

GEDANKEN ZUR VERBREITUNG VON
SOMMERGRÜNER UND IMMERGRÜNER
VEGETATION

ERICH HÜBL

(Aus dem Botanischen Institut der Hochschule für Bodenkultur in Wien)

Eingegangen am 24. 3. 1969.

Ob das grüne Pflanzeikleid eines bestimmten Gebietes das ganze Jahr über ausdauert, oder ob es in ungünstigen Jahreszeiten größtenteils verschwindet, ist von landschaftsprägender Bedeutung und hat die Kultur der Völker mitbestimmt. Es mag zunächst einfach und selbstverständlich erscheinen die Ursache für den jahreszeitlichen Aspektwechsel im Klima zu sehen. So sehr dies in großen Zügen richtig ist, so schwer durchschaubar sind oft die Zusammenhänge im Einzelnen.

Schon die Frage, ob wir einen Vegetationstyp als immergrün, oder als saisongrün bezeichnen sollen, ist nicht leicht zu entscheiden. Ich möchte daher zunächst ausgehend von der Darstellung Stocker's die einzelnen Vegetationszonen der Erde kurz im Hinblick auf unsere Fragestellung besprechen.

Stocker unterscheidet folgende 12 Vegetationstypen: 1. Äquatorialer Regenwald. 2. Lorbeerwald. 3. Hartlaub. 4. Heide. 5. Tundra. 6. Savanne. 7. Dornbusch. 8. Wüste. 9. Steppe. 10. Laubwald. 11. Nadelwald. 12. Kältewüste. Er spricht von einem extrem humiden Längssektor, der von immergrünen Vegetationstypen beherrscht wird: Äquatorialer Regenwald, Lorbeerwald, Heide, Tundra und Kältewüste. Schon die Zuordnung dieses extrem humiden Sektors in seiner Gesamtheit zur immergrünen Vegetation ist nicht unproblematisch. Selbst wenn die Heide als eigener zonaler natürlicher Vegetationstyp gelten soll, kann doch die Tundra, die ja aus sehr verschiedenartigen Pflanzengesellschaften zusammengesetzt ist, nicht als rein immergrün gelten, da in ihr auch laubabwerfende Sträucher und Zwergsträucher, sowie Hemikryptophyten eine dominierende Rolle spielen können.

In den weniger humiden Zonen wird das Bild immer bunter. Bei deutlichem Wechsel feuchter und trockener oder kühler und warmer Jahreszeiten können sowohl saisongrüne, wie immergrüne Vegetationstypen ausgebildet sein, die freilich bei näherer Betrachtung durchaus in sich nicht einheitlich sein müssen. Die Savanne ist ihrer Physiognomie nach eindeutig saisongrün. Wie C. Troll (1956) betont, kommen in allen Savannenzonen aber auch immergrüne Holzgewächse vor und an den Flüssen ziehen sich immergrüne Galeriewälder hin, die in der Zusammensetzung dem Regenwald nahestehen. Einige typische Savannenbäume haben wasserspeichernde Stämme mit dünner grüner Rinde, sodaß die Möglichkeit der Assimilation auch während der Trockenzeit gegeben scheint. Dieses Verhalten leitet über zu den Sukkulenten, die in ariden Gebieten z. T. eine bedeutende Rolle spielen und die man wohl als immergrün bezeichnen muß. Andererseits nimmt der Anteil der Therophyten in den Trockengebieten zu. Besonders unter extrem ariden Bedingungen wächst ihre Bedeutung, weil sie auch unregelmäßige Niederschläge ausnützen können, während die Sukkulenten an eine gewisse Regelmäßigkeit der Niederschläge gebunden sind. Alle Ausdauernden, sofern sie nicht im Untergrund ständig Wasserreserven erschließen können, sind gezwungen die Transpirationsfläche klein zu halten; Sukkulenz ist dazu nur ein Weg. Abstoßen von Pflanzenteilen ein anderer. Manchmal übernimmt der nichtsukkulente Stamm die Assimilationsfunktion. Auch solche Formen muß man wohl als immergrün betrachten. Typisch für manche semiariden Gebiete sind die Rutensträucher, die eine Zwischenstufe zwischen Immergrünen und Saisongrünen bilden. Bei ihnen ist die Assimilationsfunktion mehr oder weniger auf die Achsen übergegangen, während die Blätter bei Trockenheit abgeworfen werden können. Es ist also gerade für die Trockengebiete oft nicht leicht zu entscheiden, ob man die dortige Vegetation zur immergrünen oder zur saisongrünen rechnen soll.

In den Winterregenbieten der verschiedenen Hartlaubregionen wird die Physiognomie von immergrünen Holzpflanzen bestimmt, daneben spielen aber auch Therophyten und gebietsweise Kryptophyten in Form von frühjahrs- oder herbstblühenden Zwiebel- oder Knollenpflanzen eine oft beträchtliche Rolle.

