

# Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen

Von *H. Merxmüller*, München

## Teil I.

Um die Jahrhundertwende befaßte sich eine Reihe von Forschern mit Untersuchungen über die Verbreitung der Alpenpflanzen; hierbei wurde eine scheinbar recht weitgehende Klärung der arealkundlichen Probleme des Alpenraumes erzielt. In der Folgezeit wendete sich daher das allgemeine Interesse mehr und mehr den moderneren vegetationskundlichen Studien zu, bei denen die Fragen der Vergesellschaftung der Pflanzen im Vordergrund standen. So kam es, daß die systematisch-floristische und arealkundliche Forschung im Alpenraum vielerorts vernachlässigt wurde; auch neuere Impulse, wie sie etwa *Gams* und dessen Schüler *Meusel* zu verdanken sind, blieben ohne rechten Widerhall. Nicht zu verkennen ist allerdings die starke Behinderung solcher Arbeiten, die im Gegensatz zu vegetationskundlichen stets großräumig angelegt sein müssen, durch die vielen unsere Alpen durchziehenden Ländergrenzen. Nur aus solchen Gründen heraus ist es zu verstehen, daß dieses einzigartig geschlossene pflanzengeographische Gebiet der Alpen noch nie eine eingehendere zusammenhängende Bearbeitung erfahren hat, daß es nicht einmal eine den Gesamtbereich umfassende „Flora Alpium“ gibt, während Staaten, Länder, Kantone innerhalb ihrer politischen Grenzen zu allermeist seit langem ihre eigenen Florenwerke besitzen.

Gleichwohl erschien es verlockend, heute einmal wieder an die Arbeiten von *Engler*, *Diels*, *Christ*, *Briquet*, *Brockmann*, *Jerosch*, *Pampanini* und *Hayek*, von jüngeren an *Vierhapper* und besonders *Gams* (dessen wichtigste Arbeiten zum großen Teil in früheren Bänden unseres „Jahrbuchs“ erschienen sind) anzuknüpfen und die heute von den alpinen Sippen eingenommenen Areale vergleichend zu betrachten. Der Sippenbildung im Alpenraum ist von jeher weniger Beachtung geschenkt worden; vielfach verhindert ja auch unsere ungenügende Kenntnis der Kleinarten und ihrer Verbreitung eine genauere Betrachtung. Jedoch wies erst vor kurzem wieder *Reinig* (1938) mit einer Reihe guter Gründe auf die Wichtigkeit der Betrachtung „möglichst junger und möglichst kleiner systematischer Einheiten“ bei der Bearbeitung pflanzengeographischer Probleme hin. Dies deckt sich im Kern mit der Forderung *Meusels* (1943), daß die arealmäßige Beurteilung einzelner Formen immer im Rahmen der ganzen Sippe, d. h. innerhalb ihrer gesicherten natürlichen Verwandtschaft vorzunehmen sei. Hierbei spannt *Meusel* allerdings den Rahmen erheblich weiter als *Reinig*, doch dürfte dies bei der sehr verschiedenartigen Plastizität der Sippen und der daraus resultierenden taxonomischen Unsicherheit nur graduell ins Gewicht fallen.

Um einen Überblick über die gesamtalpine Sippengliederung (und die zugehörige Arealbildung) zu bekommen, wurde versucht, möglichst viele der in den Alpen aufgegliederten Sippen zu kartieren. Dabei wurden auch jene Arten erfaßt, die in den Alpen starke und weiträumige Disjunktionen aufweisen, also dort zwei oder mehr voneinander getrennte Verbreitungsgebiete besiedeln. Es war ja zu vermuten, daß Zusammenhänge zwischen den Arealen der aufgegliederten Parallelsippen und den Teilarealen der morphologisch nicht geschiedenen, disjunkten Artglieder bestanden. Um Verwicklungen auszuschalten, die sich aus der verschiedenartigen und -zeitlichen Zuwanderung einerseits, aus dem zu differenten Verhalten von Angehörigen arealfremder Großsippen andererseits ergeben konnten, wurden vorzugsweise Arten berücksichtigt, die endemisch-alpin oder alpin sind, die also dem süd-mitteleuropäischen Gebirgssystem selbst entstammen und als mehr oder minder autochthon angesprochen werden können. Als Unterlagen unserer Bearbeitung dienten vor allem die größeren Gattungsmonographien der letzten Jahrzehnte, die sich eingehender mit der Sippengliederung befassen. Sie wurden ergänzt durch eine möglichst umfassende Reihe der erreichbaren Lokalfloren. Unsicherheiten, die sich oft gerade bei den letzteren hinsichtlich der Kleinarten ergaben, wurden durch ausgedehnte Herbarstudien zu überwinden versucht. Auf diese Weise gelangten in fast dreijähriger Arbeit über 350 Sippen zur Kartierung, die Vergleichen unter ähnlichen Bedingungen, aber in größerem Umfang ermöglichten, als dies etwa Pampolini (1903) bei seiner (anders gearteten) Fragestellung gelingen konnte.

Da sich zeigte, daß die Gesamtheit der Erscheinungen bei weitem zu vielfältig ist als daß eine generelle Betrachtung aller kartierten Sippen über ein grob schematisierendes, formales Verfahren hinausgelangen konnte, wurde für die vorliegende Arbeit eine Auswahl getroffen, die jene Sippen vereinte, die für sich oder in Teilarealen die Nordalpen in ihrer Gesamtheit oder einzelne bestimmte Abschnitte davon bewohnen. Anlaß zu der Entscheidung für diese Gebiete gaben die größere Vertrautheit des Verfassers mit diesem Bereich einerseits, zum anderen aber die Tatsache, daß die Verhältnisse in den westlichen Alpen durch Briquet, in den südöstlichen durch Pampolini bereits erheblich eingehendere Bearbeitung erfahren haben als gerade der östlichere Teil der Nordalpen.

Unsere Fragestellung gliederte sich, dem Thema entsprechend, in zwei Gebiete, die sich allerdings vielfach überschneiden. Insgesamt interessierte das Verhältnis der Sippengliederung zur Arealbildung, ihre zeitliche Aufeinanderfolge, gegebenenfalls auch die Möglichkeit einer Datierung. Im Sinne der Meusel'schen Ansichten wurde nach arealmäßigen Zusammenhängen und gemeinsamen Gesetzmäßigkeiten der Parallelsippen geforscht. Hinsichtlich der Arealbildung standen unserer eingegengten Themastellung zufolge vor allem die Fragen der Besiedlung und eiszeitlichen Erhaltung im Vordergrund, die gerade für das nordalpine Gebiet noch kaum behandelt worden waren. Naturgemäß mußte auch auf die Frage der Disjunktionen eingegangen werden, weniger auf die west-östlichen, die wohl allgemein als diluviale Zerreißen anerkannt sind,

als auf die bei den hier behandelten Sippen immer wieder vorliegenden nord-südlichen. Im Laufe der Bearbeitung schlossen sich noch Fragen der allgemeineren pflanzengeographischen Gliederung des Alpengebietes an.

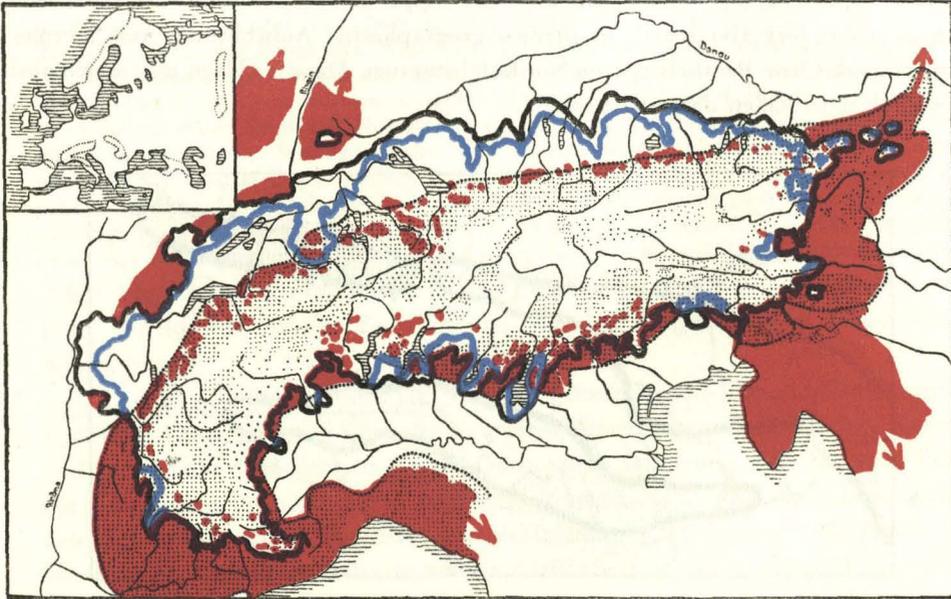
Zur nomenklatorischen und kartographischen Seite dieser Arbeit sind noch einige Bemerkungen vorauszuschicken. Die Namensgebung der Arten wurde in möglichst weitgehender Übereinstimmung mit den neueren Arbeiten von Mansfeld, Binz, Becherer, Janchen und O. Schwarz vorgenommen; nur bei uneinheitlicher Auffassung wurden Synonyme beigelegt. Schwieriger war die Sachlage bei den kleineren Einheiten. Wie bereits an anderer Stelle (Merxmüller 1949) dargelegt wurde, würde es prinzipiell als das beste erscheinen, alle solchen geographisch gesonderten, aber eng verwandten Sippen ohne Rücksicht auf den Grad ihrer morphologischen Verschiedenheit als Subspezies zu behandeln. Eine strenge Durchführung dieses Grundsatzes hätte jedoch im vorliegenden Fall eine so wenig vertretbare Abschweifung auf nomenklatorisch-historische Gebiete mit sich gebracht, daß in den meisten Fällen die von den neueren Autoren verwendeten Kategorien beibehalten wurden. Es sei aber betont, daß dies nur eine Konzession an das Herkommen ist, während in Wirklichkeit die besprochenen Sippen (soweit nicht anders angegeben) im Grunde als gleichwertig betrachtet werden.

Hinsichtlich der Kartierung stimmen wir mit Gams (1933) durchaus darin überein, daß die erstrebenswerteste Form der Darstellung die der Punktverbreitungskarten ist. Jedoch versagt die Punktkartierung in ungleichmäßig erforschten Gebieten, wo (nach Meusel 1943) „die Dichte der Punkte vielmehr ein Maß für die floristische Durchforschung als für die Verteilung der Fundorte in dem betrachteten Gebiet ist“. Der uns am bedenklichsten erscheinende Fehler liegt in der Vortäuschung einer Genauigkeit, die gerade in den Alpen nicht entfernt erreichbar ist und die, wie es auch bei der schon etwas verallgemeinernden Darstellungsweise Pampalinis offenbar wurde, leicht zu ungerechtfertigten Schlüssen führt. Bei unserer Arbeit wurden zunächst aus allen erreichbaren Quellen Punktkarten erstellt, diese aber dann für die endgültige Darstellung mehr oder minder stark generalisiert; wir nahmen den Nachteil eines partiellen Fehlens in den eingezeichneten Arealen lieber in Kauf als die Einzeichnung von Leerräumen, in denen die Sippe in Wirklichkeit vorhanden ist. Überdies betrachten wir gerade die Veröffentlichung solcher Karten als Anstoß zur Überprüfung und Verbesserung.

Zur Legende: Die verwendete Karte umfaßt in einem Maßstab von 1 : 4 500 000 den gesamten Alpenbereich, der durch den Verlauf der morphologischen Alpengrenze (dicke Punkte) abgegrenzt wird. Da sich viele Verbreitungseigentümlichkeiten a priori aus der Bindung eines Großteils der behandelten Sippen an basische Substrate erklären lassen, wurde durch schwache Punktierung die Verbreitung solcher Gesteine angedeutet, wobei die Dichte der Punkte dem Kalkgehalt parallel geht. Als Unterlagen dienten die geologischen Karten von Vettors (1930) für die östlichen, von Heim und Schmidt (1927) für die mittleren, und von Staub (1923) für die südwestlichen Alpentteile; die Übertragung konnte verständlicherweise nur stark generalisierend sein. Eine beigegebene Europakarte, auf der die wichtigsten Gebirgszüge verzeichnet sind, sollte eine Darstellung der weiteren Verbreitung der Gesamtsippen ermöglichen. Mit ausgezogenen Linien wurden gesicherte, mit gestrichelten weniger genau fest-

legbare Arealgrenzen umrissen; Einzelfundorte wurden durch Kreise, ungesicherte oder unwahrscheinliche Angaben (soweit erforderlich erscheinend) durch Dreiecke dargestellt.

Da die aufgeworfenen Probleme immer wieder in Fragen und Tatsachen der Diluvialperiode mündeten, erwies es sich weiterhin erforderlich, noch eine *Eiszeitkarte der Alpen* (Seite 99) beizugeben, die unter Verwendung der bekannten Karten von Penck und Brückner, Heim, Klebelsberg und besonders Gams (1936) ebenfalls neu gezeichnet wurde. Besonderer Wert wurde hierbei auf die Darstellung der während des gesamten Diluviums eisfrei gebliebenen Alpengebiete gelegt, die für die postglaziale Arealbildung von überragender Bedeutung sind.



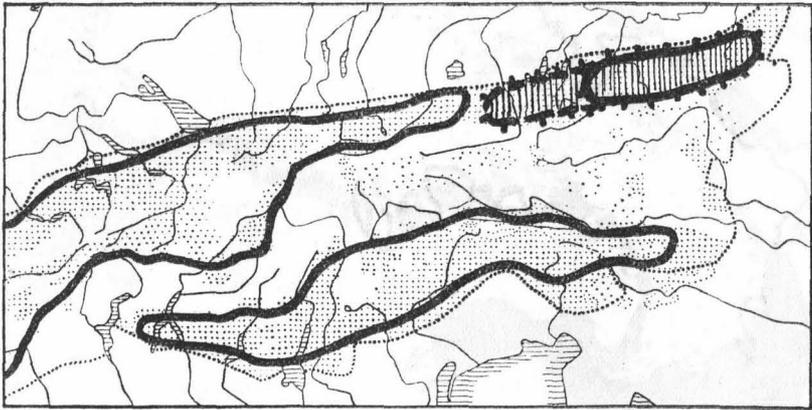
Diese Gebiete wurden rot gezeichnet, soweit sie innerhalb der Gesamtvereisung gelegen die Eisströme überragten oder Gebirge darstellen, die außerhalb des äußersten Eisrandes lagen. Der Eisrand der letzten Vereisungen wurde blau, die weiteste Eiserstreckung im Gesamtdiluvium schwarz gezeichnet.

Nachdem im Rahmen dieser Arbeit eine Untersuchung der Nordalpenareale von besonderem Interesse war, wurden die hier behandelten 90 Sippen nach ihrer Erstreckung im Nordalpenbereich in einzelne Kategorien aufgeteilt, deren erste den eigenständigsten Verbreitungstyp dieses Gebietes, die nordostalpinen Endemiten umfaßt, während die letzte die allgemeinste Form, die im Gesamtgebiet verbreiteten Sippen begreift. Es sei betont, daß diese Einteilung primär durchaus formalen Charakter trägt: es sollen durch sie ähnlich aussehende Arealbilder vergleichbar werden. Daß mit dieser Kategorisierung auch anderweitige Verbindungen und Gemeinsamkeiten zum Ausdruck kommen, wird erst durch die Arbeit selbst zu beweisen sein.

## Kategorie A

### Parallelsippen des Nordostareals

In dem pflanzengeographisch sonst ziemlich gleichmäßig wirkenden Zug der nördlichen Kalkalpen fällt ein Bereich durch seine floristische Sonderstellung, durch die Anhäufung von Arten eines ganz bestimmten Arealtyps besonders auf. Es ist dies der nordöstlichste Teil, der sich von der Traun an oder, in etwas erweiterter Form genommen, etwa von der Saalach an nach Osten erstreckt. Neben einer Reihe von eigenständigen oder nach östlicheren Gebirgen weisenden Arten ist dieser Raum durch das Auftreten von Kleinsippen gekennzeichnet, die mit im übrigen Alpenraum enger oder weiter verbreiteten Parallelsippen regional vikariieren. Zu einer Sippe der westlicheren oder südlicheren Alpen gehört hier also jeweils in strenger geographischer Ausschließung eine morphologisch geschiedene Parallelsippe im Nordostalpenraum. Diese Sachlage mag schematisch etwa folgendermaßen dargestellt sein:



Die unter diese Kategorie fallenden Sippen sind in folgender Liste zusammengestellt:

- A 1. *Doronicum grandiflorum polyadenium*
- A 2. *Papaver alpinum burseri*
- A 3. *Achillea atrata clusiana*
- A 4. *Crepis jacquini jacquini*
- A 5. *Soldanella minima austriaca*
- A 6. *Euphrasia cuspidata stiriaca*
- A 7. *Primula clusiana*
- A 8. *Callianthemum anemonoides*
- A 9. *Minuartia laricifolia kitaibelii*
- A 10. *Festuca varia versicolor*
- A 11. *Thlaspi alpinum eualpinum*
- A 12. *Doronicum glaciale calcareum*

Aus dieser Zusammenstellung kann zunächst eine recht einheitliche Gruppe herausgegriffen werden, bei der der westliche Partner dieselben Ansprüche an die Bodenunterlage stellt wie der östliche (so daß bei der Frage nach den Bedingungen des

Nordostareals dieser Punkt ausgedehnt werden kann) und sich jeweils nur durch seine größere oder geringere Erstreckung nach Westen unterscheidet.

Die am westlichsten getönte Art dieser Gruppe — man könnte hier in Anlehnung an Meusel (1943) von einer „atlantischen Ausprägung des süd-mittel-europäisch-alpinen Arealtyps“ sprechen — bildet

A 1. *Doronicum grandiflorum* Lam., das sich in seiner zottigen, kurzdrüsigen Form (var. *normale* Cav.) über die Pyrenäen, Korsika und die Kalkketten der Alpen erstreckt, während in den Nordalpen östlich der Saalach eine langdrüsige, wenigzottige Form (var. *polyadenium* Cav.) die vorige mehr oder minder ausschließlich ersetzt.

