Kritik der Theorien über die Entstehung der Hochgebirgspflanzen.

Von KARL STREITZ (Breslau).

I. DIE GESCHICHTLICHE ENTWICKELUNG DER THEORIEN.

Die Versuche, die Charakterformen der Hochgebirgsflora als historische Wesen, also als etwas Gewordenes, zu begreifen, reichen erst eine verhältnismässig kurze Zeit zurück. Als Sonderfall der Deszendenztheorie ist ihre Geschichte natürlich aufs innigste mit dieser verknüpft. Es ist daher verständlich, dass die Theorien über die Entstehung der Hochgebirgspflanzen nicht früher als im letzten Drittel des vorigen Jahrhunderts ihre erste Formulierung erlangen konnten, als die schon längst, wenn auch unausgesprochen angenommene Deszendenztheorie durch das 1859 erschienene Werk DARWINs ihre Einführung in die Wissenschaft gefunden hatte. Nicht mit Unrecht wandte damals eine Anzahl Forscher ihr Interesse der Hochgebirgsflora zu, in der sich ein besonders dankbares Objekt für den Nachweis der Zuständigkeit des DARWINschen Anschauungen über den "Kampf ums Dasein" zu bieten schien; gehören doch die Formen des Hochgebirges, was den Reichtum an charakteristischen Merkmalen und die Klarheit ihrer Ausprägung anbetrifft, sicher zu dem Eindrucksvollsten, was die Natur überhaupt hervorgebracht hat. Neben diesen rein sachlichen Erwägungen aber gestalten noch heute die ästhetischen Werte der Hochgebirgsformen die Erörterung unseres Problems besonders anziehend.

Lange vor der Begründung einer rein botanischen Wissenschaft bereits hatten Alpenpflanzen, wie der Enzian u.a., bei den ökonomischen, vorwiegend medizinisch orientierten Interessen jener Zeiten, ihrer Heilwirkung wegen auch in weiteren Kreisen Beachtung gefunden. Eine für diese Einstellung charakteristische Bemerkung über die Verwendung der Alpennelke (*Dianthus alpinus L.*) beispielsweise findet sich in dem Memoirenbuch Kaiser MAXIMILIANs I. (14..-1519), der während seiner Residenz in Tirol in eine engere Berührung mit der Pflanzenwelt des Hochgebirges gekommen war: "Item, ain wurzlin haist grafoil (Cariophyllum), wechst auf dem hohen gepürk, ist gut für die pestilenz: Wann einem graust oder die pestillenz ankombt, so schnaid ain wenig von der wurzen und trinks in ainen wein, so swiczt alle Krankheit von inne". (GRAF, 1879, p. 50).

Einer der ersten, der sein Interesse der wissenschaftlichen Erforschung der Alpenflora zuwandte, war C. CLUSIUS. In dem Bestreben, alles aus eigener Anschauung kennen zu lernen, unternahm dieser in der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts botanische Forschungsreisen, die ihn unter anderem bis auf die Gipfel der Norischen Alpen führten. Es ist das Verdienst CLUSIUS', neben der Beschreibung einer grossen Zahl bis dahin unbekannter Arten, vor allem mit den unfruchtbaren Traditionen seiner Zeit gebrochen zu haben, welche die wesentliche Aufgabe der botanischen Wissenschaft in der Identifizierung der damaligen Flora mit den von den Alten erwähnten Arten suchten. Dadurch hat dieser Forscher dazu beigetragen, einer vorurteilslosen Betrachtung der alpinen Flora die Wege zu ebnen. Die Frage nach der Entstehung dieser Flora aber lag ihm noch gänzlich fern. Die verwirrende Fülle neuer, noch nicht beschriebener Formen drängte zunächst nach einer systematischen Übersicht und macht das Vorherrschen morphologisch-systematischer Gesichtspunkte in der Bearbeitung der Floren verständlich. Dazu kam in jener Zeit noch der Druck der Kirche in der Unantastbarkeit der biblischen Lehre von der Entstehung der Organismen. Dass die Charakterisierung der gesammelten Arten jedoch schon damals völlig ausreichend war, zeigt die in CLUSIUS' Werken veröffentlichte Flora des Monte Baldo eines italienischen Pharmaceuten PONA, die mit Hilfe der beigefügten Holzschnitte die Identifizierung der beschriebenen alpinen Arten mit den heute

lebenden in fast eindeutiger Weise gestattet.

Die nächsten zwei Jahrhunderte brachten unserem Problem keine Förderung. Es ist sogar auffallend, dass in einer Zeit, wo die alte Schöpfungstheorie durch die 1759 herausgekommene Dissertation "Theoria generationis" von KASPAR FRIEDRICH WOLFF und vor allem durch die 1809 veröffentlichte "Philosophie zoologique" LAMARCKs bereits erschüttert war, dem Artbildungs-Problem ein so verhältnismässig geringes Interesse entgegengebracht wurde. Noch im Jahre 1832 finden sich in einer recht ausführlichen und die wesentlichen Merkmale der alpinen Flora durchaus erfassenden "Darstellung der pflanzengeographischen Verhältnisse des Erzherzogtums Oesterreichs unter der Enns" von JOH. ZAHLBRUCKNER keine Andeutungen, dass der Verfasser sich mit der Entstehung dieser Merkmale irgend wie auseinandergesetzt hätte. Dass die Anschauungen WOLFFs und LAMARCKs einen so wenig nachhaltigen Einfluss ausübten, lag zum Teil sicher daran, dass diesen ein noch ganz unzureichendes Tatsachenmaterial zu Grunde lag. Erst das 1859 erschienene Werk DARWINs brachte die Deszendenztheorie zur allgemeinen Geltung und veranlasste in seiner Auswirkung auch die Erörterung der Entstehung der Hochgebirgsflora unter deszendenztheoretischen Gesichtspunkten.

