

Wolkenkratzer-Viertel New Yorks sein (H. BOESCH: Wirtschaftslandschaften der Erde, Zürich 1947). Solche „Wirtschaftslandschaften“ kleiner und kleinster Art sind, ob ihrer Komplexität, allerdings nur schwer, durch immer stärkere Abstraktion und Beschränkung auf charakteristische Merkmale, zu Wirtschaftsgebieten, -räumen, -reichen und -zonen zusammenzufassen. Daß dies leider nicht einfach durch Einpassung in die Klima-, Vegetations- und Landschaftszonen der Erde zu erreichen ist, weiß man seit langem. Denn es ist nun einmal nicht so, daß z. B. gleiches Klima in seinem Bereich auch überall gleiche Wirtschaft entstehen ließe. Außerdem sind im Gegensatz zu diesen „Naturzonen“ die Grenzen der Wirtschaftsräume viel weniger permanent, sie verschieben sich vielmehr relativ kurzfristig mit dem sozialen, kulturellen, zivilisatorischen oder auch nur politischen oder weltanschaulichen Veränderungen und damit verbundenen unterschiedlichen Auffassungen von Staat und Wirtschaft. Man denke nur an die mehrfachen, teils sogar kurzfristigen Wandlungen der Kulturlandschaft im küstennahen Bereich Libyens mit ackerbaulicher Erschließung unter Römern oder Italienern und Rückkehr zur extensiven Weidenutzung, sei es früher oder im heutigen Staate. In gleicher Richtung politischer Begründung liegt die starke Industrialisierung der Sowjetunion, die, wenn auch auf verschiedener weltanschaulicher Grundlagen, im äußerlichen Bild der reinen Zweckbauten einer Europäisierung oder fast noch mehr Amerikanisierung gleichkommt. Die dahinter stehenden unterschiedlichen Wirtschaftsideologien beeinflussen dann auch die Betrachtungs- und Darstellungsweisen des sich mit der Wirtschaft beschäftigenden Zweiges der Geographie. Mit stärkerer Betonung des „Menschen als Gestalter der Erde“ ist die Wirtschaftsgeographie bereits für viele Amerikaner ein Teil der Sozialwissenschaften. In noch verstärktem Maße gilt das dort, wo bewußt einseitig „die Gesetzmäßigkeiten der gesellschaftlich ökonomischen Prozesse“ den Ausgangspunkt für die Betrachtung und Erforschung der geographischen Verteilung der Wirtschaft „in ihrem der jeweiligen Produktionsweise entsprechenden spezifischen Inhalt und ihren charakteristischen Erscheinungsformen bestimmen“ (H. SANKE in: Politische und ökonomische Geographie. 2. Aufl. Berlin 1958, S. 553, s. Bespr. von E. OTREMBIA in Erdk. Bd. XIII, 1959 S. 234—36).

Da aber ohne Frage auch die Wirtschaft eigenen Gesetzen folgt, so müssen vorwiegend wirtschaftliche Kriterien für die Klassifizierung und Begrenzung Verwendung finden, wenn auch immer in bezug auf die natur- wie kulturgeographischen Gegebenheiten und in ihrem Rahmen. Ausgehend von Wirtschaftstypen und fortschreitend bis zu Wirtschaftsformationen ist es das Ziel, die Ganzheit der wirtschaftlichen Wirklichkeit aus den Charakteristika von Landwirtschaft, Industrie, Handel, Verkehr und nicht zuletzt des damit verbundenen Sozialgefüges zu erfassen. E. HAHNS Wirtschaftsformen, L. WAIBELS Wirtschaftsformationen oder die Major Agricultural Regions of the Earth von DERWENT WHITTLESEY³⁴⁾ können dafür Hinweise geben, wenn sie auch wesentlichster Ergänzung in be-

zug auf die nichtlandwirtschaftlichen Typen, insbesondere der Industrie bedürfen (J. O. M. BROEK³⁵⁾). Für letzteres haben vor einiger Zeit W. GERLING und A. KOLB Ausführungen gemacht³⁶⁾.

Sehr instruktive Versuche, Wirtschaftsgebiete herauszuschälen und abzugrenzen, finden sich in: Essays on Geography and Economic Development, Hrsg. von NORTON GINSBURG (Univ. of Chicago, Dept. of Geogr. Research Paper 62, 1960) z. B. bei B. J. L. BERRI. An Inductive Approach to Regionalization of Economic Development, worin Verkehr, Energieverbrauch, ha- Erträge, Volkseinkommen, Außenhandel und Bevölkerung nach Dichte, Wachstum, Geburten- und Sterberaten zur Bestimmung von Wirtschaftsräumen oder Einordnung von Staaten nach ihrer Wirtschaftsintensität Verwendung finden.

Es ist allerdings viel leichter, zu fordern, die wirtschaftliche Wirklichkeit in ihrer Ganzheit zu erfassen, als es durchzuführen, handele es sich auch nur darum, die räumliche Einheit von Landwirtschaft und Industrie einwandfrei zu konzipieren. Noch ist es daher kaum gelungen, durch die wirtschaftliche Tätigkeit bestimmte räumliche Einheiten allgemein gültig faßbar zu machen. Doch ist dies sicher kein Grund dafür, das als richtig erkannte Ziel nicht auch weiterhin mit Eifer zu verfolgen. Volle und reale Synthese jedoch ist sicher Sache der Wirtschaftslandschaft und nur dort möglich. Aber auch in der allgemeinen Wirtschaftsgeographie sind die bereits weitgehend beherrschten Vorstufen der erstrebten umfassenden Typologie, in Form der vergleichenden Behandlung einzelner Teile der Wirtschaft unter räumlichem Aspekt, Ausweis genug für Sinn und Wert wirtschaftsgeographischer Forschung und Darstellung.

