

Das Tamarici-Hippophaëtum, eine flußbegleitende Gebüsch-Gesellschaft in West-Transkaukasien

von

WERNER PIETSCH, Ruhland

1. Einleitung

Unter West-Transkaukasien versteht man die gesamte zum Schwarzen Meer hin gerichtete Abdachung des Großen Kaukasus, die sich von Noworossisk bis Batumi erstreckt (Abb. 1). Es umfaßt die vorgelagerten Gebirgsketten des Westkaukasus und das Tiefland der Kolchis. Der Westkaukasus gliedert sich nach GWOSDEZKI (1948) in den Schwarzmeer-Kaukasus und den

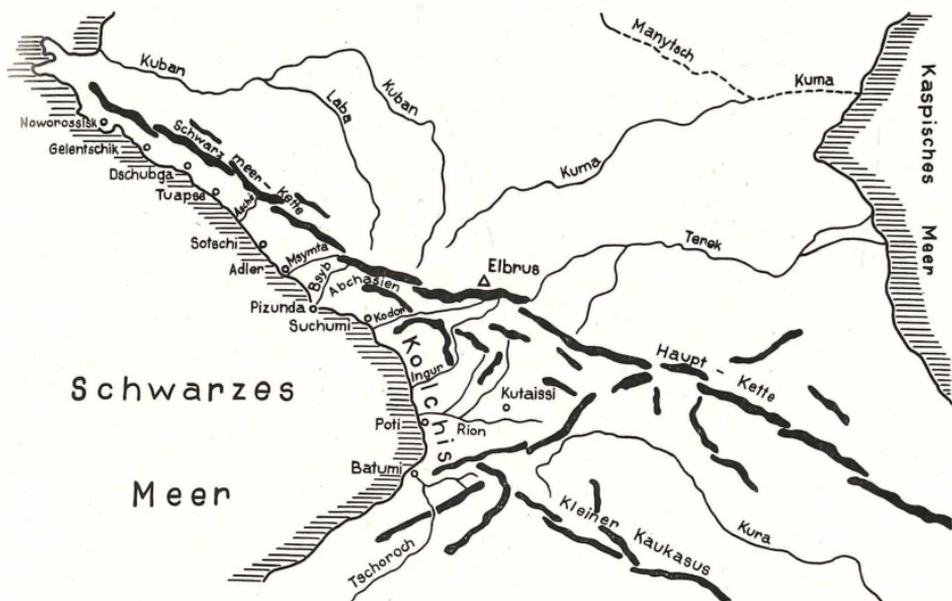


Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes

Abchasien-Kuban-Kaukasus. Die Kolchis erstreckt sich an der Küste von Suchumi südlich bis Batumi und landeinwärts bis Kutaissi. Pflanzeogeogra-

phisch lassen sich in West-Transkaukasien drei Gebiete unterscheiden, ein nördliches Gebiet von Noworossisk bis Dschubga mit vorherrschend mediterraner Vegetation, dann ein Übergangsbereich zwischen Dschubga und Suchumi und als drittes ein südliches Gebiet von Suchumi bis Batumi mit mesophiler Laubwald-Vegetation (BERG 1959). Die Winter sind im ganzen Bereich der östlichen Schwarzmeer-Küste mild, da durch den Gebirgswall des Großen Kaukasus die nördlichen und östlichen Luftströmungen abgehalten werden. Das Sommerklima ist aber verschieden, da die Regenmenge von Norden nach Süden zunimmt.

Das nördliche Gebiet ist durch Mittelmeerklima mit warmen und ziemlich trockenen Sommern gekennzeichnet und entwickelt daher einen Vegetationstyp, der an die Küstenvegetation im nördlichen Teil der Balkanhalbinsel (Adria-Küste) erinnert und in den Mittelmeerländern als Sibljak-Formation bezeichnet wird. Strauch-Dickichte und Buschwälder von *Paliurus* und *Carpinus orientalis* (Macchien) besiedeln vom Strand bis etwa 400 m Meereshöhe die dem Schwarzmeer-Kaukasus vorgelagerten Kalkhügel-Ketten. Geographisch gehört das Gebiet zum Vorland des nördlichen und mittleren Schwarzmeer-Kaukasus.

Im Übergangsbereich findet man auf den küstennahen Hügelketten noch die mediterrane Macchien-Vegetation des nördlichen Gebietes, weiter landeinwärts treten aber die Vegetationsformen des südlichen Gebietes, der Kolchische Niederungswald, und in höherer Lage ein Bergwald vom Kolchistyp auf. In engen Flußtäälern vermag der Niederungswald bis in Küstennähe vorzudringen, während die ansteigenden Uferhänge mit dichtem *Paliurus*-Gestrüpp überzogen sind. Geographisch gehört das Übergangsbereich zum Vorland des südlichen Schwarzmeer-Kaukasus und der Ketten des Aqchasien-Kaukasus.

Das südliche Gebiet umfaßt die eigentliche Kolchis, nämlich das Tiefland von der Mündung des Kodor bis Batumi und landeinwärts bis Kutaisi. Hier kommt es bei feuchtwarmem Sommerklima zu üppiger Entfaltung des Kolchischen Niederungswaldes, der sich bis an die Meeresküste erstreckt und vielfach immergrüne Arten und Lianen hervorbringt. Die mediterrane Macchien-Vegetation fehlt hier ganz.

Das gesamte westliche Transkaukasien stellte während der Eiszeit ein Rückzugsgebiet für die thermophile Pliozänflora dar, die sich bis heute hier erhalten hat. Solche tertiären Reliktarten sind unter anderem *Pterocarya fraxinifolia* und *Zelkova caucasica*, die oft in den Taltiefen der in das Schwarze Meer fließenden Gewässer zu finden sind.

Die vorliegenden Untersuchungen beziehen sich auf das Gebiet der Kolchis und das nördlich davon gelegene Übergangsbereich. Sie wurden im August und September des Jahres 1958 durchgeführt. In den Tälern der Flüsse West-Transkaukasiens, Asché, Bschew, Msymta, Chosta, Schuekwara, Bsyb, Kuapsé, Juptschara, Kodor, Ingur und Rion finden sich umfangreiche Schwemmsand- und Schotterflächen, die durch das von den verschiedenen Gebirgsketten zum Schwarzen Meer fließende Wasser abgelagert wurden. Solche Fluß-Alluvionen lassen sich in besonderer Mächtigkeit und Breite an den Mündungsgebieten beobachten. Weiter gebirgswärts bilden sie kaum noch zusammenhängende Flächen, sondern oft nur noch Schotter- oder Schwemmsand-Inseln von geringerer Ausdehnung. Durch das Frühjahrs-

hochwasser werden die Alluvionen überflutet. Höher gelegene, bereits vor längerer Zeit angeschwemmte und gefestigte Geländeteile werden aber davon nicht mehr erreicht. Die überschwemmten Pionierböden werden von einer für das ganze Gebiet Westkasiens charakteristischen Vegetation besiedelt. Auf den unmittelbar über dem mittleren Sommer-Wasserstand gelegenen niederen Alluvionen finden sich therophytische Zwergbinsen-Gesellschaften (*Isoëto-Nanojuncetea*). Diese interessanten Assoziationen wurden bereits in anderem Zusammenhange beschrieben (PIETSCH 1961). Auf den etwas höher und uferwärts gelegenen sandigen oder kiesigen Anschwemmungen kommt es infolge der größeren Entfernung vom Grundwasser zur Entfaltung einer gebüschartigen Vegetation, die in dieser Arbeit als *Tamarici-Hippophaëtum rhamnoidis* beschrieben wird. Die noch höher gelegenen Uferpartien, die vom Hochwasser nur noch selten oder gar nicht mehr erreicht werden, tragen bereits Trockengebüsche und Wälder.

Je nach der Lage des Flusses in einem der anfangs genannten geographischen Gebiete bestehen erhebliche Unterschiede in der Vegetationsbesiedlung der Alluvionen. Es sind entweder Elemente der *Paliurus*-Macchie (im nördlicher gelegenen Übergangsgebiet) oder des Kolchischen Niederungswaldes (im südlichen Gebiet), welche in die Gebüsch-Vegetation der Alluvionen eindringen und dort schließlich besondere Untergesellschaften aufbauen können. Die Vegetationsverhältnisse solcher älterer Alluvionen sind für die soziologische Beurteilung der untersuchten Gesellschaft besonders wichtig. Am Beispiel zweier Flüsse soll das kurz erläutert werden.

Der Asché mündet im mittleren Teil der Übergangszone zwischen Tupa und Sotschi ins Schwarze Meer. Breite Schwemmsand- und Schotterflächen säumen das weite Flußtal; weiter gebirgswärts bilden sie nur noch Inseln im Flußbett. In Küstennähe begrenzen den Fluß beiderseits die Kalkhügel der westlichen Ausläufer der Schwarzmeer-Kette. Sie sind von einem dichten Gestrüpp mediterraner Strauchvegetation überzogen. *Paliurus spinachristi*, *Mespilus germanica*, *Cotinus coggygia*, *Berberis vulgaris*, *Cistus tauricus* u. a. reichen weit in das Tal hinab. Dasselbe Bild zeigt sich weiter landeinwärts, wo das Flußbett besonders breit und das Ufer flach ist. *Paliurus*-Macchien oder ein *Carpinus orientalis*-Stangenwald säumen die Flußufer. Die Arten dieser Vegetation greifen allenthalben an höhergelegenen Stellen auch auf die Fluß-Alluvionen über und leiten den Abbau des *Tamarici-Hippophaëtum* ein.

Sind dagegen die Flußufer steil, was weiter gebirgswärts der Fall ist, so entwickelt sich am Asché ein Wald, in dem die typische Kolchisflora auftritt. In der Hauptsache bilden *Pterocarya fraxinifolia*, *Fraxinus excelsior* ssp. *oxycarpa*, *Ostrya carpinifolia*, *Alnus barbata*, *Ulmus glabra*, *Acer campestre*, *Pimpinella colchica* u. a. den Bestand. Die Bäume sind von *Hedera helix*, *H. colchica*, *Calystegia silvatica*, *Vitex agnus-castus*, *Periploca graeca* und *Dioscorea caucasica* umrankt. Ihre Sprosse umschlingen die Bäume oft bis in die Krone hinauf und hängen von dort häufig bis zum Erdboden herab. Diese Vegetation wird auch bei höchstem Wasserstande des dann reißenden Bergflusses vom Hochwasser nicht erreicht. Näher am Flusse folgt eine Zone mit vorherrschend Erle, Esche und Flügelnuß; auch eine Reihe von Weiden-Arten sind vertreten. Die Jungpflanzen dieser Gehölze fassen oft schon auf jüngerem Schwemmsand- und Geröllboden in der Nähe des Flußbettes Fuß und dringen dadurch in unsere Gesellschaft ein.

Anders liegen die Verhältnisse im Tal des Kuapsé, der an der Grenze zwischen dem Übergangsbereich und der eigentlichen Kolchis fließt. Die Vegetation der mediterranen Gebüschformation fehlt hier völlig; es kommt deshalb auch nicht zu Durchmischungen der Flußauen-Vegetation mit Arten der *Paliurus-Macchie*. Auf den humosen Böden der Niederung entlang der Flußmündung stößt der Kolchiswald bis weit zur Küste vor. Nur auf sandigen Böden an den trockeneren Hängen bilden *Buxus colchica*, *Taxus baccata* und *Fagus orientalis* große Dickichte, in denen häufig *Osmunda regalis* vorkommt. Es bestehen hier ähnliche Verhältnisse, wie sie am Asché erst viel weiter gebirgswärts zu finden sind. Im unteren Kuapsé-Tal sind es darum ausschließlich die Elemente des Kolchis-Waldes, welche auf die Gebüsch-Vegetation der Fluß-Alluvionen übergreifen und dort eine besondere Subassoziation von *Salix alba* aufbauen können.

2. Gesellschaftsbeschreibung des Tamarici-Hippophaëtum

(Tabelle 1 u. 2 im Anhang)

Die Physiognomie der Gesellschaft wird durch Sträucher von *Hippophaë rhamnoides*, die in der Flußform *fluviatilis* von Soest mit orangeroten Früchten auftritt, und die beiden *Tamarix*-Arten, *T. tetrandra* Pall. und *T. ramosissima* Lindb. (= *T. pallasii* Stev., = *T. pentandra* Pall.), bestimmt. Die Arten bilden im allgemeinen ein lichtetes, manchmal auch recht dichtes Ufergebüsch auf weiten Strecken des meist sandigen, teilweise schwach salzigen, aber humusarmen, für die Entwicklung des Kolchischen Waldes ungeeigneten Bodens entlang der Flüsse.