Die Tatsache, daß diese Formen noch nicht völlig eindeutig geschieden sind, so daß einerseits auf weite Strecken hin Übergangsformen zu finden sind und andererseits auch vereinzelt im Areal der einen Form Individuen der anderen auftreten, beeinträchtigt hier wie in manchen ähnlichen Fällen keineswegs den Wert ihrer Unterscheidung. Diese Vorgänge zeigen nur, daß der Genbestand dieser Formen sich noch nicht so stark unterscheidet, als daß nicht reichlich hybride und hybridogene Formen entstehen könnten — und als daß nicht Einzelmutationen im Areal der einen Form den Phänotyp, vielleicht sogar den Genotyp der anderen Form entstehen lassen können. Wichtig ist aber hier, daß es solchen Mutanten nicht oder nur sehr selten gelingt, in dem ihnen fremden Raum Populationen zu bilden und eigene Areale einzunehmen, sondern daß sie Einzelercheinungen bleiben, deren Existenz zwar angemerkt zu werden verdient, aber nicht zur Arealumgrenzung verwendet werden soll. Der Begriff des Areals ist in unserer Auffassung nur im Hinblick auf Populationen, nicht auf Einzelpflanzen anzuwenden.

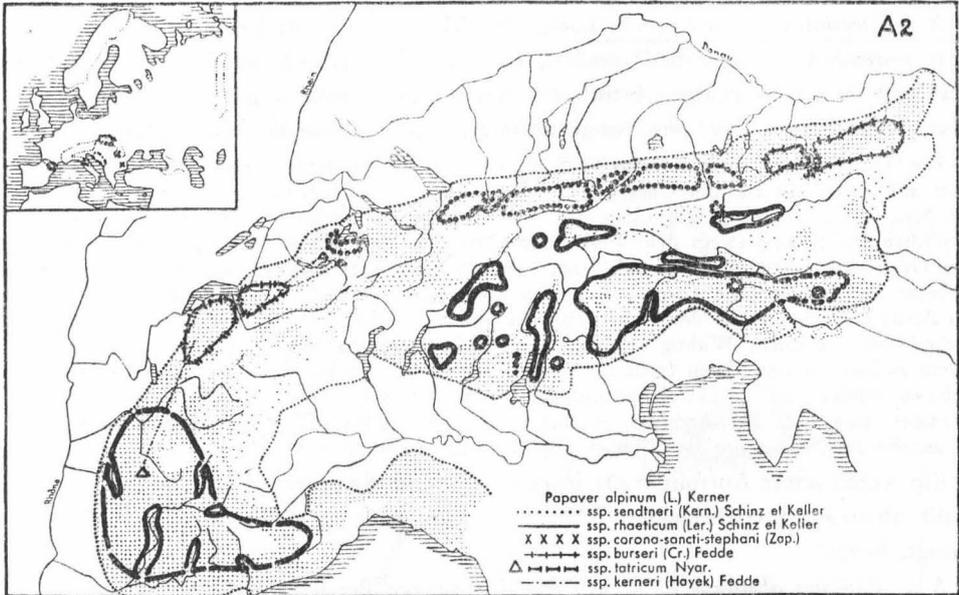
Ein wegen seiner Aufsplitterung in eine Reihe von Rassen zunächst von dem vorigen recht abweichend erscheinendes Bild, das indes keine grundlegend neuen Momente bringt, bietet

A 2. *Papaver alpinum* L. s. lat., das den ganzen Bereich des süd-mitteuropäisch-alpinen Gebietes erfüllend über die Pyrenäen, Alpen, Apenninen, Illyrien, Karpathen und den Balkan verbreitet ist. Dieses Gesamtareal zeigt, was vielleicht zum Teil aus der ausgeprägten Stenözie dieser Alpenmohne verständlich ist, eine stärkere Zerrissenheit der Areale, verbunden mit einer schärferen Sonderung in Einzelrassen. Auch hier wird der nordostalpine Raum von einer besonderen Sippe (ssp. *burseri* [Cr.] Fedde) eingenommen.

Während mit diesem Namen bis vor kurzem auch die Rasse der Nordwestalpen einerseits, der Tatra andererseits belegt wurde, trennt Nyarady (1949) die Pflanzen der beiden letzten Areale morphologisch ab und stellt sie als ssp. *tatricum* Nyar. der nordostalpinen Rasse gegenüber. Die pflanzengeographische Unwahrscheinlichkeit eines Zusammenhanges zwischen der nordwestalpinen und der westkarpathischen Sippe sei hier nur am Rande bemerkt. Es scheint jedoch überhaupt die Systematik der ganzen Alpenmohne nach wie vor einer Revision zu bedürfen.

Auffallend genug ist die fast ausschließliche Beschränkung der weißblühenden Rassen auf die Nordalpen und die Tatra, der gelbblühenden auf die südlich davon liegenden Gebiete (— man kann hierzu, wenigstens was den europäischen Verbreitungssektor anlangt, Parallelen bei dem Artenpaar *Androsace chamaejasme* — *A. villosa* finden). Einzelangaben andersblühender Pflanzen sind im Sinne des oben unter *Doronicum* Gesagten zu bewerten. Wohl aus der gleichen Einstellung heraus hat Widder (1932) in den Nordostalpen vereinzelt auftretende gelbblühende Formen als var. *sulfureum* Widder unter *P. burseri* eingereiht, anstatt sie zu der morphologisch fast übereinstimmenden *P. kernerii* zu stellen. Gleiches ließe sich für die oft (als *P. rhaeticum*) zitierten, gelegentlich am Hundstod in den Berchtesgadener Alpen gefundenen gelbblühenden *sendtnerii*-Pflanzen verantworten, vielleicht auch umgekehrt für die Angaben weißblühender Alpenmohne aus dem Apennin.

Jedenfalls läßt diese deutliche geographische Gebundenheit der Farbverteilung die Wichtigkeit des bisher als arttrennend erachteten Merkmals der Blattfiederbreite recht fragwürdig erscheinen; man wird die Bevorzugung dieses letzteren Merkmals aus seiner leichteren Erfassbarkeit bei älterem Herbarmaterial erklären können. Will man die Kollektivart überhaupt zweiteilen (was nicht unumgänglich erscheint), so ist es jedenfalls angebrachter, die streng nördlichen, weißblühenden Formen von den südlicheren gelbblühenden zu trennen.

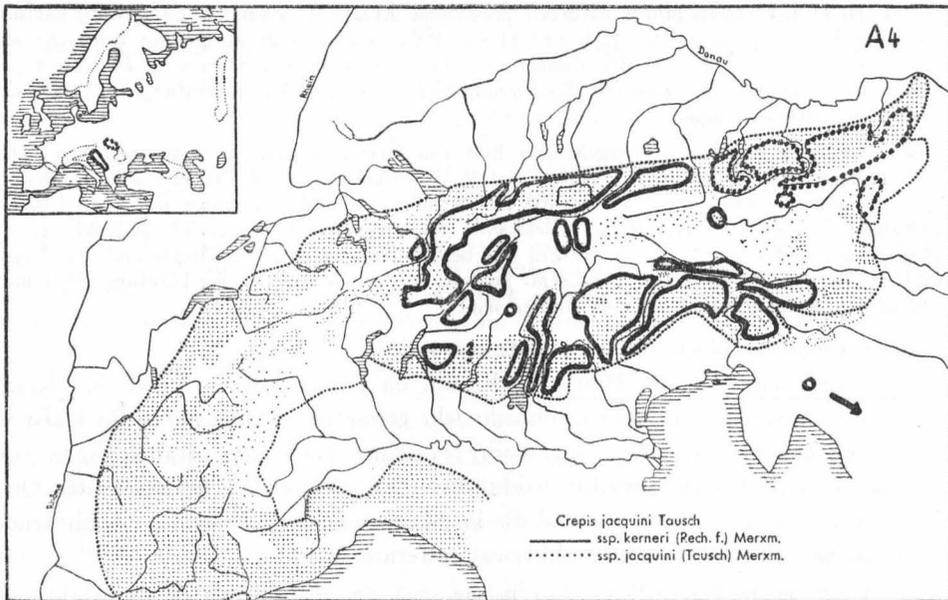


Die folgenden Arten zeigen eine Verschiebung des Areal-Schwerpunktes nach Osten, wobei zugleich die Ausdehnung nach Westen immer geringer wird. Da fast stets das südalpine Areal stärker ausgebildet ist und die Arten teilweise bis nach Illyrien und auf die Balkanhalbinsel reichen, kann man diese Teilreihe als südöstlich getönt bezeichnen. Dies gilt vor allem für

A 3. *Achillea atrata* L., deren typische Form (ssp. genuina Heim.) in den Alpen von Savoyen an ostwärts verbreitet ist. Im Nordosten schließt sich hier eine Sippe mit feiner zerteiltem Laub an (ssp. clusiana [Tausch] Heim.); nahe verwandte Sippen finden sich schließlich noch in Albanien und auf dem Balkan.

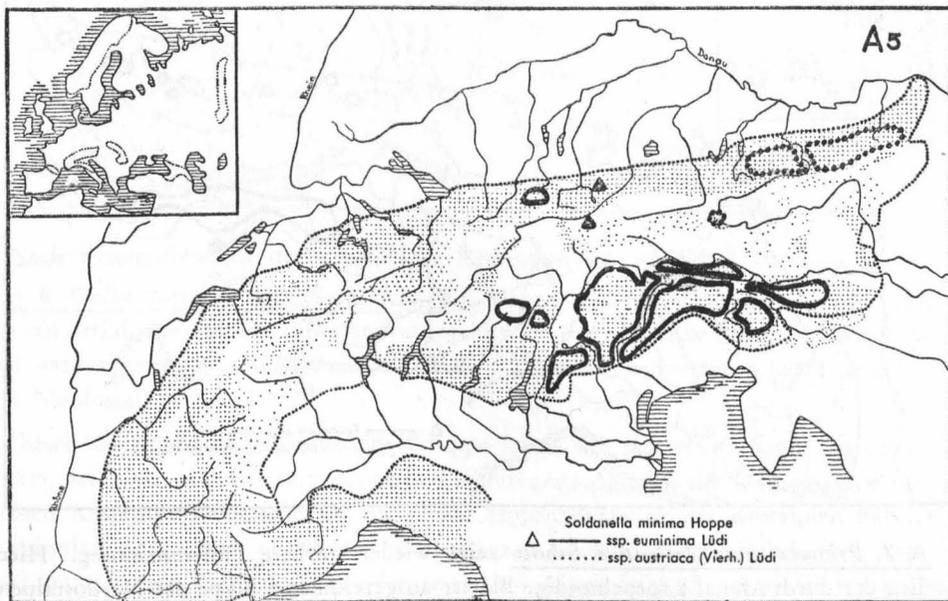
Auch hier sind die Angaben vom Wendelstein und vom Stifserjoch auf Falschbestimmungen oder auf das Auftreten von abweichenden Einzel Exemplaren zurückzuführen.

A 4. *Crepis jacquini* Tausch: Die erst von Reehinger fil. erkannte und (als Art) abgetrennte westlichere Sippe dieser Gesamtart (ssp. kernerii [Rech. f.] Merxm., comb. nov.) besiedelt die Alpen vom Rhein und Comer See an ostwärts und greift im Südosten nach Illyrien hinüber. Sie ist eine der wenigen Sippen, deren Westgrenze mit der geologischen Westalpengrenze einigermaßen zusammenfällt. Ihre Nordostalpen-Vikariante ssp. jacquini (Tausch) Merxm., comb. nov., findet sich durchaus im Gegensatz zu der eben besprochenen südöstlichen Tendenz ihres Partners auch in der Tatra wieder.



Als eine Reduktion des eben besprochenen Arealbilds (zunächst nur formal, nicht entwicklungsmäßig gesehen) läßt sich die Verbreitung der streng alpinen

A 5. Soldanella minima Hoppe ansprechen, bei der sich der nordalpine Anteil der westlicheren Sippe auf einen kleinen Bereich in den mittleren bayerischen Alpen beschränkt. Der im Nordosten (und im Lungau) vikariierende Partner ist die ebenfalls erst spät (Vierhapper 1904) als eigene Sippe erkannte ssp. *austriaca* (Vierh.) Lüdi.



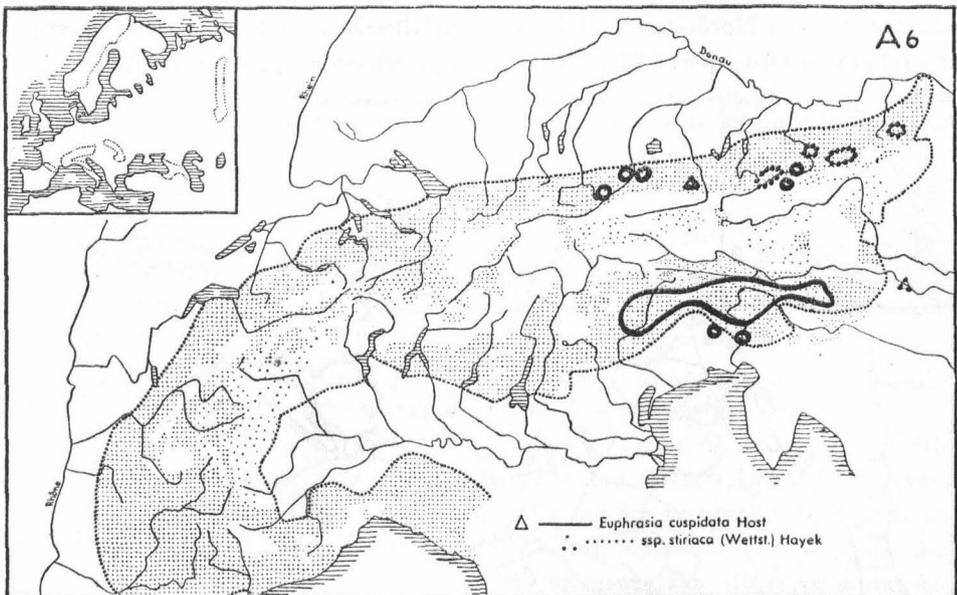
Das erst in den letzten Jahren entdeckte nordalpine Areal (Merxmüller 1950 b) hat sich durch die Untersuchungen von J. Karl (1950, 1952) als ziemlich ausgedehnt erwiesen; die Pflanze scheint in den Ketten der Ammergauer Berge weit verbreitet zu sein. Hierdurch gewinnen auch die Angaben aus dem Sonnewendgebirge und den Tuxer Vorbergen (Kellerjoch) größere Wahrscheinlichkeit.

Der Vergleich mit dem vorhergehenden Bild von *Crepis jacquini* ist recht instruktiv: Das dort im Südwesten (Bergamasker Alpen) bereits aufgelockerte Areal hat hier seinen Schwerpunkt noch weiter nach Osten verlegt; die Art erreicht erst in den Kärntner und südsteirischen Kalkalpen ihre größte Verbreitung. Gleichwohl finden sich, bereits deutlich disjunkt, einige Außenposten in den auch von der vorigen Art besiedelten Gebieten des Tonale und der Presanella. Als weitere Parallele mag bei *Crepis jacquini* in den Nordalpen eine Häufung der Fundorte in den Ammergauer Bergen erkennbar sein.

Einen ähnlichen Schwerpunkt im Südosten weist

A 6. *Euphrasia cuspidata* Host auf, die sich im Süden zwischen Piave und Krain erstreckt, während sich im Norden nurmehr sehr geringfügige Vorkommen bei Kufstein und in der Steiermark (Gesäuse, Johnsbach) feststellen lassen. Eine parallele Sippe (ssp. *stiriaca* [Wettst.] Hayek) besiedelt ersichtlich im Anschluß an die letzterwähnten Örtlichkeiten die Nordostalpen, während die im Süden unmittelbar westlich anschließende *Eu. tricuspidata* L. systematisch wohl etwas entfernter steht.

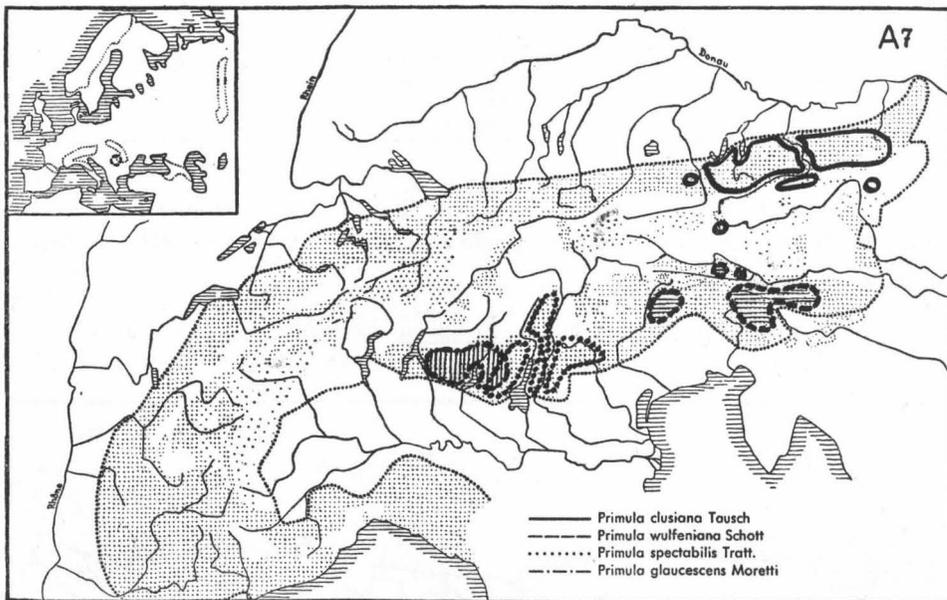
Es ist für unsere Fragestellung ohne Belang, daß *Eu. stiriaca* vielfach als hybridogene Zwischenform von *Eu. cuspidata* und *Eu. salisburgensis* betrachtet wird. Wenn sich solche hybridogene Formen soweit stabilisiert haben, daß sie sich selbständig vermehren, Populationen bilden und eigene Areale einnehmen, können sie pflanzengeographisch völlig gleichrangig behandelt werden. Allerdings wird es sich bei Annahme einer hybriden Entstehung nicht empfehlen, sie als Subspezies an den einen Elter anzugliedern (vgl. auch Gerstlauer 1943).