Die kühl temperierten Gebiete des Laubwaldes und der Steppe kann man eindeutig als sommergrün ansprechen. Dabei ist der saisongrüne Charakter in der Steppe infolge der größeren jahreszeitlichen Extreme stärker ausgeprägt als im Laubwald, in dessen Unterwuchs sogar grün überwintrende Krautige vorherrschen können, ganz abgesehen von Übergangsbereichen zu immergrünen Waldzonen, in denen oft weiträumig immergrüne Sträucher eine Vegetationsschicht unter laubwerfenden Bäumen bilden.

Der im Norden an den Laubwald oder an den Steppengürtel anschließende boreale Nadelwald wird zum größten Teil von immergrünen Koniferen beherrscht. Auch im Unterwuchs treten immergrüne Arten stärker hervor als im Laubwald, was sowohl durch die häufige Dominanz der Moose, wie das Auftreten immergrüner Zwergsträucher verursacht wird. Andererseits sind auch typische Pflanzen der Nadelwaldzone sommergrün, wie z. B. *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum* und verschiedene Stauden. Außerdem durchdringen laubabwerfende Bäume und Sträucher die ganze Zone bis über die Waldgrenze hinaus. Schließlich

kommen auch noch die sommergrünen Lärchenarten vor. Unter den extrem kontinentalen Bedingungen Ostsibiriens bildet *Larix dahurica* sogar den Klimaxwald. Auch in den Zentralalpen ist besonders nahe der Baumgrenze der Lärchenanteil von Natur aus hoch.

Schon dieser flüchtige Überblick zeigt, wie verschieden die Pflanzen auf die Jahreszeiten reagieren können, je nach Lebensform oder systematischer Stellung.

Zur ökologischen Deutung des Wechsels von immer- und saisongrünen Formationen sagt Stocker (1963) folgendes:

»Das von der Natur in erster Linie angestrebte Ziel des dauernd funktionierenden immergrünen Blattes wird da verlassen, wo einerseits intensive Kälte oder Trockenperioden die photosynthetische Tätigkeit unmöglich machen und wo andererseits eine genügend lange günstige Saison die jährlich wiederholte Entwicklung eines materialsparenden leichten Fallaubes erlaubt; das gilt für Laubwald und Savanne. Im Klima des Hartlaubgebietes gibt das Immergrün die Möglichkeit, neben den optimalen Vegetationszeiten im Frühling und Herbst auch die gelegentlich milden Perioden des Winters und feuchten des Sommers zu nutzen. Die Überlegenheit der immergrünen Benadelung des borealen Nadelwaldes mag darauf beruhen, daß hier die einzige Vegetationsperiode des Sommers zu wenig Zeit für die jährliche Neubildung eines Blattwerkes läßt; die Beibehaltung einer immergrünen Dauerbelaubung in der sehr langen und harten Kälte- und Schneeperiode erfordern dann allerdings das sehr materialaufwendige und flächenungünstige System der Benadelung.«

Nach Pisek (1960) haben sowohl die mediterranen, wie die mitteleuropäischen immergrünen Holzpflanzen der Angiospermen und die borealen Nadelhölzer im Durchschnitt einen trägeren Stoffwechsel als die sommergrünen Holzpflanzen der Laubwaldzone. Die Immergrünen müssen ein derberes Laub ausbilden und legen auch mehr Assimilate im Holz an, als die Sommergrünen. Nun ist es eine auffällige Tatsache, daß überall dort, wo im Bereich des Mediterranklimas im Sommer genügend Feuchtigkeit für das Gedeihen der sommergrünen Bäume vorhanden ist, sich diese im Konkurrenzkampf gegen die Immergrünen durchsetzen. Walter (1956) vermutet als Ursache eine Unterlegenheit der Immergrünen in der Stoffproduktion infolge Investition eines hohen Assimilatanteils in unproduktivem Festigungsgewebe.

In der Laubwaldzone kommen Nadelbäume nur auf ungünstigen Sonderstandorten zur Dominanz. Dort, wo sie aufgeförstet wurden, würden sie nach Aufhören des menschlichen Einflusses zweifellos früher oder später wieder durch Laubhölzer zurückgedrängt.

Da die Nadelhölzer wegen ihres primitiven Leitungssystems von vornherein mehr xeromorph gebaut sein müssen als die Laubhölzer und daher mehr Assimilate im Holz und im Festigungsgewebe gebunden sind, sollte man annehmen, daß sie den Angiospermenbäumen in der Stoffproduktion weit unterlegen wären. Dies ist jedoch zumindest nicht generell der Fall. Im Gegenteil produziert die Fichte auf den meisten Buchenstandorten nicht nur mehr Holz, sondern hat dort auch die absolut höhere Stoffproduktion. Die Konkurrenzüberlegenheit der Buche basiert hauptsächlich auf ihrer größeren Schattenfestigkeit. Die höhere Stoffproduktion der Fichte beruht wahrscheinlich darauf, daß sie im relativ milden Laubwald-Klima in der Zeit, wo die Laubbäume kahl stehen, noch einen beträchtlichen Stoffgewinn erzielen kann. Jedenfalls zeigt dieses Beispiel, daß die produktionskräftigere Art nicht immer auch die konkurrenzüberlegene sein muß.

