimne okresy plejstocenu.

W końcu podkreśla autor, że południowo-wschodnio-europejska roślinność, która przetrwała, odegrała wielką rolę w potężnym procesie postglacialnego osiedlania się na nowo roślinności na terenie Europy środkowej.

Na tym polega, docenione już przez starych mistrzów geografii roślin, znaczenie świata roślinnego naszego terenu dla ujęcia roślinności całej Europy.

LITERATURVERZEICHNIS

- Adamović L., 1909, Die Vegetationsverhältnisse der Balkanländer, Leipzig.
- Anić D., Karakter flora i klime tercijsara na području FNRJ (Floren-und Klimacharakter während des Tertiärs im jugoslawischen Raume). Manuskript.
- Antipov-Karataev I. N. u. Gerasimov I. P., 1948, Počvite v Blgaria, Sofia-Moskva.
- Beck-Mannagetta G., 1901, Die Vegetationsverhältnisse der illyrischen Länder, Leipzig.
- Bertsch K., 1940, Geschichte des deutschen Waldes, Jena.
- Braun-Blanquet J., 1923, L'origine et le développement des flores dans le Massiv Central de France, Paris-Zürich.
- Braun-Blanquet J., 1948, La végétation alpine des Pyrénées orientales, An. inst. edaf. 9, Barcelona.
- Braun-Blanquet J., 1951, Pflanzensoziologie, Wien.
- Cvijić J., 1924, Geomorfologija, Beograd.
- Černjaski P., 1935, Pollenanalytische Untersuchungen der Gebirgsseen in Jugoslawien, Verh. Int. Ver. Limnol., Beograd.
- Černjaski P., 1937, Pollenanalytische Untersuchungen der Sedimente des Vlasinamoores in Serbien, Beih. Bot. Zentr. 46. B.
- Depape G., 1923, Recherches sur la flore pliocene de la vallée du Rhone, Paris.
- Engelhardt H., 1894, Flora aus den unteren Paludinen-Schichten bei Podvin, Abh. Senck. Naturf. Ges.
- Engelhardt H., 1901, Prilog poznavanju tercijsarne flore najšire okoline Donje Tuzle u Bosni, Glas. zem. muz. 13, Sarajevo.
- Erdtman G. E., 1943, An introduction to Pollen Analysis, Waltham, Mass.

- Ettingshausen C., 1855, Die eozäne Flora des Monte Promina in Dalmatien, Denk. Akad. Wiss. 8, Wien.
- Ettingshausen C., 1858, Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora von Sotzka in Untersteiermark, S-B, Akad. Wiss. 28. Wien.
- Ettingshausen C., 1870, Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora von Radoboj, S.B. Akad. Wiss. 61, Wien.
- Ettingshausen C., 1872, 1877, 1885, Die fossile Flora von Sagor in Krain, Denk. Akad. Wiss. 32, 377, 50. Wien.
- Firbas F., 1923, Pollenanalytische Untersuchungen einiger Moore der Ostalpen, Lotos, Bd. 71, Prag.
- Firbas F., 1949, Waldgeschichte Mitteleuropas, Jena.
- Gigov A., 1955, Analiza polena na nekim tresavama Stare Planine, (Pollen analysis of some peat-masses on the mountain Stara Planina), Arh. biol. nauka 8, Beograd.
- Gigov A., 1956, Dosadašnji nalazi o postglacijalnoj historiji šume Srbije (Bisherige Ergebnisse über die postglaziale Geschichte der Wälder Serbiens), Zbor. Inst. ekol. biogeogr. SAN 7. Beograd.
- Gračanin M., 1949, 1951, Pedologija I-III, Zagreb.
- Grisebach A., 1884, Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung, Leipzig.
- Hayek A., 1927-1933., Prodrum florae Penninsulae Balcanicae, I-III, Berlin.
- Horvat I., 1930, Vegetacijske studije o hrvatskim planinama I (Vegetationsstudien in den kroatischen Alpen), Rad. Jug. akad. 238, Zagreb.
- Horvat I., 1938, Biljnoscijološka istraživanja šuma u Hrvatskoj (Pflanzensoziologische Walduntersuchungen in Kroatien), Glas. šum. pok. 6, Zagreb.
- Horvat I., 1950, Šumske zajednice Jugoslavije (Les associations forestières en Yougoslavie), Zagreb.
- Horvat I., 1953, Prilog poznavanju raširenja nekih planinskih biljaka u Jugoistočnoj Evropi (Ein Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung einiger Hochgebirgspflanzen in Südosteuropa), God. Biol. Inst. 5, Sarajevo.
- Horvat I., 1954, Pflanzengeographische Gliederung Südosteuropas, Vegetatio, 5-6, Den Haag.
- Horvat I., 1958, Sistematski odnosi hrastovih i borovih šuma Jugoistočne Evrope (Wärmeliebende Eichen- und Kiefernwälder Südosteuropas in systematischer Betrachtung), Biol. Glass. 11, Zagreb.
- Horvat I. u Pawlowski B., 1939, Istraživanje vegetacije planine Vranice, Ljet. Jung. akad. 51, Zagreb.
- Horvatić S., 1934, Flora i vegetacija otoka Paga (Die Flora und Vegetation der Quarneroinsel Pag.) Prir. istr. Jug. akad. 19, Zagreb.
- Horvatić S., 1957, Pflanzengeographische Gliederung des Karstes Kroatiens und der angrenzenden Gebiete Jugoslaviens, Acta Bot. Croatica 16, Zagreb.
- Horvatić S., 1957, Geographisch-typologische Gliederung der Niederungs-Wiesen und -Weiden Kroatiens, Angew. Pflanzensoziologie 15, Stolzenau Weser.
- Kitanov B., 1956, Vrhu tipa na pliocenskata i pleistocenskata rastitelnost v Sofijsko i v zrastta na lozencite naslagi (Über den Typ der Pliozän- und Pleistozänvegetation in der Ebene von Sofia und das Alter der Ablagerungen von Lozencec), Izv. bot. inst. 5, Sofia.
- Knapp R., 1937, Über die Gliederung der Vegetation von Nordamerika, Geob. Mitt. 4, Köln.
- Košanin N., 1923, Život tercijarnih biljaka u danasnoj flori, Glas. SAN. 107, Beograd.
- Kryštofovič A., 1946, Evolucija rastitelnog pokrova v geološkom prošlom i ee osnovne faktori (Evolution of the vegetation through the ages), Mater. ist. flori i rastitel. SSSR. 2, Moskva — Leningrad.
- Lüdi W., 1935, Beitrag zur regionalen Vegetationsgliederung der Apenninenhalbinsel, Veröff. Geob. Inst. Rübel 12, Zürich.