A 7. *Primula sect. Arbritica* Schott zeigt wieder stärkere Differenzierung. Hier stehen der durch schmal knorpelrandige Blätter ausgezeichneten Sippe der Nordostalpen

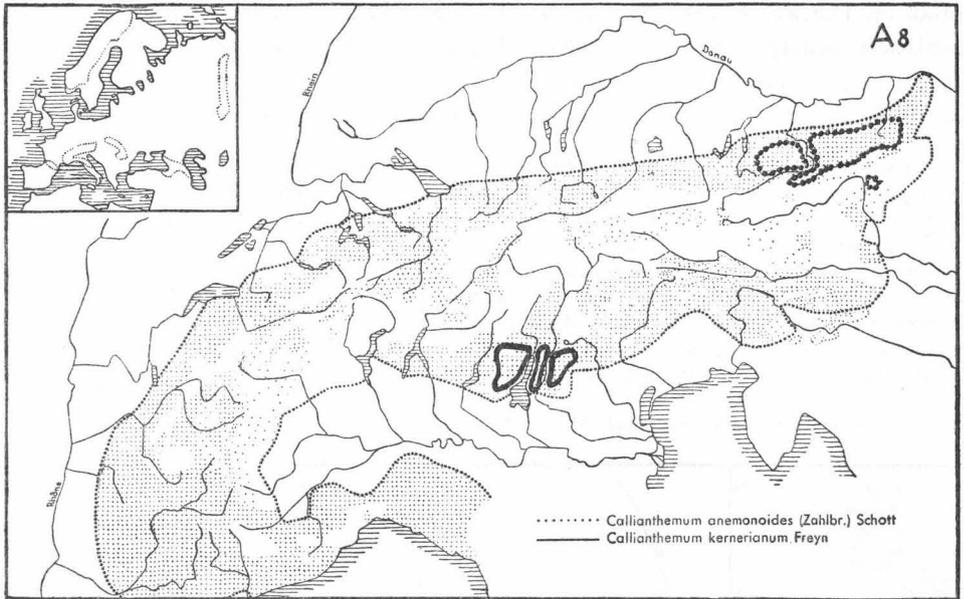
(auch im Lungau) *P. clusiana* Tausch drei nicht sehr stark unterschiedene breitrandig beblätterte südalpine Sippen gegenüber (*P. wulfeniana* Schott, *P. spectabilis* Tratt. und *P. glaucescens* Moretti), die ihrerseits wieder strengen Regionalvkarismus zeigen. Im mittleren Teil der Nordalpen ist keine Angehörige dieses Formenkreises bekannt.

Bei solchen Artvikaristen liegen keinerlei andere Verhältnisse vor wie bei Rassen geringerer systematischer Wertigkeit. Es ist in solchen Fällen reine Konvention, welcher Grad der Verschiedenheit zur Erteilung des Artranges als ausreichend erachtet wird. Bei den gärtnerisch wichtigen und auch aus ästhetischen Gründen mehr beachteten Primeln wurde dieser Schritt leichter getan als bei anderen Gattungen. In Wirklichkeit sind die unterscheidenden Merkmale hier nicht bedeutsamer als etwa bei *Achillea atrata* oder bei den *Papaver*-Sippen. Überdies werden die beiden arealmäßig aneinandergrenzenden Sippen unserer Sektion durch sehr charakteristische Übergangsformen verbunden (*P. glaucescens* ssp. *langobarda* [Porta] Widm.; eine gleichartige Erscheinung zeigt sich übrigens auch an der einzigen Verbindungsstelle der beiden Alpenmohn-, „Arten“ im Tarvis), eine Tatsache, die gemeinhin als Charakteristikum von Rassen, die noch nicht Artrang erreicht haben, betrachtet wird.



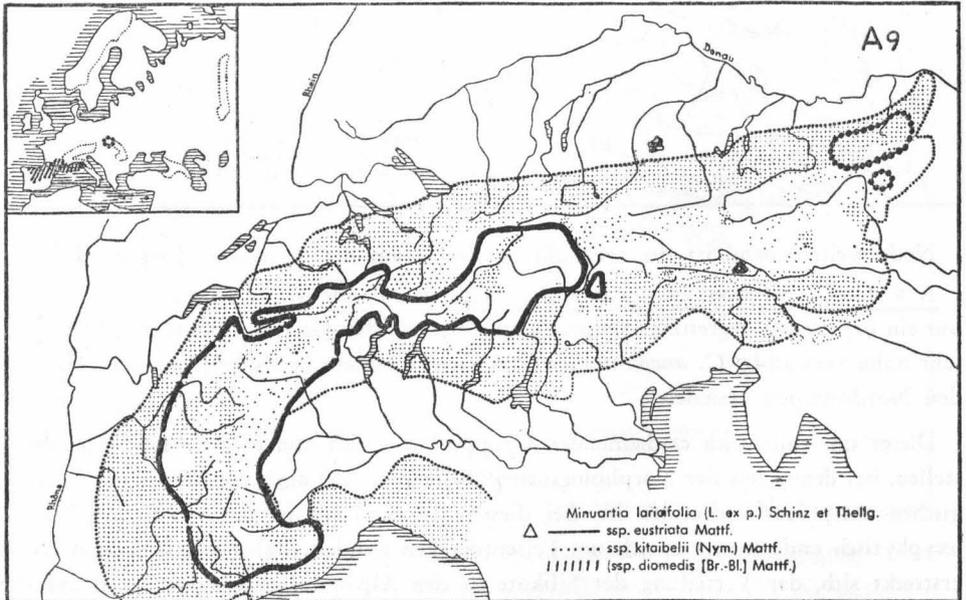
Noch weitergehend ist die arealmäßige Reduktion des westlichen Partners bei A 8. Callianthemum sect. Rutaefolia Wit., deren eine Art, *C. Kernerianum* Freyn, nur ein örtlich eng begrenztes Verbreitungsgebiet um den Gardasee besitzt, während das sehr nahe verwandte *C. anemonoides* (Zahlbr.) Schott ein bedeutend größeres Areal in den Nordostalpen besiedelt.

Dieser uns einheitlich erscheinenden Gruppe lassen sich nun einige Arten gegenüberstellen, bei denen mit der morphologischen Differenzierung auch ein Wechsel der ökologischen Ansprüche verbunden ist. Bei diesen Sippenpaaren ist der westalpine Partner oxyphytisch und, soweit es sich um Felsenpflanzen handelt, daher silizikol. Sein Areal erstreckt sich, der Verteilung der Silikate in den Alpen folgend, vorwiegend auf die



mittleren und südlichen Ketten und schließt nur selten auch Gebiete der Nordalpen ein. Um so eigenartiger ist das Auftreten paralleler Sippen in den Nordostalpen, die dort strenge Basiphyten sind und dementsprechend ausschließlich kalkreiche Böden besiedeln. Die auffällige Verbreitung von

A 9. *Minuartia laricifolia* (L.) Schinz et Thellg. hat schon Mattfeld (1922) zu gründlichen Überlegungen veranlaßt, auf die später noch einzugehen sein wird. Diese



submediterranean-alpine Art gliedert sich in eine der Urform wohl am nächsten kommende westmediterrane ssp. *diomedis* (Br.-Bl.) Mattf. und in zwei Alpenrassen, die westlichere ssp. *eustriata* Mattf. und die nordostalpine ssp. *kitaibelii* (Nym.) Mattf., die wir in der Tatra wiederfinden.

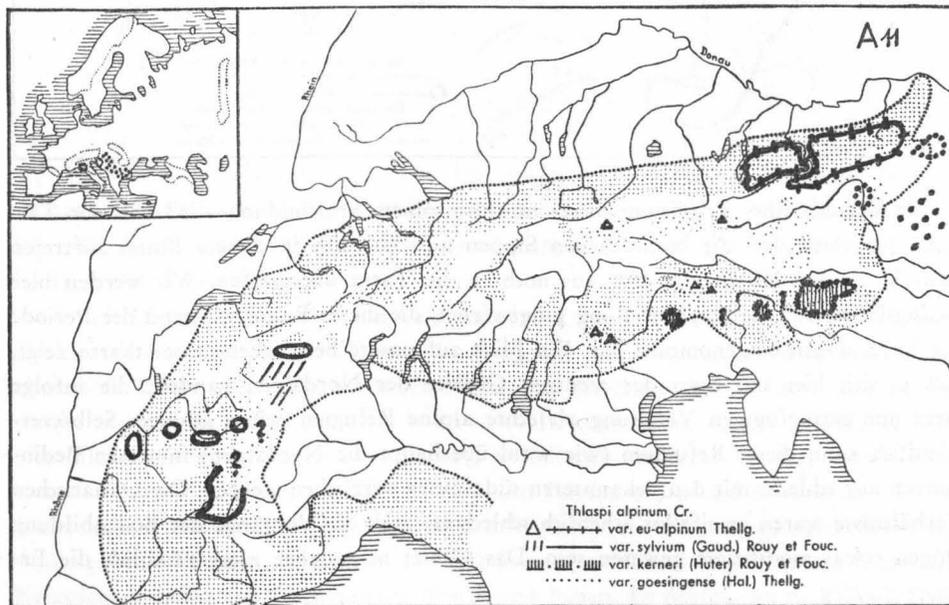
Die schon von Mattfeld (l. c.) bestrittene Fundortsangabe vom Dobratsch in Kärnten findet sich auffallenderweise noch einmal bei Scharfetter (1938), bleibt aber gleichwohl bis zur Auffindung eines Beleges ungläubhaft.

Die Verbreitung der verhältnismäßig zahlreichen Sippen von

A 10. *Festuca varia* Haenke s. lat. konnte nicht so eindeutig geklärt werden, daß sich eine kartographische Darstellung ermöglichen ließ. Immerhin kann auch hier der anscheinend durch den größten Teil der Zentralalpen verbreiteten, oxyphytischen *F. varia* Haenke (s. str.) die rein nordostalpine kalzikole Sippe *F. versicolor* Tausch gegenübergestellt werden. Eine ähnliche, wenn auch nicht so starke Aufgliederung der Formen (bei allerdings viel stärkerer Arealreduktion) zeigt

A 11. *Thalpsi alpinum* Cr. Während sich in den Westalpen (ob auch im Apennin?) nur die silizikole var. *sylvium* (Gaud.) Rouy et Fouc. findet, haben sich im Osten drei kalzikole Rassen ausgegliedert: die illyrisch-balkanische var. *goesingense* (Hal.) Thellg., die südostalpine var. *kernerii* (Huter) Rouy et Fouc. und endlich die wieder für unsere Betrachtung wichtige var. *eu-alpinum* Thellg. in den Nordostalpen.

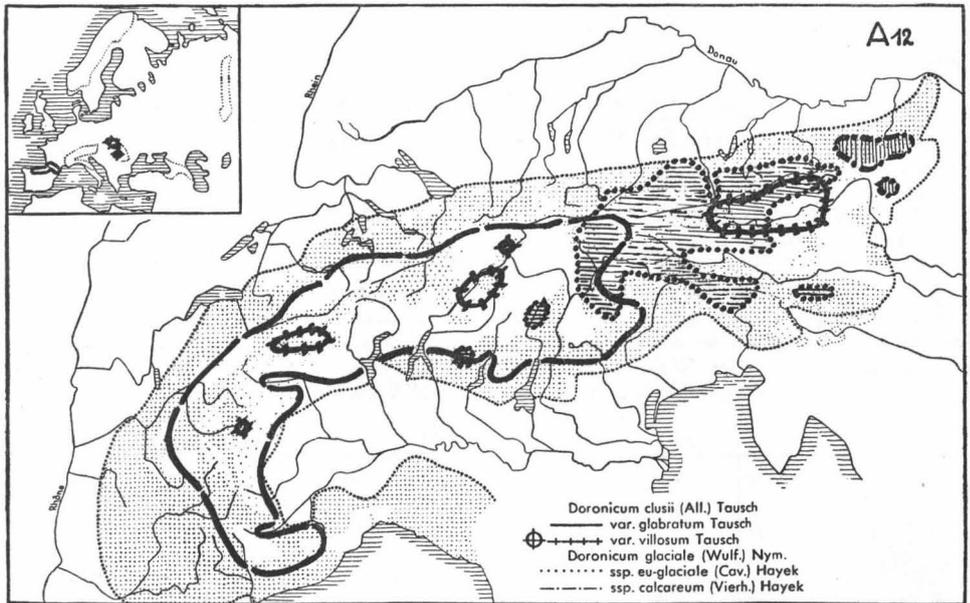
Die geringfügigen morphologischen Unterschiede dieser und verwandter Sippen haben zu vielfachen Verwechslungen geführt, infolge deren diese letzte Sippe mehrfach aus den Zentral- und Südalpen angegeben wird. Es sind jedoch die Angaben aus dem ersten Raum mit Sicherheit, die aus dem Süden aller Wahrscheinlichkeit nach unrichtig; sie scheinen sich insgesamt auf Formen von *Th. montanum* sowie auf *Th. praecox* und Verwandte zu beziehen.



Das letzte in dieser Gruppe zu betrachtende Areal ist wieder auf die östlicheren Alpentteile beschränkt. Es handelt sich um

A 12. *Doronicum glaciale* (Wulf.) Nym., dessen oxyphytische \*) ssp. *eu-glaciale* (Cav.) Hay. nicht nur die zentralalpinen Massive östlich von Wipp und Eisack besetzt hält, sondern in größerem Ausmaß auch in die nördlichen und südlichen Kalkalpen eindringt. Ihr steht im Nordosten die kalkikole ssp. *calcareum* (Vierh.) Hayek gegenüber.

Erneute Untersuchungen der Berchtesgadener Pflanzen haben bestätigt, daß es sich bei ihnen um die oxyphytische Form handelt. Damit im Einklang steht ihr Vorkommen auf den ausgelaugten Böden etwas kalkärmerer, leichter verwitternder jurassischer Schichten. In den Zentralalpen findet sich die Pflanze dagegen durchaus auch am anstehenden (sauren) Fels und auf Geröll. Das Areal der Kalksippe beginnt erst ostwärts der Enns.

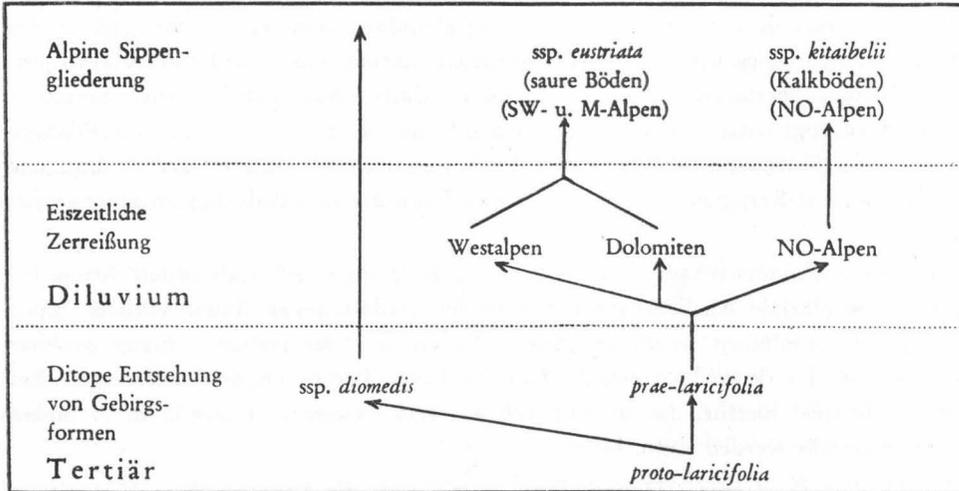


Der Versuch einer Erklärung dieser nordostalpinen Arealbildung wird von der Tatsache ausgehen, daß die besprochenen Sippen ausschließlich in diesem Raum auftreten bzw. in einigen Fällen von hier aus noch in die Tatra übergreifen. Wir werden hier zwangsläufig auf die Sonderstellung hingewiesen, die dieser Raum während der Periode der Vereisungen eingenommen hat. Ein Blick auf unsere beigegebene Eiszeitkarte zeigt, daß es sich hier um eines der wenigen Gebiete der Nordalpen handelt, die infolge ihrer nur geringfügigen Vereisung als echte alpine Refugien gelten können. Selbstverständlich kann dieses Refugium (wie wohl überhaupt die Nordalpen) in seinen Bedingungen nur schlecht mit den bekannteren südalpinen verglichen werden. Die klimatischen Verhältnisse waren zweifellos erheblich schlechter, auch die Vorgänge der Bodenbildung mögen etwas modifiziert gewesen sein. Das Gebiet mag daher zwar räumlich die Er-

\*) Oder vielleicht besser: neutrikole.

haltung einer Reihe von Arten gewährleistet haben, bot ihnen aber in den meisten Fällen keineswegs günstige Bedingungen. Es liegt daher nahe, anzunehmen, daß Mutation und Auslese hier in vielen Fällen etwas anders verliefen als in den klimatisch begünstigteren südlichen Refugien.

Solche Gedankenkänge hat an einem allerdings ausnehmend günstigen Objekt *Mattfeld* in seiner *Minuartia*-Monographie (1922) vorgeführt: es handelt sich um die auch in unserer Liste angeführte *M. laricifolia*. *Mattfeld* gliedert diese Art in drei Sippen, deren von ihm angenommene Entstehung an folgendem Schema erörtert werden mag:



*Mattfeld* nimmt also an, daß die Differenzierung der beiden alpinen Formen während der Eiszeiten vor sich gegangen sei, wobei er die ökologische Differenzierung als Anpassung an die ungünstigen Klimaverhältnisse der nordöstlichen Arealgrenze ansieht. Dort hätte sich die Art nurmehr durch Übergang auf wärmere Böden, eben auf Kalkböden erhalten können. Die bei diesen physiologischen Mutanten simultan erfolgende Ausbildung morphologischer Unterscheidungsmerkmale und die Unmöglichkeit, das Areal wieder mit dem der Schwestersippe zu vereinigen, hätten so eine neue Rasse entstehen lassen.

Obwohl diese Überlegungen recht einleuchtend klingen, bedürfen sie einiger Prüfung. Zunächst ist es auffallend, daß dieser Vorgang, der sich so gleichsam notwendigerweise abgespielt haben soll, nicht bei einer Reihe von weiteren Arten eingetreten ist (die beiden anderen *Minuartia*-Beispiele *Mattfelds* können, wie später ausgeführt wird, nicht als beweisend herangezogen werden); er läßt sich höchstens bei drei weiteren Beispielen vermuten, nämlich bei *Thlaspi alpinum*, *Festuca varia* und *Doronicum glaciale*. Diese letztere Art ist aber auch in ihrer neutrikolen Form keineswegs wärmebedürftig; sie mag, ohne Schaden zu nehmen in nordalpinen und besonders in zentral-ostalpinen Refugien, ja selbst auf Nunatakkern überdauern haben. Es dürfte für sie keine erkenn-

bare Notwendigkeit bestanden haben, auf wärmere Böden überzugehen. *Festuca versicolor* andererseits ist nach G a m s (mdl.) mit großer Wahrscheinlichkeit als phylogenetisch älter zu betrachten als *Festuca varia* s. str. Von den hier untersuchten zur Sippenbildung fähigen Arten läßt sich also nur das oben behandelte Beispiel als auf die angegebene Weise entstanden ansehen, eine Zahl, die zu klein ist, um beweiskräftig zu sein.