Während *Hippophaë* und *Tamarix tetrandra* fast immer vorhanden sind, kann *T. ramosissima* an manchen Stellen fehlen. Zur Blütezeit sind die Sträucher von *Tamarix tetrandra* schon von weitem zu erkennen; deutlich heben sich dann durch die zarte Rosafärbung die Fluß-Terrassen von dem Dunkelgrün des Niederungswaldes ab. Einen ähnlichen Blühaspekt einer anderen Tamariske beschreibt RADDE (1899, p. 120) aus dem Tschoroch-Tal südlich von Batumi: „Dann sieht man kleine Untiefen des Wassers in felswandigen Buchten, darin Sandablagerungen, auf denen *Tamarix*-Gebüsch licht verteilt steht. Das ist *T. hohenackeri* (= *laxa*), sie entwickelt das zarte Laubwerk erst nach dem Abblühen ihrer vielen weißen Blütenähren, die die Art schon aus der Ferne mit Sicherheit erkennen lassen.“

Im Spätsommer und Herbst fallen die Sanddorn-Bestände mit ihren dunkelorange gefärbten Früchten schon aus großer Entfernung auf. Zum Unterschied von den lockeren Tamariskenbüschen bilden die *Hippophaë*-Sträucher in vielen Fällen sehr dichte und schwer zugängliche Dickichte. Am Nordufer des Asché, etwa 6 bis 8 km von der Meeresküste entfernt, war eine Fläche von vielen hundert Quadratmetern von einem solchen Dickicht überzogen. Durch die üppige Entfaltung von *Vitex agnus-castus* wurden die einzelnen Sträucher noch dichter miteinander verflochten; außerdem können *Rubus sanguineus*, *Smilax excelsior* und *Clematis vitalba* die Sträucher umranken. *Tamarix* kann sich am Asché nur an den weniger stark überwucherten Stellen der großen, alten Schwemmsand- und Schotter-Alluvionen entwickeln. Sowohl der Sanddorn als auch die Tamarisken bilden stellenweise große Reinbestände fast ohne Begleitpflanzen.

Im allgemeinen aber sind die Ausbildungen der Gesellschaft artenreicher. Dann ist eine oft üppige Krautschicht vorhanden, die sich im wesentlichen aus folgenden Arten zusammensetzt: *Xanthium italicum*, *Artemisia absinthium*, *A. scoparia*, *Echium vulgare*, *E. italicum*, *Eryngium campestre*, *Achillea setacea*, *Verbascum gnaphalioides*, *V. pinnatifidum*, *Centaurea phrygia*, *C. maculosa*, *Althaea cannabina*, *Hordeum murinum*, *Falcaria vulgaris*, *Vulpia myurus*, *Epilobium dodonaei*, *Silene compacta*, *Chenopodium botrys*, *Ch. anagallis*, *Senecio vernalis*, *Solanum dulcamara*, *Sedum boloniense* und *Berberis vulgaris* (juv.). Eine teilweise dichte Rasenvegetation kann durch *Lolium rigidum* var. *rottballioides*, *Poa pratensis*, *Agrostis stolonifera*, *A. tenuis* oder durch eine nicht genauer bestimmte *Festuca*-Art gebildet werden. *Agropyrum repens* breitet sich teilweise weit über den grauen Schwemmsand aus und vermag zusammen mit *Plantago lanceolata*, *Achillea setacea* und *Agrostis tenuis* größere Flächen zu besiedeln. Das Vorkommen von *Artemisia scoparia* und *A. absinthium* deutet auf gewisse Beziehungen zu den *Tamarix*-Gesellschaften des östlichen Kaukasusgebietes hin, wo Standorte mit ähnlichen edaphischen Bedingungen beiderseits des Terek-Laufes von ausgedehnten *Tamarix-Artemisia*-Gebüschern bedeckt sind, in denen jedoch *Hippophaë rhamnoides* fehlt. In diesem Falle handelt es sich um eine *Artemisia-Tamarix ramosissima*-Gesellschaft, wie sie bereits von RADDE (1899, p. 58) angegeben wurde.

Bei den Begleitern lassen sich verschiedene Gruppen unterscheiden. Den größten Anteil haben die fließbegleitenden Arten — meist handelt es sich um Stauden, selten um Annuelle — und unter ihnen wiederum um Vertreter der Artemisietea, nach mitteleuropäischen Maßstäben beurteilt. Außerdem finden sich annuelle Unkräuter und Arten der Trockenrasen (Steppen); besonders die zweite Gruppe tritt mit größerer Regelmäßigkeit und teilweise mit höheren Deckungswerten auf. *Epilobium dodonaei*, *Chaenorrhinum minus*, *Silene compacta* und *Erigeron acer* (nicht in den Tabellen) kommen als Erstbesiedler von jungem Schwemmsand in Frage und greifen auch auf unsere Gebüsch-Gesellschaft über. Bemerkenswert ist in manchen Aufnahmen ein besonders üppiges Auftreten von *Xanthium riparium*.

Gesellschaftsgliederung: Abweichende Bodenfeuchtigkeit, die durch verschieden weite Entfernung der Besiedlungsfläche vom Niveau des mittleren Sommer-Wasserstandes bedingt ist, und unterschiedliche Wasserdurchlässigkeit des Bodens bewirken verschiedene Ausbildungen von Varianten und Subassoziationen. Weiterhin sind auch das Kleinklima des Standortes und seine Entfernung von der Schwarzmeer-Küste für die Verschiedenartigkeit der Vegetationsgestaltung von großer Bedeutung. So lassen sich vier Untergesellschaften feststellen, von denen die Typische in sechs Varianten zu untergliedern ist.

- a) Typische Subassoziation (Tab. 1, Aufn. 1—20)¹⁾,
 - Var. von *Cyperus flavescens* (Tab. 1, Aufn. 1 u. 2),
 - Var. von *Lysimachia dubia* (Tab. 1, Aufn. 3—5),
 - typ. Variante (Tab. 1, Aufn. 6—9),
 - Var. von *Bromus japonicus* (Tab. 1, Aufn. 10 u. 11),
 - Var. von *Agrostis tenuis* (Tab. 1, Aufn. 12—18),
 - Var. von *Scleranthus annuus* (Tab. 1, Aufn. 19 u. 20);

Fundorte der Aufnahmen in Tabelle 1

Aufn. 1, 2: Randzone des breiten, sandigen Flußbettes des Asché s Golowinsk, 1,8 km von der Küste des Schwarzen Meeres entfernt. 18. 9. 58.

¹⁾ Tabelle 1 im Anhang

- Aufn. 3, 5, 9: Ebenes Uferterrain im Gebiete der Fluß-Alluvionen des Msymta se der Ortschaft Monastirka, 12 km von der Mündung entfernt. 26. 9. 58.
 Aufn. 4, 6, 7, 12, 17: N und s Uferzone des Asché s von Rabice, etwa 2,5 km vom Schwarzen Meer entfernt, Schwemmsand. 18. 9. 58.
 Aufn. 8, 11, 19: N Uferzone des Asché s von Rabice, etwa 1,2 km vom Schwarzen Meer entfernt, z. T. lehmiger Schwemmsand. 18. 9. 58.
 Aufn. 10: Sw Ufergelände des Chosta n der Stadt Adler, 800 m vom Schwarzen Meer entfernt, lehmig-sandiger Boden. 24. 9. 58.
 Aufn. 13, 14, 16: Ebenes Ufergelände und Flußinseln des Bsyb sw der Ortschaft Kaldachwara, 10,5 km von der Mündung entfernt. 26. 9. 58.
 Aufn. 15, 18: N Uferzone des Msymta e der Ortschaft Moldavka, etwa 5 km vom Schwarzen Meer entfernt. 26. 9. 58.
 Aufn. 20: Mündungsdelta des Bsyb sw der Stadt Gagra, sandig-kiesiges Strandgelände. 26. 9. 58.

- b) Subassoziation von *Salix alba* (Tab. 2, Aufn. 1—3)¹⁾;
 c) Subassoziation von *Rhamnus pallasii* (Tab. 2, Aufn. 4—6);
 d) Subassoziation von *Heliotropium subcanescens* (Tab. 2, Aufn. 7—9).

Fundorte der Aufnahmen in Tabelle 2

- Aufn. 1, 3: Sw Ufergelände des Chosta n der Stadt Adler, 800 m vom Schwarzen Meer entfernt, lehmig-sandiger Boden. 24. 9. 58.
 Aufn. 2, 5: N Uferzone des Asché s von Rabice, etwa 1,2 km vom Schwarzen Meer entfernt, z. T. lehmiger Schwemmsand. 18. 9. 58.
 Aufn. 4, 6: Hügelige Alluvialzone des Kuapsé. 20. 9. 58.
 Aufn. 7, 8: Mündungsgebiet des Asché s der Ortschaft Rabice, sandiger Strandboden. 19. 9. 58.
 Aufn. 9: Mündungsdelta des Bsyb sw der Stadt Gagra, sandig-kiesiges Strandgelände. 26. 9. 58.

a) Typische Subassoziation

Die Ausbildungen der Typischen Subassoziation finden sich schwerpunktmäßig im Übergangsbereich mit mediterranem Einschlag an den Flüssen Asché, Bschev, Bsyb, Chosta, Kuapsé, Msymta und Schuekwara u. a., im südlicheren Gebiet der eigentlichen Kolchis dagegen nur vereinzelt am Kodor und Ingur. Die typische Untergesellschaft ist dadurch gekennzeichnet, daß sie keinen halophilen Einschlag zeigt und daß in ihr keine anderen Gehölze als die drei Kennarten der Assoziation vorkommen, abgesehen von *Vitex agnus-castus* als Schlinger und ganz vereinzelt *Salix fragilis*.

Unterschiede in Feuchtigkeit und Wasserdurchlässigkeit des Bodens bedingen mehrere Varianten. Auf feuchtem Kies oder Schwemmsand noch in der Nähe des Flußbettes gedeiht bei höherem Grundwasserstand *Cyperus flavescens* in der Gesellschaft. Diese *Cyperus flavescens*-Variante ist die artenärmste Ausbildung der Gesellschaft und schließt sich an das Tamarici-Cyperetum rehmannii Pietsch 1961 an. *Cyperus flavescens* besiedelt oft große Flächen des nährstoffarmen Schwemmbodens. Die Pflanzen schmiegen sich dicht an den Boden an, da sie durch das lockere Tamarisken-Sanddorn-Gebüsch noch kaum beschattet werden. Wegen der nur schwachen Beschattung vermögen hier die Isoëto-Nanojuncetea-Arten überhaupt noch zu gedeihen; sie verschwinden, sobald die Gebüsche dichter werden. Diese Variante ist gesellschafts-genetisch als die erste und primitivste anzusehen und als Initialstadium zu werten. *Cyperus flavescens* und *Lythrum hyssopifolia* sind ihre Differentialarten.

Weniger stark feuchtigkeitsabhängig ist die Variante von *Lysimachia dubia*. Als Differentialarten gelten neben *Lysimachia Verbena officinalis*, *Funcus articulatus* und *Galium humifusum*. In ihrer Struktur steht diese Variante der vorher beschriebenen von *Cyperus flavescens* nahe und läßt sich

¹⁾ Tabelle 2 im Anhang

ebenfalls von vorausgegangenen Isoëto-Nanojuncetea-Beständen herleiten. Sie folgt in der Sukzession wohl meist auf die Typische Subassoziation des Tamarici-Cyperetum rehmannii.

Die Typische Variante schließt sich an die beiden vorangehenden an. Das zeigt sich in den Aufnahmen 6 und 7 der Tabelle 1, wo *Mentha pulegium*, *Juncus bufonius*, *Chaenorhinum minus* und *Epilobium dodonaei* als Überreste einer vorausgegangenen Pionier-Assoziation gelten können. Die Gesamtartenzahl ist noch niedrig. In der Strauchschicht ist entweder *Tamarix tetrandra* (Aufn. 6) oder *Hippophaë rhamnoides* (Aufn. 7) vorherrschend. Tamariske oder Sanddorn bilden noch lichte, niedrige Büsche (etwa 0,50 bis 1,20 m hoch). In den Aufnahmen 8 und 9 ist ein weiter fortgeschrittenes Stadium erfaßt; die Sträucher erreichen Höhen bis zu 2,50 m, die Begleitflora ist artenreicher. Die beiden *Artemisia*-Arten, *A. absinthium* und *A. scoparia*, zeigen hohe Deckungswerte.