DIE SÜDHÄMISPHÄRISCHEN CONIFEREN ALS GENETISCHES, GEOGRAPHISCHES UND ÖKOLOGISCHES FLORENELEMENT

Mit einer Abbildung

FRIDO BADER

Summary: The conifers of the southern hemisphere as a genetical, geographical and ecological element of its flora. The paper investigates the areas of the southern-hemisphere conifer species which, since the Tertiary, have almost exclusively suffered a shrinkage. In contrast to their relations in the northern hemisphere, these southern-hemisphere species have not succeeded in adapting themselves to climates with cold winters. A pronounced area, where they are preserved, is found in the islands between New Zealand and New Guinea, which in the Tertiary were linked with the New World via Antarctica. Genetically the southern-hemisphere conifers can thus be called a Pacific-Antarctic element. The present areas of

³⁵⁾ BROEK, JAN, O. M.: Discours on Economic Geography, Geogr. Rev. 31, 1941, S. 664.

³⁶⁾ A. KOLB, Aufgaben und System der Industriegeographie, Landschaft und Land, Obst-Festschrift, Hannover 1951. — W. GERLING, Grundsätze und Wege industriegeographischer Forschung in Festschrift Theodor Kraus, S. 29—44, Bad Godesberg 1959 (der gleiche Beitrag erschien auch in Berichten zur Deutschen Landeskunde Bd. 23, 1959).

³⁴⁾ Annals Assoc. Americ. Geographers 1936.

occurrence may be traced back to a circum-Antarctic-pantropic-montane area which, however, is fully occupied only by *Podocarpus*; the other species occur merely in parts of this major area. Ecologically most species can be classified as temperateoceanic and their favourite standns are in cloud and laurel forests.

Die Klasse der Nadelhölzer (Coniferae) tritt auf der Nordhalbkugel in sehr großer flächenhafter Verbreitung auf und bildet — vor allem mit Vertretern der Familie der Pinaceae — geschlossene Nadelwälder, namentlich in subarktischen Breiten, im kontinental-borealen Bereich und weiter im S in den Gebirgen. Diese Verhältnisse setzen sich in der Neuen Welt nach S bis zur „Depresión de San Juan“ in Nicaragua fort, in der Alten Welt bis Hinterindien. Die so gebildeten Nadelwaldgesellschaften werden seit BROCKMANN-JEROSCH und RÜBEL (1912) als Aciculilignosa bezeichnet. Ihre Kennzeichen sind die nadel- oder schuppenförmige Beblätterung der sie in einer gewissen Monotonie zusammensetzenden Coniferen. Das typische Klima, unter dem sie gedeihen, ist kontinental mit kalten bis sehr kalten Wintern¹⁾.

Über die Südgrenze dieser Aciculilignosa dringen nur drei Gattungen mit je einer Art tief in die Tropen ein: in Afrika *Juniperus procera* bis Nyasaland, in Südostasien *Pinus merkusii* bis Sumatra und *Taxus wallichiana*²⁾ bis Neuguinea.

Ganz anders verhalten sich die südhemisphärischen Coniferen-Gattungen: so wie der Südhalbkugel ausgesprochen kontinentale Klimate im allgemeinen fehlen, so fehlen ihr auch große Reinbestände von Coniferen. Vielmehr treten die südlichen Vertreter der Klasse als Bestandteile artenreicher Laubwaldmischbestände auf, und zwar in temperierten Regenwäldern, in tropischen Höhen- und Nebelwäldern und schließlich in Lorbeerwäldern, also unter ozeanischen Klimabedingungen³⁾.

Dementsprechend finden sich auch andere Lebensformen: schuppenförmige, cupressoide Beblätterung kommt zwar auch bei südhemisphärischen Gattungen vor (so bei *Dacrydium*, bei *Callitris*, bei *Libocedrus*), die benadelten Sippen aber zeigen im allgemeinen eine breite, blattartige Form ihrer Assimilationsorgane, so vor allem *Podocarpus*, oder haben schließlich Phyllokladien, also Homologe von Kurztrieben, die ebenfalls breitflächig entwickelt, oft sogar gelappt sind (*Phyllocladus*).

Im folgenden soll nun untersucht werden, welchen Typen von genetischen, geographischen und ökologischen Florenelementen die südhemisphärischen Coniferen zuzuordnen sind.

Die Tabelle gibt eine Übersicht der Familien und Unterfamilien der Coniferae, und es zeigt sich, daß

von insgesamt 7 Familien 2 nur nordhemisphärische Gattungen haben, nämlich die Cephalotaxaceae und die Pinaceae. Das gleiche gilt für die Unterfamilie Cupressoideae der Cupressaceae. Demgegenüber weisen ebenfalls zwei Familien, die Podocarpaceae und die Araucariaceae, nur südhemisphärische Gattungen auf⁴⁾, ebenso die andere Unterfamilie der Cupressaceae, die Callitroideae⁵⁾.