Bei den großräumigen Vegetationsformationen scheint als Regel zu gelten, daß die Vegetationstypen produktionsgünstigerer Klimagebiete auf optimalen Sonderstandorten als azonale Vegetation in das Klimaxgebiet der produktionschwächeren Vegetationstypen vordringen. Umgekehrt stößt die Vegetation aus produktionsungünstigeren Klimagebieten auf ungünstigen Sonderstandorten in die benachbarten produktionsgünstigeren Klimaxgebiete vor.

Die Klimabereiche der laubabwerfenden Gehölze in der kühlgemäßigten Zone scheinen besonders produktionsgünstig zu sein. Das europäische Laubwaldgebiet z. B. entsendet, besonders entlang der Flüsse in alle benachbarten Vegetationsgebiete Ausläufer. Nach süden in die mediterrane Hartlaubregion, nach ostwärts in die Steppen, nach nordwärts und nordostwärts in die boreale Nadelwaldzone.

Wie schon erwähnt durchsetzen Laubhölzer, allerdings nur in wenigen Arten und Gattungen, hauptsächlich an den Gewässern, sogar die gesamte nördliche Nadelwaldzone. Die Konkurrenzüberlegenheit könnte hier, neben der besseren lebensformenmäßigen Anpassung an die Hochwasserbeanspruchung auch durch die zusätzliche Nährstoffzufuhr und die Gewährleistung ständig junger, mineralkräftiger Böden durch die Flußdynamik gegeben sein. Außerhalb des Flußbereichs können Laubhölzer in der Nadelwaldzone als Vorwald auftreten. Auch an solchen Standorten ist ja meist eine vorübergehende Nährstoffmobilisierung gegeben.

Obwohl die Nadelhölzer den Klimaxwald aufbauen, durchsetzen doch Angiospermen nicht nur an den Flüssen, sondern als Sträucher, Zwergsträucher und Kräuter auch im Unterwuchs der Nadelwälder selbst, die gesamte boreale Zone. Dies hängt sicherlich mit der extremen Armut der Koniferen an Lebensformen zusammen. Die ungemein plastischen, in voller Entwicklung befindlichen Angiospermen haben sich durch mannigfaltige Ausbildung verschiedener Lebensformen fast überall auch in die von Koniferen beherrschten Ökosysteme eingeschoben und erfüllen dort wichtige Funktionen im Rahmen der gesamten Biozönosen.

Nach süden zu direkt an die boreale Nadelwaldzone anschließend, klimatisch und floristisch von dieser aber grundverschieden ist das zweite, offenbar klimatisch bedingte große Koniferengebiet der Erde, die pazifische Nadelwaldzone Nordamerikas, die im äußersten Westen des Kontinents die kühl-gemäßigte Zone einnimmt, im Süden an die kalifornischen Hartlaubformationen grenzt und den sonst in gleicher Breite ausgebildeten Fallaubwäldern keinen Raum zu größerer Entfaltung läßt. Die Nadelbäume bilden hier eindeutig die Klimaxvegetation, sind also nicht etwa boden- und feuchtebedingt, wie die gleichfalls ausgedehnten Föhrenbezirke des südöstlichen Nordamerika. Der Schlüssel für das Verständnis liegt im Klima, das heute auf der Erde einzigartig ist (Knap 1965). Es ist charakterisiert durch sehr hohe Niederschläge, zu denen noch häufige Nebel kommen. Das Niederschlagsmaximum fällt in den Winter. Im Sommer treten, von nordwärts nach süden zunehmend, Trockenperioden auf. Die Jahresschwankung der Temperatur ist gering. Der Sommer ist also verhältnismäßig kühl, der Winter mild. Dagegen können die Tagesschwankungen während der sommerlichen Trockenperioden relativ groß sein. Es leuchtet ein, daß ein solches Klima immergrüne Bäume begünstigt, welche die milden Winter ausnützen können und deren derbe Blätter bzw. Nadeln auch Trockenperioden im Sommer gut überstehen können. Ähnliche Klimabedingungen scheinen im Tertiär auf weit größeren

Gebieten der Erde geherrscht zu haben. Denn im Vergleich zur früheren Verbreitung bewohnen die Sequoien, die bezeichnendsten Vertreter der pazifischen Nadelwaldzone heute ein ausgesprochenes Reliktareal.