Trockenere Schwemmsand- und Schotterflächen besiedelt die Variante von *Bromus japonicus* mit *B. japonicus*, *B. sterilis*, *Anthemis ruthenica* und *Eryngium giganteum* als Differentialarten, wobei die Gräser z. T. aspektbestimmend sind. *Hippophaë* überwiegt gegenüber den beiden *Tamarix*-Arten. Die beiden *Bromus*-Arten sind auch in der Variante von *Sedum pallidum* des Cypero-Lythretum tribracteati Pietsch 1961 häufig. *Bromus japonicus* und *Anthemis ruthenica* treten schon in der Variante von *Plantago lanceolata* des Cyperetum heldreichiani Pietsch 1961 auf. Diese beiden Isoëto-Nanojuncetea-Gesellschaften können deshalb als Vorläufer der *Bromus*-Variante unseres Tamarisken-Sanddorn-Gebüsches angesehen werden.

Eine weitere grasreiche Ausbildung ist die Variante von *Agrostis tenuis*. Die Differentialarten sind *Agrostis tenuis*, *Agropyrum repens*, *Plantago lanceolata*, *Silene compacta*, *Trifolium agrarium* und *Vulpia myurus*. Sie überziehen grobsandige bis steinige Geröllflächen sowie grauen, aufgelockerten Schwemmsand. Für die *Agrostis*-Variante des Tamarici-Hippophaëtum kommt vor allem die Variante von *Sedum pallidum* des Cyperetum heldreichiani auf relativ trockenen, grobdispersen Böden als Vorläufer in Frage.

Eine bemerkenswerte Artenkombination zeigt die Variante von *Scleranthus annuus* mit den Differentialarten *Scleranthus annuus*, *Medicago lupulina* und *Setaria glauca*, die locker-sandige, nicht mehr ebene Schwemmsand-Alluvionen besiedelt. In ihr treten eine Reihe ruderaler Arten in großer Häufigkeit auf, nämlich *Melilotus officinalis*, *Echium vulgare*, *E. italicum*, *Echinochloa crus-galli*, *Xanthium italicum* u. a. Dadurch ergeben sich gewisse Anklänge an das aus Mitteleuropa bekannte Melilotetum Tüxen 1942, der Natternkopfflur. Die *Tamarix*-Arten und *Hippophaë* sind nur spärlich vertreten. Die Variante von *Chenopodium anagallis* des Cyperetum heldreichiani könnte hier als Vorläufer in Frage kommen, aber auch die Variante von *Silene compacta* des Tamarici-Cyperetum rehmannii.

b) Subassoziation von *Salix alba*

Sie hat ihre Hauptverbreitung an den Flüssen der Kolchischen Niederung zwischen Suchumi und Batumi. Da zu ihrem Gedeihen offenbar eine höhere Luftfeuchtigkeit erforderlich ist, fehlt diese Untergesellschaft im Übergangsbereich im Bereich der Macchien; man trifft sie dort nur in den tiefen und

engen Tälern, wo auch die Elemente des Kolchischen Niederungswaldes auftreten. Aus diesem Vegetationstyp übergreifende Pflanzen bilden die Differentialarten der Subassoziation. Es sind dies *Salix alba*, *S. angustifolia*, *Fraxinus excelsior* ssp. *oxycarpa*, *Alnus barbata*, *Sambucus ebulus*, *Elaeagnus angustifolia* und *Morus alba*. Die Gehölze entwickeln zusammen mit den Kennarten der Gesellschaft ein Ufergebüsch; nur in den seltensten Fällen erreichen einige Arten baumförmigen Wuchs. Die Standorte befinden sich durchschnittlich etwa 0,50 bis 1 m über dem Sommer-Wasserstand. *Fraxinus excelsior* ssp. *oxycarpa* Wesem. = *Fraxinus oxycarpa* Willd. var. *oxyphylla* M. B. tritt am Unterlauf der Flüsse an die Stelle von *Fraxinus excelsior*. *Vitex agnus-castus* wurde in der Subassoziation von *Salix alba* regelmäßig beobachtet; teilweise kommt auch *Salix fragilis* vor. Von den Begleitern ist die in den Tabellen als fließbegleitende Arten ausgeschiedene Gruppe hier recht stark vertreten, die übrigen Gruppen der Begleiter treten jedoch deutlich zurück.

c) Subassoziation von *Rhamnus pallasii*

Diese Untergesellschaft ist nur im Bereich des mediterranen Küstenstreifens des Übergangsgebietes zu finden. Hier fehlen die engen, steilwandigen Talkessel, und das Klima ist trockener. Deshalb fehlen hier die Vertreter des Kolchischen Niederungswaldes; dafür dringen Elemente der *Paliurus*-Macchie in unsere Gesellschaft ein und bilden die Differentialarten der genannten Subassoziation: *Rhamnus pallasii*, *Prunus spinosa*, *Cornus sanguinea*, *Berberis vulgaris*, *Carduus pycnocephalus*, *C. uncinatus* und *Glycyrrhiza glabra*. Diese Elemente der Sibirjak-Formation sind in der Hauptsache auf Fluß-Alluvionen des Asché südlich von Rabice und des Kuapsé in der Nähe von Pizunda in unserer Gesellschaft anzutreffen. Die Sträucher bilden ein niedriges, oft noch lichtetes Gebüsch, das von *Vitex agnus-castus*, *Smilax excelsior* oder *Humulus lupulus* umrankt wird. Während die Sträucher auf den Alluvionen nur 0,60 bis 1,50 m hoch waren, erreichten sie an den benachbarten Kalkhängen Höhen zwischen 2,50 und 4 m. Soweit eine Entwicklung von Rasen auf den älteren, vom Hochwasser nicht überspülten Alluvionen unterbleibt, kann die *Rhamnus pallasii*-Subass. unmittelbar in die *Paliurus*-Macchie übergehen, die dann von den Hügeln herab bis dicht an die Flußufer reicht. Im Bereich der *Fagus orientalis*-Wälder in Küstennähe fallen die Hänge steiler zum Flußtal ab und sind mit einem dichten Gebüsch überzogen, das in der Hauptsache aus *Berberis vulgaris*, *Prunus spinosa*, *P. divaricata*, *Quercus pubescens* ssp. *lanuginosus*, *Mespilus germanica* und *Hippophaë rhamnoides* besteht. *Fagus orientalis* bewächst dann die Kalkhänge oberhalb der oft undurchdringlichen Strauchdickichte. Im Bereich des *Carpinus orientalis*-Stangenwaldes der höher gelegenen, weiter von der Küste entfernten Hügel treten die mediterranen Gebüsche in ihrer Ausdehnung bereits zurück, und es kommt nicht mehr zur Durchmischung der Flußufer-Vegetation mit diesen Elementen; da in den enger werdenden Tälern der Kolchis-Wald gegen die Küste vorstößt, wird hier die Subass. von *Rhamnus pallasii* durch die von *Salix alba* ersetzt.

In der Subass. von *Rhamnus pallasii* finden sich durchschnittlich die höchsten Artenzahlen innerhalb der Gesellschaft. Die Begleitarten sind sehr zahlreich. Hier ist nicht nur wie in der Weiden-Untergesellschaft die fließbegleitende Artengruppe stark vertreten, sondern es spielen auch alle

übrigen Gruppen, insbesondere auch die Arten der Trockenrasen, eine große Rolle. Die in der Gesellschaft am weitesten ausstrahlende Weidenart, *Salix fragilis*, fehlt hier bezeichnenderweise.

d) Subassoziation von *Heliotropium subcanescens*

Unmittelbar an der Küste des Schwarzen Meeres läßt sich auf dem breiten, sandig-steinigen Geröllstrand eine Untergesellschaft feststellen, die unter deutlichem Salz-Einfluß steht. *Heliotropium subcanescens*, *Herniaria incana*, *Linum tenuifolium*, *Lotus angustissimus*, *Lagoseris bifida* und *Medicago marina* erscheinen als Differentialarten. Der halophile Einfluß zeigt sich auch in der geringeren Artenzahl der Bestände. Dieses ist durch das auffallend starke Zurücktreten der begleitenden Arten bedingt, von denen nur verhältnismäßig salztolerante Vertreter noch wachsen können. Die Krautschicht erreicht nur noch Deckungswerte von 40 bis 60%. Für die Physiognomie der Bestände sind allein noch die Differentialarten der Untergesellschaft und die Charakterarten der Assoziation maßgebend. Bei diesen tritt eine Verschiebung zugunsten der *Tamarix*-Arten ein, während *Hippophaë* in der Menge bereits zurücktritt.

Unsere Subass. von *Heliotropium subcanescens* läßt sich zwanglos an die gleichnamige Subassoziation des *Tamarici-Cyperetum rehmannii* anschließen. Letztere hat mit *Heliotropium subcanescens*, *Linum tenuifolium*, *Eryngium maritimum*, *Lotus angustissimus*, *Brassica tournefortii* und *Herniaria incana* nahezu den gleichen Bestand an Trennarten. Die halophile Isoëto-Nanojuncetea-Gesellschaft findet sich auf offenem, grundfeuchtem Sandboden der Küste oft im Kontakt mit den halophilen Tamarisken-Sanddorn-Beständen auf stärker gefestigten Strandpartien. In diesen kommen wegen der größeren Austrocknung infolge der Bodenerhöhung die *Cyperus*- und *Juncus*-Arten der vorausgegangenen Gesellschaft nicht mehr vor, erhalten bleiben jedoch die genannten Differentialarten und zeigen im Schutz der Sträucher volle Vitalität.

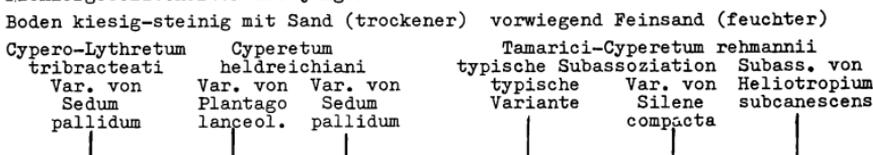
3. Gesellschaftsentwicklung

Das *Tamarici-Hippophaëtum* folgt in der Sukzession — soweit bisher bekannt — wohl meist auf Isoëto-Nanojuncetea-Gesellschaften der ganz jungen, noch stark feuchtigkeitsbeeinflussten Alluvionen oder der im Sommer trockenfallenden Teile der Flußbetten selbst. Vielleicht sind stellenweise auch den alpinen Schwemmlinggesellschaften (*Epilobion fleischeri*) ähnliche Gesellschaften auf dem gröberen Schwemmsand-Material anzutreffen, worüber aber noch keine Beobachtungen vorliegen. Auch nitrophile Flußufer-Staudengesellschaften können wahrscheinlich im Gebiet noch aufgefunden werden.

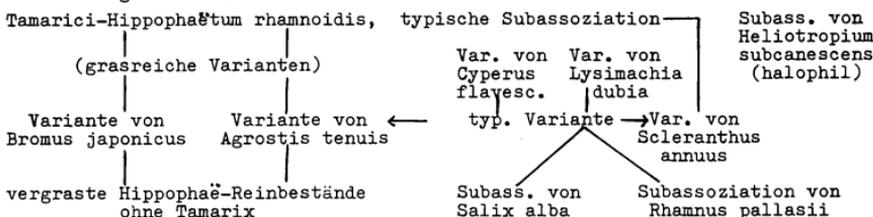
Durch vorausgegangene Studien (PIETSCH 1961) sind die an den Unterläufen der westkaukasischen Flüsse vorkommenden Zwergbinsen-Gesellschaften bekannt. Auf den mehr grobdispersen, kiesig-steinigen, nur wenig sandhaltigen Böden kommen vor allem das *Cypero-Lythretum tribracteati* und das *Cyperetum heldreichiani* als Pionier-Assoziationen vor. Bestimmte Varianten dieser Gesellschaften vermitteln zu den grasreichen Varianten des *Tamarici-Hippophaëtum*, von denen die weitere Entwicklung zu stark vergrasteten Reinbeständen des Sanddorns ohne Tamariske führen kann. Auf vorwiegend feinsandigen, weniger der Austrocknung unterliegenden Böden

der Flußbetten (oder des Meeresstrandes) findet sich vor allem das Tamarici-Cyperetum rehmannii, in dem schon *Tamarix tetrandra* in einer niederliegenden Zwergform (fo. *pygmaea*) als Kennart vorkommt. Diese Gesellschaft scheint der wichtigste Ausgangspunkt für die Entstehung des Tamarici-Hippophaëtum auf den etwas älteren Alluvionen zu sein. Neben einer halophilen Serie, die nur in Meeresnähe vorkommt, führt die Hauptentwicklung von der Typischen Subass. des Tamarici-Cyperetum über initiale Varianten zur Typischen Variante der Typischen Subass. und weiter zu den bereits höher organisierten Subassoziationen von *Salix alba* oder *Rhamnus pallasii*. An trockeneren Standorten kann die Entwicklung über eine Variante von *Scleranthus annuus* ebenfalls zur *Rhamnus pallasii*-Subass. gehen (vergleiche das Schema).