Es verbleiben noch die Taxaceae mit zwei nördlichen Gattungen, *Taxus* und *Torreya*, und einer monotypischen, auf Neukaledonien endemischen Gattung *Austrotaxus*, die sich ohne Zwang an die südöstlich-

Tabelle der Familien und Unterfamilien der Coniferae
(nach PILGER 1926)
und der südhemisphärischen Gattungen
einschließlich deren Artenzahl
(nach BADER 1958 und — soweit dort nicht behandelt —
nach DALLIMORE und JACKSON 1948)

	Artenzahl	davon Neukaledonien
1. Familie Taxaceae boreal außer <i>Austrotaxus</i>	1	1
2. Familie Podocarpaceae Unterfamilie Pherosphaeroideae <i>Pherosphaera</i>	2	—
Unterfamilie Podocarpoideae <i>Microcachrys</i>	1	—
<i>Saxegothaea</i>	1	—
<i>Dacrydium</i>	22	5
<i>Acropyle</i>	1	1
<i>Podocarpus</i>	110	12
Unterfamilie Phyllocladoideae <i>Phyllocladus</i>	7	—
3. Familie Araucariaceae <i>Araucaria</i>	16	8
<i>Agathis</i>	25	5
4. Familie Cephalotaxaceae boreal		
5. Familie Pinaceae boreal		
6. Familie Taxodiaceae boreal außer <i>Arthrotaxis</i>	3	—
7. Familie Cupressaceae ⁷⁾ Unterfamilie Callitroideae <i>Actinostrobus</i>	2	—
<i>Callitris</i> ⁸⁾	20	2
<i>Fitzroya</i>	1	—
<i>Callitropsis</i>	1	1
<i>Diselma</i>	1	—
<i>Widdringtonia</i>	10	—
<i>Libocedrus</i> ⁹⁾	6	3
Unterfamilie Cupressoideae boreal		

¹⁾ Vgl. aber die abweichenden Klima-Verhältnisse an den Südgrenzen, auf die CARL TROLL, zuletzt 1959, aufmerksam gemacht hat.

²⁾ Die Gattung *Taxus* gehört ohnedies zu den Sippen, die weniger für Laubwälder, als vielmehr für Lorbeerwälder und Laubmischwälder verschiedener Art charakteristisch sind.

³⁾ Auch auf der Nordhalbkugel gibt es Lorbeerwälder, in die boreale Coniferen eindringen, so im pazifischen Nordamerika und in Ostasien. Bei diesen Formen tritt dann häufig cupressoide Beblätterung auf.

⁴⁾ die z. T. auf die Nordhalbkugel übergreifen.

⁵⁾ Eine Tribus ist nordhemisphärisch (*Tetraclis* in Spanien und im Atlas), die beiden anderen sind südhemisphärisch (vgl. LI 1953).

⁶⁾ *Walchia* im Stefan/Oberkarbon.

⁷⁾ Untergliederung dieser Familie nach LI (1953).

⁸⁾ Einschließlich *Octoclimis*.

⁹⁾ Hier einschließlich *Pilgerodendron* und *Papuacedrus*, aber ohne *Heyderia*, die nach LI (1953) zu den Cupressoideae gehört.

sten Vorkommen der nahe verwandten Gattung *Taxus* auf Neuguinea anschließen läßt.

So weisen lediglich die systematisch ziemlich heterogenen Taxodiaceae ein sehr zersplittertes Areal auf beiden Hemisphären auf, das nur letzter Rest einer früher zusammenhängenden, weltweiten Verbreitung ist: 8 Gattungen, nämlich *Sciadopitys*, *Taxodium*, *Sequoia*, *Metasequoia*, *Glyptostrobus*, *Cryptomeria*, *Taiwania* und *Cunninghamia*, sind nordhemisphärisch, *Artbrotaxis* ist südhemisphärisch, konnte sich aber nur in dem südostasiatisch-neuseeländischen Refugium auf Tasmanien halten.

Indes waren auch die anderen, heute südhemisphärischen Familien früher viel weiter verbreitet, sind doch die Coniferen eine phylogenetisch sehr alte Gruppe, deren erste Vertreter schon im Karbon⁶⁾, und zwar im Karbon der heutigen nördlichen gemäßigten Zone, nachweisbar sind, die damals tropischen Charakter trug. Also sind die Coniferae tropischer Entstehung (SCHARFETTER 1953). Bis ins Tertiär hinein wuchsen viele der heute südhemisphärischen Gattungen oder wenigstens ähnliche Vorläufer noch auf der Nordhalbkugel. Am frühesten scheinen die Araucariaceen zu verschwinden¹⁰⁾, die für das Tertiär nicht mehr nachweisbar sind, da über die Verwandtschaft der „*Dammara*“ genannten, also zu *Agathis* gestellten Formen aus dem Oligozän Wolhyniens und von den neusibirischen Inseln keine Klarheit besteht. *Araucaria* selbst läßt sich zuletzt in der Kreide für die Nordhalbkugel nachweisen, ist aber häufiger im Jura (*A. brodei* aus England, *A. microphylla* aus Südfrankreich). Dagegen treten *Podocarpus* und verwandte Formen auch im Tertiär auf der Nordhalbkugel reichlich auf¹¹⁾, in Mitteleuropa zuletzt im Eozän. Noch länger, bis ins Pliozän, hält sich *Callitris* (*C. brogniartii*), so in Bulgarien (SCHWARZ 1938) und bei Frankfurt. Pleistozäne Funde aber sind nicht bekanntgeworden.