- Lüdi W., 1958, Die Pflanzenwelt des Eiszeitalters im nördlichen Vorland der Schweizer Alpen.
Veröff. Geob. Inst. Rübel 27, Zürich.
- Markgraf F., 1932, Pflanzengeographie von Albanien, Biol. Bot. 105, Stuttgart.
- Mägdefrau K., 1942, Paläobiologie der Pflanzen, Jena.
- Mädler K., 1939, Die pliozäne Flora von Frankfurt a/M. Abh. Senck. Naturf. Ges. 446.
- Novak F. A., 1928, Quelques remarques relatives au problème de la végétation sur les terrains serpentiniques, Preslia 6, Praha.
- Pantić N. K., 1956, Biostratigrafija tercijarne flore Srbije (Biostratigraphie des flores tertiaires de Serbie), Geol. an. Balk. pol. 24, Beograd.
- Pevalak I., 1924, Geobotanička i algološka istraživanja cretova u Hrvatskoj i Sloveniji (Geobotanische und algologische Erforschung der Moore in Kroatien und Slovenien), Rad. Jug. akad. 230, Zagreb.
- Pilar D., 1883, Flora fossilis Susedana, Zagreb.
- Pop E., 1936, Flora pliocenica de la Borsec, Cluj.
- Pop E., 1957, Palinologičke isledovanja v Rumunii i ih glavnešie rezultati (Les recherches pollen-analytiques en Roumaine et leurs résultats), Bot. žurn. 42, Moskva-Leningrad.
- Rechinger K. H., fil., 1951, Phytogeographia Aegaea, Denk. Akad. Wiss. 105, Wien.
- Rudolph K., 1931, Grundzüge der nacheiszeitlichen Waldgeschichte Mitteleuropas, Beih. Bot. Zentr. 47 (1930).
- Stefanov B. u. Jordanov D., 1935, Studies upon the pliocene flora of the Pain of Sofia, Zborn. akad. 29, Sofia.
- Stojanov B., Stefanov B., 1929, Beitrag zur Kenntnis der Pliozänflora der Ebene von Sofia, Zbor. Bulg. Geol. Inst. 3, Sofia.
- Stojanov N., 1950, Učebnik po rastitelna geografija, Sofia.
- Szafer W., 1946, Zarys historii rozwoju flory Holarktydy (Outline of development of the Hol-arctic Flora), Roczn. Pol. Tow. Geol., Kraków.
- Szafer W., 1946-1947, Flora plioceńska z Krościenka n/Dunajcem (The Pliocene Flora of Krościenko in Poland), I, II. Pol. Akad. Nauk Wydz. mat.-przyr., Kraków.
- Szafer W., 1954, Plioceneńska flora okolic Czorsztyna i jej stosunek do pleistocenu (Pliocene Flora from the vicinity of Czorsztyn and its relationship to the Pleistocene). Inst. Geol. 11, Warszawa.
- Špoljarič W., 1952, Anatomiska i polenanalitička istraživanja nekih lignita iz sjeverne Hrvatske (Anatomical et pollenanalytic researches of some lignites in Northern Croatia), Jug. Ak. Nauka, Zagreb.
- Tüxen R., 1937, Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitt florist.-sociol. Arbeitsgemein. in Niedersachsen, Heft. 3, Hannover.
- Turrill W. B., 1929, The plant-life of the Balkan-Peninsula, Oxford.
- Unger F., 1850, Die fossile Flora von Sotzka, Denk. Akad. Wiss. 2, Wien.
- Unger F., 1869, Die fossile Flora von Radoboj in ihrer Gesamtheit und ihren Verhältnissen zur Entwicklung der Vegetation in der Tertiärzeit, Denk. Akad. Wiss. 29, Wien.
- Visiani R., 1858, Piante fossili della Dalmazia, Mem. Inst. Ven. 7, Venezia.
- Wodziczko A., 1934, Torfowiska Bara na Zvijezda Planina w Bosni. Acta Soc. Bot. Pol. 11. (Suppl.), Warszawa.
- Wulf E. V., 1944, Istoričeskaja geografija rastenii. Moskva-Leningrad.
- Zolyomi B., 1953, Die Entwicklungsgeschichte der Vegetation Ungarns seit dem letzten Interglazial. Acta Biol. Acad. Scien. Hung. 4, Budapest.