Andererseits haben doch immerhin acht Kalkpflanzen eine ähnliche Differenzierung im Nordosten aufzuweisen, Kalkpflanzen, für die nun keineswegs ein „Übergehen auf wärmere Böden“ der Grund der genomatischen Veränderung sein kann, da sie bereits die wärmsten Substrate besiedelten. Hier müßte man also annehmen, daß eine im Nordareal zufällig entstandene Mutante der gleichfalls dort wachsenden (und in den weiter westlich gelegenen nordalpinen Refugien sichtlich ohne Schaden überdauernden) alten Form so überlegen gewesen sei, daß sie in relativ kurzer Zeit ihre ältere Schwester völlig verdrängt hätte. Vielleicht mag man sich aber auch vorstellen, daß die Pflanzen ursprünglich überhaupt nicht den Nordosten bewohnten und daher bei der Verdrängung in das Nordost-Refugium doch in irgendeiner Form anderen Bedingungen unterworfen wurden.

In diesem Zusammenhang ist es von einiger Bedeutung, daß auch andere Arten, bei denen eine glaziale Abgliederung der heute im nordostalpinen Raum lebenden Sippe aus der gesamtalpinen wegen der weiten Verbreitung der ersteren schlecht denkbar ist, dennoch in den Alpen ein durchaus ähnliches Verbreitungsbild aufweisen. Ein schönes Beispiel hierfür, das im Hinblick auf sein Gesamtareal unmöglich in unsere Gruppe gestellt werden kann, bietet

A 13. *Luzula glabrata* (Hoppe) Desv., wenn auch die Kenntnis ihrer Verbreitung sowohl allgemein als auch in den Alpen selbst noch nicht als befriedigend angesehen werden kann. Sie besitzt in der in den Alpen auf sauren Böden weit verbreiteten *L. spadicea* (All.) Desv. (= *L. alpino-pilosa* [Chaix] Breistroffer) eine scheinbar vikariierende Sippe, wobei sich die beiden Arten etwa wie die alpinen Rassen unseres *Minuartia*-Beispiels verhalten.

Während die Angaben von *L. glabrata* aus den bayerischen Alpen westlich des Inns sicher unrichtig sind, ließen sich die vereinzelt Angaben aus den Südalpen nicht nachprüfen. In der Münchener Staatssammlung liegt jedenfalls kein Beweismaterial vor. Weitere Angaben stammen aus den Vogesen, Westeuropa, aus Bulgarien und Nordamerika. Wenn diese Angaben auch zum Teil abweichende Sippen betreffen mögen, so schließen sie doch eine Betrachtung unserer Arten als echte alpine Vikaristen aus. Damit ist aber gezeigt, daß in einzelnen Fällen in den Alpen durchaus analoge parallele Arealbildungen ausgeprägt sein können, ohne daß überhaupt an eine alpine Entstehung der parallelen (Nordost-) Sippe gedacht werden darf.

Auffällig ist auch, daß die hier betrachtete nordostalpine Arealform als disjunktes Teilareal von einer größeren Reihe sonst im Süden verbreiteter Arten eingenommen wird; eine Zusammenstellung findet sich bei H e g n a u e r (1944). Es ist einigermaßen verwunderlich, daß keine von diesen Arten (wiewohl manchen von ihnen auch heute eine gewisse Plastik nicht abgesprochen werden kann) in diesem Raum zu einer Rassenbildung geschritten ist. Ebenso spricht das Überdauern so ausgeprägt südalpiner Arten

wie *Aquilegia einseleana*, *Horminum pyrenaicum* oder *Orchis spitzelii* in einzelnen kleineren nord- und nordostalpinen Refugien nicht sonderlich für stark abweichende Bedingungen in diesen Räumen.

Auf jeden Fall kann festgehalten werden, daß eine Reihe von Arten nicht nur in den ausgedehnten Refugien des Westens und Südens (— daher der heutige Verbreitungsschwerpunkt im Südosten bei *Crepis jacquini* und anderen —), sondern auch in einem nordostalpinen Refugium die Periode der (zumindest späteren) Vereisungen überdauert hat. Die diesem letzten Refugium entstammenden Formen weisen bei einem Teil der Arten genische Veränderungen gegenüber den im Süden oder Westen erhaltenen Arten auf: es sind vikariierende Sippen. Die Annahme, daß es sich hier um Formen handelt, die bereits prä- oder zumindest frühdiluvial im Ostalpenraum vorgebildet waren und die sich in unserem Refugium lediglich erhalten, vielleicht auch genetisch (durch Isolation) stabilisiert haben, ist auf Grund der aufgezeigten Fakten nicht von der Hand zu weisen. Immerhin wäre auch eine erst durch spätere Eiszeiten bewirkte Entstehung dieser Sippen ohne allzu große Schwierigkeiten vorstellbar und bei der nahen Verwandtschaft der betreffenden Formen systematisch vertretbar.

Es bleibt noch übrig, die Begrenzungen des untersuchten Areals genauer festzulegen. Nord- und Ostgrenze fallen stets mit dem nördlichen und östlichen Alpenrand zusammen, den die Pflanzen je nach ihrem vertikalen Erstreckungsvermögen mehr oder minder erreichen. Auch die Südgrenze ist durch die verhältnismäßig scharfe Abgrenzung der nördlichen Kalk- gegen die zentralen Silikatalpen bereits vorgezeichnet. Der Bereich der Nordalpen wird jedoch in den Gebieten des Lantsch und der Kalkgipfel der Nideren Tauern (westlich bis ins Lungau) nach Süden vielfach überschritten, eine Erscheinung, die H a y e k (1923) zu dem Ausdruck bewog, diese Gebiete gehörten pflanzengeographisch zu den Nordalpen.

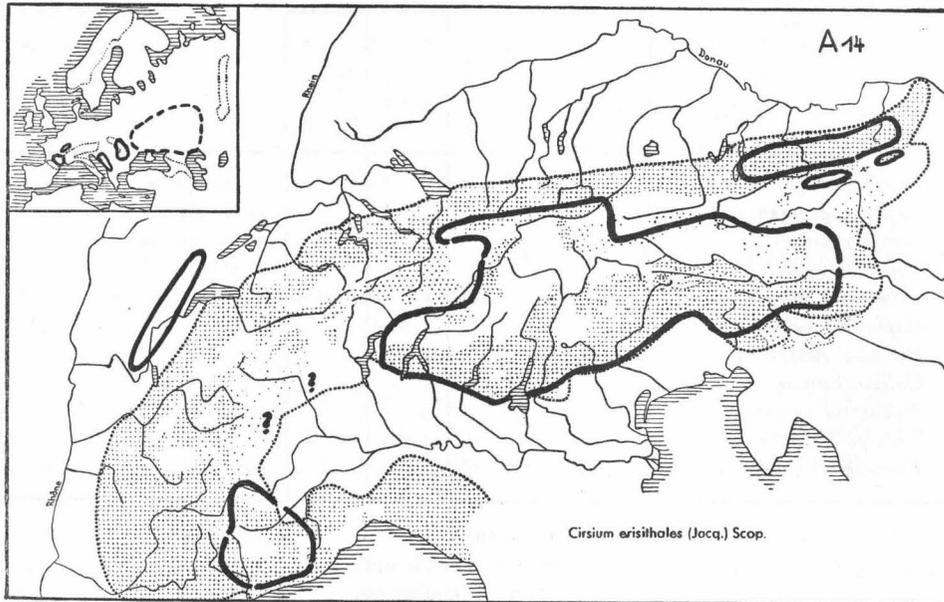
Von besonderem Interesse ist die Erstreckung des Areals nach Westen. Als erster Eindruck ist festzuhalten, daß es eine wirklich gemeinsame Grenzlinie nirgendwo gibt (eine Erscheinung, die uns im ganzen Alpenbereich immer wieder entgegentritt und die den Versuch, natürliche Bereiche mit scharfen Fluß- usw. -grenzen abzustecken, von vornherein als müßig erscheinen läßt). Der Vergleich der Westgrenzen unserer betrachteten Sippen ergibt ein kontinuierliches Fortschreiten von Ost nach West, in das eine zusammenfassende Ordnung nur durch eine künstliche Festlegung gebracht werden kann, indem man angibt, welcher der größeren Flüsse von der betreffenden Art nicht nach Westen überschritten wird. In dieser Weise kann man als ungefähre Arealgrenzen etwa die Enns (für *Minuartia laricifolia kitaibelii*, *Doronicum glaciale calcareum* und *Euphrasia cuspidata stiriaca*), die Traun (für *Papaver alpinum burseri*, *Soldanella minima austriaca*, *Achillea atrata clusiana*, *Festuca varia versicolor*, *Thlaspi alpinum eualpinum* und *Callianthemum anemonoides*), die Salzach (für *Crepis jacquini*) und die Saalach (für *Primula clusiana* und *Doronicum grandiflorum polyadenium*, auch für *Luzula glabrata*) angeben. Dieses Ergebnis scheint die Ansicht H a y e k s (1923) zu

bestätigen, daß die Traun die Nordostalpen pflanzengeographisch in einen östlichen und einen westlichen Teil zerlege. Es drängt sich jedoch in unserer Betrachtung mehr die Ansicht auf, daß die meisten unserer Sippen in ihrer Wiederausdehnung nach Westen nur bis zur Traun vordringen konnten und nur in ganz wenigen Fällen noch die Salzach überschritten haben.

Es ergibt sich die Frage, warum diese postglaziale Rückwanderung unserer Arten (ebenso wie einer Reihe anderer heute als nordostalpin bezeichneter Formen) nicht weiter nach Westen Raum gegriffen hat. Wir werden hier zu dem Begriff der „Bayerischen Lücke“ geführt, einem Ausdruck, der zunächst von E. Schmid (1936) geprägt wurde im Hinblick auf die Verbreitung des kolchisch-atlantischen Elementes, das im Pliozän und wohl auch noch bis ins große Interglazial (*Rhododendron ponticum!*) sich in breitem Gürtel vom Pontus bis zum Atlantik erstreckte. Scharfetter (1938) konstatiert diese Lücke für „Arten der borealen und späteren Zeit“ und führt sie auf das trockene Lokalklima, die weite Entfernung der Laubwaldrefugien u. ä. zurück. Paul betont hingegen 1939, daß alle Florenelemente dieser Verarmung unterliegen und glaubt eher, daß (von den reicheren Föhntälern abgesehen) ungünstigere Klimaverhältnisse für diese sich meist etwa zwischen Rhein und Traun erstreckende Lücke verantwortlich zu machen seien; überdies seien die Einwanderungsverhältnisse in diesem am längsten vergletschert gebliebenen Gebiet die schlechtesten gewesen. Erst dies letzte Argument scheint uns einen gangbaren Weg zur Erklärung aufzuzeigen, wenn er diese auch auf das schlecht kontrollierbare Gebiet der Historie abdrängt. Aber auf der anderen Seite lassen uns weder die Karte der Niederschläge in den Alpen (Leitmeier, 1928) noch die bekannte Kontinentalitätskarte von Gams (1931/32) eine deutbare Sonderstellung der Rhein-Traun-Lücke gegenüber dem Nordostgebiet erkennen. Es erweist sich auch wohl allgemein immer mehr, daß die einseitige Bindung einer Arealgrenze an einen bestimmten, einzigen Faktor Fehlschlüsse zeitigen wird.

Es kann allerdings nicht abgestritten werden, daß so verblüffende Arealbilder wie das von *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop. (A 14; ähnlich auch von *Sedum rosea*), einer über ausgezeichnete Verbreitungsmittel verfügenden Distel, zunächst \*) eine solche (wenn auch komplexere) klimatisch-ökologische Verschiedenheit der Nordostalpen gegenüber den westlicheren Nachbargebieten vermuten lassen. Bis es uns jedoch gelingen wird, solche Komplexe wirklich zu erfassen, müssen wir uns wohl mit der Ansicht begnügen, daß eben doch nur reine Wandergrenzen vorliegen (so wie diese etwa Gauckler 1936 für *Anemone hepatica* im fränkischen Jura glaubhaft dargestellt hat). Die Ausbreitung von unserem nordöstlichen Refugium aus hätte demnach beträchtlichere Zeiten erfordert als wir andernorts annehmen zu können glauben. Immerhin haben ja auch z. B. die Untersuchungen an *Wulfenia* (Gilli, 1934) gezeigt, wie schlecht wir dem Problem mangelnder Ausbreitungstendenz bei guter Vitalität am Fundort selbst nahe-zurückvermögen.

\*) Die Untersuchungen Melchior's (1929) über die Ausbreitung von *Valeriana celtica* L. ssp. *pennina* Vierh. in den Penninen haben allerdings gezeigt, daß die Verbreitung dieser anemochoren Art durch den Wind bereits durch verhältnismäßig geringfügige Reliefunterschiede bedeutende Einschränkungen erfährt.



Als natürliche Verbreitungseinheit ist das Nordostareal auch noch durch einige weitere Arten gekennzeichnet, die allerdings, soweit es sich um absolute Endemiten handelt, in ihrer systematischen Stellung noch nicht ausreichend geklärt sind. Hierzu rechnen wir vor allem *Draba stellata* Jacq. (= *Dr. austriaca* Cr.), die östlich der Traun die sonst in den Alpen verbreitete *Dr. tomentosa* Clairv. ersetzt und möglicherweise als echte Vikariante angesprochen werden kann, so daß sie dann in unserer Liste neben *Doronicum grandiflorum* eingereiht werden müßte; schlecht erklärbar bleibt bei einer solchen Annahme allerdings das verbürgte Vorkommen von *Dr. tomentosa* in der Tatra. Ähnlich verbreitet ist die subalpine *Euphorbia austriaca* A. Kerner, die eigenartigerweise ein versprengtes Vorkommen bei Passau besitzt. Ferner stellen wir hierher die nach Westen etwa bis zur Enns gehenden *Campanula beckiana* Hayek und *Melampyrum angustissimum* Beck sowie die bisher nur von einem einzigen Fundort bekannte *Pinguicula norica* Beck. Einige weitere Arten sind relativ endemisch, wie etwa die ostwärts der Salzach verbreitete *Campanula pulla* L. (nach Schmid, 1944, auch in Siebenbürgen) oder die mit *Asperula cynanchica* und *longiflora* nahe verwandte *A. neilreichii* Beck, die von der Traun bis in die Westkarpathen reicht. Meist haben jedoch diese Sippen ihren Verbreitungsschwerpunkt so deutlich in den Karpathen und stehen in den Alpen systematisch isoliert, daß man sie mit einiger Sicherheit als glaziale Erwerbungen der Alpen ansehen kann: es seien hier *Viola alpina* Jacq., *Cardaminopsis neglecta* (Schult.) Hay. und *Draba kotschyi* Stur (alle nur östlich der Enns) angeführt.

Als letztes mag in diesem Abschnitt noch die Verbreitung der Parallelsippen unserer Arten besprochen werden, deren merkwürdige Uneinheitlichkeit aus dem hier gegebenen Schema zu ersehen ist:

	Pyrenäen	Tyrrhenis	Apennin	SW-Alpen	M-Alpen	NO-Alpen	Tatra	Illyrien	Balkan	
<i>Doronicum grandiflorum</i> . . .	○	○	—	○	○	×	×	—	—	se-me-alp (w)
<i>Papaver alpinum</i> . . .	+	—	+	+	+	×	+	+	+	se-me-alp
<i>Achillea atrata</i> . . .	—	—	—	—	+	×	+	+	+	se-me-alp (sö)
<i>Crepis jacquini</i> . . .	—	—	—	—	—	×	×	○	—	se-me-alp (sö)
<i>Soldanella minima</i> . . .	—	—	—	—	○	○	×	—	—	alp
<i>Euphrasia cuspidata</i> . . .	—	—	—	—	○	×	—	—	—	alp
<i>Primula Arthritica</i> . . .	—	—	—	—	+	×	—	—	+	alp
<i>Callianthemum</i> . . .	—	—	—	—	○	×	—	—	—	alp
<i>Minuartia laricifolia</i> . . .	+	+	—	+	+	×	×	—	—	se-me (w)
<i>Thlaspi alpinum</i> . . .	—	—	—	+	+	×	—	+	+	se-me (sö)
<i>Doronicum glaciale</i> . . .	—	—	—	—	○	×	—	—	—	alp

× = Nordostsippe

○ = einheitliche Parallelsippe

+ = gegliederte Parallelsippe

Es handelt sich hier demnach zwar allgemein um Angehörige des südmitteleuropäischen Arealtyps (ungeachtet der Tatsache, daß manche dieser Formenkreise deutliche Beziehungen zu zentralasiatischen, andere zu mediterranen Sippen aufweisen, was aber ja letzten Endes eine allgemeine Eigenschaft der Alpenflora darstellt), die in keinem Fall über den tertiären Gebirgsbogen von der Iberischen bis zur Balkan-Halbinsel hinausreichen. Innerhalb dieses Areals ist jedoch die Verbreitung mannigfaltig. Wir finden neben Formenkreisen, die das ganze Areal besiedeln, solche mit ausgeprägt westlicher, andere mit deutlich südöstlicher Tönung; daneben stehen Sippen, die gänzlich auf die Alpen beschränkt sind (wobei auffällt, daß diese in unseren Beispielen den südwestlichen und westlichen Alpentteilen fehlen). Vor allem ist aber die alpine Arealgestaltung der westlichen Parallelsippen so verschiedenartig, daß sie sich in unserer Aufstellung sogar als Einteilungsprinzip verwenden ließ.

Diese Vielfalt spricht nicht nur dafür, daß die Geschichte der einmal getrennten Sippen unabhängig voneinander verlaufen ist, daß also kein „inneres Band“ mehr zwischen solchen, aus demselben Formenkreis hervorgegangenen Einheiten besteht, sondern auch dafür, daß sich die hier besprochenen nordostalpinen Vikarianten aus geographisch und ökologisch recht unterschiedlichen Formenkreisen heraus entwickeln konnten. Hieraus ergibt sich ein neues Argument für die Möglichkeit, dieses Nordostareal als durch die Eiszeit erzwungen, nicht durch die ähnlichen Ansprüche gleichartig reagierender Sippen geprägt zu interpretieren, und hierbei also den Schwerpunkt dieser Arealbildung eindeutig auf die exogene, die historisch-geologische Seite zu verlagern.