Von der Werbekraft der DARWINschen Gedanken über die Bedeutung des Kampfes ums Dasein für die Entstehung der Organismen ergriffen, war eine grosse Anzahl botanischer Forscher geradezu darum bemüht, dieser Theorie immer neue Anwendungsgebiete zu erschliessen, um so ihre Stellung mehr und mehr zu festigen. In der Forschungsgeschichte der Hochgebirgsflora erreichen diese Bestrebungen einen gewissen Höhepunkt in den Veröffentlichungen KERNER v. MARILAUNs "Die Abhängigkeit der Pflanzen von Klima und Boden" (1869) und H. MÜLLERs "Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben" (1881), die, in der festen Überzeugung von der Brauchbarkeit der neu erkannten Prinzipien, mitunter ein gewisses Manko an Objektivität aufwiesen. Schon damals fehlte es nicht an Stimmen, die vor einer Überschätzung der Bedeutung der DARWINschen Anschauungen warnten. In dem klassischen Werk "Das Pflanzenleben der Schweiz" (1879) äusserte sich CHRIST sehr pessimistisch über das Artbildungs-Problem: "Die ursprüngliche Entstehung einer endemischen Art entzieht sich nun jeder ursächlichen Erforschung. Die Hypothese hat hier freies Spiel, aber nur grobe Selbstüberhebung kann ihre Träume für Gewissheit ausgeben" (p. 45). - Fünf Jahre später schreibt GRISEBACH, indem er auf die Anpassungserscheinungen der Alpenpflanzen zu sprechen kommt: "Ich glaube, dass diese Zweckmässigkeit der Bildungen leichter als die Ursache erkannt wird" (1884, p. 48), und weiter: "Der Ursprung solcher räumlichen Analogien unter ungleichen physikalischen Bedingungen erscheint daher den gegenwärtig wirksamen Kräften der Natur entzogen und verbirgt sich in jener geologischen Vorzeit, als das Gebirge aus seiner ebenen Grundfläche gehoben wurde .... Aus den räumlichen Analogien ergibt sich nur eine Abhängigkeit der Vegetationszentren von ihrer geographischen Lage und die Fähigkeit der organisierenden Kraft, ihre Erzeugnisse in jeder Lage den physikalischen Lebensbedingungen anzupassen, ohne dass wir wissen, wie sie dabei verfuhr, indem der Beobachtung nur das Ergebnis, nicht aber der Entwicklungsgang dargeboten ist" (1884, p. 7-8). Diese kritische Haltung insbesondere gegenüber der DARWINschen Selektionstheorie drang mehr und mehr durch und führte zu einer höheren Bewertung des Experimentes. Die ersten grundlegenden Versuche auf diedem Gebiet, die Kultur von Ebenen-Pflanzen im Hochgebirge und auch der Arten höherer Regionen in der Ebene, wurden in den 60-er Jahren des vorigen Jahrhunderts von ANTON KERNER v. MARILAUN in der Umgegend von Innsbruck vorgenommen. Leider aber hinderten äussere Umstände, vielleicht auch eine Beeinflussung durch die einseitigen Anschauungen der Zeit, diesen Forscher an einer vorurteilsfreien Auswertung siner Ergebnisse. Erst nachdem die Fragestellung für diese Versuche durch weitere Untersuchungen, wie die von LEIST und WAGNER, ein genügendes Mass von Klarheit erlangt hatte, brachten die 1895 veröffentlichten Ergebnisse der umfangreichen Arbeiten BONNIERs über den Einfluss des Hochgebirgsklimas auf die Ebenenpflanzen wissenschaftlich einwandfreie Tatsachen, die in ihren Konsequenzen zu einer Ablehnung des DARWINschen Selektionsprinzips führten und der nahezu in Vergessenheit geratenen Hypothese LAMARCKs über die direkte Anpassung der Organismen durch

die Zuführung eines umfangsreichen Beweismaterials neues Leben verliehen.

In den letzten Jahren scheint die Frage nach den Entstehungsursachen der Hochgebirgspflanzen nicht mehr so im Vordergrund des Interesses gestanden zu haben wie gegen Ende des vorigen Jahrhunderts. In der fast unübersehbaren Fülle der alpinen und allgemein ökologischen Literatur begnügt man sich in der Regel entweder mit einer Konstatierung der Zweckmässigkeit der Bildungen, ohne näher auf ihre Entstehungsursache einzugehen, oder man äussert sich, wie z.B. WARMING, nur ganz allgemein, ohne spezielle Tatsachen anzuführen. Die Mehrzahl der neueren Forscher neigt dabei wohl zu lamarckistischen Anschauungen, wenige, z.B. v. WETTSTEIN, versuchen zwischen beiden Theorien zu vermitteln. Auf der andern Seite wird das lamarckistische Prinzip heftig angegriffen (DETTO) und als vitalistisch abgelehnt. Immerhin tritt heute eine allgemeine, besonders aber von den berufenen Vertretern der inbetracht kommenden Spezialgebiete deutlich geübte Zurückhaltung gegenüber dem Artbildungsproblem zutage, die sich in der neueren Hochgebirgs-Literatur als empfindlicher Mangel bemerkbar macht. Zweifellos haben in diesem Zusammenhange die neueren Ergebnisse der Vererbungsforschung aufklärend gewirkt, nach denen selbst bei bisher einwandfreien Resultaten Fehler nachgewiesen werden konnten (cf. BAUER 1914). Die experimentelle Vererbungsforschung hat ergeben, dass die Erklärungsversuche über die Entstehung neuer Merkmale auf dem Wege der Verteilung des Erbgutes nicht zum Ziel führen können und dass andererseits über die Bedingungen für die Entstehung der Erbsubstanz selbst zur Zeit nichts objektov bekannt ist. Wir sind daher in der Entstehungsgeschichte der Hochgebirgspflanzen allein auf systematische, vergleichend-anatomische und -morphologische, sowie besonders auf pflanzengeographische Untersuchungen angewiesen. Anderen pflanzengeographischen Bezirken gegenüber sind wir sogar durch das Fehlen aufschlussgebender Fossilien im Hochgebirge noch benachteiligt. Wäre uns die Flora der Gebirge aus vergangenen Perioden besser bekannt, so wären wir nicht in dem Masse auf Spekulationen angewiesen, wie es für diese Gebiete tatsächlich der Fall ist.