1. Pioniergesellschaften der jungen Fluß-Alluvionen:



2. Gebüsch-Vegetation der älteren Fluß-Alluvionen:



Schema der Vegetationsentwicklung des Tamarici-Hippophaëtum rhamnoidis

Die beiden zuletzt genannten Subassoziationen sind bereits als Abbaustufen des Tamarici-Hippophaëtum zu betrachten, die jeweils an bestimmte klimatische Voraussetzungen gebunden sind. Die Subass. von *Rhamnus pallasii* tritt nur in der Macchienzone des Übergangsbereiches auf und entwickelt sich auf den am stärksten erhöhten Teilen der Alluvionen, vor allem an den Talrändern, zu wärmeliebenden Gebüschern weiter, die in der Hauptsache aus *Paliurus spina-christi*, *Berberis vulgaris*, *Quercus pubescens* ssp. *lanuginosus*, *Prunus spinosa*, *P. divaricata*, *Rhamnus pallasii* sowie *Hippophaë* bestehen; die Tamarisken fehlen hier, denn die Gebüschern werden sehr hoch und dicht, und manche Arten nehmen bereits baumförmigen Wuchs an. Die Bestände tendieren in Richtung auf Waldgesellschaften vom Typus der *Quercetalia pubescentis*.

Die Subass. von *Salix alba* ist im ganzen an feuchtere Bedingungen gebunden und besonders im südlichen Gebiet, in der Kolchis, verbreitet. Sie entwickelt sich zu einem mesophilen Auengebüsch weiter, hauptsächlich bestehend aus *Salix alba* und anderen *Salices*, *Alnus barbata*, *Fraxinus oxycarpa*, *Pterocarya fraxinifolia*, ebenfalls mit *Hippophaë* und ohne Tamarisken. Aus diesem Gebüsch kann dann ein *Alnus barbata*-Auenwald entstehen. Als Kontaktgesellschaften treten Laubwälder vom Kolchistyp auf.

4. Sanddorn und Tamarisken in der Flußufervegetation Eurasiens

In der umfangreichen Literatur über die Vegetationsverhältnisse des Kaukasus-Gebietes finden sich sowohl in den reinen Artenlisten für die wichtigsten kaukasischen Gewächse als auch in ausführlicheren Vegetationsbeschreibungen einige kurze Hinweise über das Vorkommen und die Physiognomie der Bestände von *Hippophaë rhamnoides* und einigen *Tamarix*-Arten (RADDE 1899, MEDWEDEW 1907, KUSNEZOW 1909, BUSCH 1935, 1936, GROSSHEIM 1948, FLORA URSS, insbesondere XV u. XVI, 1949, LAWRENKO u. SOTSCHAWI 1956, BERG 1959). Die ersten ausführlicheren Angaben gehen auf den deutschen Botaniker RADDE zurück, der eine Vielzahl von Forschungsreisen durch das gesamte Gebiet Kaukasiens unternahm; die Ergebnisse faßte er in seinem Buch über die Pflanzenverbreitung der Kaukasus-Länder zusammen. Nur in einem einzigen Falle berichtet RADDE (1899, p. 120) von einem Vorkommen von *Hippophaë* und *Tamarix* am gleichen Standort, nämlich auf den Sandablagerungen und Flachinseln am Tschoroch südlich von Batumi. Während das dichte Gebüsch von *Hippophaë* besonders die Flachinseln besiedelt, bildet sich ein liches *Tamarix laxa*-Gebüsch mit vereinzelter *Myricaria germanica* mehr auf den Sandablagerungen in Flußschleifen mit steilwandigen Ufern.

Sonst gibt RADDE von den Fluß-Alluvionen entweder nur Bestände von *Hippophaë* oder nur von *Tamarix* an. Dennoch zeigen diese Standorte in ihrer floristischen Struktur Ähnlichkeit mit einigen von uns aufgestellten Subassoziationen und Varianten des Tamarici-Hippophaëtum. Aus floristischen Angaben von RADDE läßt sich z. B. auf das Vorkommen der Untergesellschaft von *Rhamnus pallasii* schließen. So treten im Tschantikessel am Argunj südlich von Sotschi *Paliurus spina-christi*, *Rhamnus pallasii*, *Rh. spathulifolia*, *Berberis vulgaris* und *Hippophaë* auf. Im Dünengebiet des Rion-Deltas in der Kolchis gedeiht der Sanddorn zusammen mit *Berberis vulgaris*, *Mespilus germanica* und *Paliurus*. Ebenso vermag aber auch die Tamariske in der gleichen Artenkombination aufzutreten. Das gilt für ein aus *Tamarix ramosissima* gebildetes Gebüsch in der *Iris notha*-Steppe am linken Terek-Ufer; als hauptsächliche Begleitarten werden genannt: *Crataegus*, *Prunus spinosa*, *Rhamnus pallasii*, *Cornus sanguinea*, *Carduus pycnocephalus*, *C. uncinatus*, *Glycyrrhiza glabra*, *Zygophyllum fabago*. In die gleiche Verwandtschaft lassen sich auch Vorkommen in der Ebene der Kura zwischen dem Großen und Kleinen Kaukasus einordnen. Die Hauptvegetation wird durch *Tamarix*-Gebüsch, *Glycyrrhiza* und *Alhagi camelorum* gebildet. Am Nordost-Fuß des Kaukasus am Kaspischen Meer tritt *Tamarix* in der Dünenvegetation zusammen mit *Crataegus monogyna*, *Rhamnus pallasii* und *Eryngium campestre* in ausgedehnten Silberpappel-Gebüsch auf.

Auch für das Vorkommen der Untergesellschaft von *Salix alba* werden von RADDE Hinweise gegeben. So berichtet er von einem dichten Gebüsch aus Weiden und *Hippophaë*, „deren trübes Graugrün und silbrig schimmernde Aschenfarbe als festumrandete Flecken sich inmitten der dunklen Vegetation an den Talwänden bemerkbar machen.“ Für die Inseln im oberen Terek-Tal werden Gebüsch aus *Salix fragilis* und *Hippophaë* angegeben. Hierher gehören auch Angaben, die sich nicht mehr auf das Kaukasus-Gebiet selbst beziehen; *Tamarix tetrandra* besiedelt z. B. zusammen mit einigen *Salix*-Arten feuchten Schwemmsand an den Rändern der „Süßwasser-Ilmen“ im Wolga-Delta.

Als Hinweis auf das Vorkommen der Subass. von *Helitropium subcanescens* und verarmter Ausbildungsformen der Typischen Untergesellschaft dürften weitere Angaben von RADDE aufzufassen sein. Er berichtet über das Auftreten von *Hippophaë rhamnoides* zusammen mit *Vitex agnus-castus* und *Euphorbia paralias* auf der Zwergdüne von Pizunda dicht am Strande des Schwarzen Meeres. Die gleiche Artenkombination von Sanddorn und Keuschbaum wird auch von der Strandzone zwischen Gelentschik und Tuapse beschrieben.

Deutlich halophile Beeinflussung zeigt die Vegetation der *Tamarix*-Gebüsche der Dünen am Ostufer des Temirgoje-Sees (Ost-Ciskaukasien). Hier bilden Sträucher von *Tamarix tetragyna* und *T. ramosissima* zusammen mit *Nitraria schoberi*, *Halostachys caspica* und *Caladium caspicum* den Hauptanteil der Dünenvegetation. Am West-Ufer des Kaspischen Meeres, etwa 30 km landeinwärts, ist *Tamarix* auf den Sandwällen der wandernden Sandsteppe anzutreffen. Bei allen aufgeführten Angaben werden von RADDE niemals genauere Mitteilungen über die Zusammensetzung der Krautschicht gemacht, weshalb ein näherer Vergleich mit unserer Gesellschaft nicht möglich ist.

Durch GROSSHEIM (1948), BERG (1959) und LAWRENKO u. SOTSCHAWI (1956) wurden in neuerer Zeit die Angaben RADDES (1899) über das Vorkommen von *Tamarix* und *Hippophaë* bestätigt und ergänzt. So handelt es sich bei den Tamarisken in der Kura-Ebene um *T. ramosissima* und *T. laxa* (= *hohenackeri*). Beide Arten bilden am Unterlauf von Kura und Arax einen breiten Gürtel azonaler Vegetation; auf den Tamarisken-Gürtel folgt in Abhängigkeit von den Feuchteverhältnissen ein Gürtel mit *Salix australior* und darauf ein solcher mit *Populus hybrida*. In den sog. „Tschaly“, abflußlosen Vertiefungen in den Hundszahn-Wiesen Ost-Transkaukasiens, kommen nach GROSSHEIM (1948) die Tamarisken zusammen mit *Glycyrrhiza glabra*, *Limonium meyeri* und *Alhagi camelorum* vor. Im Wolga-Delta findet durch Antransport großer Mengen von Schwemmsand und organischen Sinkstoffen eine rasche Neuland-Bildung statt; die aus dem Wasser auftauchenden flachen Inseln, die sog. „Kosnypi“, werden von einer Pioniervegetation besiedelt, in der neben *Typha*-, *Cyperus*- und *Sparganium*-Arten auch *Salix triandra* sowie *Tamarix ramosissima* und *T. laxa* eine Rolle spielen (DOBROCHOTOW 1940, FURSAJEW 1940, 1954). In der Kuma-Manytsch-Niederung (Cis-Transkaukasien) besiedeln die Tamarisken niedere Sandrücken an den Flußufern (NOWOPOKROWSKI 1931, BERG 1959).

Tamarisken und Sanddorn sind auch für die Flußauen in Mittelasien, die sog. „Tugai-Streifen“, sehr charakteristisch; mit ihrer Vegetation beschäftigte sich schon eine Reihe von Autoren (RICKMER-RICKMERS 1930, WINOGRADOW, PAWLOWSKI u. FLEROW 1935, DMITRIEWA 1944, LAWRENKO u. SOTSCHAWI 1956, p. 534f., dort weitere Lit.). Im Bereich der turkmenischen Küste des Kaspischen Meeres und an den verschiedenen Flüssen, z. B. am Atrek, Emba, Tschu, Syr-darja, Amu-darja und am Unterlauf von Wachsch und Pjandsch im West-Pamir, bilden verschiedene *Tamarix*-Arten, wie *T. ramosissima*, *T. laxa*, *T. hispida*, *T. karelinii*, *T. florida*, zusammen mit *Hippophaë rhamnoides*, *Elaeagnus*-, *Populus*- und *Salix*-Arten, darunter auch *S. fragilis*, dichte Gebüsche. Den Schwemmsand der Tugai-Streifen am Ili im Vorland des Tienschan bewachsen z. B. *Tamarix laxa* und *Hippophaë* in Gemeinschaft mit *Elaeagnus* und *Salix*-Arten.

Verschiedene Tamarisken (*T. ramosissima*, *T. laxa*, *T. hispida*, *T. gracilis*, *T. ewersmannii*) können infolge ihrer beträchtlichen Salztoleranz auch auf salzhaltigen Böden auftreten, so auf den halisch beeinflussten Uferterrassen der Flüsse im Bereich der Sandwüsten und Hungersteppen zwischen Kaspischem Meer, Aral-See, Balchasch-See und Tarim-Becken. Die Weiden- und Pappel-Arten der Tugai-Streifen fehlen hier; dafür bilden halophile Sträucher und Halbsträucher, wie *Halimodendron halodendron*, *Halocnemum strobilaceum*, *Nitraria schoberi*, *Statice suffruticosa*, *Halostachys belangeriana* u. a., die Begleitvegetation (SPIRODONOW 1921, KELLER 1936, DMITRIEWA 1944, LAWRENKO u. SOTSCHAWI 1956, p. 507, 542, 756). In der Kysil-kum-Wüste südöstlich des Aral-Sees bildet *Tamarix hispida* zusammen mit *Anabasis salsa* oft die einzige Vegetation (l. c., p. 813).