Im Laufe des Tertiärs muß also eine ungeheure Schrumpfung des vorher weltweiten Areals unserer Coniferengruppen stattgefunden haben, ein Rückzug vor allem auf das Erhaltungsgebiet zwischen Tasmanien, Neuseeland, Neukaledonien und Neuguinea, wie die Häufung von Formen in diesem Raum erkennen läßt (vgl. die Arealkarte). Hier hat keine post-oligozäne Klimaverschlechterung größeren Ausmaßes die Sippen zur Anpassung an winterkalte Klimate gezwungen¹²⁾. Lediglich *Araucaria* mußte nach dem Oligozän ihre neuseeländischen Wuchsorte aufgeben (OLIVER 1955).

Umgekehrt sind die Pinaceen von der Südhalbkugel verschwunden¹³⁾. Sie sind eine recht junge

Gruppe: erst in der Kreide¹⁴⁾ tritt eine Pflanze auf, die den Namen „*Praepinus*“ verdient (SCHARFETTER 1953), und diese junge Familie hat sich in der Inter- und Postglazialzeit wieder sehr stark auf der Nordhalbkugel ausbreiten können — artenarm im europäisch-sibirischen Raum, artenreich in Amerika und Ostasien. Ihr ist also die Anpassung an ein winterkaltes Klima gelungen, im Gegensatz zu den Formen der Südhalbkugel, die sich auf Gebiete mit geringerer Jahresschwankung des Temperaturganges zurückziehen mußten. So kommen von heute 18 südhemisphärischen Gattungen alle bis auf zwei im Raum zwischen Neuseeland-Tasmanien und Neuguinea vor¹⁵⁾.

Lediglich *Saxegothaea* und *Fitzroya* sind auf das südliche Südamerika beschränkt¹⁶⁾.

Von den 8 Sektionen der artenreichsten und am weitesten verbreiteten Gattung *Podocarpus*¹⁶⁾ kommen 7, darunter die drei primitivsten, *Dacrycarpus*, *Nageia* und *Microcarpus* ebenfalls zwischen Tasmanien, Neuseeland, Neukaledonien und Neuguinea vor; es fehlt hier nur die rein afrikanische Sektion *Afrocarpus*. Schon die kleine Insel Neukaledonien beherbergt die Hälfte aller Gattungen mit z. T. zahlreichen, alleamt endemischen Arten¹⁷⁾. Tasmanien hat nur eine Gattung weniger, wobei aber nur drei Gattungen, nämlich *Dacrydium*, *Podocarpus* und *Callitris*, beiden Inseln gemeinsam sind. Das bedeutet, daß auf diesen beiden Inseln 14 von insgesamt 18 südhemisphärischen Gattungen vorkommen!

Dies führt uns zu der Vorstellung, daß dieser Raum nicht nur ein Erhaltungsgebiet der Gattungen ist, sondern daß von hier aus auch ein Wiedervorstoßen, eine Neubesiedlung erfolgte, die Südamerika (mit 6 Gattungen) und spärlicher auch Afrika (mit 2 Gattungen) erreichte. Denn eine Ausbreitung längs der jungen Faltengebirgszüge in Ostasien und in Amerika, wie wir sie der Karte leicht entnehmen können, konnte ja erst erfolgen, nachdem diese Gebirgsgürtel entstanden waren und damit zugleich auch den Anreiz neuer, noch unbesiedelter Standorte boten. Auf diesen Punkt hat CARL TROLL mehrfach hingewiesen — zuletzt 1959 — und auch ein Kärtchen gezeichnet, das die Ausbreitung borealer und subantarktischer Sippen längs der „Kordillerenbrücke“ und längs der „Indopazifischen Brücke“ in die Tropen darstellt. Im tropischen Afrika fehlen junge Faltengebirgszüge, und recht schwach ist dementsprechend auch die Besiedlung der montanen Stufen durch boreale und subantarktische Gattungen —; von unseren 18 südhemisphärischen Coniferen-Gattungen kommen nur zwei in Afrika vor.

Ob aber die heutigen neuweltlichen, afrikanischen und ostasiatischen Vorkommen südhemisphärischer Coniferen auf sekundäre Ausbreitungsvorgänge im

¹⁰⁾ Dies und das folgende nach PILGER (1926) und vor allem nach GOTHAN und WEYLAND (1954).

¹¹⁾ Trotzdem geht es zu weit, wenn GOTHAN und WEYLAND sagen, daß *Podocarpus* „als eine Art arktotertiäres Element“ erscheine.

¹²⁾ Vgl. BAUMANN-BODENHEIM (1956).

¹³⁾ Noch im Paläozän Patagoniens findet sich eine Pinacee: *Abietites* (VON IHERING 1929). GOTHAN und WEYLAND nehmen allerdings an, daß auch die frühere Verbreitung auf die Nordhalbkugel beschränkt gewesen sei.

¹⁴⁾ Vielleicht gehören auch schon die abietineenartigen geflügelten Samen aus dem Rhät-Lias Schonens, die als *Pityospermum* beschrieben worden sind, zu den Pinaceen (vgl. GOTHAN und WEYLAND).

¹⁵⁾ wenn man *Pilgerodendron wiferum* zu *Libocedrus* stellt und *Widdringtonia* zu *Callitris*.

¹⁶⁾ Das folgende nach BUCHHOLZ und GRAY (1948).

¹⁷⁾ Vgl. BAUMANN-BODENHEIM (1956).