Überblickt man die vorhandene Literatur, so findet man anfangs eine scheinbar ganz verwirrende Fülle verschiedener Ansichten und Theorien, die sich in der Hauptsache jedoch auf die beiden grundlegenden Lehren DARWINs und LAMARCKs zurückführen lassen. Und zwar postuliert DARWIN die Entstehung richtungsloser Abänderungen aus unbekannten Ursachen, von denen sich allein die zweckmässigen im Kampf ums Dasein behaupten können (Selektionstheorie), während LAMARCK an die Möglichkeit einer direkten, erblichen Beeinflussung der Organismen durch die Faktoren der Umwelt glaubt (Theorie der direkten Bewirkung). Welcher von diesen Lehren die grössere Wahrscheinlichkeit zukommt, kann in vielen Fällen tatsächlich nur rein intuitiv, aus dem Gefühl einer persönlichen Überzeugung entschieden werden und es ist kaum zu erwarten, dass diese Entscheidung einmal ausschliesslich zugunsten einer dieser Theorien fallen wird. Aufgabe dieser Arbeit soll es auch nicht sein, nach einer neuen Hypothese zu suchen: welche Vermutung, die auch nur irgendwie berechtigt erscheint, wäre nicht längst schon ausgesprochen? Wir wollen nicht in den Fehler verfallen, zu den alten schlecht fundierten Theorien eine neue ebenfalls nicht bessere hinzuzufügen, sondern uns damit begnügen, zunächst einen Überblick über die verschiedenen Arbeitsmethoden der Forscher und die Ergebnisse ihrer Untersuchungen zu gewinnen, ferner zu untersuchen, ob das angeführte Tatsachen-Material zu einer einwandfreien Begründung der vertretenen Anschauungen ausreicht u. schliesslich die wichtigsten Voraussetzungen dieser Anschauungen unter der Berücksichtigung neuerer Arbeiten auf ihre Zuständigkeit hin zu prüfen.

II. DER BEGRIFF DER HOCHGEBIRGSPFLANZE.

Schon eine flüchtige Durchsicht der vorliegenden Erklärungsversuche über die Entstehung der Hochgebirgspflanzen lässt die Bedeutung einer exakten Formulierung des zu lösenden Problems, die ohne die begriffliche Fixierung seines Gegenstandes nicht erreicht werden kann, erkennen. Nicht selten hat die Vernachlässigung dieser Voraussetzung dazu beigetragen, die Aufmerksamkeit von der Kernfrage des Problems abzulenken und so das Ergebnis von vornherein in Frage gestellt. Unter diesen Er-

wägungen sollen daher im Folgenden in erster Linie die Prinzipien erörtert werden, die für die Beurteilung der Brauchbarkeit der verschiedenen Pflanzenformen des Hochgebirges als Gegenstand der infrage stehenden Theorien inbetracht kommen, um auf dieser Grundlage das Untersuchungsobjekt selbst eindeutig zu charakterisieren.

In der begrifflichen Fixierung der Hochgebirgsformen spielt die Baumgrenze, d. h. die Zone, innerhalb deren das Baumleben allmählig in ein baumloses Gebiet, die "alpine Region"[1] ausklingt, eine wesentliche Rolle. Nach der Definition CHRISTs (1879) sind als Hochgebirgspflanzen diejenigen Arten aufzufassen, deren Verbreitungsmaximum oberhalb der Baumgrenze liegt. Unter diesem Gesichtspunkt kann man im Gebiet der alpinen Region zwei Kategorien von Alpenpflanzen unterscheiden: die echten Hochgebirgsarten im Sinne obiger Definition und die "Ubiquisten" (JEROSCH, 1903), das sind region-vage Formen, deren Verbreitungsmaximum in tieferen Regionen liegt. Unter den letzteren können sogar ausgesprochene Ebenenpflanzen, wie der Löwenzahn, bis fast an die Grenze jeden pflanzlichen Lebens steigen[2].