Auf stärker salzigen Böden vermag *Hippophaë* den Tamarisken nicht zu folgen. Andererseits fehlen in den höheren Lagen der mittelasiatischen Gebirge die Tamarisken, und die Alluvionen der Flüsse werden allein vom Sanddorn beherrscht. So berichtet z. B. NIKITINA (1947) über schwer durchdringbare *Hippophaë*-Bestände mit verschiedenen *Salix*-Arten, *Phragmites communis* und Arten von *Lasiagrostis* und *Calamagrostis* vom Westufer des Issyk-kul im mittleren Tienschan. Im inneren Pamir am Kyssyl-su und Tanimas wächst *Hippophaë* zusammen mit *Myricaria squamosa*, *Salix oxycarpa* und *Cyperaceen* (RICKMER-RICKMERS 1930). Weiter nordöstlich im autonomen Tuwa-Gebiet am Oberlauf des Jenissai besiedelt der Sanddorn die Flußtäler des Tannu-ola-Gebirges; seine undurchdringlichen Dickichte begleiten z. B. im Kemtschik-Tal die Wälder von *Populus laurifolia* (SCHISCHKIN 1914, SOBALLEWSKAJA 1947). An den Flüssen in den Hochwüsten von Nordwest-Tibet und Ladak bildet *Hippophaë* zusammen mit *Reaumuria*, *Myrica elegans*, *Salix*- und *Populus*-Arten fast die einzige Gehölzvegetation (SCHIMPER/FABER 1935, p. 1359). Im Nanschan im Osten des Kuenlun-Systems werden die Bachränder von dichten Gebüschern aus *Hippophaë*, *Hedysarum multijugum*, *Caryopteris mongolica*, *Nitraria schoberi* u. a. gesäumt (PRSCHEWALSKI 1884).

Bei einem pflanzengeographischen Vergleich der westlich des Kaukasus gelegenen Gebiete ist es naheliegend, zuerst Länder mit ähnlichem Klima und ähnlicher Vegetation zu betrachten. Das sind in unserem Falle die West-Transkaukasien gegenüberliegenden Schwarzmeer-Küsten Rumäniens und Bulgariens. So gleicht die westkaukasische Auenvegetation weitgehend der rumänischen. *Tamarix ramosissima* besiedelt sowohl die rumänische Schwarzmeer-Küste als auch sandige Anschwemmungen der Flußufer von Donau und Siretul und ihren Nebenflüssen Dienar, Birladul, Jijna u. a. in den Gebieten Bacau, Galati, Iasi, Birlad (Flora RPR III, p. 531). Das Vorkommen der Art wird auch für die schon weit von der Küste entfernten Fluß-Alluvionen im Gebiet von Ploesti und Bukarest angegeben. Die Gebüsche befinden sich oft im Kontakt mit einem Weiden-Erlenwald, so daß eine Beziehung zu unserer Subassoziation von *Salix alba* möglich ist (SIMON 1960).

Während die Tamariske in der Hauptsache auf sandige Fluß-Alluvionen und auf sandigen Boden an der Meeresküste beschränkt ist, ist die Verbreitungsamplitude des Sanddorns viel größer. Er überzieht in Rumänien die sandig-kiesigen Geröllflächen entlang der Flüsse und auch die höher gelegenen Schotterhänge ähnlich wie in Transkaukasien (Flora RPR IV, p. 158, Flora URSS XV, p. 636). Bis in den montanen Bereich finden sich in den *Hippophaë*-

Beständen sowohl *Salix*-Arten als auch xerotherme Elemente der Sibljak-Formation, wie *Prunus*-Arten, *Berberis*, *Paliurus spina-christi* u. a. Am rechten Ufer des Kilia-Mündungsarmes der Donau bilden Weiden, Silberpappel und Sanddorn dichte Gesträuche auf den meeresnahen sandigen Uferwällen (PAT-SCHOSKI 1914, BERG 1959). *Myricaria germanica* tritt zusammen mit *Calamagrostis pseudophragmites* in einer Pioniervegetation auf zeitweilig überflutetem Flußkies in den Bergregionen auf (NYARDY 1958, p. 19 u. 173, Flora RPR III, p. 535) und hat so zu der Tamarisken-Sanddorn-Weiden-Auenvegetation keine näheren Beziehungen mehr. *Myricaria* gilt als Kennart einer Gesellschaft, die der Auenvegetation vorangeht, aber besonders im Gebirge entwickelt ist, wo die Tamariske bereits fehlt (vergleiche auch Flora URSS XV, p. 311, 323, 516; XVI, p. 636).

Im westlichen Bereich der Balkanhalbinsel kommt es an Flußmündungen, auf stark durchfeuchteten Schwemmsand-Alluvionen, auf flachen Küstendünen am Meeresstrand und an sandigen, grundwassernahen Stellen von Süß- und Brackwasser-Seen zur Entwicklung von Auen-Gebüsch und Auen-Wäldern. Sie bestehen aus *Hippophaë rhamnoides*, *Tamarix*-, *Salix*-, *Populus*-, *Alnus*-, *Ulmus*-Arten und *Paliurus*. *Tamarix africana* und *T. parviflora* (= *T. gallica*), dicht von *Vitex agnus-castus* überrankt, bilden in den Flußauen Buschwerke. Am weitesten verbreitet ist diese von ADAMOVIĆ (1929) zur Tieflandstufe gerechneten Formation an der ostitalienischen und albanischen Küste, wo sie große Flächen überziehen kann. Vereinzelt wird sie auch für den Skutari- und den Vrana-See angegeben und kommt an der übrigen Adria dann meistens nur in Flußniederungen vor. Eine Reihe von Faktoren (ADAMOVIĆ 1929, p. 23) bedingt hier eine auffallende Artenarmut, wobei jeweils eine Art auf großen Flächen dominiert. Solche Bestände können außer durch *Tamarix* oder *Hippophaë*, häufig von *Vitex agnus-castus* übersponnen, auch von *Salix*- oder *Poterium*-Arten und *Paliurus* beherrscht werden. Die Flußniederungen der Bojana, des Drin u. a. an der albanischen Küste bis zur Valona-Bucht bestehen neben Sumpf- und Seen-Flächen aus Auenland. *Alnus glutinosa*, *Salix cinerea*, *S. aurita*, *S. incana*, *S. alba*, *S. fragilis*, *Tamarix parviflora*, *T. africana*, von *Vitex* überzogen, bilden den Hauptbestand der Auenvegetation. Ausführlich werden die soziologischen Verhältnisse der Auen-Wälder Albaniens in einer neueren Arbeit von I. u. V. KARPATI (1961) beschrieben, die einen neuen Verband mit zwei neuen Assoziationen aufstellten. Im Inundationsgebiet der Flußbetten kommen auf tieferem Niveau fast ausschließlich Gebüsch des Tamarici-Salicetum purpureae mit *Vitex agnus-castus* zur Entwicklung. Sie werden in einen eigenen Verband der Tamarix-Weiden-Gebüsch, Tamaricion parviflorae, innerhalb der im östlichen Mittelmeerraum verbreiteten Platanen-Auen, Platanetalia orientalis Knapp 1959, gestellt. Die zweite Gesellschaft des Verbandes ist das Nerio-Salicetum purpureae. Das Tamarici-Salicetum ist durch eine im allgemeinen geschlosseneren Strauchschicht und eine nur spärliche Krautschicht charakterisiert; ihre Kennarten sind *Tamarix parviflora* und *Salix purpurea* var. *amplexicaulis*. Das Nerio-Salicetum zeigt dagegen einen verhältnismäßig hohen Deckungsgrad der Krautschicht von 70 bis 90%; neben *Salix purpurea* var. *amplexicaulis*, *S. elaeagnos* und *Nerium oleander* treten *Salix alba*, *Alnus glutinosa* und *Tamarix africana* in der 3 bis 4,50 m hohen Strauchschicht auf. Bei beiden Gesellschaften handelt es sich um gebüschartige Pionierassoziationen auf humusarmen, grobkiesigen oder sandigen Fluß-Alluvionen, deren oberste Schichten alljährlich großen Wasser-

gehaltsschwankungen unterworfen sind. *Tamarix parviflora* findet sich in Albanien auch in einer Untergesellschaft des *Salicetum albo-fragilis* (*albanicum*), einer Baumweiden-Assoziation mit *Salix alba*, *S. purpurea*, *Populus nigra*, *P. alba*, in deren Strauchschicht neben *Tamarix* auch *Vitex agnus-castus*, *Periploca graeca*, *Clematis viticella*, *Pyracantha coccinea* und verschiedene *Rubus*-Arten auftreten. Bei nachhaltiger anthropogener Beeinflussung kann *Tamarix* unter günstigen Bodenbedingungen noch eine so große Vitalität entfalten, daß eine Art Heckenvegetation entsteht (ADAMOVIĆ 1929, p. 88—90).

Die beiden Tamarisken *T. parviflora* und *T. africana* besiedeln an der Adria auch den Sand in Küstennähe zusammen mit *Vitex agnus-castus*, *Plantago maritima*, *Juncus maritimus*, *Agropyrum litorale*, *A. junceum*, *A. elongatum*, *Eryngium maritimum*, *Catapodium loliaceum*, *Erianthus ravennae*, *Glau-cium flavum* u. a. (ADAMOVIĆ 1929, p. 99). Von der venetianischen Küste beschreibt PIGNATTI (1954, p. 152f.) als Xanthio-Ammophiletum und Medicagini-Ammophiletum Dünengesellschaften, in denen *Tamarix parviflora* zusammen mit *Euphorbia paralias*, *Convolvulus soldanella*, *Eryngium maritimum*, *Agropyrum junceum* u. a. vorkommt. Ebenfalls von der venetianischen Küste berichtet ZANGHERI (1936, p. 312) über Bestände von *Hippophaë rhamnoides* mit *Schoenus nigricans*, die mit einer hauptsächlich aus *Erica carnea*, *Salix repens* und *Schoenus nigricans* bestehenden Vegetationsform in Kontakt stehen. PIGNATTI rechnet diese Bestände zum Hippophaë-Ligustretum (Meltzer 1941) Duvigneaud 1947.

Aus Mazedonien beschreibt BORNMÜLLER (1925, p. 431) ein Buschwerk aus *Tamarix parviflora* von den Kiesbänken und Inseln des Vardar; nach Mitteilung des gleichen Autors kommt bei Demirkapu neben *T. parviflora* auch *T. ramosissima* vor. OBERDORFER (1952, p. 344—346) berichtet vom Vardar-Delta westlich von Kalochorion über das Vorkommen von *T. ramosissima* in verschiedenen salzbeeinflussten und Halophyten-Gesellschaften teilweise zusammen mit *T. tetrandra*. *Hippophaë rhamnoides* wird für Mazedonien nicht genannt. RECHINGER (1949/50) gibt die Art auch nicht für die Ägäis an; er nennt dagegen *Tamarix ramosissima* von den östlichen, südlichen und westlichen ägäischen Inseln sowie von den Kykladen (l. c., p. 70). *T. ham-peana* ist auf das östliche und westliche Inselgebiet beschränkt.

In Mitteleuropa ist es vor allem das Alpengebiet, in dem *Hippophaë rhamnoides* auf den Fluß-Alluvionen eine große Rolle spielt; die Gattung *Tamarix* fehlt hier, wird aber durch die Deutsche Tamariske, *Myricaria germanica*, vertreten. Mit den soziologischen Verhältnissen der alpigenen Flußbauen hat sich eine große Zahl von Autoren beschäftigt. In fast allen Arbeiten, bis auf MOOR (1958), wird eine strenge Trennung zwischen den Beständen von *Hippophaë rhamnoides* und von *Myricaria germanica* vorgenommen. Von MOOR werden beide Arten als Kennarten des *Salicetum elaeagni* innerhalb seiner neuen Ordnung und Klasse *Salicetalia purpureae* bzw. *Salicetea purpureae* angesehen.

Früher hat AICHINGER (1933, p. 168) eine *Myricaria germanica*-*Epilobium dodonaei*-Assoziation unterschieden und von der Sanddorn-Gesellschaft auf höherem Boden, von ihm Hippophaëtum genannt, abgetrennt. Ebenso trennte LÜDI (1921) die *Hippophaë*-Bestände des Lauter-

brunner-Tales streng von seinem *Myricarium montanae*. Auch nach SIEGRIST (1913, 1928) wird an der Aare, am Hochrhein und am Tessin auf den höher gelegenen Kiesbänken das *Myricarium* durch *Hippophaë*-Bestände ersetzt. Offenbar handelt es sich in diesen Fällen aber nur um lokale Erscheinungen; bei typischen Ausbildungen treten in den Beständen immer Weiden-Arten auf. AICHINGER spricht von einem Weiden-Stadium der *Myricaria*-Gesellschaft, das zum *Alnetum incanae* führt. Nach MOOR (1958) handelt es sich hier um das *Salici-Myricarium*, eine Tamarisken-Gesellschaft auf grundfrischen Schwemmböden mit periodischer Überflutung, in der auch *Hippophaë rhamnoides* ssp. *fluviatilis* auftritt. Es gibt Überschneidungen mit alpigenen Schwemmland-Gesellschaften des *Epilobion fleischeri*, die früher zur Aufstellung eines *Epilobio-Myricarium* geführt haben. Hier findet sich auch *Epilobium dodonaei*. Bemerkenswert ist, daß diese Art in den Alpen zusammen mit *Myricaria* und im Kontakt mit dem *Salici-Myricarium* und in West-Transkaukasien im *Tamarici-Hippophaëtum* vorkommt; dort ist *E. dodonaei* aber auch in verschiedenen *Isoëto-Nanojuncetea*-Gesellschaften häufig.