Känozoikum zurückzuführen sind oder ob sie Reste der primären, weltweiten Verbreitung sind, sicher bleibt, daß die heute disjunkten Areale von *Podocarpus*, *Dacrydium*, *Araucaria* und *Libocedrus* bis zum Tertiär über die Landmasse der Antarktis hinweg zusammenhängen, wie Fossilfunde von *Podocarpus* und *Araucaria* im Tertiär der Antarktis beweisen¹⁸⁾. Der Faltengebirgszug der Kordillere läßt sich ja von der Südspitze Südamerikas über den Südantillenbogen bis Graham-Land fortsetzen. Außerdem wurde die in Chile heute auf den Raum zwischen 37° und 40° S beschränkte Gattung *Araucaria* fossil viel weiter südlich gefunden (im Oligozän von Punta Arenas). Und schließlich ist aus Patagonien *Arthrotaxites ungeri* beschrieben worden, eine Form, die der heute auf Tasmanien beschränkten monotypischen *Arthrotaxis* sehr nahesteht. Damit wird auch deren Areal circumpolar¹⁹⁾. Dies beweist eine pleistozäne Arealschrumpfung vieler Gattungen. Z. B. bezeichnet SCHMUTLUSEN (1960) die südandien Coniferen *Fitzroya cupressoides*, *Araucaria araucana* und *Libocedrus chilensis* als „echte Tertärrelikte.“

Schwieriger ist die Deutung der afrikanischen Areale von *Widdringtonia* und *Podocarpus*. Die Trennung Afrikas von der Antarktis ist stark, eine Land-

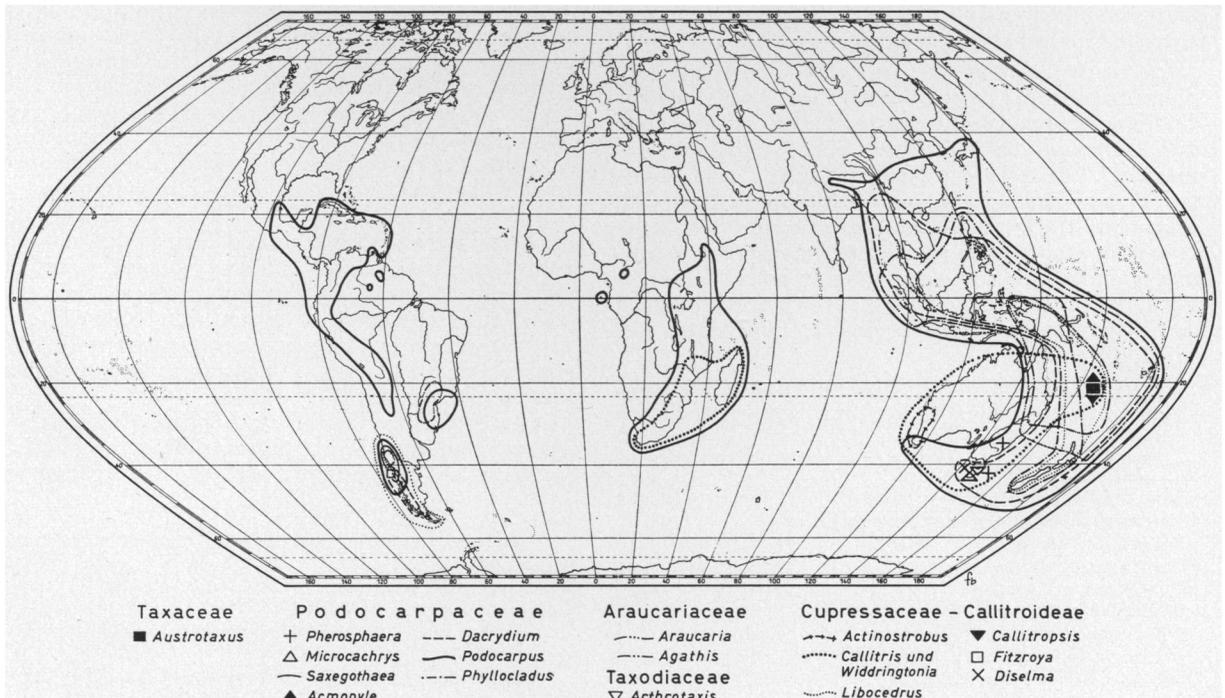
verbindung nicht anzunehmen. Im Tertiär der Kerguelen wurden zwar *Araucarien* und Vorläufer der heutigen Gattungen *Dacrydium* und *Microcachrys* gefunden (COUPER 1953), die aber allesamt in Afrika nicht vorkommen. Diese Fundorte stehen über den Kerguelenrücken mit der Antarktis in Verbindung und sind wohl von dort aus besiedelt worden; nach N aber führt von den Kerguelen durch die Tiefsee kein Weg nach Afrika. Auffällig ist jedoch, daß sowohl *Podocarpus* (*P. drouymiana*) als auch *Callitris* (*C. morrisoni*, *C. robusta*, *C. roei*) im südwestlichen Australien Heimatrecht haben. Dies ist also ein weiterer Fall der Disjunktion Südafrika-Südwest-Australien, wie wir sie in so großartiger Weise von einigen Proteaceen-Gruppen und von der Familie der Restionaceen her kennen. Es muß somit nach der Entstehung der Angiospermen — also zumindest in der Kreide — eine Verbindung zwischen Australien und dem südlichen Afrika gegeben haben, wenn wir uns auch von deren Natur keine rechte Vorstellung zu machen vermögen, da alle bisherigen Erklärungsversuche unbefriedigend sind²⁰⁾. Sicher scheint nur soviel zu sein,

²⁰⁾ Es muß sich ja hier um eine jüngere Verbindung handeln als die, welche durch die stratigraphische und Strukturähnlichkeit in der paläozoischen Zeit und noch durch die gemeinsame permokarbone Vereisung wahrscheinlich gemacht wird. KRAUS (1959) gibt allerdings an, daß vor dem Mesozoikum zwischen dem Madagaskartrog und dem Westaustralientrog keine Meeresverbindung bestand. Die ersten durchgehenden Meeresverbindungen rings um Afrika herum sollen sogar erst im Tertiär entstanden sein. Das würde also in der Kreide noch genügend Zeit zum Florenaustausch lassen.