Die beiden Kategorien der Hochgebirgsarten unterscheiden sich in wesentlichen Beziehungen voneinander. Was ihre ökonomischen Ansprüche anbetrifft, so sind die echten Hochgebirgsarten auf die alpinen Lebensbedingungen mit Notwendigkeit angewiesen und infolge dessen in ihrer räumlichen Ausbreitung beschränkt, die Existenz der region-vagen Formen in grösseren Höhen aber findet ihre Erklärung in der spezifischen Konstitution dieser Organismen, die sie das Höhenklima, vielleicht neben vielen anderen, ohne wesentliche Schädigung der Lebensfunktionen lediglich mehr oder weniger gut ertragen lässt. Diese Fähigkeit beruht auf einem weitgehenden Anpassungsvermögen, welches wieder die Ursache der "Plastizität" (WAGNER, 1892) solcher Arten ist. Die Abänderungen der plastischen Ebenen-Pflanzen können bisweilen so erheblich sein und in der Annäherung an die Charakterformen der alpinen Region derart weit gehen, dass man auf den ersten Blick eine neue alpine Art vor sich zu haben glaubt. Von den echten Hochgebirgsarten unterscheiden sich diese Formen jedoch durch die Inkonstanz der erworbenen Eigentümlichkeiten, da bei einem Standortswechsel der alpine Habitus wieder aufgegeben wird. Eine genauere Prüfung lässt ausserdem die Identität der den verschiedenen Regionen bzw. der Ebene entstammenden Abänderungen einwandfrei erkennen, da die systematischen Art-Charaktere stets unverändert erhalten bleiben. Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal ist das Vorhandensein einer kontinuierlichen Reihe von Zwischengliedern, welche bei den Ubiquisten den Übergang von den ebenen Stammformen zu den alpinen Abänderungen in unmerklicher Weise vermitteln und welche, falls die Stammpflanzen der erblich fixierten Hochgebirgsarten überhaupt vorhanden sind, letzteren fehlen.

Nach diesen Ausführungen dürften kaum noch Zweifel darüber bestehen, dass die erblich fixierten Arten der alpinen Regionen allein als die Charakterformen der Hochgebirge aufgefasst werden dürfen, und dass eine Lösung unseres Problems nur dann allen Ansprüchen genügen kann, wenn diese Erkenntnis bei der Wahl seines Gegenstandes eine ausreichende Berücksichtigung gefunden hatte.

In der Charakterisierung der eigentlichen Hochgebirgsflora muss vor allem darauf hingewiesen werden, dass der alpine Typus nicht die blosse Verkümmerungsform der Ebenenpflanze darstellt. Zwar macht sich eine Verschlechterung gewisser Lebensbedingungen auch in dem Zwergwuchs der Vegetationskörper deutlich bemerkbar, andere Merkmale aber, wie die Farben-Intensität, Duft und Honigabsonderung der Blüten, besitzen gerade an der Grenze allen pflanzlichen Lebens ihre stärkste Entwickelung. Diese gegensätzliche Beobachtung hat ihre Ursache darin, dass

---

1) In der wissenschaftlichen Terminologie wie auch im Sprachgebrauch hat sich die Bezeichnung "alpin" zu einem ganz allgemeinen Begriff erweitert u. wird nicht nur in wörtlicher Bedeutung auf die Alpen, sondern in übertragenem Sinne auf die baumlose Region aller Gebirge angewandt. In diesem Sinne sind in der vorliegenden Arbeit auch Ausdrücke wie alpine Pflanzen, Alpenklima u.a. aufzufassen. Die spezielle Anwendung dieser Bezeichnungen auf die eigentlichen Alpen wird besonders gekennzeichnet.

2) Das zahlenmässige Verhältnis der beiden Pflanzenkategorien wurde für die Schweiz durch eine Zählung von VOGLER bestimmt. Danach finden sich unter 697 Arten der alpinen Regionen 354, deren Verbreitungsmaximum unterhalb d. Baumgrenze liegt:

neben einer tatsächlichen, durch niedere Jahrestemperaturen und kurze Vegetationsperioden bedingten Verschlechterung der Lebensbedingungen, aber die ausserordentlich gesteigerte Lichtintensität, die Abnahme des Luftdruckes und eine günstigere Verteilung der Niederschläge ein ganz eigenartiges "Höhenklima" konstituieren, als dessen Auswirkung uns die Eigentümlichkeiten der Hochgebirgsflora erscheinen.

Ein systematisch-morphologischer Vergleich ergibt nun, dass die Hochgebirgsarten sich von den Pflanzen der Ebene sowohl durch Organisations- als auch durch Anpassungsmerkmale (im Sinne NAEGELIs) unterscheiden. In dieser Tatsache besteht ein wesentlicher Unterschied der echten Alpenpflanzen gegenüber ihren region-vagen Nachbarn, die mit ihren ebenen Stammformen diejeingen Merkmale, die nicht in kausaler Beziehung zu den Anpassungs-Faktoren stehen, d.h. die Organisationsmerkmale, die, was Qualität und Ausbildungsgrad anbelangen, bei beiden Pflanzenkategorien vollständig gleichmässig auftreten. Zur systematischen Identifizierung können letztere jedoch nur bei den echten Hochgebirgsarten herangezogen werden, da sie nur diesen als erbliches Merkmal anhaften. Charakteristisch für die Formen der alpinen Region aber können allein die Anpassungserscheinungen sein, in denen die spezifische Konstitution der Lebensbedingungen dieses Gebietes zum Ausdruck kommt.

Die alpinen Anpassungserscheinungen, auf die ich nur kurz eingehen will, da sie in jedem ökologischen Werk mehr oder weniger ausführlich diskutiert werden, erstrecken sich auf den äusseren und inneren Bau der Organe und auf die Lebensbedingungen der Organismen. Die Pflanzen sind niedriger und gedrängter, der unterirdische Teil relativ stärker entwickelt und der Blattbau im Sinne verstärkter Assimilationstätigkeit verändert. Blütenfarbe, -Duft und Honigabsonderung sind intensiver, eine frühe Blütezeit, rasches Reifen der Früchte und das Perennieren von einjährigen Arten deuten auf Anpassungen an die kurze Vegetationsperiode. Schliesslich zeigen gewisse Alpenpflanzen eine erstaunliche physiologische Resistenz gegen Kälte und Trockenheit u.a.m.