Typisch für das Verhältnis zwischen Laub- und Nadelbäumen erscheint die Tatsache, daß auch im pazifischen Nadelwaldgebiet Auen- und Quellwälder von laubabwerfenden Angiospermenbäumen beherrscht werden (K n a p p 1965). Sie reichen jedoch bezüglich Höhenwuchs und erreichbarem Alter bei weitem nicht an die Nadelbaumriesen heran.

Daß die Koniferen in der borealen und in der nordwestpazifisch-nordamerikanischen Zone ihre Dominanz gegenüber den Angiospermen behauptet haben, verdanken sie vor allem der Fähigkeit in kühleren Klimaten weitaus mächtigere Baumgestalten zu entwickeln als die Angiospermen. An *Sequoia* etwa kommen kaum andere Bäume sowohl an Höhe, wie an Alter heran. Ähnlicher Höhenwuchs wurde nur von *Eucalyptus* berichtet, der jedoch unter wesentlich wärmeren Bedingungen gedeiht. Auch die Nadelbäume der borealen Zone überragen ihre Angiospermen-Konkurrenten meist ganz beträchtlich. Dazu kommt, daß die Angiospermen unter kühleren Bedingungen als sie in den Laubwaldzonen herrschen, anscheinend nicht mehr imstande sind, Schattholzarten anzubilden. Sie dringen nur mit extremen Lichtholzarten in das Innere der borealen Nadelwaldzone vor.

Die durchschnittlich größere Resistenz der Nadelbäume gegen ungünstige äußere Bindungen entspricht der Regel, daß die Organismen umso genügsamer sind, je einfacher sie organisiert sind. Beim Verhältnis zwischen Koniferen- und Angiospermenbäumen kommt noch die wahrscheinlich polnahe Entstehung der Koniferen hinzu, während die Angiospermen vermutlich tropisch-montaner Herkunft sind (T a k h t a j a n 1959). Gemäß dieser Entstehung liegt das Mannigfaltigkeitszentrum der Angiospermen zweifellos in den Tropen, das der Koniferen in den gemäßigten Breiten. In den Tiefländern der Tropen kommen nur wenige und abgeleitete Koniferenarten vor. Die Baumform ist von allen Lebensformen die umweltempfindlichste. Die Koniferenbäume haben im polnahen Gebiet sowohl den Vorteil der einfacheren Struktur, wie den der älteren Anpassung an kühle Temperaturen. Trotzdem macht die Koniferendominanz in der borealen Zone den Eindruck der Abdrängung in ungünstigere Gebiete. Das Mannigfaltigkeitszentrum und wohl auch das physiologische Optimum, wenn man diesen Begriff E l e n b e r g s auch auf eine so umfangreiche systemat. Gruppe anwenden darf, liegt aber zweifellos in den Gebirgen der warmgemäßigten Zonen, heute hauptsächlich im pazifischen Bereich.

Koniferen konnten sich in nicht geringer Artenzahl auch als Partner sowohl immergrüner, wie sommergrüner Laubbäume halten, in Mittel-Europa etwa *Abies alba* und *Taxus baccata*, dank ihrer Schattenfestigkeit. Europa ist aber durch die hier besonders extreme Wirkung der Eiszeiten auch an nichtborealen Nadelbäumen des tertiären Grundbestandes stärker als andere Gebiete verarmt. In Ostasien ist z. B. nicht nur die Mannigfaltigkeit an angiospermen Holzpflanzen, sondern auch an Koniferen merklich größer. Im Tertiär scheint der Koniferenanteil in weiten Gebieten größer gewesen zu sein als heute, wie schon oben erwähnt. Daß die Nadelhölzer auch mit sommergrünen Formen im heutigen Laubwaldgebiet verbreitet waren, zeigen fossile Funde von *Taxodium*, das heute

im südöstlichen Nordamerika ein Reliktareal bewohnt. Wie Stocker (1963) hervorhebt, können im warmtemperierten Gebiet an der Obergrenze der Lorbeerwälder Koniferen zur Dominanz gelangen und so eine Nadelwaldstufe bilden. In Japan ist über dieser Stufe noch eine Zone sommergrüner Laubbäume ausgebildet (Jimbo 1964, Schwind 1967).