¹⁸⁾ *Araucaria* im Jura der südamerikanischen Antarktis, im Tertiär noch auf Seymour Island, *Podocarpus* ebenfalls auf Seymour (vgl. hierzu und zum folgenden PILGER 1926, SKOTTSBERG 1953, GOTHAN und WEYLAND 1954).

¹⁹⁾ Übrigens sind dieser Gattung nahestehende Formen auch aus der Kreide und sogar aus dem Tertiär (Böhmen) der Nordhalbkugel bekanntgeworden.

Die südhemisphärischen Coniferen - Gattungen



daß der Indische Ozean ebenso wie der Atlantische geologisch jung ist.

Wir kommen somit zu dem Ergebnis, daß die heute disjunkten Areale der südhemisphärischen Coniferen noch bis ins Tertiär hinein via Antarktis und via Indischem Ozean verbunden waren. Das gilt für *Podocarpus*, für *Dacrydium*, für *Araucaria* und für *Callitris-Widdringtonia*.

Pflanzengeographisch-genetisch ausgedrückt bedeutet dies, daß unsere Gattungen einem Pazifisch-antarktischen Florenelement zuzurechnen sind²¹⁾.

Der heutigen Verbreitung nach sind — wie ich schon früher nach dem Vorbild CARL TROLLS zeigen konnte²²⁾ — die südhemisphärischen Coniferen weiterer Verbreitung als subantarktisch-tropisch-montan zu bezeichnen. Wir dürfen ja unsere Untersuchungen nicht beschränken auf die horizontale Gestaltung der Areale, auf die erreichten Längen- und Breitengrade, sondern müssen vielmehr die dritte Dimension, die Vertikale, hinzunehmen, also auch die Höhenstufen mitberücksichtigen²³⁾. Erst die Verknüpfung beider Gesichtspunkte ergibt dann ein vollständiges, dreidimensionales Bild der Arealformen. Dabei ist von den weiter verbreiteten Gattungen

<i>Dacrydium</i>	circumantarktisch-pazifisch-montan,
<i>Podocarpus</i>	circumantarktisch-pantropisch-montan,
<i>Phyllocladus</i>	palaeosubantarktisch-pazifisch-montan,
<i>Araucaria</i>	circumantarktisch-neotropisch-pazifisch-montan,
<i>Agathis</i>	palaeosubantarktisch-pazifisch-montan,
<i>Callitris</i> ²⁴⁾	palaeosubantarktisch-afrikanisch-pazifisch-montan,
<i>Libocedrus</i> ²⁵⁾	circumantarktisch-neotropisch-pazifisch-montan.

Vielleicht sollte man die in den Tropen über 3500 m aufsteigenden Gattungen *Phyllocladus* (bis 3600 m), *Dacrydium* (bis 3600 m), *Libocedrus* (bis 3800 m) und *Podocarpus* (bis 4300 m) zur Unterscheidung von den andern, maximal 3300 m erreichenden Gattungen (*Araucaria*) hochmontan nennen.

Die oben nicht genannten Gattungen sind nur von beschränkter Verbreitung, und zwar so, daß ihre Areale Teile der Areale der „großen“ Gattungen ausmachen. So sind subantarktisch:

Saxegothaea und *Fitzroya* (neosubantarktisch);
Ptherosphaera, *Microcabrys*, *Arthrotaxis* und *Diselma* (palaeosubantarktisch).

Tropisch-montan, und zwar pazifisch-montan sind:
Austrotaxus, *Acmophyle* und *Callitropsis*.

²¹⁾ da die Genese für uns ja nur soweit von Interesse ist, als sie zur Erklärung der heutigen Arealformen beitragen kann.

²²⁾ BADER 1958. Dort findet sich auch ein ausführliches Literaturverzeichnis.

²³⁾ Deswegen habe ich auch (BADER 1958) Höhenprofile einzelner weitverbreiteter Gattungen gezeichnet, darunter folgende südhemisphärischen Coniferen: Neue Welt: *Araucaria*, *Podocarpus*; Südostasien: *Araucaria*, *Libocedrus*, *Dacrydium*, *Podocarpus* und *Phyllocladus*.

²⁴⁾ einschl. *Widdringtonia*.

²⁵⁾ einschl. *Pilgerodendron* und *Papuacedrus*.

Vielleicht wäre *Ptherosphaera* genauer subantarktisch-australisch zu nennen. Die auf SW-Australien beschränkte Gattung *Actinostrobus* ist am besten als „australisch“ zu bezeichnen, auch wenn man die Verbreitung der nahe verwandten Gattung *Callitris* mitberücksichtigt. Indes gehört sie ebenfalls in den großen Rahmen der subantarktisch-tropisch-montanen Pflanzen mit hinein.