Die Tatsache, dass alle diese Merkmale in gleicher Ausbildung auch bei den Ubiquisten auftreten, ist nicht ohne Einfluss auf die Entwickelung unseres Problems geblieben. Da wir bei der erblichen Fixierung der eigentlichen Hochgebirgsarten in der Wahl des Materials für die Kulturversuche, die uns über die Entstehung der alpinen Eigentümlichkeiten aufklären könnten, ausschliesslich auf Ubiquisten angewiesen sind, ist es naheliegend, den Entstehungsvorgang der echten Alpenpflanzen mit dem der plastischen Formen zu identifizieren (cf. BONNIER). Sicher aber kann eine solche Identifizierung nicht ohne weiteres angenommen werden, da den beiden Kategorien eine durchaus verschiedene erbliche Konstitution zukommt, indem die Ubiquisten ihren Nachkommen lediglich die Anpassungsfähigkeit, die alpinen Arten dagegen die Anpassungsmerkmale selbst übertragen. Die Untersuchung aber der Frage, ob die Anpassungsmerkmale der erblich fixierten Hochgebirgsarten von einer ursprünglich vorhanden gewesenen Anpassungsfähigkeit hergeleitet werden darf, soll in einem späteren Abschnitt vorgenommen werden.

III. DER HISTORISCHE AUFBAU DER HOCHGEBIRGSFLORA.

Eine weitere Präzisierung unserer Aufgabe ergibt sich aus der Frage, ob tatsächlich alle die im vorigen Abschnitt als echte Hochgebirgsformen charakterisierten Arten inbezug auf die Faktoren, die bei ihrer Entstehung wirksam waren, gleichwertig sind, oder ob eine Einwanderung bereits angepasster Formen möglich war, die gerade diejenigen Merkmale, die ihnen die Existenz in der alpinen Region ermöglichten, nicht im Höhenklima erworben haben.

Wie auf einer einsamen Insel leben heute die Pflanzen des Hochgebirges. Eine gegenseitige Berührung, die Möglichkeit eines wechselseitigen Austausches mit anderen Gebirgen ist äusserst gering. Dennoch besteht eine auffallende Übereinstimmung einerseits der Hochgebirgsfloren untereinander, andererseits mit Gebieten ähnlicher physikalischer Bedingungen, die viele Arten gemeinsam haben. BROCKMANN-JEROSCH hat z.B. für die Schweizer Alpen nur etwa 1/7 (15,4%) aller Arten als diesen eigentümlich nachgewiesen (i. SCHROETER 1908, p. 777), die fast dreimal

so grosse Zahl (41,9%) findet sich auf anderen europäischen Hochgebirgen oder in Nordeuropa, fast 1/3 (30,7%) in der arktischen Zone und annähernd ebensoviel (27,3%) im Altai und den benachbarten Gebieten wieder. Die für die Schweiz von MARIE JEROSCH (1903) aufgrund neuerer Ergebnisse der Wissenschaft aufgestellte Artenliste des "Alpenelements" umfasst nur 64 Arten und 2 Varietäten von 420 Arten und 4 Varietäten dieses Gebietes[1]).

Die angeführten Arten sind dabei in ihrer Verbreitung nicht einmal ausschliesslich auf die Alpen beschränkt, sondern kommen gelegentlich auch auf den mittel- u. südeuropäischen Mittelgebirgen, etwa Jura, Rauhe Alb, Apennin etc. vor, nicht aber auf anderen Hochgebirgen. Trotzdem wird man mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen können, dass sie ihren Ursprung in dem Bezirk ihrer heutigen Verbreitung genommen haben. Weniger einfach ist die Frage nach der Herkunft der anderen Florenelemente. Der Versuch, die Identität der Vertreter räumlich getrennter Floren auf polytope Entstehung zurückzuführen hat wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Von den unzähligen Kombinationsmöglichkeiten müssten gerade diejenigen Faktoren ein zweites mal auftreten, die schon einmal die Entstehung der betreffenden Spezies bewirkten. Die Erfahrung aber zeigt, dass z.B. die Lebensbedingungen des Hochgebirges und der Arktis bei aller Ähnlichkeit doch teilweise verschieden sind. Diese Unterschiede, die sich vor allem auf die Dauer und Intensität des Lichtes beziehen, bewirken bei den polaren Gewächsen im Gegensatz zu den Alpenpflanzen das Auftreten dickerer Blätter und eine weniger differenzierte histologische Struktur. Bei der Ähnlichkeit der äusseren Verhältnisse konnte wohl eine gewisse Konvergenz, niemals aber eine Identität der Formen eintreten. Aus diesem Grunde,