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß im äußersten Nordosten der Alpen ein pflanzengeographisch wohldefinierter Raum erkennbar ist, der vom nord-

östlichen Alpenrand an westlich bis zur Traun, in Einzelfällen bis zur Salzach und Saalach reicht; er ist in dieser Arbeit als „Nordostareal“ bezeichnet. Neben einer kleinen Anzahl von westkarpatischen sowie von endemischen, aber systematisch isolierteren Arten beherbergt dieser Raum eine Reihe von Sippen, die eualpinen Formenkreisen entstammen und Parallelfornien zu anderen alpinen Sippen darstellen; sie vikariieren mit diesen regional, teilweise auch ökologisch.

Eine Erklärung dieser Arealbildung (die zum Teil auch noch die Tatra einbegreift) muß von der Tatsache ausgehen, daß der beschriebene Raum ein eiszeitliches Refugialgebiet darstellt, das während der ganzen Periode der Vereisungen eisfrei war oder nur kleine Lokalgletscher trug. Da wesentliche Abweichungen klimatologischer, ökologischer oder bodenkundlicher Art von den benachbarten westlicheren Nordalpentteilen in unserem Raum nicht erkennbar sind, muß die postglaziale Beschränkung einer Reihe von Sippen auf dieses Areal mit mangelnder Ausbreitungstendenz, also durch fehlende oder mangelhafte Rückwanderung erklärt werden. Auch das Problem der „Bayerischen Lücke“ kann nur aus dieser Sicht gedeutet werden.

Die Frage der Entstehung der diesem Raum eigentümlichen Sippen kann auf zweifache Weise behandelt werden. Im Anschluß an *Mattfeld* und andere mag an eine durch diluviale (vielleicht sogar erst spätdiluviale) Isolation in diesem Raum bewirkte Rassenbildung gedacht werden. Es ließ sich jedoch eine Reihe von Argumenten aufzeigen, die sich schlecht in diese Ansicht einfügen lassen. Zum anderen läßt sich annehmen, daß es sich bei diesen nordostalpinen Vikarianten um Sippen handelt, die bereits fröhdiluvial im Ostalpenraum ausgebildet oder zumindest vorgebildet waren; sie wurden im Zuge der letzten Vereisungen auf das Nordostareal zurückgedrängt, vielleicht auch durch diese Isolation genetisch stabilisiert und haben sich lediglich dort erhalten.

Diese zweite Annahme sondert die Arealbildung von der Sippenbildung; während die erstere zweifellos spätdiluvialen (letzteiszeitlichen) Charakter trägt, wird die letztere als früher, möglicherweise sogar als allochthon angesehen. Es wird dann diese Sippenbildung mit der allgemeinen West-Ost-Differenzierung der Alpenflora gleichgesetzt werden können; von ihr wird später noch der Nachweis zu führen sein, daß sie ebenfalls früher als spätdiluvial anzusetzen ist.

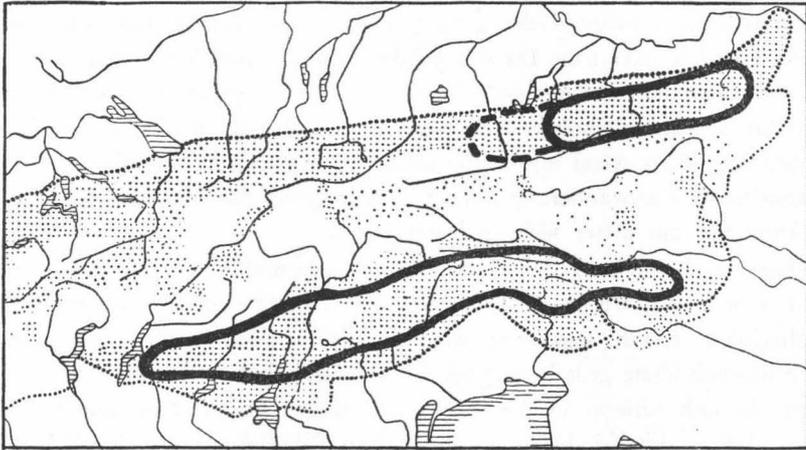
Eine Analyse der Areale der südwest-, mittel- oder südalpinen Parallelsippen der Nordostvikarianten ergab eine merkwürdige Vielfalt; es gelingt nicht, für diese westlicheren Partner ähnliche Arealgemeinsamkeiten aufzufinden, wie sie bei den nordöstlichen augenfällig sind. Auf die mangelnde Übereinstimmung soll jedoch im nächsten Kapitel näher eingegangen werden.

## Kategorie B

### Sippen mit Süd-Nordost-Disjunktion

Im vorhergehenden Kapitel wurde bereits erwähnt, daß das Nordostareal weiterhin durch eine verhältnismäßig große Anzahl von Arten gekennzeichnet ist, die in

den Alpen eine charakteristische disjunkte Verbreitung aufweisen, wobei sich das andere Teilareal mehr oder minder weit über die südlichen Kalkalpen erstreckt. Da wir mit *M a t t f e l d* (1922) Teilareale eines disjunkten Areals pflanzengeographisch den Einzelarealen paralleler Sippen für gleichwertig erachten, ohne allerdings deswegen Differenzierung und Disjunktion notwendigerweise eine gleiche Genese zuzusprechen, soll hier als nächstes auf diesen Verbreitungstyp eingegangen werden. Seine allgemeinste Form läßt sich auf der Karte etwa folgendermaßen festhalten:



Über diesen Verbreitungstyp hat *H e g n a u e r* (1944) eine anregende Arbeit geschrieben, die uns vielfachen Anhalt bietet. Da dort aber der Begriff „Nordöstliche Kalkalpen“ erheblich weiter gefaßt wird als in der vorliegenden Arbeit für erforderlich erachtet wird, sind wir zu einer von der *H e g n a u e r* schen stark abweichenden Einteilung der hier zu behandelnden Arten gezwungen. Wir werden zunächst alle Arten ausscheiden, die zwar in den westlich anschließenden Nordalpentteilen gefunden werden, aber im Gebiet des Nordostrefugiums selbst fehlen. Diese Arten, deren nördliche Teilareale entweder zwischen Salzach und Inn oder aber zwischen Inn und Lech gelegen sind, bilden für sich eine recht natürliche Gruppe, die ersichtlich nichts mit unserem Nordostareal zu tun hat; sie sind daher als gesonderte Kategorie zu behandeln. Das gleiche gilt für all die Arten, die, wenn auch nur in disjunkten Einzelfundorten, die Saalach nach Westen überschreiten und dabei Inn, Isar, Lech oder sogar die Nordschweiz erreichen.

Nach der Abtrennung solcher Fälle erhält man immer noch eine recht stattliche Liste von Arten (darunter manche von *H e g n a u e r* nicht angeführte, in der Liste mit ○ bezeichnet), die unter diesen eingengten Begriff der Süd-Nordost-Disjunktion fallen. Da sich schon bei der Betrachtung unserer ersten Kategorie zeigte, daß die Existenz paralleler Sippen ebensowenig wie die Verbreitung in west- und außeralpinen Gebieten die Arealbildung im Ostalpenraum zu beeinflussen scheint, daß diese Arealbildung also gleichsam autonom ist, soll zunächst (ohne die anderen Fakten unberücksichtigt lassen

zu wollen) eine Ordnung unserer Arten lediglich nach der nordöstlichen Arealform vorgenommen werden. Es wird dabei wiederum gezeigt, wie kontinuierlich sich die Westgrenzen aneinanderreihen und wie auch hier wieder ein großer Teil der Arten sich nach Westen nicht über die Traun auszudehnen vermochte.

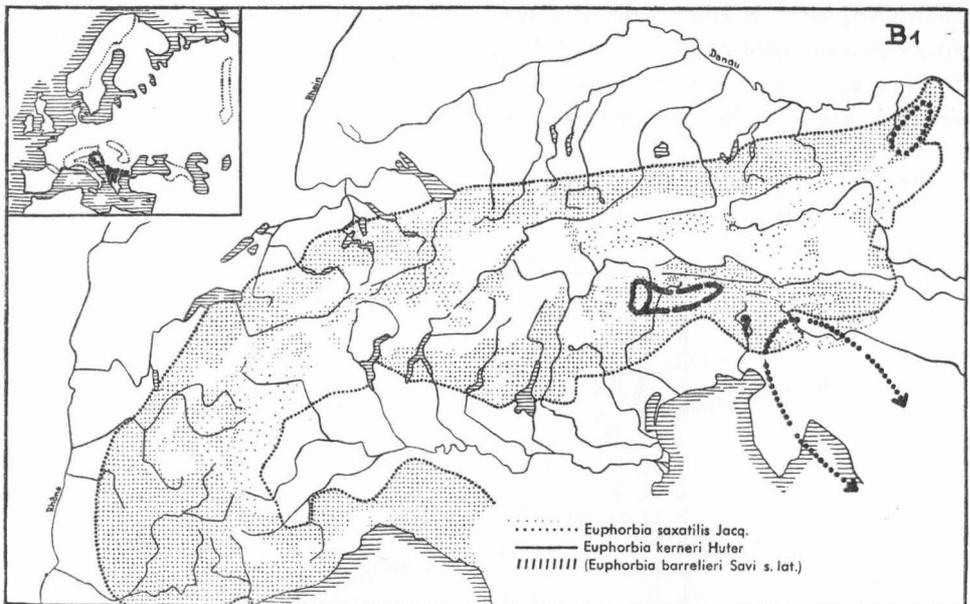
## Westgrenze:

Traisen:	B 1. <i>Euphorbia saxatilis</i>	○
	B 2. <i>Anemone baldensis</i>	○ (selten)
Enns:	B 3. <i>Saxifraga incrustata</i>	(selten)
	B 4. <i>Alyssum ovirense</i>	(selten)
Steyr:	B 5. <i>Anthyllis montana</i>	○ (selten)
	B 6. <i>Asplenium seelosii</i>	(selten)
	B 7. <i>Gentiana pumila</i>	
Traun:	B 8. <i>Pedicularia rosea</i>	○
	B 9. <i>Salix alpina</i>	○
	B 10. <i>Heliosperma alpestre</i>	○
	B 11. <i>Cirsium carniolicum</i>	
	B 12. <i>Valeriana elongata</i>	
	B 13. <i>Campanula caespitosa</i>	
	B 14. <i>Dianthus alpinus</i>	
Salzach:	B 15. <i>Cerastium carinthiacum</i>	○
	B 16. <i>Saxifraga sedoides</i>	
Saalach:	B 17. <i>Orchis spitzelii</i>	(selten)
	B 18. <i>Asplenium fissum</i>	○ (selten)
	B 19. <i>Minuartia aretioides</i>	
	B 20. <i>Homogyne discolor</i>	
	B 21. <i>Galium baldense</i>	

In unseren Kartenreihen sind, wie es der Anlage dieser Arbeit entspricht, aus dieser Gruppe (wie auch aus den nächsten) kartographisch meist nur die Arten dargestellt, die sich im Alpenraum durch Sippenbildung oder durch bedeutsame Disjunktionen auszeichnen. Weitere Arten sind in der H e g n a u e r s c h e n Arbeit, einige auch bei Z ö t t l (1950) in Arealkarten festgehalten. Es sollen nun auch hier die einzelnen Arten kurz für sich betrachtet werden.

B 1. *Euphorbia saxatilis* Jacq. ist eine streng subillyrische Art, deren nächste Verwandte auf der Balkanhalbinsel zu finden sind. Sie erreicht von Südosten her nur mehr den äußersten Alpenrand in Krain und im Küstenland; das nördliche Vorkommen erstreckt sich (ohne irgendwelche verbindende Zwischenstellen) von der Rax bis in den Wienerwald.

Es erscheint zunächst fraglich, ob diese nur noch in die Ausläufer der Alpen eindringende Art zu Recht in diese, alpine Formenkreise behandelnde Arbeit aufgenommen ist oder ob ihre Verbreitung in den Ostalpen nicht etwa besser mit dem Verhalten von *Castanea* in diesem Gebiete verglichen werden sollte. Es finden sich jedoch so deutliche Übergänge von ihr zu den eigentlich alpinen Arten (von den hier behandelten etwa die Reihe *Anthyllis montana* — *Alyssum ovirense* — *Asplenium seelosii* — *Saxifraga incrustata*), daß wir sie nicht ausschließen zu können glauben. Übrigens findet sich in dem schmalen Südalpenstreifen von den Dolomiten bis ins Kanaltal eine sehr nahe verwandte Sippe (*Eu. kernerii* Huter), die sich fast unmittelbar an die nordwestliche Grenze des Südareals unserer Art anschließt. Es wird aber bei einer Besprechung der Südareale zu zeigen sein, daß diese Sippe trotz ihres vikariierenden Areals kaum als jung betrachtet werden kann.



Die nächsten fünf Arten weisen in den Nordostalpen nur ganz disjunkte Einzelfunde auf, die in ihrer Vereinzelung deutlichen Reliktcharakter tragen. So findet sich bei

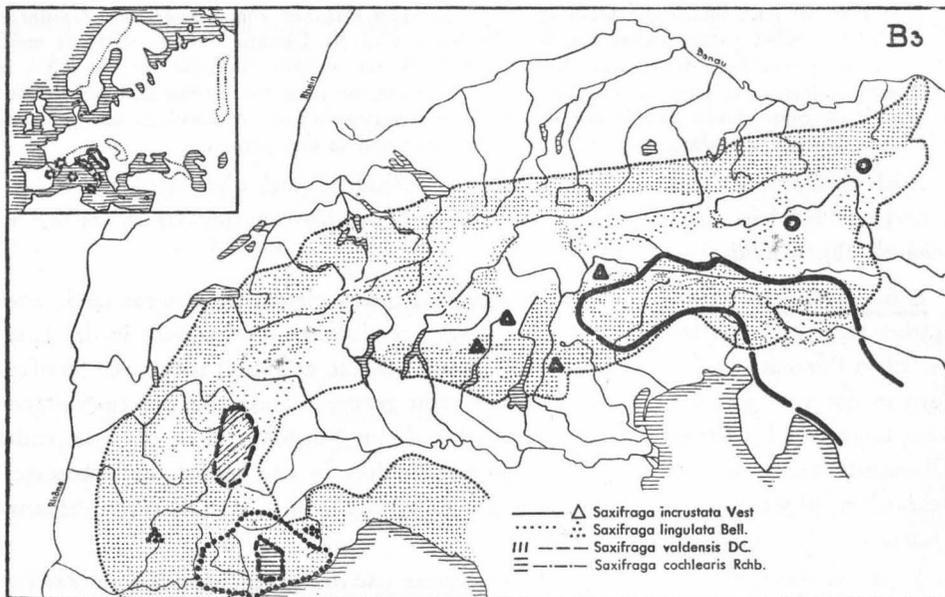
B 2. *Anemone baldensis* L., einer wohl ziemlich alten, von den Pyrenäen durch die Südwest- und Südalpen bis in die Südostkarpathen verbreiteten Art gänzlich abgesprengt ein vereinzelter Fundort am Wiener Schneeberg.

Die Vorkommen in den penninischen und Nordwestschweizer Kalkalpen schließen sich eng an das südwestalpine Teilareal an und sind mit diesem in Beziehung zu bringen. — Ob die Angaben aus den nordamerikanischen Gebirgen wirklich dieselbe, bei uns so streng südmitteleuropäische Sippe betreffen, erscheint neuerlicher Untersuchungen wert. Bislang haben sich die meisten dieser „amphialpin-ozeanischen“ Formenkreise als zumindest dimorph erwiesen.

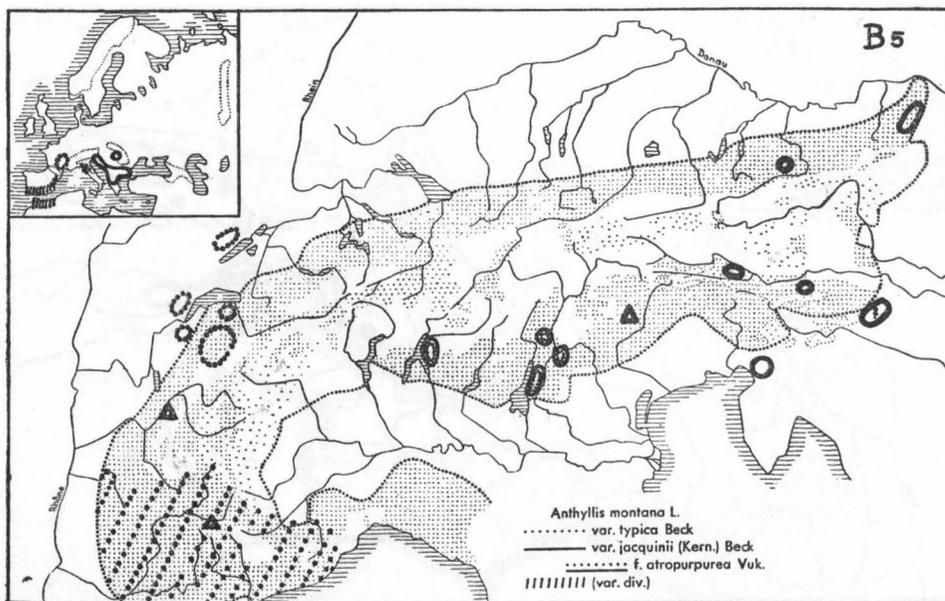
B 3. *Saxifraga incrustata* Vest., submediterranen Verwandtschaftskreisen zugehörig, besitzt neben dem zusammenhängenden südostalpin-illyrischen Areal zwei isolierte Fundorte in der Steiermark, einen im Nordostareal an der Hohen Veitsch, den anderen im zentralnorischen Bereich.

Es darf bereits hier betont werden, daß eine solche Arealgestaltung durch rezente Ausbreitung nur auf sehr gekünstelte Weise erklärt werden könnte. — Da die Art bisher nur östlich der Etsch bekannt war (selbst die Angaben aus der Vallarsa sind unsicher), sind die Angaben Ariettis (1944) aus der Val Camonica in den Bergamasker Alpen etwas verblüffend. Es fällt jedoch auf, daß in der gleichen Arbeit die dort mit Sicherheit vorkommende *S. hostii* Tausch ssp. *rhaetica* (Kern.) Engl. überhaupt nicht aufgeführt wird. Es ist daher die Möglichkeit einer Verwechslung dieser beiden Arten nicht von der Hand zu weisen.