Hippophaë rhamnoides ssp. *fluviatilis* kann auch in anderen Gesellschaften des *Salicion elaeagni* auftreten, z. B. in der früher von VOLK u. BRAUN-BLANQUET (1938/39) als *Hippophaë-Salicetum incanae* bezeichneten Gesellschaft, die von MOOR (1958) als *Salicetum elaeagni-daphnoidis* neu gefaßt wurde. Mit dieser Assoziation ist das *Petasiti-Salicetum triandrae* bei MÜLLER u. GÖRS (1958) identisch; das von diesen Autoren beschriebene *Myricario-Chondriletum* gehört zum *Salici-Myricarium*. Außer den ebengenannten werden noch bei folgenden Autoren Bestände beschrieben, die in die Verwandtschaft der alpigen Weiden-Sanddorn-Gebüsche gehören: HAGER (1916), BRAUN-BLANQUET (1936, 1950), BRAUN-BLANQUET u. RÜBEL (1933), GAMS (1927), SILLINGER (1933), KLIKA (1936, Hohe Tatra).

Oberhalb der weidenreichen Auen kommt *Hippophaë* auch auf deutlich trockenerem Standort zusammen mit thermophilen Straucharten wie *Berberis vulgaris*, *Crataegus monogyna*, *Ligustrum vulgare*, *Cotoneaster integerrima*, *C. tomentosa*, *Sorbus aria*, *Amelanchier ovalis*, *Prunus mahaleb*, *Lonicera caprifolia*, *Viburnum lantana*, *Juniperus communis*, *Rosa glauca*, *R. eglanteria*, *Rhamnus*-Arten u. a. vor. Diese Gebüsche sind in den submediterranen Verband *Berberidion* Br.-Bl. (1947) 1950 innerhalb der *Prunetalia spinosae* zu stellen. *Hippophaë* ist hier Kennart einer eigenen Gesellschaft, *Hippophaë-Berberidetum* (Tüxen 1952) Moor 1958, des präalpinen Sanddorn-Gebüsches auf den Schotterflächen der Alpenflüsse. Angaben über diese Gesellschaft finden sich auch bei ISSLER (1924), AICHINGER (1933, p. 92/93), OBERDORFER (1957, p. 518), MÜLLER u. GÖRS (1958, p. 117, 161).

Die breite ökologische Amplitude des Sanddorns wird dadurch unterstrichen, daß die Art in der ssp. *maritima* an den Küsten der Ost- und Nordsee bis zum Atlantik wiederum eigene Gesellschaften aufbaut. Einmal gibt es typische Dünen-Gebüsche aus Sanddorn zusammen mit *Salix repens* var. *arenaria*, *Rubus caesius*, *Rosa spinosissima* u. a., die als *Hippophaë-Salicetum arenariae* (Br.-Bl. et De Leeuw 1936) Tüxen 1937 zum *Salicion arenariae* Tüxen 1952 (*Prunetalia*) gestellt werden. Aus den Niederlanden wurde außerdem ein *Hippophaë-Ligustretum* beschrieben

(MELTZER 1941, DUVIGNEAUD 1947), das neuerdings BOERBOOM (1960) in zwei verschiedene Gesellschaften aufgegliedert hat; in der Zusammensetzung der Bestände zeigen sich bereits Anklänge an das Berberidion.

5. Verbreitungsbild von *Hippophaë* und *Tamarix*

Aus den floristischen Angaben in der Flora der URSS, der Flora der RPR und aus pflanzengeographischen Darstellungen über Ost-Europa und Mittel-Asien (SCHIMPER/FABER 1935, LAWRENKO u. SOTSCHAWI 1956, BERG 1959) geht hervor, daß sich in bestimmten Gebieten das Areal von *Hippophaë* mit den Arealen einiger *Tamarix*-Arten überschneidet. Die Zone der Arealüberlagerung reicht etwa vom jugoslawisch-albanischen Küstengebiet an der Adria über die rumänisch-bulgarische Schwarzmeer-Küste, West-Transkaukasien, Ost-Transkaukasien, Ost-Ciskaukasien, das Tienschan-System und das Altai-Gebiet bis Ost-Asien. Dieses geht auch aus den vorliegenden Arealkarten von *Hippophaë* hervor. Die südliche Arealbegrenzung von *Hippophaë rhamnoides* ist die Linie: Südliches Alpengebiet — nördlicher und mittlerer Balkan — Südrand des Kleinen Kaukasus — Nord-Persien — Süd-Sibirien — Altai-Gebiet — Ost-Asien (MEUSEL 1943, WALTER 1954, FLORA URSS XV, p. 637, FLORA RPR IV, p. 158).

Arealkarten von *Tamarix ramosissima* und *T. tetrandra* konnten nicht aufgefunden werden; die Tatsache der Arealüberschneidung mit *Hippophaë* ergibt sich jedoch eindeutig aus den vorliegenden floristischen Angaben. Das Verbreitungsgebiet von *Tamarix ramosissima* erstreckt sich vom südöstlichen Europa über den Kaukasus, das südwestliche Asien bis in das Gebiet der nördlichen Mongolei und Chinas (FLORA URSS XV, p. 312, FLORA RPR III, p. 532). *Tamarix tetrandra* reicht von der östlichen Mediterraneis (Adria) bis Mittelasien (Pamir) und schließt den Kaukasus ein (FLORA URSS XV, p. 299, FLORA RPR III, p. 525).

Für die Gebiete südlich der Kaukasusländer, d. h. für die Hochebenen und Gebirge des Iran und die Schwarzmeer-Küste Kleinasiens sowie Anatolien, fehlt jeglicher Hinweis auf *Hippophaë rhamnoides* (BOBEK 1951, BOYKO 1954, WALTER 1956, Prof. RECHINGER-Wien, briefl.). Die Fluß-Alluvionen werden nur noch durch Gebüsch aus verschiedenen *Tamarix*-Arten besiedelt. Die Arten sind sowohl auf Flußschotter und Küstendünen als auch auf Sand- und Salzböden der Halbwüsten verbreitet.

Durch soziologische Untersuchungen ist das gemeinsame Vorkommen von *Hippophaë* und *Tamarix*-Arten bisher nur für Bulgarien und Rumänien sowie — durch die vorliegende Arbeit — für West-Transkaukasien belegt. Aus allen weiter östlich gelegenen Gebieten fehlen derartige Nachrichten, doch läßt sich dort die Existenz ähnlicher, wahrscheinlich nahe verwandter Gesellschaften annehmen. Aus dem Strandscha-Gebirge an der Westküste des Schwarzen Meeres, das klimatisch und floristisch große Ähnlichkeit mit der Kolchis aufweist (BOYKO 1954, BERG 1959), fehlen Angaben über eine derartige Gesellschaft.

6. Soziologische Einschätzung des *Tamarici*-*Hippophaë*tum

Von den Kennarten der alpinen Schwemmfloren des *Epilobion fleischeri* kommen *Epilobium dodonaei*, *Chaenorhinum minus*, *Silene compacta*, *Erigeron acer angulosus* und *Scrophularia canina* auch vereinzelt im trans-

kaukasischen Tamarici-Hippophaëtum vor. Wenn auch im Untersuchungsgebiet keine mit den alpinen Epilobion-Assoziationen vergleichbare Gesellschaften beobachtet wurden, so finden sich doch bei RADDE (1899, p. 65/66) verschiedene Angaben über das Vorkommen von *Chondrilla graminea* zusammen mit *Myricaria davurica*, *Tamarix ramosissima* und *T. tetrandra* im östlichen Kaukasus; aus dem Tal der Kleinen Laba bei Psebai in West-Ciskaukasien wird über ein gemeinsames Vorkommen von *Myricaria germanica* und *Cyperus flavescens* berichtet. Daraus läßt sich entnehmen, daß im kaukasischen Raum *Myricaria* möglicherweise in Isoëto-Nanojuncetea-Gesellschaften auftritt, die in der Sukzession dem Tamarici-Hippophaëtum vorausgehen. Gleichzeitig läßt sich auf ein mögliches Vorkommen einer Gesellschaft mit vorherrschender *Chondrilla*, ähnlich dem Chondriletum chondrilloidis (Br.-Bl. 1938) Moor ap. Oberdorfer 1957, und einer anderen mit *Scrophularia canina* und *Epilobium dodonaei*, ähnlich dem Epilobio-Scrophularietum caninae W. Koch et Br.-Bl. 1948, schließen. Während im Alpengebiet in der Regel die *Epilobium*- und *Chondrilla*-Gesellschaften als Vorläufer des *Myricaria*-Weiden-Sanddorn-Gebüsches auftreten, ist die Entwicklung in West-Transkaukasien meist eine andere. Dort bilden Isoëto-Nanojuncetea-Gesellschaften auf den grundwassernahen Sandflächen der Flüsse Pionier-Assoziationen und werden bei weiterer Erhöhung des Bodens von Ausbildungsformen des Tamarisken-Sanddorn-Gebüsches abgelöst. Hauptsächlich ist es das Tamarici-Cyperetum rehmannii Pietsch 1961, welches als Vorläufer des Tamarici-Hippophaëtum in Frage kommt. *Tamarix tetrandra* in einer Zwergform bildet zusammen mit *Cyperus rehmannii* die Kennarten dieser Assoziation; als Grundbestandteile kommen Arten der Isoëto-Nanojuncetea sowie eine Reihe ruderaler Begleiter vor; außerdem treten bereits Jungpflanzen von *Hippophaë rhamnoides* und *Salix*-Arten auf. Bemerkenswert ist das Vorkommen von *Epilobium dodonaei* im Tamarici-Cyperetum rehmannii. Je stärker die Entwicklung von Sanddorn und Tamariske wird, um so mehr werden die lichtbedürftigen Vertreter der Zwergbinsen-Gesellschaft überwuchert und verdrängt. Dadurch ergibt sich eine Sukzession vom Tamarici-Cyperetum rehmannii zum Tamarici-Hippophaëtum, wobei zunächst die Typische Subassoziation unserer Gesellschaft zur Ausbildung gelangt. Für die ufernahen, an Tamarisken reichen Strauchweiden-Gebüsch und gemischten Auenwälder der albanischen Flußniederungen ist ein erheblicher Prozentsatz an Nanocyperion-Elementen charakteristisch (I. u. V. KARPATI 1961, p. 242, 245), die ebenfalls in Vorstadien der Tamarisken- und Strauchweiden-Gebüsch auftreten.

Die Subass. von *Salix alba* unseres Tamarisken-Sanddorn-Gestrüchs zeigt hinsichtlich der Artengarnitur Parallelen zu den in der Hauptsache aus Weichholz-Arten bestehenden Weiden-Sanddorn-Gebüsch des Salicion elaeagni Moor 1958, insbesondere zum Salicetum elaeagno-daphnoidis (Br.-Bl. et Volk 1940) Moor 1958. Sie ist aber keineswegs identisch mit diesen. *Salix triandra*, *S. elaeagnos*, *S. purpurea* und *Hippophaë rhamnoides* sind Kennarten der Salicetalia purpureae und des Salicion elaeagni, zugleich aber auch Kenn- und Differentialarten der Subass. von *Salix alba* unserer Gesellschaft. Mit den Salicetalia purpureae sind auch die albanischen Tamarix-Weiden-Gesellschaften des Tamaricion parviflorae I. et V. Karpati 1961 verwandt; sie haben mit unserer Subass. von *Salix alba* *Salix elaeagnos*, *S. purpurea* und *Fraxinus oxycarpa* gemeinsam. *Salix alba*, *Fraxinus oxycarpa*, *Alnus barbata*, *Elaeagnus angustifolia* deuten auch gewisse Be-

ziehungen zu den süd-mitteuropäischen Weiden-Pappel-Auenwald-Gesellschaften feuchter, periodisch überfluteter Schwemmböden der größeren Ströme des *Salicion albae* (Tüxen 1955) Müller u. Görs 1958 an (siehe auch das *Salicetum albo-fragilis tamaricetosum* bei I. u. V. KARPATI 1961).

Als Kontaktgesellschaften unserer Subass. von *Salix alba* finden wir auf alten, völlig gefestigten Alluvionen eine Erlenwald-Gesellschaft (*Alnetum barbatae*); an den Hängen der tiefen Talschluchten schließen sich dem *Acereto-Fraxinetum* oder dem *Phyllitido-Aceretum* ähnliche Gesellschaften an. Eine *Petasites*-Weiden-Gesellschaft konnte mehrfach in der montanen Region der Bsyb-Kette auf kalkreichen Alluvionen beobachtet werden. Ihre Struktur ist aber eine andere als die des *Petasiti-Salicetum triandrae* bei MÜLLER u. GÖRS (1958).