Das Vorherrschen immergrüner Nadelbäume in der borealen Region entspricht der allgemein größeren Kälteresistenz der Koniferen. Eine ökologische Notwendigkeit ist die immergrüne Benadelung sicherlich nicht. Eher scheint der Laubabwurf bei starker Winterkälte analog zu den Laubbäumen, aber der größeren Resistenz entsprechend in den kälteren Bereich verschoben, auch für die Nadelbäume das Günstigere zu sein. Die winterkältesten Gebiete Ostsibiriens werden von Lärchenwäldern bestanden, während die Lärchen-Arten sonst überall nur Sonderstandorte bewohnen oder auch als Pionierhölzer auftreten, selbst in der subalpinen Stufe der Zentralalpen, wo ihr Anteil von Natur aus hoch ist. Dagegen dürfte die immergrüne Benadelung mit der Schattenfestigkeit zusammenhängen. Obwohl die Lärche im Hochgebirge, wie jüngst auch exakte Versuche gezeigt haben (Tranquillini 1969), die immergrünen Nadelbäume an Stoffproduktion übertrifft und gegen die mit ihr gemeinsam vorkommende Zirbe (*Pinus cembra*) vorwüchsig ist, auch die größeren Wuchs-Höhen erreicht, wird sie von dieser bei langer Entwicklung, dank der größeren Schattenfestigkeit und längeren Lebensdauer der Zirbe, doch letzten Endes verdrängt. Ein weiteres Beispiel, daß der Schattenfestigkeit anscheinend im Konkurrenzkampf oft eine höhere Bedeutung zukommt, als der Stoffproduktion. Auch viele schattenfeste Angiospermen sind immer- oder wintergrün. Der Vorteil liegt anscheinend in der gegenüber sommergrüner Formen im Jahresablauf längeren Ausnützbarkeit geringer Lichtmengen.

Was bezüglich des Resistenzverhältnisses bei immergrünen Angiospermen gesagt wurde, zeigen alle bisher bekannten Kälteresistenzmessungen. Auch die härtesten immergrünen Angiospermenblätter erreichen die Frosthärte der Nadeln immergrüner borealer Koniferen nicht. Vor allem großblättrige immergrüne Angiospermen, wie die alpinen *Rhododendron*-Arten, bedürfen bekanntlich des winterlichen Schneeschutzes. Neben der Frosthärte spielt die Frostrocknis eine große Rolle. Selbst ein so genügsamer und kleinblättriger Spalierstrauch wie *Loiseleuria procumbens*, der im Hochgebirge an schneefrei geblasenen Windkanten ausharrt, vertrocknet nach Untersuchungen von Larcher (1957) nur deshalb nicht, weil durch gelegentliches Auftauen eine Wasseraufnahme möglich ist. Interessanterweise zeigt das, im wesentlichen arktische Areal von *Loiseleuria* deutlich ozeanische Züge (Meusel 1943, K 2d).

Für die Immergrünen der Hartlaubregionen bringen sowohl der Hochwinter, wie der Hochsommer relativ ungünstige Lebensbedingungen. Aber auch in den Zeiten, wo das vegetative Wachstum ruht, kann mit Gewinn assimiliert werden, wenn es die äußeren Umstände zulassen. Die Nettoassimilation hört mit der Eisbildung im Gewebe auf, die eumediterrane immergrüne Holzpflanzen schlecht oder nicht vertragen, während in winterkalten Gebieten wachsende noch mehrere bis viele Grade darunter auszuhalten vermögen (Pisek, Larcher, Unterholzner 1967).

Von den im mitteleuropäischen Bereich wild oder kultiviert gedeihenden Immergrünen, scheinen die frostharten Arten den Stoffwechsel bereits vor Eintritt der ungünstigen Bedingungen einzuschränken und sich

während des Winters nicht so leicht zum Öffnen der Stomata verleiten zu lassen, wie die Untersuchungen von Stahl (1894) an *Buxus sempervirens*, *Mahonia aquifolium*, *Taxus baccata*, *Ilex aquifolium* und *Hedera helix* zeigen. Schon am 20. Oktober hatten nur mehr *Hedera* und *Ilex* die Stomata offen. Am 12. Dezember ließ sich nur *Ilex* durch Wärme innerhalb weniger Stunden zum Öffnen bringen. Stahl sah wohl mit Recht einen Zusammenhang zwischen der großen Öffnungsbereitschaft und der geringen Frosthärte von *Ilex*, das in der natürlichen Verbreitung in Mitteleuropa auf die wintermilden Teile beschränkt ist. Auch bei meinen eigenen Untersuchungen über den winterlichen Spaltenzustand an Kräutern und Zwergsträuchern bei Wien (Hübl 1963) ergab sich ein Zusammenhang zwischen winterlicher Bereitschaft zum Öffnen der Stomata und Verbreitung. Die süd-mitteleuropäischen Gebirgspflanzen *Polygala chamaebuxus*, *Globularia cordifolia*, *Cyclamen purpurascens* und *Seligeria varia* sind sehr vorsichtige Winteröffner. Auch *Carex pilosa*, welche die mehr kontinentalen Teile des europäischen Laubwaldgebietes bewohnt ließ sich nicht leicht durch wärmere Temperaturen zu einer Spaltenöffnung verleiten, viel eher dagegen schon *Euphorbia amygdaloides*, die eine deutlich atlantische Ausbreitungstendenz besitzt. Am »unvorsichtigsten« war die submediterranean-atlantische *Daphne laureola*, die bei Wien schon an ihrer nördlichen Verbreitungsgrenze steht. Es können sich anscheinend gerade diejenigen Immergrünen in winterkalten Gebieten am besten behaupten, die sich der Winterruhe der Sommergrünen am meisten nähern. Damit geht aber auch ein etwaiger Assimilationsvorteil weitgehend verloren.