---

1) 1. *Festuca rupicaprina Hack.*
2. - *pulchella Schrad.*
3. *Carex microstyla Gay*
4. - *fimbriata Schk.*
5. *Tofieldia calyculata (L.) Whlbg. var. glacialis Gaud.*
6. *Colchicum alpinum DC.*
7. *Salix retusa L. var. serpyllifolia Scop.*
8. - *caesia Vill.*
9. - *Waldsteiniana Willd.*
10. *Rumex nivalis Hegetschw.*
11. *Silene alpina (L.) Don*
12. *Cerastium uniflorum Murith.*
13. - *filiforme Schleich.*
14. *Alsine arctioides (Somm.) M.K.*
15. - *lanceolata (L.) M.K.*
16. - *liniflora (L.) Hegetschw.*
17. *Moehringia ciliata (Scop.) DallaT.*
18. *Aquilegia alpina L.*
19. *Papaver rhaeticum Ser.*
20. *Thlaspi Mureti Gremli*
21. - *alpinum Crantz*
22. *Draba Hoppeana Rchb.*
23. *Sempervivum Wulfeni Hoppe*
24. - *Gaudini Christ*
25. *Saxifraga macropetala Kern.*
26. - *vandellii Stbg.*
27. - *italensicides Bell.*
28. - *Seguieri Spr.*
29. *Potentilla grammopetala Moretti*
30. *Trifolium saxatile All.*
31. *Astragalus leontinus Wulf.*
32. *Oxytropis foetida DC.*
33. *Daphne striata Tratt.*
34. *Eryngium alpinum L.*
35. *Bupleurum stellatum L.*
36. *Primula oenensis Thom.*
37. - *glutinosa Wulf.*
38. *Androsace helvetica Gaud.*
39. - *Charpentieri Heer*
40. *Gentiana pannonica Scop.*
41. - *bavarica L.*
42. - *alpina Vill.*
43. *Alectorolophus patulus Stbg. var. Kerneri Stbg.*
44. - *lanceolatus (Heilr.) Stbg.*
45. *Pedicularis asplenifolia Flörke*
46. - *Barrelierii Rchb.*
47. *Galium helveticum Weig.*
48. *Valeriana supina L.*
49. - *saliunca All.*
50. - *saxatilis L.*
51. - *celtica L.*
52. *Phyteuma humile Schl.*
53. *Campanula thyrsoidea L.*
54. - *excisa Schl.*
55. - *cenisia L.*
56. *Adenostyles leucophylla Rchb.*
57. *Gnaphalium Hoppeanum Koch*
58. *Achillea nana L.*
59. - *moschata Wulf.*
60. - *glacialis L.*
61. *Senecio uniflorus All.*
62. *Cirsium spinosissimum (L.) Scop.*
63. *Crepis terglouensis (Hack.) Kern.*
64. - *jubata Koch*
65. *Hieracium rhaeticum Fries*
66. - *piliferum Hoppe.*

neben anderen, hat sich die Mehrzahl der Forscher gegen eine polytope Entstehung der betreffenden Arten ausgesprochen, obgleich die Frage noch nicht als endgiltig gelöst betrachtet werden kann.

Eine grössere Wahrscheinlichkeit besitzen diejenigen Anschauungen, welche die mit anderen Gebieten gemeinsamen Arten teilweise als Fremdlinge ansprechen, deren Vorkommen auf eine sekundäre Einwanderung zurückzuführen ist. Für die Einwanderung in die alpine Region kommen natürlich vor allem Pflanzen aus Gebieten mit ähnlichen physikalischen Bedingungen in Betracht, entweder solche, die selbst wieder vertikal oder horizontal, d.h. polar jenseits der Baumgrenze liegen, oder doch aus anderen Gebieten, in denen ein höheres Baumleben nicht aufkommen kann, z.B. der Steppe, stammen. Von diesen interessieren inbezug auf unsere Aufgabe vor allem diejenigen Arten, die nicht aus anderen Hochgebirgen stammen, da nur für diese mit einer anderen Entstehungsursache zu rechnen ist, als bei den endemischen Arten.

Für eine Einwanderung bereits angepasster Formen sprechen eine Reihe von Tatsachen. Damit die eingewanderten Arten sich auch in der alpinen Region halten können ist es notwendig, dass sie dort die Lebensbedingungen ihrer Heimat wenigstens zum Teil wieder finden. Gerade die alpine Region aber ist wegen des ausserordentlich heterogenen Charakters ihrer Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse wie kaum ein anderes Gebiet geeignet, Pflanzen von verschiedener Herkunft, mit den verschiedensten Ansprüchen, Zuflucht zu gewähren. An wasserarmen, der Wirkung der intensiven Sonnenstrahlen offen ausgesetzten Örtlichkeiten gedeihen Arten, deren Heimat in den pontischen Steppen zu suchen ist, sommergrüne Arten, welche im Hochsommer hoher Wärmegrade bedürfen, aber mit dem Abschluss ihrer jährlichen Arbeit innerhalb der engen, durch das Klima gezogenen Zeitgrenzen fertig werden und gegen eine zeitweise Beschränkung der Wasserzufuhr nicht sehr empfindlich sind. Die charakteristischen Formen des arktischen Elementes, ausdauernde Arten mit verkürztem Stengel und kleinen, unscheinbaren Blüten finden im Hochgebirge als Bewohner nasser, kühler Orte mit diffusem Licht die heimatlichen Lebensbedingungen wieder. Namentlich weisen die sogenannten "Schneetälchen", muldenförmige Vertiefungen, in denen sich das Schneewasser längere Zeit halten kann und den umgebenden Boden mit Wasser durchtränkt, eine grosse Zahl arktischer Arten auf. SCHROETER (1908) führt hier unter anderen *Salix herbacea*, *S. retusa*, *S. reticulata*, *Gnaphalium supinum*, *Cardamine alpina* und *Polygonum viviparum* an. Unter den Bewohnern der Gesteinsfluren finden wir ferner zahlreiche rasenscheue Formen, z.B. den Gletscher-Hahnenfuss, *Ranunculus glacialis*, "Flüchtlinge im Kampf ums Dasein", wie sie SCHROETER nennt, die die Konkurrenz rasenbildender Arten nur schlecht oder garnicht ertragen und die, wenn sie jemals die Ebene bewohnt haben, dort dem Rasen unterlagen und nur in den offenen Formationen des Hochgebirges, namentlich den kargen, humusarmen Fels- und Schuttgründen dieses Gebietes, eine Zuflucht fanden. Solche Pflanzen können vielfach auch an bevorzugten Orten der Ebenen gedeihen, z.B. auf den Kiesbänken der Gebirgsflüsse, die den meisten unserer Ebenen-Pflanzen nicht zusagen und daher die Entwicklung der alpinen Arten durch diese nicht gestört wird. Nicht wenige Arten säen sich in der Ebene von selbst aus, z.B. im botanischen Garten in Kiel *Papaver alpinum L.*, *Kernera saxatilis Rchb.* und *Saxifraga mutata L.*, zu deren Erhaltung nach ENGLER (1879, p. 88) in den meisten Fällen die Fernhaltung der Unkräuter genügt. Auch die Existenz der als Eiszeit-Relikte angesprochenen alpinen Arten in der Ebene wird sich vielfach auf das Fehlen der Konkurrenz zurückführen lassen. Immerhin muss aber bei aller Konvergenz der Lebensbedingungen in den inbetracht kommenden Gebieten doch auf ihre teilweise nicht unerheblichen Unterschiede hingewiesen werden, die sicher nur den wenigsten in einigen Merkmalen plastischen Formen ein Eindringen in die alpine Region ermöglichten. Nur diese konnten, eben durch ihre Anpassungsfähigkeit, einige Aussicht haben, sich im Konkurrenzkampf gegen die endemischen Arten mit Erfolg zu behaupten.