Eine Artenverbindung zwischen *Hippophaë*, *Tamarix*-Arten und Weiden ist offensichtlich weit verbreitet. Wir finden sie nicht nur im Balkangebiet und in Transkaukasien, sondern auch noch weiter ostwärts bis zum West-Pamir; gegen das südliche Sibirien (Tuwa-Gebiet) hin verarmen dann die Bestände ähnlich wie in Mitteleuropa, indem die Tamarisken fehlen.

Die Subass. von *Rhamnus pallasii* in unserer Gesellschaft zeigt sowohl hinsichtlich der Artengarnitur als auch in der Einfügung in das Vegetationsmosaik deutliche Beziehungen zu den thermophilen Ausbildungen der *Hippophaë*-Gebüsche, insbesondere zum *Hippophaë-Berberidetum* Den *Prunetalia* und dem *Berberidion* gemeinsame Arten sind z. B. *Prunus spinosa*, *Rhamnus pallasii*, *Berberis vulgaris*, *Cornus sanguinea*, *Crataegus oxyacantha*, *Evonymus europaeus* und vereinzelt *Paliurus spina-christi*. Die Anzahl der strauchigen Pflanzen ist im *Tamarici-Hippophaëtum* kleiner als im *Hippophaë-Berberidetum*, die Anzahl der krautigen Arten dagegen höher. Als Kontaktgesellschaft unserer *Rhamnus pallasii*-Subassoziation treten auf höherem Gelände *Macchien* auf, meist von *Paliurus* beherrscht; in der unteren Bergstufe schließen sich thermophile Eichenwälder der *Quercetalia pubescentis* an. Große Ähnlichkeiten mit dem europäischen *Hippophaë-Berberidetum* weist das auf die Subass. von *Rhamnus pallasii* unserer Gesellschaft folgende Gebüsch aus *Rhamnus pallasii*, *Paliurus*, *Berberis vulgaris*, *Prunus*-Arten, *Quercus pubescens lanuginosus* auf, in dem noch *Hippophaë* vorkommt, die Tamarisken aber fehlen. Dieses thermophile Gebüsch ist im Bereich der küstennahen Kalkhügel als Mantel-Gesellschaft dem *Fagus orientalis*-Wald oder dem *Carpinus orientalis*-Stangenwald vorgelagert. *Hippophaë* kennzeichnet wahrscheinlich eine Untereinheit dieser Gebüsch-Gesellschaft. Hierher dürfte auch das *Hippophaë*-reiche *Calamagrosti-Tamaricetum ramosissimae* (SIMON u. DIHORU 1963, Aufn. 2 u. 7) zu rechnen sein.

Die typische Untergesellschaft zeigt weder Parallelen zum *Hippophaë-Berberidetum* noch zu den *Hippophaë*-Beständen des *Salicion elaeagni*. Eine gewisse, wenn auch nur recht lose Ähnlichkeit besteht lediglich zu einigen Aufnahmen, die I. u. V. KARPATI als *Tamarici-Salicetum purpureae* aus Albanien mitgeteilt haben. *Salix* kann dort ganz fehlen, und die ziemlich arme Krautschicht besitzt übereinstimmende Arten. Es fehlt aber auch der Sanddorn. Auf höher gelegenen, stärker austrocknenden Standorten neigen unsere Bestände zur Vergrasung. Diese Erscheinung wird auch von MÜLLER u. GÖRS (1958) für sekundäre Sanddorn-Gebüsche älterer Fluß-Alluvionen des Iller-Tales angeben.

Im Westen werden die niederen Flußauen zunächst ganz von Weiden beherrscht; in Albanien tritt dann zu den Weiden die Tamariske hinzu (*Tamarici-Salicetum purpureae*). Im östlichen Balkangebiet finden wir im Süden (Bulgarien) schon reine *Tamarix*-Auen, weiter nach Norden Weiden-*Tamarix*-Bestände, zu denen sich dann besonders im rumänisch-russischen Grenzgebiet der Sanddorn gesellt. In Transkaukasien bilden Tamarisken mit Sanddorn die beherrschende Auenvegetation; eine Verbindung mit Weiden kommt nur noch als Untergesellschaft vor.

I. u. V. KARPATI (1961) haben ihr *Tamaricion parviflorae* in die ostmediterranen *Platanetalia orientalis* eingereiht; vielleicht ist der Verband — falls er sich bei weiteren Untersuchungen aufrecht erhalten läßt — besser den *Salicetalia purpureae* anzuschließen. Eine derartige Eingruppierung ist aber bei unserem *Tamarici-Hippophaëtum* aus dem kolchischen Gebiet nicht möglich. Der Anschluß unserer Gesellschaft ist offenbar auch nicht bei den *Prunetalia spinosae* zu suchen. Möglicherweise liegt eine Gesellschaft aus einer eigenen, bisher noch unbekannteren höheren Einheit irano-turanischer Verbreitung vor (? *Tamaricetalia*), die bis nach West-Transkaukasien Ausläufer entsendet. Zweifellos repräsentiert dann aber das *Tamarici-Hippophaëtum* innerhalb einer solchen Einheit eine Randausbildung gegen die europäische Vegetation. Die beiden Subassoziationen von *Rhamnus pallasii* und *Salix alba* sind zwar die am höchsten organisierten Ausbildungen der Gesellschaft, stellen aber bereits Abbauzustände durch Arten der ostmediterranen Macchien und der mesophilen Laubwälder dar und zeigen dadurch eine Annäherung an die europäischen *Prunetalia*- oder *Salicetalia purpureae*-Gesellschaften. Die Typische Subassoziation mit ihren verschiedenen Varianten nimmt diesen Ausbildungen gegenüber eine stark isolierte Stellung ein.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird eine flußbegleitende Gesellschaft von der Schwarzmeer-Küste West-Transkaukasiens beschrieben. Das *Tamarici-Hippophaëtum* besiedelt Schwemmsand- und Schotterflächen der in das Schwarze Meer mündenden Flüsse Asché, Bschew, Bsyb, Chosta, Juptschara, Kuapsé, Msymta, Schuekwara u. a. Als Kennarten gelten *Hippophaë rhamnoides* ssp. *fluviatilis*, *Tamarix ramosissima* und *T. tetrandra*. Unterschiedliche Feuchtigkeit und Wasserdurchlässigkeit des Bodens sowie die geographische Lage der Standorte innerhalb der verschiedenen pflanzengeographischen Gebiete West-Transkaukasiens bedingen verschiedene Ausbildungsformen der Gesellschaft.

Eine Typische Untergesellschaft läßt sich in die Varianten von *Cyperus flavescens*, *Lysimachia dubia*, *Bromus japonicus*, *Agrostis tenuis*, *Scleranthus annuus* und eine Typische Variante untergliedern. In den Talschluchten des Übergangsbereiches zwischen Dschubga und Suchumi und in der Kolchis-Niederung kommt die Subassoziation von *Salix alba* vor. Im Bereich der mediterranen Küstenzone des Übergangsbereiches tritt eine Subassoziation von *Rhamnus pallasii* auf und in unmittelbarer Küstennähe auf etwas salzigem Boden die Subassoziation von *Heliotropium subcanescens*. Dem *Tamarici-Hippophaëtum* gehen *Isoëto-Nanojuncetea*-Gesellschaften als Pioniere voraus. In der

Zonierung schließen sich an die Subassoziation von *Salix alba* ein Erlen-Weiden-Eschen-Wald vom Kolchis-Typ, an die Subassoziation von *Rhamnus pallasii Paliurus-* und *Carpinus orientalis-Macchien* an.

Über die Eingliederung des Tamarici-Hippophaëtum in das soziologische System läßt sich noch nichts Endgültiges aussagen. Die Subass. von *Salix alba* zeigt gewisse Parallelen zu den Weiden-Sanddorn-Gebüschchen des *Salicion elaeagni* (*Salicetalia purpureae*), die Subass. von *Rhamnus pallasii* dagegen zum Hippophaë-Berberidetum (*Prunetalia spinosae*). Die Besonderheit unserer Gesellschaft besteht in dem gemeinsamen Vorkommen von *Hippophaë rhamnoides* und *Tamarix*-Arten. Ähnliche Gesellschaften sind bisher nur aus dem Balkan-Gebiet bekannt. Das Überlagerungsgebiet der Areale von *Hippophaë* und *Tamarix*, insbesondere *T. ramosissima*, erstreckt sich noch weit nach Asien hinein, und man darf dort das Vorkommen verwandter Gesellschaften vermuten.

Schriften

- Adamović, L. - 1929 - Die Pflanzenwelt der Adrialänder. — Jena.
- Aichinger, E. - 1933 - Vegetationskunde der Karawanken. — Pflanzensoziologie 2. Jena.
- Berg, L. S. - 1959 - Die geographischen Zonen der Sowjetunion. 2. — Leipzig.
- Bobek, K. - 1951 - Die natürlichen Wälder und Gehölzfluren des Iran. — Bonner geograph. Abh. 8. Bonn.
- Boerboom, J. H. A. - 1960 - De plantengemeenschappen van de Wassenarse duinen. — Meded. Landbouhogeschool Wageningen 60 (10): 1—135.
- Börn Müller, J. - 1925 - Beiträge zur Flora Mazedoniens I. — Leipzig.
- Boyko, H. - 1954 - A new plantgeographical subdivision of Israel (as an example for Southwest-Asia). — Vegetatio 5/6: 309—318. Den Haag.
- Braun-Blanquet, J. - 1936 - Une reconnaissance dans le Briançonnais. — Bull. Soc. bot. France 73. Paris.
- — - 1949/50 - Übersicht über die Pflanzengesellschaften Rätiens (VI). — Vegetatio 2: 341—360. Den Haag.
- — u. E. RÜBEL - 1932/36 - Flora von Graubünden I—IV. — Veröff. geobot. Inst. Rübel Zürich 7.
- Busch, N. A. - 1935 - Pflanzengeographischer Abriß Kaukasiens. — Leningrad. [Russ.]
- — - 1936 - Pflanzengeographischer Abriß des europäischen Teils der UdSSR und Kaukasiens. — Leningrad. [Russ.]
- Dmitriewa, A. A. - 1944 - Materialien über die Flora und Vegetation des nördlichen Pribalchasch. — Isw. Kasachst. fil., An. SSSR, ser. bot. 1. [Russ.]
- Dobrochotow, W. I. - 1940 - Das staatliche Astrachaner Naturschutzgebiet. — Moskau. [Russ.]
- Duvigneaud, P. - 1947 - Remarques sur la végétation des pannes dans les dunes littorales entre La Panne et Dunkerque. — Bull. Soc. roy. bot. Belg. 79: 123—140.
- Flora Republicii Populare Romîne (= RPR) - 1955, 1956 - III, IV. — Bukarest. [Rumän.]

- Flora URSS - 1949 - **XV, XVI.** — Leningrad. [Russ.]
- Fursajew, A. D. - 1940 - Materialien zur Frage der Sukzession von Waldassoziationen im Wolgadelta. — Trud. Astrachan. sapowedn. **3.** [Russ.]
- — - 1954 - Die Vegetation der künstlichen Limane des Gebietes jenseits der Wolga, Fragen ihrer Entstehung und ihrer Erforschung. — Sborn. Woprosy uluschtschenija kormowoj. basy etc., AN. SSSR. ser. 2, **1**: 314—320. [Russ.]
- Gams, H. - 1927 - Von den Follatères zur Dent de Morcles. Vegetationsmonographie aus dem Wallis. — Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz **15.** Bern.
- Grossheim, S. A. - 1948 - Die Vegetationsdecke Kaukasiens. — Moskau. [Russ.]
- Gwosdezki, N. A. - 1948 - Über die Gliederung der Achsenzone des Großen Kaukasus. — Isw. Geogr. ostsč. **2.** [Russ.]
- Hager, P. K. - 1916 - Verbreitung der wildwachsenden Holzarten im Vorderrheintal (Kt. Graubünden). — Erhebungen über die Verbreitung der wildwachsenden Holzarten in der Schweiz. **3.**
- Karpati, I., u. Karpati, Vera - 1961 - Die zöologischen Verhältnisse der Auenwälder Albaniens. — Acta bot. Acad. Sci. hung. **7**: 235—301. Budapest.
- Keller, B. A. - 1936 - Die Vegetation des Kaspitieflandes zwischen Wolga und Ural. — Moskau. [Russ.]
- Klika, J. - 1936 - Ekologická a soziologická studia pastvin vápencové a dolomitové západokarpatské hornatiny (Cachtiké kopce). — I. cast. Sborn. čes. Akad. Praha **11**: 330—336. Praha. [Tschech.]
- Kusnezow, N. I. - 1909 - Prinzipien der Gliederung Kaukasiens in pflanzengeographische Provinzen. — Sap. Akad. Nauk., fil.-mat. Otd., **24** (1). [Russ.]
- Lawrenko, E. M., u. Sotschawi, V. B. - 1956 - Die Pflanzendecke der UdSSR. — Moskau-Leningrad. [Russ.]
- Lüdi, W. - 1921 - Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. — Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz, **9.** Zürich.
- Medwedew, J. S. - 1907 - Über die pflanzengeographischen Gebiete des Kaukasus. — Moniteur du Jardin bot. Tiflis **8.** [Russ./deutsch]
- Meltzer, J. - 1941 - Die Sanddorn-Liguster-Assoziation. — Ned. kruidk. Arch. **51**: 385—395. Amsterdam.
- Meusel, H. - 1943 - Vergleichende Arealkunde. — **1, 2.** Berlin.
- Moor, M. - 1958 - Pflanzengesellschaften schweizerischer Flußauen. — Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. **34** (4). Zürich.
- Müller, Th. u. Görs, Sabine - 1958 - Zur Kenntnis einiger Auengesellschaften im württembergischen Oberland. — Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. **17.** Karlsruhe.
- Nikitina, J. N. - 1947 - Die Vegetation der Gebirgswinterweiden des westlichen Küstenbereichs am Issyk-kul. — Frunse. [Russ.]
- Nowopokrowski, I. W. - 1931 - Die Vegetation der Sal-Manytsch-Wasserscheide. — Moskau. [Russ.]
- Nyarady, E. I.: - 1958 - Flora si vegetatia Muntilor Retezat. — Buçuresti.