Bei der Betrachtung der Areale von *Dacrydium*, *Phyllocladus* und *Agathis* stellen wir im malesischen Raum eine Besonderheit fest: auf die heutige Verbreitung hat zwar die Makassar-Straße zwischen Borneo und Celebes (Wallace-Linie) keine Auswirkung, aber alle drei Gattungen meiden in auffälliger Weise Java und die Kleinen Sunda-Inseln, *Phyllocladus* auch Sumatra, obwohl sie auf der Malaiischen Halbinsel, in Borneo und Celebes vorkommen. Diese Erscheinung, die wohl kaum mit der größeren Trockenheit des Klimas im östlichen Java und auf den Kleinen Sunda-Inseln erklärt werden kann, tritt auch bei anderen Formen auf. VAN STEENIS (1932) konnte am Beispiel von 16 Gattungen, darunter *Styrax*, zeigen, daß solche Gattungen dann häufig auch die Philippinen meiden. Bei den südhemisphärischen Coniferen zeigt aber nur *Dacrydium* ein etwa analoges Verhalten und meidet wenigstens das nördliche Luzon. Dieser Fragenkomplex kann jedoch nur aufgezeigt werden, ohne daß eine Antwort möglich wäre.

Als einzige aller Gattungen stößt *Podocarpus* bis in die temperierte Zone der nördlichen Halbkugel vor, nicht zwar in der Neuen Welt, wo sie ihre Nordgrenze kurz vor dem Wendekreis, im nördlichsten Nebelwald Mexikos findet, und auch nicht in Afrika, wo die Sahara eine nach N unüberschreitbare Barriere darstellt, aber doch in Ostasien, wo mit *Podocarpus macrophylla* erst in den Lorbeerwäldern des zentralen Honshu die Nordgrenze erreicht wird. Weiter überschreiten den nördlichen Wendekreis noch *P. neriifolia* (bis Nepal und China) und *P. nagi* (Riu-kiu-Inseln und südliches Japan). Aber dieses weite Ausgreifen von drei Arten ändert bei einer Gesamtartenzahl von 110 nichts am Grundcharakter des subantarktisch-tropisch-montanen Areals.

Auch wenn wir nun zum Schluß die Frage stellen, welches ökologische Element die südhemisphärischen Coniferen repräsentieren, zeigt uns die Antwort deren einheitlichen Charakter: zum Beginn haben wir ja gesehen, daß sie in der Regel temperierte Regenwälder und tropische Höhen- und Nebelwälder besiedeln, die durch ein immerfeuchtes temperiertes Klima mit geringer Jahresschwankung der Temperatur ausgezeichnet sind. Ihrem ökologischen Charakter nach sind sie also als ozeanisch-temperiert zu bezeichnen, und sie besiedeln im wesentlichen Laurilignosa²⁶⁾. Dies gilt vor allem für die am weitesten verbreitete Gattung, *Podocarpus*, die eigentlich nirgends auf der

²⁶⁾ Diesen Charakter zeigen aber auch manche Bestände borealer Coniferen im pazifischen Nordamerika und in Ostasien (vgl. Fußnote 3), in denen sich dann auf Honshu nord- und südhemisphärische Coniferen begegnen können. Dieser Fall ist sonst nur noch ein zweites Mal verwirklicht, und zwar in den *Podocarpus-Olea-Juniperus*-Höhenwäldern des tropischen Ostafrika.

Erde fehlt, wo Nebelwälder oder temperierte Regenwälder auftreten. Natürlich hat eine so entwicklungs-kraftige, artenreiche Gattung auch eine gewisse ökologische Variationsbreite, was z. B. das Vorkommen von *Podocarpus polystachya* in der *Barringtonia*-Formation Borneos auf sandigen Böden inmitten von Mangrove-Beständen beweist. Aber am Gesamtbild vermögen solche Einzelercheinungen nichts zu ändern. Dasselbe gilt auch für *Dacrydium* und *Phyllocladus*, die ausgesprochene Nebel- und Regenwaldpflanzen sind. Nur ausnahmsweise entsendet *Dacrydium* auch Vertreter in den sogenannten „Heidewald“ Borneos, genauso wie *Agathis*²⁷⁾, die aber sonst ebenfalls Regenwälder, Nebelwälder, montane *Nothofagus*-wälder und subalpine Gymnospermenwälder bevorzugt. Dagegen scheinen die *Araucarien* insgesamt etwas mehr Trockenheit ertragen zu können: dies gilt z. B. für die „pinho“-Wälder Brasiliens aus *A. angustifolia* und für manche Standorte auf Neukaledonien, so für die küstennahen Vorkommen von *A. cookii*. Aber auch hier tritt die Gattung ebenso im Nebelwald auf (*Araucaria humboldtensis*). *Widdringtonia* und *Callitris* fügen sich ebenfalls in das Bild ein: *Widdringtonia* gedeiht vom *Podocarpus*-beherrschten Knysna-Wald im Süden bis zu den „elfinwood“-artigen Beständen der Mlanje-Berge im Norden; *Callitris* im Nebelwald Neukaledoniens. Dagegen tritt an manchen australischen Standorten, vor allem im W, auch Trockenheit auf. Nur in diesem trockenen Teil Australiens kommt die Gattung *Actinostrobus* vor. Mehr an die Nebelwälder hält sich wieder die Gattung *Libocedrus*, die aber auch noch trockene, steinige Stellen außerhalb des moosbeladenen subalpinen Waldes erreicht (*Papuaecedrus*) und überhaupt dessen allerfeuchteste Ausprägung meidet.