Schon in der Neigung immergrün zu überwintern zeigen sich die pflanzengeographischen Beziehungen. Auf xerothermen Standorten Mitteleuropas kommen meist mehr submediterran- und mehr kontinental verbreitete Arten gemeinsam vor. Während die Submediterranen häufig grün überwintern, wie z. B. *Teucrium montanum*, *Fumana procumbens* und die *Helianthemum*-Arten, ziehen die meisten kontinentalen Florenelemente, wie *Inula germanica*, *Inula oculus christi* oder *Dictamnus albus* im Herbst vollkommen ein. Die meisten mediterranen Holzpflanzen sind wegen ihrer Frostempfindlichkeit eumediterran oder mediterran-oriental verbreitet. Dagegen bestehen bei den Krautigen viele Beziehungen zu meridional-kontinentalen Formenkreisen, was z. B. Engler veranlaßt hat, die Grenzen des Mediterrangebietes weit nach Osten auszudehnen. Sicherlich gibt bei ihnen die beiden Gebieten gemeinsame Sommerwärme und -trockenheit den Ausschlag.

Nach Berg (1958) fehlen den Laubwäldern des fernen Ostens der Sowjetunion die Immergrünen wegen der kalten Winter. Dagegen erlaubt der milde Winter Japans im dortigen Buchenwald einen immergrünen Unterwuchs (Suzuki 1958) in dem Zwergbambus auftritt.

In wintermilden Gebieten ohne Sommertrockenheit vollzieht sich polwärts fortschreitend der Übergang von immergrünen zu sommergrünen Laubwäldern gleitend, wie etwa in Japan, wo als Grenze der vorherrschend immergrünen Wälder eine Temperatur von etwa plus 20° des kältesten Monats gilt (Yoshioka 1963). Unter den extrem ozeanischen Bedingungen der Südhalbkugel hält sich im südlichen Südamerika der immergrüne Wald an der Westküste bis zur Südspitze, stößt also in die kühlgemäßigte Zone vor, ebenso auf Neuseeland, wo überhaupt keine laubabwerfenden Wälder ausgebildet sind.

Für Japan, wo eingehende ökologische Untersuchungen durchgeführt wurden, hat sich bezüglich der Stoffproduktion eine deutliche Überlegenheit der immergrünen Wälder des Südens gegen die sommergrünen des Nordens ergeben (T a d a k i 1965), was nach den klimatischen verhältnissen zu erwarten ist. Die Hartlaubwälder an den Westküsten der Kontinente stellen ja Xeromorphosen der Lorbeerwälder dar. Die geringe Produktivität der Hartlaubwälder wird durch die Anpassung an die Sommerertrockenheit verursacht. Für die hohe Produktivität der warmtemperierten Feuchtwälder ist neben der Möglichkeit zu ganzjährigem Stoffgewinn wahrscheinlich auch der jährliche Laubwechsel, der zumindest bei den japanischen Immergrünen verzuherrschen scheint (K u s u m o t o 1959—61), maßgebend. Fehlende Sommerdürre und jährlicher Blattabwurf (aber nach der vollen Entwicklung der jungen Blätter) erlauben ein wesentlich weniger derbes und materialaufwendiges Blatt, als es bei den Hartlaubigen ausgebildet ist. Bei den xeromorphen Immergrünen, zu denen auch die Koniferen zu rechnen sind, scheint gerade wegen des nötigen hohen Materialaufwandes eine mehrjährige Funktion rationeller zu sein. Die Regel vom relativ trägen Stoffwechsel der immergrünen Holzpflanzen scheint für die warmtemperierten, sommerfeuchten Gebiete nicht oder doch nur abgeschwächt zu gelten. Nach K u s u m o t o erreicht die Photosyntheseaktivität der neuen, voll ausgebildeten Blätter bei den von ihm untersuchten japanischen immergrünen Bäumen im allgemeinen die der Kräuter und der laubwerfenden Bäume.

Nach Walter (1968) ist die immergrüne Vegetation Neuseelands genetisch und nicht klimatisch bedingt, da eingeführte laubwerfende Bäume, wie z. B. *Acer pseudoplatanus* dort üppig gedeihen. Obwohl die Physiognomie einer Vegetation zweifellos von den genetischen Möglichkeiten seiner Flora abhängt, scheint mir in diesem Fall doch das Klima den Ausschlag zu geben, auf Grund folgender Überlegung.