B 4. *Alyssum ovirense* Kerner wiederholt den eben besprochenen Verbreitungstyp mit völlig isolierten Fundorten am Hochswab und Hochwart (steirische Kalkalpen). Das südliche Areal ist hier ausgedehnter (bis in die Herzegowina), jedoch stärker aufgelockert. Ganz ähnlich wie bei der vorigen und der folgenden Art finden sich parallele Sippen in den südwesteuropäischen Gebirgen.



B 5. *Anthyllis montana* L. ist in ihrer illyrisch-balkanischen var. *jacquinii* (Kern.) Beck in den Südostalpen nur sporadisch verbreitet. Gleichwohl findet sich diese betont submediterrane Art wieder vereinzelt in den Nordalpen, so mehrfach am äußersten Alpenrand in Niederösterreich, aber auch, die Enns nach Westen überschreitend, am Pyhrngassattel in den oberösterreichischen Alpen.



Ungeklärt ist noch immer die Stellung der insubrischen Pflanzen vom Comer- und Gardasee, die mehr oder minder intermediär zwischen der West- und der Ostrasse stehen und heute meist als *f. atropurpurea* Vuk. an die var. *jacquinii* angeschlossen werden. Ähnliche Formen sollen in den Seealpen verbreitet sein, wo von mir selbst jedoch nur die echte var. *typica* Beck angetroffen wurde. Diese Sippe findet sich jedenfalls erst in den südwestlichsten Alpentteilen und geht am Westrand der Alpen entlang nach Norden bis Savoyen und in den Jura.

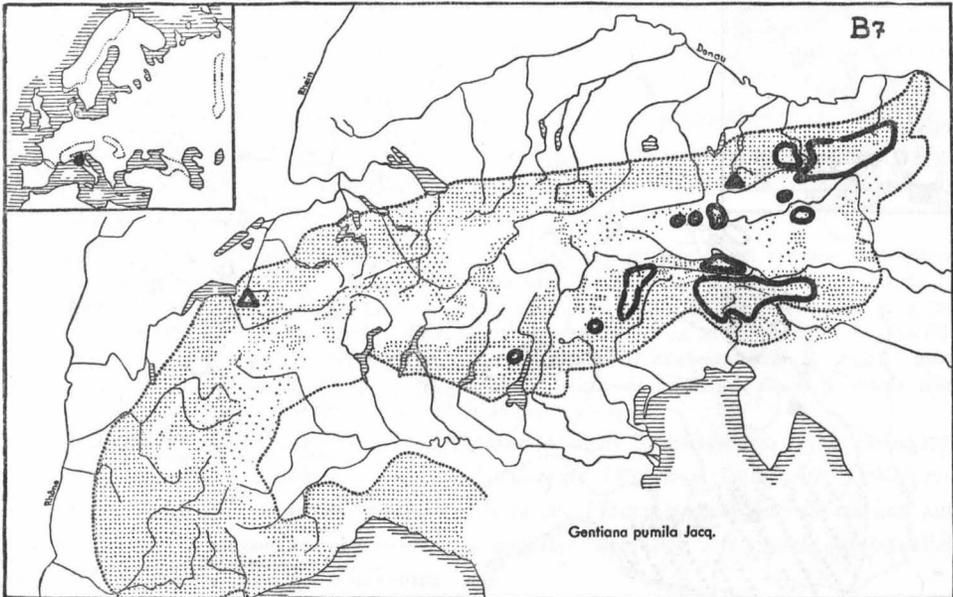
Auch ein Farn, der seit alters als typischer Reliktendemit angesehen wird (nur P a m - p a n i n i 1903 leitet ihn eigentümlicherweise als Neodemiten von *Asplenium septentrionale* ab), nämlich

B 6. *Asplenium seelosii* Leyb., zeigt ein im Prinzip gleichartiges, wenn auch noch stärker reduziertes Verbreitungsbild. Neben sehr vereinzelt Vorkommen in den katalonischen Pyrenäen und in Marokko (var. *glabrum* R. Lit. et Maire) tritt dieser Streifenfarn in der var. *genuinum* R. Lit. et Maire recht zerstreut durch die ganzen Südalpen vom Langensee bis Istrien und Südsteiermark auf. Im Nordostareal ist in auffälliger Übereinstimmung mit der vorigen Art je ein Fundort in den nieder- und oberösterreichischen Alpen sowie neustens auch bei Reichenhall, also in Südbayern, bekannt (Karte bei M e r x m ü l l e r , 1952).

Bei der starken Verbreitungsfähigkeit der Farnsporen erscheint es bedeutsam, daß sich das Verbreitungsbild dieser Art mit dem der bisher besprochenen so weitgehend deckt. Die strenge Lokalisierung in den Nordostalpen spricht nachdrücklich für die Reliktnatur auch dieser Fundorte.

Damit ist die Reihe der im Nordosten nur von isolierten Einzelfundorten bekannten Arten vorläufig beendet. Bereits die nächste Art,

B 7. *Gentiana pumila* Jacq., weist dort ein zusammenhängendes Areal vom Ostrand des Toten Gebirges bis zum Sonnwendstein (Niederösterreich) auf und wird überdies an einer Reihe von Fundorten auf den Kalkgipfeln des norischen Hauptkammes ge-

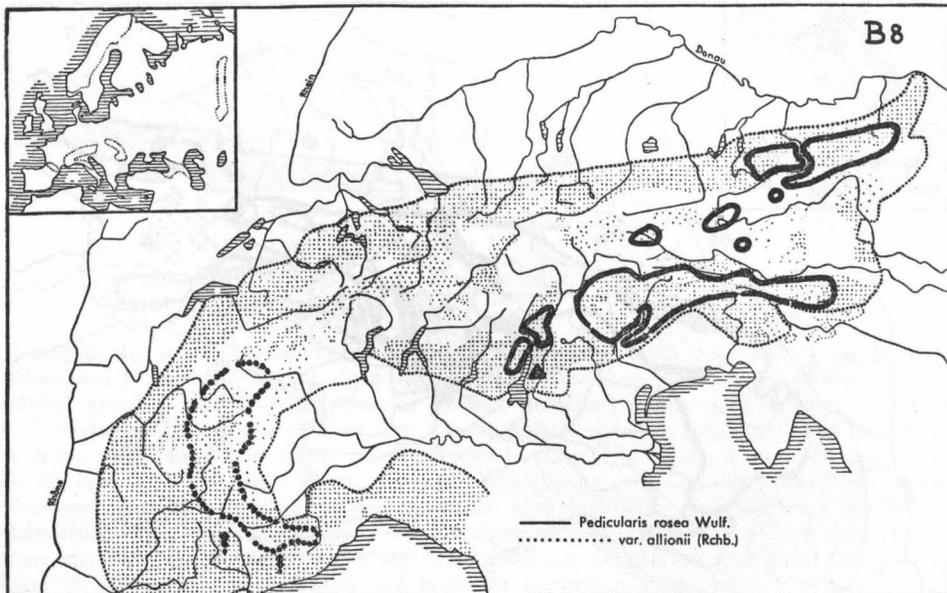


troffen. Auch im Süden liegt der Verbreitungsschwerpunkt weit im Osten, während das Areal nach Westen hin (bis zum Gardasee) stark aufgelockert erscheint.

Das Gesamtareal dieser Art macht in seiner Zerrissenheit einen eigentümlichen Eindruck. Wenn auch das Vorkommen in der Nordwestschweiz (Rytz, 1933) nicht als gesichert gelten kann, so stimmt doch mit der Vorstellung einer ehemaligen weiteren Verbreitung gut das kleine Apenninenareal überein. — Da die Pflanze auch morphologisch primitive Züge aufweist und kaum variiert, sollte man in ihr wohl besser keinen *verna*-Abkömmling sehen, wie dies Beger (in Hegi, V/3 1985) und Hegnauer tun, sondern wird sie besser als eine der ältesten Formen der ganzen *Cyclostigma*-Reihe bewerten. Auch Gams (briefl.) vertritt die Meinung einer größeren Primitivität dieser Art.

Die nächsten Arten halten als Westgrenze das Tote Gebirge zur Gänze besetzt. Es ist auffallend, daß dieses Gebirge öfter als andere Lokalitäten von den Grenzposten nordostalpiner Arten eingenommen wird, eben von den meisten Arten, die wir als „die Traun nicht überschreitend“ definiert haben. Eine Erklärung mag darin gesucht werden, daß das Relief der Nordostalpen nach einem letzten großen Aufschwung in der Kette vom Pyhrgas über das Warscheneck zum Toten Gebirge an dieser Stelle tatsächlich nach Westen hin etwas abbricht und sich zwischen Traun und Salzach nur in unbedeutenderen Höhen weiterzieht. Erst südlich des Traunknies finden wir wieder größere Massive (Dachstein und Tennengebirge), die mir aber sowohl orographisch als auch pflanzengeographisch weit mehr in direkter Beziehung zu den Berchtesgadener Massiven zu stehen scheinen als zu den eigentlichen „Österreichischen Alpen“.

B 8. *Pedicularis rosea* Wulf. zeigt im Norden wie im Süden geschlossene Areale östlich von Traun und Etsch (disjunkt noch in Judikarien), verbunden durch kleinere Vorkommen in den zentralen Massiven. Äußerst eigenartig ist das erneute Auftreten einer zumindest sehr nahestehenden Form dieser rein alpinen Art in den Südwestalpen, eine der weiträumigsten der uns bekannten alpinen Disjunktionen.



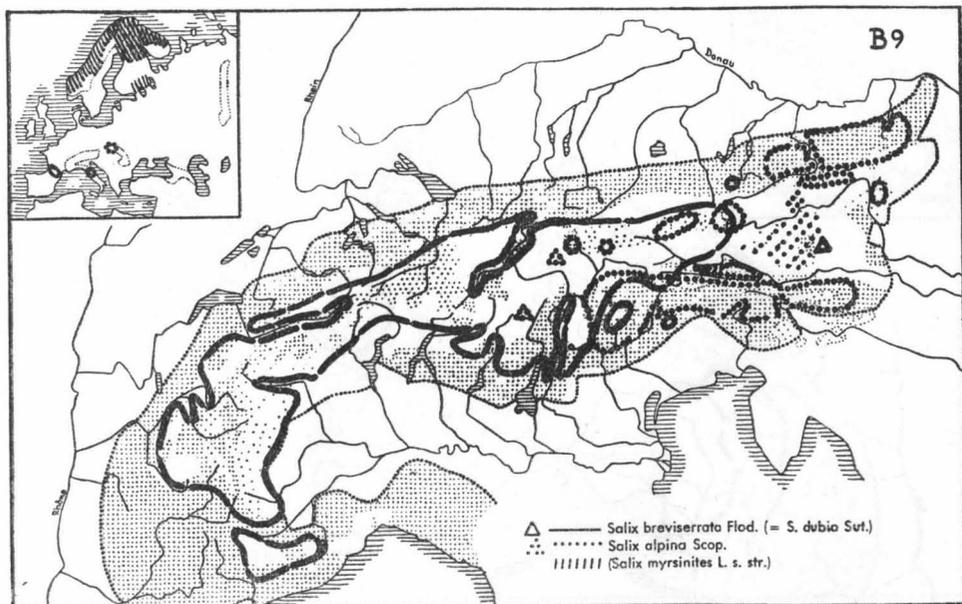
Die Annahme eines eigenen Artnamens (*P. allionii* Rchb.) für die in den Südwestalpen ebenfalls auf Kalk verbreitete Form hat sich als unhaltbar erwiesen, seitdem mit ostalpinen Pflanzen völlig identische Stücke in den Westalpen gefunden wurden. Es scheint aber doch eine uneingeschränkte Gleichsetzung der Reichenbachschen Form mit der ostalpinen unstatthaft; unter den zahlreichen Exemplaren, die ich in den Seealpen zwischen Stura und Tanaro sah, fand sich jedenfalls kaum eines mit den kurzen Brakteen der südostalpinen Form. Es mag sich wohl so verhalten, daß eine in diesem völlig disjunkten Areal entstandene Mutante sich noch nicht zu stabilisieren vermochte und nun in größerer oder geringerer Anzahl neben der ursprünglichen Form gedeiht.

Die in den Ostalpen recht ähnlich (im Süden ausschließlich östlich der Etsch) verbreitete, im Nordosten jedoch bis in die Tatra reichende

B 9. *Salix alpina* Scop. ist ebenfalls in den Zentralalpen auf anstehendem Kalk nicht selten anzutreffen. Diese sporadischen zentralalpinen Vorkommen erstrecken sich auffälligerweise nach Westen ebensoweit wie die südalpinen (Grenzposten am Brenner).

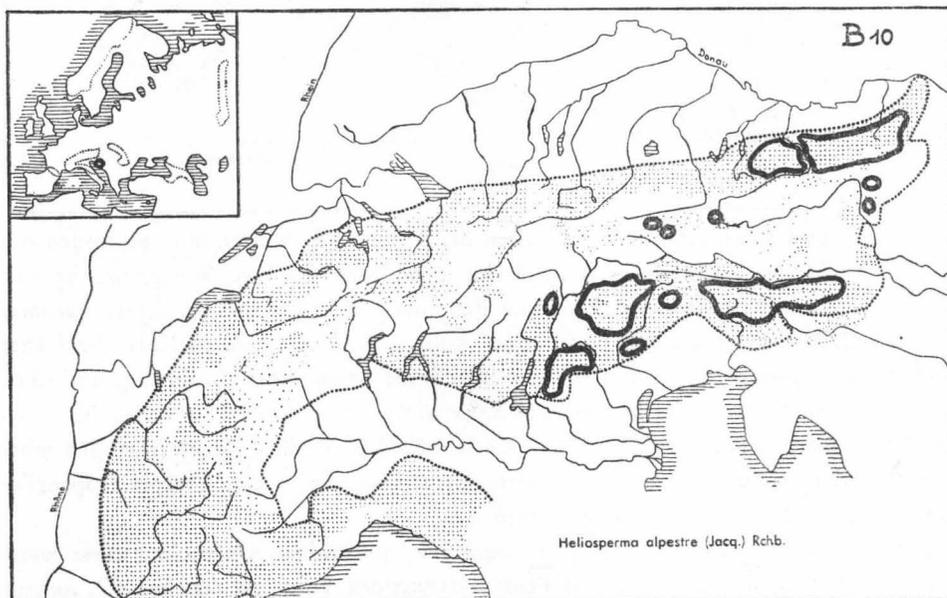
Derartige Areale zeigen zweifellos nächste (formale) Verwandtschaft mit solchen, bei denen auch noch im Norden, etwa in den Ammergauern oder im Karwendel, vereinzelte Fundorte angetroffen werden; als Beispiele mögen *Minuartia austriaca* und *Ranunculus hybridus* genannt werden. Wir werden später zu entscheiden haben, ob es sich hierbei um junge Einwanderung oder um alte Relikte handelt.

Die vikariierende Westsippe unserer Art ist *S. dubia* Suter = *S. breviserrata* Flod.), die mit ihr früher unter dem einer nordischen Sippe zustehenden Namen *S. myrsinites* L. zusammengefaßt wurde. Diese ökologisch indifferentere Rasse besiedelt die gesamten westlicheren und mittleren Alpentile ostwärts bis ins Lungau. An der östlichen Arealgrenze, in den kalkreicheren Massiven der Hohen Tauern und des Lungau, scheinen sich die morphologischen Grenzen zwischen den beiden Rassen zu verwischen. Immerhin findet sich *S. dubia* noch am Dachstein, eine in zweifacher Hinsicht bemerkenswerte Tatsache. Zum einen unterstreicht sie die oben geschilderte pflanzengeographische (im kleinsten Rahmen!) Verschiedenheit der Massive des Toten Gebirges und des Dachsteins; zum andern erhärtet sich durch das auch von den Berchtesgadener Alpen



(*Lomatogonium*, *Gentiana tenella* u. a.) bekannte, auffallende Auftreten zentralalpiner Arten (im Dachstein z. B. auch *Pedicularis asplenifolia*) die Vermutung einer inneren Verwandtschaft dieser beiden letzteren Massive.

Eine Reihe weiterer Arten stimmt hinsichtlich ihrer Verbreitung mit dieser letzten Art nahezu vollständig überein. Sie alle sind in den Ostalpen mehr oder minder endemisch (lediglich *Campanula caespitosa* greift wieder etwas über das Nordostareal hinaus und tritt ähnlich wie *Salix alpina* noch einmal in den Westkarpathen auf, während *Heliosperma alpestre*, submediterranen Formenkreisen entstammend, sich etwas in den illyrischen Bereich hinabzieht). Im Gegensatz zu den bisher behandelten Sippen fehlen diesen folgenden disjunkte westalpine Teilareale; auch treten bei ihnen keine wirklich eng verwandten Parallelsippen auf. Da aus diesem Grund die Arten für uns von geringerem Interesse waren, genüge eine kurze Aufzählung:



B 10. *Heliosperma alpestre* (Jacq.) Rchb.

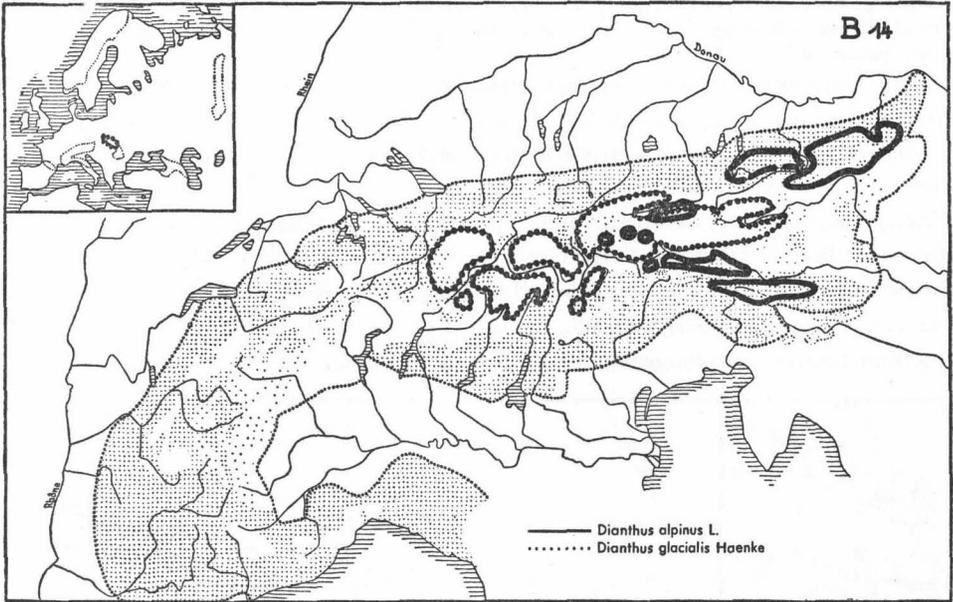
B 11. *Cirsium carniolicum* Scop.