Als objektive Zeugen einer ehemaligen Wanderungsmöglichkeit zwischen heute völlig getrennten Arealen aber werden zahlreiche Fossil-Funde angeführt. Von den Arten, die heute in den Alpen sowohl als auch in der Arktis vorkommen, hat z.B. SCHRÖTER (siehe M. JEROSCH, 1903) nicht wenige in dem Glazial-Lehm von Schwerzenbach.

Kanton Zürich, nachgewiesen. Von den zitierten Arten führe ich an: *Salix polaris*, *S. myrtilloides*, *S. hastata*, *S. reticulata*, *Polygonum viviparum*, *Dryas octopetala*. Da ferner einige dieser Arten, z.B. *Salix reticulata* neben vielen andern auch in Schweden, Dänemark, Grossbrittannien, Russland und Norddeutschland fossil nachgewiesen wurden, kann die Einwanderungsmöglichkeit arktischer Arten in die alpine Region als sicher angenommen werden. Wesentlich in diesem Zusammenhang erscheint auch die Existenz von Hochgebirgsarten an bevorzugten Örtlichkeiten der Ebene. Nicht mit Unrecht bezeichnet LEUNIS diese Arten als "lebende Fossilien", da für viele von ihnen mit grosser Wahrscheinlichkeit nachgewiesen wurde, dass sie sich seit der Eiszeit unverändert an Ort und Stelle erhalten haben mussten. Ihr Vorkommen ist daher Zeugnis einer in früheren Erdperioden stattgefundenen erheblichen Veränderung des heutigen Verbreitungsbezirkes der Hochgebirgsflora. Beim Eintritt ungünstiger Verhältnisse wurden die betreffenden Arten an besonders geeigneten Örtlichkeiten von der weichenden Flora zurückgelassen, wo sie sich z.T bis heute noch erhalten haben. Die Einschränkung des Areals erfolgte jedenfalls durch das Auftreten grösserer Waldbestände und üppiger Grasvegetation beim Eintritt einer wärmeren Periode, daher konnten sich Kolonien dieser als Eiszeit-Relikte angesprochenen alpinen Arten vor allem an steileren, felsigen, dem Baumwuchs ungünstigen Abhängen und auf Torfmooren halten, wo die Konkurrenz eines grossen Teiles der Ebenenflora ausgeschlossen war. Von den zahlreich nachgewiesenen Relikten zitiere ich nur einige:

LEUNIS (1883, I, p. 789): *Rhododendron ferrugineum L.* (Kisslegg i. Oberbayern); *Gentiana Clusii Perr. et Song.*, *Primula auricula L.*, *Bartschia alpina L.*, *Pinguicula alpina L.* (in den Mooren Oberbayerns); *Pedicularis sudetica L.*, *Saxifraga nivalis L.* (Riesengebirge); *Betula nana L.*, *Polygonum viviparum L.* (Preussen). - ENGLER (1879, I. p. 172, 173): *Gentiana acaulis L.* bei Freiburg a.d. Unstrut; *Erica carnea L.* bei Paderborn; *Gentiana verna L.* bei Giessen, Homburg, Schweinfurt und Franz.-Buchholz b. Berlin; *Aspidium Lonchitis Sw.* bei Prenzlau; *Biscutella laevigata L.* bei Kottwitz b. Breslau; *Hieracium auratiacum L.* bei Kiel. - *Linnaea borealis* Mitteldeutschland; *Alnus viridis* Sudetenländer; *Betula nana* Elbegebiet; *Primula acaulis Jacq.* (Köln, Ostfriesland, Holstein), *Salix livida Whlbg.*, *Veratrum album L.* (Oberschlesien), *Salix myrtilloides L.* (Oppeln i. O.S.) (HEGI).

Die Tatsache der Einwanderung fremder Elemente in die alpine Region der Hochgebirge selbst lässt sich jedoch nicht mit Sicherheit objektiv nachweisen, da die einzigen Zeugen einer Vergangenheit, Fossilien, für diese Gebiete völlig fehlen. Die Ursachen dieser bedeutsamen Erscheinung sind neben der durch die grossen Temperatur- und Feuchtigkeitsextreme bedingten raschen Verwesung organischer Reste vor allem auf das Fehlen geeigneter tier- und pflanzenerhaltender Moor- oder Seebecken, Ton- oder Lehm-Ablagerungen in den alpinen Regionen zurückzuführen. Um d. Frage der Einwanderungsmöglichkeiten weiter zu untersuchen, sind wir daher genötigt, uns durch Anleihen aus den Funden der Niederungen und aus der heutigen Verbreitung der alpinen Arten unter Berücksichtigung der stattgefundenen geologischen und klimatischen Veränderungen ein Bild von der Vergangenheit der Hochgebirgsflora zu entwerfen.