Sowohl im südlichen Südamerika, wie im Südteil von Neuseeland werden die Wälder von derselben Gattung *Nothofagus* beherrscht. *Nothofagus* bildet in Südamerika im wintermilden Küstenstreifen bis zur Südspitze immergrüne, im Gebirge und im Landesinneren sommergrüne Wälder. Es scheint daher wahrscheinlich, daß auf Neuseeland die jahreszeitlichen Unterschiede zu gering sind um bei *Nothofagus* und den meisten anderen Bäumen zur Ausbildung von Fallaubarten zu führen.

Bezüglich des neuseeländischen Klimas schreibt Schweinfurth (1966): »Schließlich ist noch wichtig zu vermerken, daß es eigentlich nie kalte oder warme Perioden von wirklicher Dauer gibt...« Und: »Viele der sogenannten »alpinen« Pflanzen Neuseelands können nicht die Wintertemperaturen von Kew, geschweige denn die kontinental-europäischer Stationen, wie z. B. Berlin, ertragen.« Übrigens fehlen auch der ursprünglichen neuseeländischen Flora laubabwerfende Holzgewächse nicht ganz. Nach Schweinfurth verlieren wenige Arten von *Fuchsia* und von *Hoheria* das Laub. Gerade solche laubwerfende Arten fand derselbe Autor auf einer Paßhöhe Süd-Neuseelands, die im Winter tief verschneit sein soll, gehäuft.

Daß eingeführte sommergrüne Bäume z. T. üppig gedeihen ist insofern nicht verwunderlich, als dies auf Standorten geschieht, die vom Menschen weitgehend gestört worden sind. Nach Schweinfurth ist aber die natürliche Waldvegetation Neuseelands bemerkenswert immun gegen überseeische Eindringlinge geblieben. Ähnliches berichtet Oberdorfer von Chile. In Gebieten, die früher nur Kulturen ohne Pflughau

und ohne Großvieh kannten sind mit der fremden Kultur auch viele fremde Pflanzen eingedrungen, aber nach totaler Veränderung der ursprünglichen Standorte. Dies ist zwar eine sehr auffällige, aber weiter nicht erstaunliche Erscheinung. Auch in Europa, der Wiege der heute erdumspannenden Zivilisation, hat sich ein ähnlicher Vegetations- und Florensaustausch vollzogen, allerdings wesentlich langsamer und daher gemäßiger. Auch hier sind die stabilen Waldgesellschaften fast unberührt von menschlich bedingten Einwanderern geblieben.

Ein ganzer Kontinent mit überwiegend immergrüner Vegetation ist Australien. Nach Walter (1964) und Schmithüsen (1968) treten hier immergrüne Vegetationstypen an Stellen auf, wo man aus klimatischen Gründen einen Trockenlaubfall der Bäume erwarten würde. Beide Forscher halten diese Erscheinung für genetisch bedingt, führen aber gleichzeitig auch laubabwerfende *Eucalyptus* — Wälder an. Nach Walter neigen die afrikanischen Arten der Gattung *Acacia* zur Ausbildung von Falllaub; die australischen bilden meist Phyllodien aus. Da nun aber sowohl für *Eucalyptus* wie für *Acacia* die Fähigkeit zur Bildung laubwerfender Typen erwiesen ist, scheint es doch angebracht auch ökologische Ursachen für das Vorherrschen der immergrünen Typen in Betracht zu ziehen. Eine tatsächliche Lösung des Problems können natürlich nur eingehende und langwierige Untersuchungen bringen. Es sei mir aber gestattet einen Gedanken zu äußern: Da der Aufbau einer neuen Blattmasse in relativ kurzer Zeit einen gewissen Nährstoffgehalt des Bodens voraussetzt, mögen die meist armen Böden Australiens dazu beigetragen haben, daß sich vorwiegend immergrüne Formen entwickelten. Ermöglicht werden solche Formen auch durch das Fehlen großer Pflanzenfresser, wie etwa die afrikanischen Giraffen, die sich in den Trockenzeiten vorwiegend an die Immergrünen halten würden.