B 12. *Valeriana elongata* L.

B 13. *Companula caespitosa* Scop. und

B 14. *Dianthus alpinus* L.

Lediglich die letzte Art besitzt in dem nächstverwandten, wenn auch morphologisch stark geschiedenen *D. glacialis* Haenke einen oxyphytischen Vikaristen, mit dem sie arealmäßig (das Südareal natürlich ausgenommen) etwa im gleichen Verhältnis steht wie *Doronicum calcareum* zu *D. euglaciale*. Jedoch erscheint uns ihre Verwandtschaft nicht eng genug (d. h. die Trennung der Arten wohl zu weit zurückliegend), als daß sie in unsere Überlegungen mit einbezogen werden könnten. Daß bei diesen Arten, die nach Vierhappers Definition (1917) als „echte Vikaristen“ bezeichnet werden müßten, doch nur eine äußerliche Ähnlichkeit zu den bisher behandelten Fällen besteht, geht auch aus der eigenartigen Tatsache hervor, daß der zentralalpine, gar nicht bis an den Ostrand der Alpen reichende *D. glacialis* und nicht der nordostalpine *D. alpinus* in den nördlichen und mittleren Karpathen wiederkehrt.



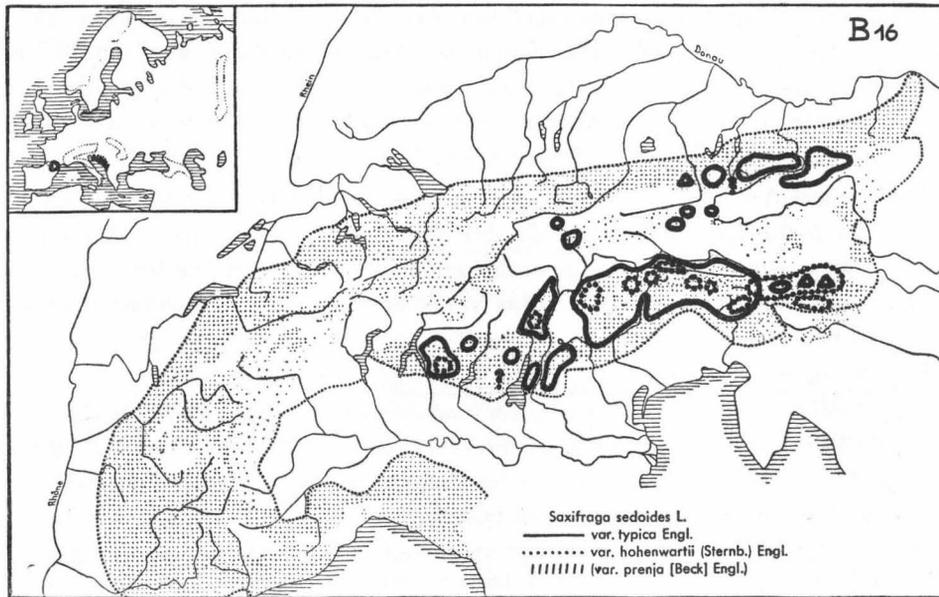
Zwei weitere Arten endlich überschreiten die Traun nach Westen hin und finden sich noch zahlreich im Dachstein-, vereinzelt im Tennengebirge. Ihre Westgrenze ist also durch die Salzach gegeben, ein seltenerer Fall, der uns bisher nur bei *Crepis jacquini* und bei *Campanula pulla* begegnete (heute wohl auch bei *Primula clusiana*, die früher noch am Königssee gefunden worden sein soll). Beide Arten reichen in ihren sporadischen zentralalpinen Vorkommen ähnlich wie *Salix alpina* weit nach Westen (bis ins Innsbrucker Gebiet), jedoch wieder ohne in den unmittelbar nördlich davon liegenden mittleren Nordalpen aufzutreten. Eine weitere Gemeinsamkeit ist eine gewisse Sippengliederung in den Südalpen, die bei der einen Art,

B 15. *Cerastium carinthiacum* Vest sogar zur spezifischen Abtrennung einer westlicheren, etwa zwischen Tessin und Etsch auftretenden Form geführt hat (*C. austroalpinum* Kunz).

Bei der Vielgestaltigkeit der Gesamtart erscheint es etwas zu weitgehend, dieser insubrischen Sippe, die bislang zumeist mit *C. latifolium* L. konfundiert wurde (Merxmüller, 1950a) Artrang zuzuweisen, zumal die Unterschiede wenig durchgreifend sind. Für die von Kunz (1950) angedeutete Möglichkeit einer hybridogenen Entstehung unter Beteiligung von *C. uniflorum* Clairv. kann kein Anhaltspunkt gefunden werden. — Die Angaben der Gesamtart aus dem Karpathenraum dürften samt und sonders falsch und auf Verwechslungen mit *C. transilvanicum* Schur zurückzuführen sein; man wird sie vielmehr als endemisch-alpin betrachten können.

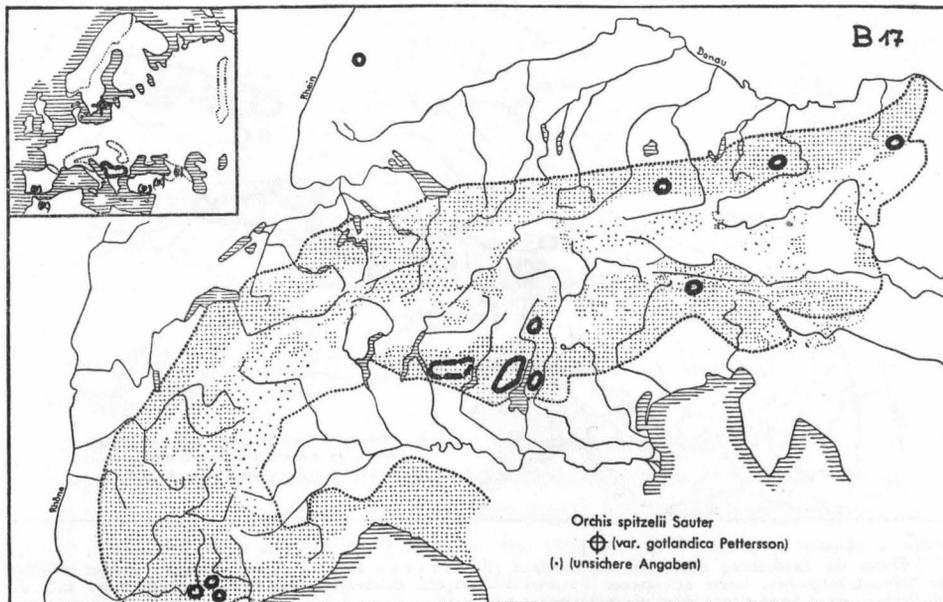
B 16. *Saxifraga sedoides* L. hat dagegen nach Südosten hin Rassen auszugliedern begonnen, von denen die in den Karawanken und Steiner Alpen fast ausschließlich auftretende var. *hohenwartii* (Sternb.) Engl. im übrigen Südalpengebiet noch nicht deutlich abgegrenzt erscheint.

Neben einer besser getrennten illyrischen Sippe (var. *prenja* [Beck] Engl.) finden wir den in den West- und Südwestalpen fehlenden Typus der Art wieder in den Apenninen und Ostpyrenäen vor. Für eine in alle Floren übergegangene Angabe aus Bayern (Funtenseetauern) liegen keine Belege vor (Merxmüller, 1950 b).



Während bei *Saxifraga sedoides* also ein Vorkommen westlich der Salzach wenig wahrscheinlich ist, findet sich eine Reihe weiterer Sippen auch noch in den Berchtesgadener Bergen, so daß ihre westliche Arealgrenze etwa durch die Saalach gebildet wird. Wir stellen hierzu zunächst zwei seltene, nur sehr sporadisch verbreitete Arten,

- B 17. *Orchis spitzelii* Sauter und  
 B 18. *Asplenium fissum* Kit.

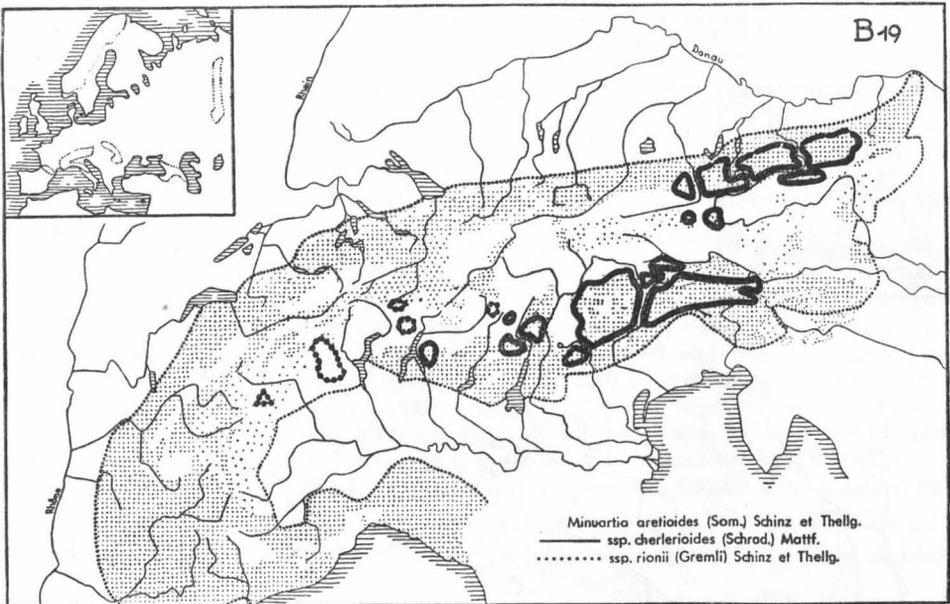


*Orchis spitzelii* ist eine ost-submediterrane Art, die sporadisch die südlichen Kalkalpen und in sehr auffallender Disjunktion die Seealpen sowie drei weit voneinander entfernte Lokalitäten in den Nordostalpen besiedelt. Sie zeigt also das typische Bild eines Reliktareals, das noch durch ein völlig abgesprengtes Vorkommen in Gotland (ähnlich etwa wie bei *Viola alba*) erweitert wird \*).

Neben diese Art mag, etwas vom Schema abweichend, das gleichfalls ostsubmediterrane *Asplenium* gestellt werden, das bei ähnlicher (ostalpin-illyrisch-balkanischer) Verbreitung in den Südalpen stärker östlich getönt ist, dagegen im Norden, unsere Begrenzung etwas überschreitend, ein reiches Vorkommen zwischen Saalach und Kössener Ache besitzt.

**B 19.** *Minuartia aretioides* (Som.) Schinz et Thellg. zeigt in ihrer kalzikolen, östlichen *ssp. cherlerioides* (Schrđ.) Mattf. wieder ein ausgedehntes Verbreitungsgebiet in den südlichen Kalkalpen (westlich der Etsch seltener) und ebenso im Norden von den Berchtesgadener Alpen bis zum Hochschwab. In den Zentralalpen ist sie dagegen lediglich vom Mallnitzer Tauern und aus dem Lungau bekannt.

Die westliche, silizikole *ssp. rionii* (Gremli) Mattf. findet sich nur sehr sporadisch im Zug der Penniden zwischen Dora Baltea und Adda. Diese Verbreitungsform macht, wie schon **M a t t f e l d** mit Recht betont, deutlich den Eindruck eines Reliktareals. **M a t t f e l d** schließt daraus, daß die östliche, verbreiterte Sippe jünger sei und hält ihre Abtrennung, da die unterscheidenden Merkmale sehr geringfügig sind, für „sehr spät, sicherlich erst durch die Eiszeit bewirkt“. Hier-nach müßte also eines der beiden Teilareale der Kalkkrasse postglazial durch sprunghafte Verbreitung besiedelt worden sein, wenn man nicht etwa eine ditope Entstehung annehmen will. Es sei aber bei dieser Gelegenheit doch einmal betont, daß es nicht glücklich erscheint, den Grad

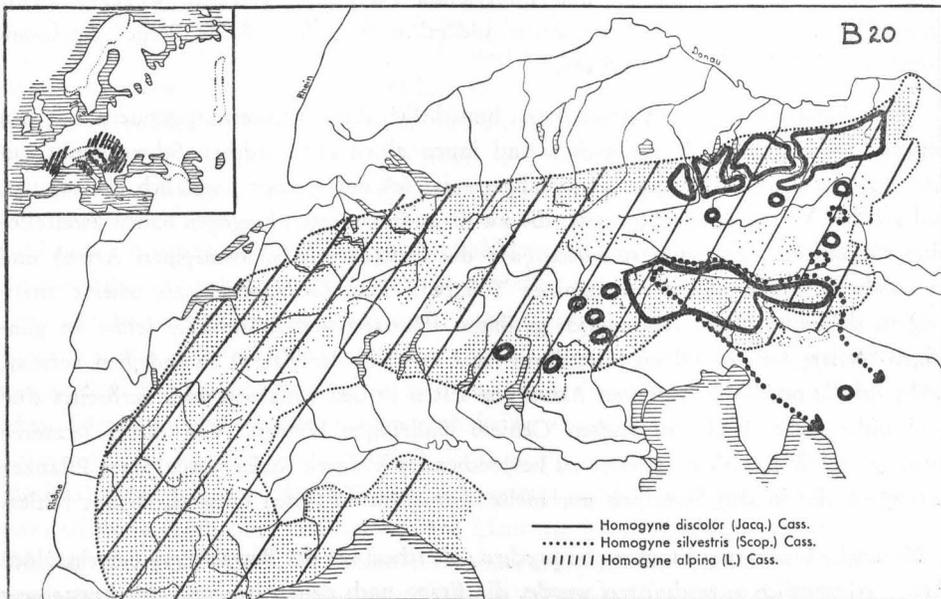


\*) Durch die Entdeckung dieser Art auf Gotland (Pettersen 1941) erscheint es wieder leichter möglich, den württembergischen, heute erloschenen Fundort bei Nagold als ursprünglich zu betrachten, wenn auch die Möglichkeit einer Anpflanzung dort nie widerlegbar sein wird.

der morphologischen Verschiedenheit in einfache Proportion zum Alter der Abtrennung zu setzen. Während bei jungen oder allgemeiner bei plastischen Sippen auch in kurzer Zeit die Möglichkeit stärkerer Auseinanderentwicklung gegeben sein mag, werden wir bei älteren und isolierten Arten oft selbst geringfügig unterschiedenen Formen höheres Alter zusprechen können. Dies gilt besonders, wenn (wie in unserem Falle) bei einer Art oder gar innerhalb einer ganzen Sektion das Genom so stabil geworden (oder so verarmt) ist, daß keinerlei Variantenbildung bekannt ist. Überdies scheint uns die Entwicklung von silizikoler zu kalzikoler Stenözie ein zwar physiologischer, aber doch recht bedeutender und weiter Schritt zu sein. Am Ende dieses Abschnitts soll darüber hinaus gezeigt werden, daß allgemein bei diesen Arealbildern eine postglaziale Entstehung der Süd-Nordost-Disjunktion unwahrscheinlich ist.

Das gleiche gilt für das sehr ähnliche Areal von

B 20. *Homogyne discolor* (Jacq.) Cass., einer Art, die allerdings von ihrer nächsten Verwandten (*H. alpina* [L.] Cass.) durch weit deutlichere Merkmale getrennt ist und bei der das ausgedehnte Areal des Partners das eigene völlig überdeckt. Hier wird man daher in verstärktem Maße dazu neigen, die Art als präglaziale Ausgliederung des östlichen Alpenraumes anzusprechen.



Mit dem Areal dieser Art deckt sich fast vollständig das der letzten hier anzureihenden Sippe, von

B 21. *Galium baldense* Spreng., dessen nähere Verwandtschaft, wie alle Arten dieser Gruppe, noch einer genauen Klärung und Abgrenzung bedarf. Erst dann wird es möglich sein, zu den Fragen, die das Auftreten dieser Art im Brixener Granitgebirge und vor allem die weit disjunkten Fundorte der extrem silizikolen ssp. *tendae* (Rchb.) in den Seealpen aufwerfen, Stellung zu nehmen.

In Ergänzung zu der Mitteilung P a u l s (1934) über das Vorkommen in den Berchtesgadener Alpen seien hier zwei neue Fundorte angegeben: Hundstodgrube (leg. H e p p, 1946) und Schönfeldspitze (leg. M e r x m ü l l e r, 1945), beide im Steinernen Meer.

Bei der Betrachtung der Gesamtverbreitung der angeführten Sippen ergibt sich eine bemerkenswerte Tatsache. Während fünf Arten (*Pedicularis rosea*, *Cirsium carniolicum*, *Valeriana elongata*, *Minuartia aretioides* und *Cerastium carinthiacum*) in den Alpen endemisch sind und vier weitere auch in süd- oder westeuropäischen Gebirgen gefunden werden (Apennin: *Gentiana pumila*, *Asplenium fissum*, *Saxifraga sedoides*; Pyrenäen: *Anemone baldensis* sowie *Asplenium seelosii* und *Saxifraga sedoides* mit einer erstaunlichen, aber mehrfach bekannten Disjunktion unter Aussparung der Südwestalpen; außerdem als Gesamtarten *Anthyllis montana* und *Salix myrsinites olim*), zeigt der größte Teil der Arten eine östliche Verbreitungstendenz. Von den beiden hierfür zur Verfügung stehenden Wegen, dem nördlichen von den Nordostalpen über die Tatra in die Westkarpathen und dem südlichen von den Südostalpen über Illyrien auf die Balkanhalbinsel (teilweise mit Einschluß der Ostkarpathen) wird der erstere nur von zwei Arten (*Salix alpina* und *Campanula caespitosa*) gewählt, wogegen zwölf Arten sich bis Illyrien oder noch weiter südöstlich erstrecken. Beide Wege gemeinsam wurden in keinem Falle besprochen.