Je nach der Resistenz gegen xerische Einflüsse ist also die Bindung der einzelnen Formen an ihre optimale Gesellschaft, die Nebelwälder und Lorbeerwälder stärker oder schwächer ausgeprägt.

Zusammenfassend kann man sagen, daß die Coniferen der Südhalbkugel

genetisch als pazifisch-antarktisches,
geographisch als subantarktisch-tropisch-montanes und

ökologisch als ozeanisch-temperiertes

Element zu bezeichnen sind.

Literatur

- BADER, F. 1958: Die Verbreitung borealer und subantarktischer Holzgewächse in den Gebirgen des Tropengürtels. Eine arealgeographische Studie in dreidimensionaler Sicht. Unveröff. natwiss. Diss., Bonn.
- BAUMANN-BODENHEIM, M. G. 1956: Über die Beziehungen der neu-caledonischen Flora zu den tropischen und den südhemisphärisch-subtropischen bis -extratropischen Floren und die gürtelmäßige Gliederung der Vegetation von Neu-Caledonien. Ber. Geobot. Forsch. inst. Rübel f. 1955, Zürich (64—74).
- BROCKMANN-JEROSCH, H. und RÜBEL, E. 1912: Die Einteilung der Pflanzengesellschaften nach ökologisch-physiognomischen Gesichtspunkten.
- BUCHHOLZ, J. T. und GRAY, N. E. 1948: A Taxonomic Revision of Podocarpus I; J. Arnold Arboretum XXIX (49ff.); Jamaica Plains.
- COUPER, R. A. 1953: Distribution of Proteaceae, Fagaceae and Podocarpaceae in some Southern Hemisphere Cretaceous and Tertiary beds; N. Zeal. J. Sci. Tech. B, vol. XXXV no. 3 (247—250), Wellington.
- DALLIMORE, W. und JACKSON, A. B. 1948: A Handbook of Coniferae, including Ginkgoaceae; 3rd edition, London.
- GOTHAN, W. und WEYLAND, H. 1954: Lehrbuch der Paläobotanik, Berlin.
- VON IHERING, H. 1929: Klima und Flora von Patagonien im Wandel der Zeit; Peterm. Geogr. Mitt. LXXXV, Gotha (240ff.).
- KRAUS, E. 1959: Die Entwicklungsgeschichte der Kontinente und Ozeane, Berlin.
- LI, HUI-LIN 1953: A Reclassification of Libocedrus and Cupressaceae; J. Arnold Arboretum XXXIV (S. 17ff.); Jamaica Plains/Mass.
- OLIVER, W. R. B. 1955: History of the Flora of New Zealand; Svensk Bot. Tidskr. II/1—2, Uppsala (9—18).
- PILGER, R. 1926: Coniferae in: Die natürlichen Pflanzenfamilien Bd. 13, 2. Aufl., Leipzig.
- SCHARFETTER, R. 1953: Biographien von Pflanzensippen, Wien.
- SCHMITTHÜSEN, J. 1960: Die Nadelhölzer in den Waldgesellschaften der südlichen Anden; Vegetatio IV/4—5, Den Hag (313—327).
- SCHWARZ, O. 1938: Phytochorologie als Wissenschaft, am Beispiel der vorderasiatischen Flora; Rep. spec. nov. (Fedde) Beih. 100 (Bornmüller-Festschrift), Berlin (178—228).
- SKOTTSBERG, C. 1953: Influence of the Antarctic Continent on the Vegetation of Southern Lands; 7th Pacific Sci. Congr. V, Wellington.
- VAN STEENIS, C. G. G. J. 1932: The Styracaceae of Netherlands India (Contributions à l'étude de la flore des Indes Néerlandaises XXI); Bull. Jard. Bot. Buitenzorg sér. 3, vol. XII (212—272).
- TROLL, C. 1959: Die tropischen Gebirge — Ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographische Zonierung; Bonner Geogr. Abhandl. XXV.

NEUE ERGEBNISSE DER QUARTÄRFOR- SCHUNG IM SÜDWESTDEUTSCHEN RAUM

Bericht über die 10. Tagung der Deutschen
Quartärvereinigung in Karlsruhe

In der Woche nach Pfingsten führte die Deutsche Quartärvereinigung vom 7.—12. Juni 1960 ihre 10. Tagung durch, an der etwa 100 Mitglieder und Gäste teilnahmen. Karlsruhe war gemäß dem Rahmenthema „Das Oberrheingebiet und die Mittelgebirge im Eiszeitalter“ als Tagungsort ausersehen. Prof. H. ILLIES stellte sein Institut für Geologie an der Technischen Hochschule für die Tagung zur Verfügung und hatte die schwierige Aufgabe der wissenschaftlichen und organisatorischen Vorbereitung übernommen.

Die Zusammenkünfte der DEUQUA sind für den Geographen immer ein wichtiges Ereignis, denn jeder, der sich etwa mit geomorphologischen Untersuchungen oder Fragen der Landschaftsforschung, aber auch mit vielen, mehr am Rande der Geographie liegenden Spezialproblemen beschäftigt, kann niemals an den Erkenntnissen der Quartärforschung vorbeigehen, son-

²⁷⁾ Beide Gattungen vertreten also hier etwa die Rolle der auf Borneo ja fehlenden Kiefer.