Literatur

- Berg, L. S., 1958: Die Geographischen Zonen der Sowjetunion, Bd. I. Leipzig.
- Ellenberg, H., 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. In: H. Walter Einführung in die Phytologie IV/2. Stuttgart.
- Hübl, E., 1963: Vergleichende Beobachtungen des stomatären Verhaltens verschiedener Pflanzen in Trockenrasen und Laubwäldern am Alpenostrand. Österr. Bot. Z. 110, 556—607.
- Jimbô, T., 1964: The Pollen Flora of Japan since Pliocene Time and its Micro-Palaeobotanical Background. The Science Reports of the Tôhoku University. Fourth Series (Biology) 1, 27—41. Sendai, Japan.
- Knapp, R., 1965: Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika. Jena.
- Kusumoto, T., 1959—61: An ecological analysis of the distribution of broad-leaved evergreen trees, based on the dry matter production. Jap. Journal of Bot. 17, 307—331.
- Larcher, W., 1957: Frosttrocknis an der Waldgrenze und in der alpinen Zwergstrauchheide. Veröffentl. Ferdinandeum Innsbruck 37, 49—81.
- Meusel, H., 1943: Vergleichende Arealkunde. Berlin-Zehlendorf.
- Oberdorfer, E., 1960: Pflanzensoziologische Studien in Chile. Weinheim.
- Pisek, A., 1960: Immergrüne Pflanzen (einschließlich Coniferen). W. Ruhland Handbuch der Pflanzenphysiologie V/2. Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- Pisek, A., W. Larcher und R. Unterholzner, 1967: Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. Flora 157 B.
- Schmithüsen, J., 1968: Allgemeine Vegetationsgeographie, 3. Aufl. Berlin.
- Schweinfurth, U., 1966: Neuseeland, Beobachtungen und Studien zur Pflanzengeographie und Ökologie der antipodischen Inselgruppe. Bonner Geogr. Abh. 36.
- Schwind, M., 1967: Das Japanische Inselreich, Bd. 1. Die Naturlandschaft. Berlin.
- Stahl, E., 1894: Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botan. Ztg. 52, 117—145.
- Stocker, O., 1963: Das dreidimensionale Schema der Vegetationsverteilung auf der Erde. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 76, 168—178.
- Suzuki, T., 1963: Die Ergebnisse der palynologischen Untersuchungen in Japan und deren pflanzensoziologische Betrachtung. Jap. Journal of Ecology 13, 73—78.
- Tadaki, Y., 1965: Studies on production structure of forests (VII). The primary production of a young stand of *Castanopsis cuspidata*. Jap. Journal of Ecology 15, 142—147.
- Takhtajan, A., 1959: Die Evolution der Angiospermen. Jena.
- Tranquillini, W. 1969: Neue Untersuchungen über die Winterruhe der Nadelbäume. Vortrag gehalten an der Hochschule für Bodenkultur in Wien.
- Troll, C., 1956: Das Wasser als pflanzengeographischer Faktor. In: W. Ruhland Handbuch der Pflanzenphysiologie III. Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- Walter, H., 1956: Die heutige ökologische Problemstellung und der Wettbewerb zwischen der mediterranen Hartlaubvegetation und den sommergrünen Laubwäldern. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 69, 263—273.
- Walter, H., 1964: Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. I: Die tropischen und subtropischen Zonen. 2. Aufl. Jena.
- Walter, H., 1968: Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. II: Die gemäßigten und arktischen Zonen. Jena.
- Yoshioka, K., 1963: The northern limits of the natural forest of *Shiia sieboldi*. Sci. Rep. Tôhoku Univ., Ser. 4, 29, 327—336.

SADRŽAJ

RAZMATRANJA O RASPROSTRANJENJU LISTOPADNE I ZIMZELENE VEGETACIJE

Erich Hübl

(Botanički institut Visoke škole za kulturu tla u Beču)

Iako je raspored zimzelene i listopadne vegetacije klimatski uvjetovan, ipak su odnosi u pojedinostima često teško uočljivi. Samo u ekstremnim oceanskim uvjetima rasprostranjene su u svim širinama barem pretežno zimzelene (vazdazelene) vegetacijske formacije. U klimi s velikim godišnjim amplitudama mogu u posebnim prilikama prevladavati sad listopadni sad zimzeleni vegetacijski tipovi ili pak nastupaju jedni pored drugih, a mogu doći i zajedno zimzeleni i listopadni životni oblici.

Konifere, kao jednostavnije organizirana skupina biljaka koja je nastala bliže polu, manje su osjetljive na hladnoću nego složenije građene kritosjemenjače, koje su se razvile u tropima. Zahvaljujući većoj otpornosti svojih asimilacijskih organa na hladnoću, konifere su u mogućnosti da još sjevernije od zone listopadnih šuma izgrađuju borealni pojas pretežno zimzelenih (vazdazelenih) šuma. Angiosperme, naprotiv, mogu prodrijeti u polarna područja samo kao niskorastuće vazdazelene biljke.

U vazdazelenih kritosjemenjača listopadnih područja Evrope ograničenje životne aktivnosti čini se povezanim s otpornošću protiv mraza, pa teoretska moguća prednost dulje periode asimilacije nasuprot listopadnim biljkama nije naročito izražena.

Konkurentska prednost veće produkcije listopadnih drveta nasuprot vazdazelenim biljkama tvrdolisnatih područja ne vrijedi u odnosu na vazdazelene biljke vlažnih toplih područja (lovorove šume u širokom smislu).

Pomanjkanje listopadne vegetacije na Novom Zelandu dovodi se u vezu s klimom, dok se za slabiju zastupljenost listopadne vegetacije u Australiji u odnosu prema zimzelenoj mogu prema autoru smatrati odlučnim drugi ekološki faktori.