Wir können also hier nur zwei Arten hinsichtlich ihrer Verbreitungstendenz mit den Sippen der Kategorie A vergleichen und ihnen einen nordöstlichen Schwerpunkt zuzusprechen, zu dem, zwar nicht notwendigerweise sekundär, aber zusätzlich ein zweites, südöstliches Verbreitungsgebiet tritt; die zwölf anderen Arten hingegen haben zweifellos eine südöstliche Verbreitungstendenz (wie die meisten rein südostalpinen Arten) und besiedeln zusätzlich ein nordostalpinen Teilareal. Das Zahlenverhältnis scheint anzuzeigen, daß eine Reihe von südlich getönten Pflanzen verhältnismäßig leicht an günstigen Stellen der Nordalpen (allerdings nicht mehr in der Tatra) zu gedeihen vermag, während die nördlicher getönten Arten nur selten in den Südalpen noch verbreitet sind und nicht mehr in die illyrischen Gebiete eindringen können. Von dieser letzteren Gruppe aus läßt sich eine (später zu besprechende) kleinere Reihe nordalpiner Pflanzen verstehen, die in den Südalpen nur mehr sporadisch auftreten oder überhaupt fehlen.

Nunmehr bleibt eine Frage zu besprechen, die schon bei der Betrachtung der einzelnen Arten gelegentlich angeschnitten wurde, die Frage nach dem Alter und der Entstehung unserer Disjunktion. Es ergeben sich hier drei Möglichkeiten: Postglaziale Umwanderung der Alpen im Osten; postglaziale sprunghafte Ausbreitung in den Alpen; Erhaltung im Süden und im Norden. Die erste Möglichkeit, an die man bei so streng illyrischen Arten wie *Euphorbia saxatilis* oder *Alyssum ovirense* denken könnte, müßte, wie H e g n a u e r richtig betont, gerade im Osten, auf dem Wanderweg, Spuren hinterlassen haben und nicht nur an den Grenzpunkten der Wanderung mitten im Gebirge. Außerdem ist ein Wandern vieler unserer Arten, die an gebirgige Kalkrohböden oder Kalkfesspalten angepaßt sind, auf den von der Eiszeit nicht oder nur wenig überarbeiteten Böden der östlichen Ebenen, die sicher auch damals schon mit gefestigten Pflanzengesellschaften

bestanden waren, vielfach unmöglich gewesen. Es dürfte auch keine postglaziale Klima-epoche dafür sonderlich geeignet gewesen sein, da ja alpin-illyrische Pflanzen in kälteren Zeiten wohl nicht nach Norden, in wärmeren Zeiten aber wohl nicht in der Ebene gewandert wären. Das gerade im äußersten Osten recht kalkarme und ebenfalls von der Eiszeit nicht angerissene Zentralalpenmassiv hat mit Sicherheit auch einen solchen (etwa in der Wärmezeit beschreibbaren) Weg versperrt.

Die zweite Möglichkeit, eine sprunghafte Neubesiedlung der Nordalpen nach der Eiszeit (oder womöglich bei den nördlicheren Typen sogar umgekehrt eine Neubesiedlung der Südalpen?), ist in der Literatur gemeinhin als gegeben angenommen worden. So läßt auch M a t t f e l d seine glazial (doch wohl monotop) entstandene *Minuartia aretioides cherlerioides* postdiluvial die Nord- und Südalpen besiedeln. Einer solchen sprunghaften Ausbreitung steht jedoch, wie schon H a y e k (1920) ausführte und H e g n a u e r (1944) eingehend erläutert, nicht nur die Tatsache entgegen, daß ein Samentransport durch Wind, Vögel o. ä. bei einer Reihe von Arten undenkbar ist, sondern auch, daß die verhältnismäßig kleinen und sehr disjunkten zentralalpiner Kalkinseln, die ja wohl als „Sprungbretter“ hätten fungieren müssen, von einem Teil unserer Arten überhaupt nicht, von einer weiteren Anzahl nur sehr partiell besiedelt wird. Daher ist eine solche Ausbreitungsweise schon in jenen Fällen, in denen der Nordzug der Ostalpen heute mehr oder minder vollständig besiedelt ist und dadurch die nord- und südalpinen Vorkommen einander gegenüberliegen, vielfach unwahrscheinlich; vollends undenkbar ist ein solcher Vorgang aber für die Entstehung der Süd-Nord o s t - Disjunktion.

Gerade für diesen letzteren Fall drängt sich dagegen auf Grund des Arealumrisses der Gedanke an eine Erhaltung im Nordosten förmlich auf. Eine solche Lösung scheint uns nicht nur die Schwierigkeiten der anderen Erklärungsversuche weitgehend zu vermeiden, sondern sich auch ungezwungen an unsere im Kapitel A gewonnenen Erkenntnisse anzuschließen. Freilich erlaubt eine solche Feststellung bei dem oftmaligen Wechsel zwischen Glazial- und Interglazialzeiten noch keine sichere Aussage über das dann anzunehmende Alter der Sipplgliederung. Die Tatsache, daß die Länge des „Großen Interglazials“ heute mit etwa 130 000 Jahren angesetzt wird und daß in diesem Abschnitt unzweifelhaft (noch oder wieder) tertiäre Elemente im Alpeninnern verbreitet waren, läßt bei alpinen Arten, die keine Einwanderungsgeschichte aufweisen können, Aussagen über Entwicklungen in den davorliegenden Zeitabschnitten rein spekulativ erscheinen. Es dürfte daher angebracht sein, unter Verzicht auf genaue Festlegungen (wie sie besonders um die Jahrhundertwende ebenso intensiv wie optimistisch getroffen wurden) jenen Zeitabschnitt, dessen unmittelbare Einwirkung auf die Verbreitungsgesetze der Alpenflora uns zugänglich erscheint, als „s p ä t d i l u v i a l“ von jenen „p r ä - o d e r f r ü h d i l u v i a l e n“ Epochen zu unterscheiden, deren Auswirkungen in unseren Fällen nicht getrennt betrachtbar sind. In diesem Sinne sind wir überzeugt, daß zumindest in der Mehrzahl der behandelten Differenzierungen die Disjunktion bereits fröhdiluvial angelegt war, und tragen keine Bedenken, die Abgliederung von Formen wie der genannten *Minuartia* ins Prä- oder Fröhdiluvium zu verlegen. Ähnliche Überlegungen mögen auch

Braun-Blanquet kürzlich (1945) bewogen haben, verhältnismäßig geringfügige Differenzierungen einer Reihe korrespondierender Rassen der Pyrenäen und Alpen als prädiluvial anzusetzen („... ce contact doit remonter au-delà des périodes glaciaires“).

Es klingt ganz einleuchtend, wenn Hegnauer die Entstehung der Süd-Nordost-Disjunktion so erklären will, daß die Zentralalpen bis in verhältnismäßig späte Zeit große Teile ihrer ehemaligen Kalkbedeckung bewahren konnten. Dieses zeitliche Zusammenrücken, das aus der Theorie einer erst späteren Abtragung der Kalkdecke und unserer Vorstellung einer früheren Sippendifferenzierung resultiert, würde die Annahme einheitlicher, zusammenhängender Areale jener heute disjunkten Kalksippen ermöglichen. Erst sekundär hätte dann die Abtragung dieser obersten Schichten eine Zerreißung der Areale in nördliche und südliche Teilgebiete bewirkt. Es wäre von geologischer Seite zu klären, inwieweit nicht auch die Vereisungen noch an einer Verkleinerung der Kalkinseln im Sinne der Hegnauer'schen Theorie beteiligt gewesen sein mögen.

Während bis hierher die Annahme dieser Theorie auf keine Schwierigkeiten zu stoßen scheint, muß es dagegen als abwegig betrachtet werden, wenn nach ihr auch für die Nordostrichtung unserer Disjunktion orogenetische Ursachen (in Form einer dorthin gerichteten Deckenverschiebung) verantwortlich gemacht werden sollten. Es kann hier vielmehr mit Sicherheit angenommen werden, daß diese Arten, in den Gebieten stärkerer Vereisung völlig ausgetilgt, sich lediglich im Nordostrefugium zu erhalten vermochten und daß sie auf ihrer Rückwanderung, ähnlich wie die in der Kategorie A von uns betrachteten Sippen, westlich nur bis zur Traun, Salzach oder Saalach vorgedrungen sind.

Es kann nun noch versucht werden, auch in dieser Kategorie B eine gewisse Gliederung nach dem Verhalten der westlichen Partner (bzw. der disjunkten Artglieder) zu erzielen, wiewohl bereits darauf hingewiesen wurde, daß hier, ersichtlich unabhängig von der so gleichmäßigen Bildung des Süd-Nordost-Areals eine erstaunliche Mannigfaltigkeit herrscht, deren Gliederung nur auf mehr oder minder künstliche Weise erfolgen kann. (Umgekehrt würde dann wohl eine natürliche, den dortigen Verhältnissen angemessene Gliederung im Westen eine Vergleichung und Sichtung der gesamten Westrassen und Westareale ohne Rücksicht auf die Verhältnisse im Osten erfordern.)

Aus einer solchen Gliederung werden von vornherein alle die Arten auszuscheiden sein, die ausschließlich in den Ostalpen oder in den anschließenden noch östlicheren Gebirgen verbreitet sind. Hierher sind zu rechnen *Euphorbia saxatilis*, *Heliosperma alpestre*, *Cirsium carniolicum*, *Valeriana elongata*, *Cerastium carinthiacum* und *Campanula caespitosa*, aus den bei diesen Arten bereits angeführten Gründen am besten wohl auch *Homogyne alpina-discolor* und die *Alpini*-Gruppe der Gattung *Dianthus*. Die übrigen Sippen mögen in ihrer allgemeinen Verbreitung durch die folgende Übersicht charakterisiert sein:

	W-Medit.	Pyrenäen	Apennin	W-Alpen	S-NO-Alpen	Tatra	Illyrien	Karpathen	Balkan	
<i>Anemone baldensis</i> . . .	—	○	—	○	○	—	○	○	—	se-me-alp
<i>Saxifraga Crustatae</i> . . .	+	+	+	+	×	—	×	—	—	sub-med.
<i>Alyssum cuneifolium</i> . . .	—	+	+	—	×	—	+	—	—	sub-med.
<i>Anthyllis montana</i> . . .	+	+	+	+	×	—	×	×	×	(sub-) med.
<i>Asplenium seelosii</i> . . .	—	○	—	—	—	—	○	—	—	se-me-alp
<i>Gentiana pumila</i> . . .	—	—	○	○	○	—	—	—	—	alp
<i>Pedicularis rosea</i> . . .	—	—	—	○	○	—	—	—	—	alp
<i>Salix myrsinites</i> . . .	—	+	+	+	×	×	—	—	—	se-me-alp (w)
<i>Saxifraga sedoides</i> . . .	—	○	○	—	○	—	+	—	—	se-me-alp
<i>Orchis spitzelii</i> . . .	—	—	—	○	○	—	○	—	○	sub-ill.
<i>Asplenium fissum</i> . . .	—	—	○	—	○	—	○	—	○	sub-ill.
<i>Minuartia aretioides</i> . . .	—	—	—	+	×	—	—	—	—	alp
<i>Galium baldense</i> . . .	—	—	—	+	×	—	×	—	—	alp

× = Süd-Nordost-Sippe

○ = einheitliche Sippe

+ = gegliederte Parallel-Sippe

Zeigt dieses Bild schon eine auffallende Uneinheitlichkeit in der allgemeinen Verteilung der westlichen Sippen (+) oder Artglieder, so wird dieser Eindruck noch durch die engere Verteilung der in den Südwest- und Mittelalpen vorkommenden Formen erhöht. Hier finden sich neben Formen, die über die ganzen Südwest- und Mittelalpen verbreitet sind (*Salix dubia*), solche mit erheblich eingeschränkter, meist auf die Südwestalpen beschränkter Verbreitung. Bei dieser letzteren Gruppe kann man wieder Formen, die die äußeren, westlichen Ketten bevorzugen (*Anthyllis montana typica*), von solchen trennen, die sich auf die inneren, östlicheren Massive beschränken, wobei sie etwa entweder vorwiegend die Seealpen (*Saxifraga* subsect. *Crustatae*, *Orchis spitzelii*, *Galium baldense tendae*) oder aber den Zug der Penniden (*Minuartia aretioides rionii*) besiedeln.

Diese letztgenannte, in den Alpen endemische Art ist übrigens die einzige, die eindeutig in ihrer westlichen Rasse andere Substratansprüche stellt als in ihrer östlichen; alle anderen Formen (am wenigsten noch *Salix dubia*) sind ähnlich kalkhold oder kalkstet wie ihre östlichen Partner. Diese Tatsache ist nicht nur für die Beurteilung der Theorie des „Übergangs auf wärmere Böden“ von Bedeutung, sondern zeigt ganz allgemein, wie schwerwiegend das gelegentliche Auftreten einer solchen physiologischen Mutation zu bewerten ist.

Bei dieser ausführlicheren Betrachtung der Arealverhältnisse der Gesamtarten verstärkt sich also der Eindruck, daß die Entwicklung der west- und der ostalpinen Areale (wenn man so grob gliedern will) unabhängig voneinander getrennte Wege gegangen sei. Es ist nicht möglich, gemeinsame Züge zwischen den Westarealen unserer bespro-

chenen Arten sowohl im allgemeinen als auch besonders im Alpenbereich herauszufinden. Es dürfte sich daraus die Folgerung ableiten lassen, daß hier die Differenzierung nicht mit der Arealtrennung gleichzusetzen ist, noch etwa gar als Folge einer solchen Arealtrennung betrachtet werden kann. Vielmehr muß die Differenzierung als primär, das heißt hier als prä- oder fröhdiluvial, die Disjunktion dagegen als sekundär, als spätdiluvial angesehen werden. Allgemein sollte daher der bereits einmal erwähnte M a t t f e l d s c h e Satz („Für pflanzengeographische Untersuchungen sind vollständig gleiche Sippen dislozierter Areale vikariierenden Sippen völlig gleichzusetzen“) dahingehend modifiziert werden, daß die dislozierten Areale disjunkt verbreiteter Arten mit den Arealen vikariierender Sippen lediglich im Hinblick auf die A r e a l e n t s t e h u n g, nicht dagegen auf die S i p p e n e n t s t e h u n g in Zusammenhang gebracht werden dürfen.

Bei der Zusammenfassung dieses zweiten Kapitels verdient zunächst die Tatsache Beachtung, daß die hier behandelten Arten im Nordostalpenraum genau dasselbe Areal einnehmen, dessen Untersuchung der vorhergehende Abschnitt gewidmet war. Während jedoch die früher besprochenen Arten in diesem Nordostareal endemisch sind oder, diesem nördlichen Charakter entsprechend, in die Tatra hinaufreichen, liegt das Gewicht der zweiten Gruppe in ihrer Gesamtheit in den Südalpen. Dieses südliche, besser südöstliche Gepräge wird betont durch ein starkes Zurücktreten des nordöstlichen, karpathischen Verbindungsweges und seinen fast vollständigen Ersatz durch den südöstlich-illyrischen.

Das starke Zurücktreten basischer Gesteine in den Zentralalpen bedingt bei diesen kalzikolen Arten eine starke nordsüdliche Arealdisjunktion. Der Annahme einer postglazialen Neubesiedlung des Nordalpenraumes von Süden her stehen erhebliche Gründe entgegen. Man wird gerade wegen der eben erwähnten Arealgleichheit besser auch bei diesen (zum Teil anspruchsvolleren) Arten vermuten, daß sie während der Vereisungen nicht nur in den südalpinen Rückzugsgebieten, sondern auch im Nordostrefugium (daher die Süd-Nordost-Richtung der Disjunktion) erhalten blieben. Infolge ihrer wohl in den Nordalpen bereits reduzierten, mangelhaften Ausbreitungstendenz wurde diese Arealform dort postglazial nur geringfügig verändert, wobei dem Stau an der Traun eine rein geographische Wandergrenze, der dortige Reliefabfall, zugrunde liegen mag.

Wenn diese Disjunktion im Spätdiluvium bereits vorhanden war, wie hier abgeleitet wurde, so muß ihre Entstehung auf eine frühere Epoche angesetzt werden. Im Anschluß an H e g n a u e r wird man sich am ehesten vorstellen können, daß die Zentralalpen bis in das Fröhdiluvium hinein erheblich umfangreichere Kalkdecken und -inseln trugen, die zusammenhängendere ostalpine Areale unserer Arten ermöglichen. Erst ihre immer stärker werdende Abtragung führte zur heutigen Disjunktion. Die Sippengliederung muß folgerichtig noch früher, vielleicht sogar bereits prädiluvial datiert werden, da die nordost- und südalpinen Pflanzen morphologisch einheitlich sind; ihre wirklichen Ursachen können aus der heutigen Arealbildung nicht erkannt werden. Die Unmöglichkeit, bei alpidgen Formenkreisen prädiluviale und früheiszeitliche Bewirkungen voneinander

abzugrenzen, läßt es geraten erscheinen, lediglich eine prä- und frühdiluviale Epoche (Sippenbildung; Ostareal noch weitgehend zusammenhängend) einer spätdiluvialen (Disjunktion; Reduktion auf den heutigen Umfang) gegenüberzustellen. Die Klarlegung der relativen zeitlichen Folge dieser Vorgänge ist wichtiger als ihre absolute zeitliche Einordnung.

Eine Aufschlüsselung der westlichen Teilareale der Arten bzw. Areale der Parallelsippen ergab in völliger Übereinstimmung mit der entsprechenden Analyse im ersten Kapitel ein ungemein mannigfaches, keinen bestimmten Gesetzmäßigkeiten unterworfenes Bild. Hieraus ist zunächst zu ersehen, daß die Entwicklung einmal voneinander getrennter Einheiten (ob Sippen oder Artglieder) völlig unabhängig vom Partner verläuft; umgekehrt kann aber auch geschlossen werden, daß die Abspaltung ostalpiner Sippen innerhalb durchaus verschiedenartiger Formenkreise erfolgte. Dabei scheint es weniger wahrscheinlich, daß diese Ostsippen sich von Anfang an gleichartig verhielten (was für eine gemeinsame Ursache der Ostdifferenzierung spräche), sondern eher, daß ihre heutige Arealgleichheit lediglich Ausdruck und Ergebnis der Geschichte des spätdiluvialen Ostalpenraumes ist.

#### Teil II und Teil III

folgen als Fortsetzung in diesen Jahrbüchern Band 18/1953 u. Band 19/1954.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbuch des Vereins zum Schutze der Alpenpflanzen und -  
Tiere](#)

Jahr/Year: 1952

Band/Volume: [17\\_1952](#)

Autor(en)/Author(s): Merxmüller Hermann

Artikel/Article: [Untersuchungen zur Sipplgliederung und Arealbildung in den  
Alpen 96-133](#)