- Oberdorfer, E. - 1952 - Beitrag zur Kenntnis der nordaegäischen Küstenvegetation. — *Vegetatio* **3**: 319—349.
- — - 1957 - Süddeutsche Pflanzengesellschaften. — *Pflanzensoziologie* **10**. Jena.
- Patschoski, I. K. - 1914 - Abriß der Vegetation Bessarabiens. — Kischinew.
- Pietsch, W. - 1961 - Beiträge zur Struktur, Ökologie und Systematik der europäischen Zwergbinsengesellschaften. — Diss. Potsdam.
- Pignatti, S. - 1954 - Introduzione allo studio fitosociologico della pianura veneta orientale. — Forli.
- Prschewalski, M. N. - 1884 - Reisen in Tibet und am oberen Lauf des Gelben Flusses in den Jahren 1879/1880. — Jena.
- Radde, G. - 1899 - Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Kaukasusländern von der unteren Wolga über den Manytsch-Scheider bis zur Scheitelfläche Hocharmeniens. — *Die Vegetation der Erde* **3**. Leipzig.
- Rechinger, K. H. - 1949/1950 - Grundzüge der Pflanzenverbreitung in der Aegäis I. — *Vegetatio* **2**: 55—119, 239—308, 365—386. Den Haag.
- Rickmer-Rickmers, W. - 1930 - Alai! Alai! Arbeiten und Erlebnisse der Deutsch-Russischen Alai-Pamir-Expedition. — Leipzig.
- Schimper, A. F. W. - 1935 - Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. 3. Aufl., hrsg. v. F. C. v. Faber. — Jena.
- Schischkin, B. K. - 1914 - Abriß des Urjanchai-Landes. — *Isw. Tomsk. Univ.* **60** (2). [Russ.]
- Siegrist, R. - 1913 - Die Auenwälder der Aare mit besonderer Berücksichtigung ihres genetischen Zusammenhanges mit anderen flußbegleitenden Pflanzengesellschaften. — *Mitt. aarg. naturf. Ges.* **3**: 1—182. Aarau.
- — - 1928 - Die letzten Sanddornbestände an der unteren Aare. Eine natürliche Waldsukzession auf trockenen Flußkiesterrassen. — *Mitt. aarg. naturf. Ges.* Aarau.
- Sillinger, P. - 1933 - Monografická studie o vegetaci Nizkých Tater. Praha. [Tschech.]
- Spiridonow, N. D. - 1921 - Die Hungersteppe. — *Trud. Glawn. bot. sada* **35** (1). [Russ.]
- Tüxen, R. - 1950 - Grundriß einer Systematik der nitrophilen Unkrautgesellschaften in der Eurosibirischen Region Europas. — *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F.* **2**. Stolzenau/Weser.
- — - 1952 - Hecken und Gebüsch. — *Mitt. geogr. Ges.* Hamburg.
- — - 1957 - Wegweiser durch die pflanzensoziologisch-systematische Abteilung des Botanischen Gartens zu Bremen. — Bremen.
- Volk, O. H. u. Braun-Blanquet, J. - 1938/1939 - Soziologische und ökologische Untersuchungen an der Auenvegetation im Churer Rheintal und Domleschg. — *Jber. naturf. Ges. Graubünd.* **76**: 1—49. Chur.
- Walter, H. - 1954 - Einführung in die Phytologie. **3**, 2. Arealkunde. — Stuttgart.
- — - 1956 - Vegetationsgliederung Anatoliens. — *Flora* **143**. Jena.
- Winogradow, B. S., Pawlowski, J. N. u. Flerow, K. - 1935 - Die Tiere Tadschikistans. — Moskau. [Russ.]
- Zangheri, P. - 1936 - Romagna fitogeographica 1: flora e vegetazione delle pinete ravennati e dei territori limitrofi fra queste e il mare. — Forli.
- Anschrift des Verfassers: Dr. W. Pietsch, Botan. Institut der Universität, X 701 Leipzig, Talstraße 39.

17 Tabellen:	Seite
Zu P. Schönfelder:	
Galeopsietum angustifoliae	6
Zu H. Hohenester:	
Silbergrasfluren in Bayern	13
Zu Stamer:	
Osenberge	
Tabelle II	31
Tabelle III	35
Tabelle VIII	41
Zu W. Pietsch:	
Tamarici-Hippophaëtum	
Tabelle 1	69
Tabelle 2	70
Zu Zeidler und Straub:	
Waldgesellschaften des Main- gebietes	
Tabelle 1	95
Tabelle 2	108
Tabelle 3	112
Tabelle 4	116
Zu Kielland-Lund:	
Kiefernwälder Fennoscandiens	
Tabelle 1	128
Tabelle 2	130
Zu Jahn, Nespiak und Tüxen:	
Tabelle 1	162
Tabelle 2	166
Tabelle 3	166
Zu Hofmann:	
Laubwaldgesellschaften	214

Zu Pietsch, W.: Tamarici-Hippophaetum

Tabelle 2:

<u>Tamarici-Hippophaetum rhamnoides</u>									
	Subass.von Salix alba			Subass.von Rhamnus pallasii			Subass.von Heliotropium subcanescens		
Nummer der Aufnahme:	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Große der Aufnahmefläche in m ² :	40	40	24	60	40	120	60	80	90
Gesamtdeckung der Arten in %:	80	100	80	80	80	100	60	40	50
Anzahl der Arten:	25	28	25	29	33	29	22	18	14
<u>C-Assoziation:</u>									
Tamarix tetrandra Palla	4.5	3.4	2.3	4.5	.	5.5	3.4	2.3	3.4
Hippophae rhamnoides L.	1.3	+3	3.4	.	4.4	+1	+3	2.3	1.3
Tamarix ramosissima Lindb.	2.3	.	3.4	2.3	3.4	.	3.4	4.5	3.4
<u>D-Subass.v.Salix alba:</u>									
Salix alba L.	1.1	2.3	3.2
Sambucus ebulus L.	+1	1.1	1.1	.	+1
Elaeagnus angustifolia L.	1.1	+3	1.3
Fraxinus oxycarpa Willd.	+1	1.1	+3
Salix angustifolia L.	+1	1.1	+1
Alnus barbata C.A.Mey.	+1	1.1	+1
Morus alba L.	+1	.	+1
<u>D-Subass.v.Rhamnus pallasii:</u>									
Rhamnus pallasii F.et M.	.	.	.	2.3	1.1	+3	.	.	.
Prunus spinosa L.	.	.	.	1.3	2.3	2.3	.	.	.
Cornus sanguinea L.	.	.	.	1.1	+3	+3	.	.	.
Berberis vulgaris L.	.	.	.	2.3	1.1	2.3	.	.	.
Carduus pycnocephalus Jacq.	.	.	.	1.1	1.1	+1	.	.	.
Glycyrrhiza glabra L.	.	.	.	1.1	1.1	+1	.	.	.
Carduus uncinatus M.B.	.	.	.	+1	+3	1.1	.	.	.
<u>D-Subass.v.Heliotropium subcanescens:</u>									
Heliotropium subcanescens Stev.	2.3	3.4	2.3
Herniaria incana Lam.	2.3	1.3	2.3
Lotus angustissimus L.	1.3	+3	1.3
Medicago marina L.	1.1	1.3	2.3
Linum tenuifolium L.	1.1	1.3	1.3
Lagoseris bifida Bois.	+1	+1	1.1
Brassica tournefortii Couan	+1	1.1	+1
<u>Weitere Arten:</u>									
a) <u>Gehölze:</u>									
Vitex agnus-castus L.	1.3	1.1	+1	.	+1	1.1	.	.	.
Salix fragilis L.	.	+1	1.1
b) <u>vorwiegend flußbegleitende Arten (meist Stauden):</u>									
Cichorium intybus L.	1.1	+3	+1	1.1	+3	+3	.	1.1	.
Artemisia absinthium L.	+1	+1	.	1.3	+3	1.3	+1	.	+1
Poa annua L.	+2	1.2	+3	+2	+2	.	+2	.	.
Artemisia scoparia W.et K.	1.3	1.3	+3	.	1.3	+2	+1	.	.
Xanthium riparium L.	+3	.	1.3	+1	+1	.	+1	.	.
Echium vulgare L.	.	+3	.	+1	+1	1.1	.	.	+1
Tanacetum vulgare L.	.	+1	.	1.1	+1	.	+1	+1	.
Falcaria vulgaris Bernh.	.	1.3	+1	+1	.	1.1	.	.	.
Arctium tomentosum Mill.	1.1	1.3	+3
Echium italicum L.	.	.	.	1.1	+1	+1	.	.	.
c) <u>Echinochloa crus-galli P.B.</u>									
Hordeum murinum L.	.	.	+3	.	+2	+2	1.2	.	.
Erigeron canadensis L.	+1	.	+1	.	.	+3	.	.	.
<u>d) Arten der Trockenrasen:</u>									
Achillea setacea W.et K.	+1	+1	.	1.1	+1	.	.	+1	.
Eryngium coeruleum M.B.	+3	.	.	+1	1.1	1.1	.	+1	.
Eryngium campestre L.	.	+3	.	1.1	1.1	1.3	+3	.	.
Verbascum gnaphalioides M.B.	.	+3	.	+1	+1	+1	.	+1	.
Verbascum pinnatifidum Vahl	+1	.	+1	.	+3	+1	.	.	.
Festuca spec.	.	+2	.	+2	1.2	+2	.	.	.
<u>e) Sonstige:</u>									
Loium rigidum Gaud.var.rotballioides Held	.	+2	+2	1.2	.	1.2	+2	.	.
Euphorbia paralias L.	.	+1	.	+1	+1	+1	.	.	+1
Althaea cannabina L.	.	.	+1	.	1.1	+1	.	+1	.
Centaurea phrygia L.	.	.	.	+1	+1
Vulpia myurus L.	.	.	.	+2

Nur in einzelnen Aufnahmen kommen vor:

Agrostis stolonifera L. +.2 (1 u. 2), Pterocarya fraxinifolia C.A.M. (juv.) +.1 (1), Salix purpurea L. +.1 (1), Epilobium dodonaei Vill. 1.1 (2), Chaenorhynchium minus (2) Lange 1.1 (3), Paliurus spina-christi Mill. (juv.) 1.1 (4), Xanthium spinosum L. +.1 (4), Silene compacta Horn +.1 (5), Mentha silvestris L. +.1 (5), Trifolium angustifolium L. +.1 (5), Crepis rigidum W. et K. +.1 (6), Nepeta nuda L. r (6), Convolvulus cantabrica L. r (7), Trifolium micranthum Viv. +.1 (7), Convolvulus soldanella R. Br. +.1 (7), Stachys pubescens Ten. +.1 (8), Convolvulus arvensis L. +.1 (9), Chenopodium spec. r (2. u. 3)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft \(alte Serie\)](#)

Jahr/Year: 1967

Band/Volume: [NF_11-12_1967](#)

Autor(en)/Author(s): Pietsch Werner

Artikel/Article: [Das Tamarici-Hippophaetum, eine flußbegleitende Gebüsch-Gesellschaft in West-Transkaukasien 65-87](#)