Die geologische Vergangenheit von Europa weist in der Tat darauf hin, dass die Hochgebirgsflora in früheren Erdperioden wenigstens zeitweise aus ihrer insularen Isolierung befreit gewesen sein musste, und zwar bestand die Möglichkeit eines Florenaustausches zu Beginn der Eiszeit, als die Flora der Hochgebirge von ihrem ursprünglichen Standort durch das vordringende Gletschereis verdrängt wurde und in die Ebene wanderte[1]. Hier trafen auf einem schmalen Streifen Landes

1) Das "Wandern" höher organisierter Organismen unserer Vegetation beruht nicht etwa auf der Ortsveränderung einzelner Individuen, sondern ist im Sinne einer Veränderung des Verbreitungsbezirkes höherer systematischer Einheiten, etwa einer ganzen Art oder Gattung, aufzufassen. Diese kann entweder in dem Aussterben des Bestandes in einem Tail des ursprünglichen Areals oder, wenn mit einer solchen Dezimierung die Besiedelung neuer Gebiete verbunden ist, in einer Arealverlegung be-

den die gleichzeitig von Norden herandrängenden Eismassen noch frei liessen, die Floren der Hochgebirge mit der der Arktis, die das gleiche Schicksal traf, zusammen und konnten sich mischen. Über die klimatischen Verhältnisse in diesem "Floren-Mischgebiet" sind wir durch zahlreich erhaltene organische Überreste genau unterrichtet. Eine niedere Sommertemperatur und viele Niederschläge bedingten ein subarktisches Klima; nirgends wurden baum- oder strauchförmige Gewächse gefunden, geradezu Leitfossilien sind *Salix polaris*, *Dryas octopetala* und *Betula nana*. Auf die erste Eiszeit folgte mit dem Zurückgehen der Gletscher eine Wieder-Einwanderung der verdrängten Arten, gleichzeitig aber schlossen sich an diese Teile der arktischen Flora und der anderer Hochgebirge an und wurden zum grossen Teil in der alpinen Region heimisch. Mit dieser Annahme stehen zahlreiche Fossilienfunde von Arten des Floren-Mischgebietes in Übereinstimmung, die heute sowohl in der Arktis als auch in den alpinen Regionen der Alpen verbreitet sind: *Calluna vulgaris*, *Vaccinium uliginosum*, *V. Myrtillus* und *Saxifraga oppositifolia* (M. JEROSCH, 1903).

Unwesentlich für unsere Aufgabe ist die Zahl der Eiszeiten, über die die Meinungen noch erheblich auseinandergehen. Im wesentlichen werden sich dieselben Vorgänge immer wiederholt haben. Wichtiger ist die Tatsache, dass in den Interglazialzeiten die Jahrestemperatur zeitweise über dem heutigen Durchschnitt stand. Für die letzte Interglazialperiode lassen grosse Lösslager sogar auf ein steppenähnliches Klima schliessen, das auf die Zusammensetzung der Hochgebirgsfloren nicht ohne Einfluss geblieben ist. Nach den Angaben von BRÜCKNER (in SCHROETER, p. 762) war das Klima dieser letzten Interglazialzeit nicht einheitlich. In einem ersten Abschnitt rief ein feucht-warmes, ozeanisches Klima eine üppige Waldvegetation in den untern Regionen der Schweizer Alpen hervor, die für die meisten waldscheuen Arten ein absolutes Wanderungs-Hinderniss bedeutete. Erst in der 2. Hälfte dieser Periode erfolgte durch den Eintritt eines trockenen, kontinentalen Steppenklimas eine Auflockerung der Waldbestände in den niederen Regionen, wodurch für gewisse wärmeliebende Arten die Möglichkeit geschaffen wurde, in die alpine Region einzudringen und sich dort einzubürgern. Ein Teil dieser Arten ist uns in den interglazialen Ablagerungen der Höttinger Breccie bei 1200 m Höhe oberhalb von Innsbruck fossil erhalten. JEROSCH (in SCHROETER 1908, p. 761) zitiert folgende Arten: *Polygala Chamaebuxus*, *Potentilla micrantha*, *Hedera helix*, *Brunella grandiflora* und *Rhododendron ponticum*.

Alle diese Tatsachen lassen, trotz dem Mangel an objektiven Beweisen füe die Einwanderung bereits angepasster Arten in die eigentliche alpine Region, diese in hohem Grade als wahrscheinlich erscheinen. Sie schliessen jedoch nicht die Möglichkeit aus, dass umgekehrt die Existenz gemeinsamer Arten in getrennten Gebieten auf eine Besiedelung vom Hochgebirge aus zurückgeführt werden könnte; und diese Möglichkeit verdient umso ernsthafter diskutiert zu werden, als diese Besiedelung auf demselben Wege erfolgen konnte, der die Einwanderung fremder Elemente in die alpine Region ermöglichte. Die Erfahrung lehrt, dass man aus der geographischen Verteilung einer Art nicht ohne weiteres auf ihre Herkunft schliessen kann, indem man etwa im Sinne CHRISTs Massen- und Entstehungszentrum einer Spezies identifiziert. Gerade das Beispiel CHRISTs zeigt, dass Verallgemeinerungen auf diesem Gebiet immer hypothetisch bleiben müssen und dass nur das genaue Studium einer Art zu einem einigermassen sicheren Ergebnis führen kann. Es ist z.B. möglich, dass Vertreter des arktischen Elementes in der Flora der Hochgebirge in der Arktis entstanden sind, während der Eiszeit ind das Floren-Mischgebiet wanderten und von dort sowohl in die Arktis zurückkehrten als auch in die alpinen Regionen einwanderten. Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, dass die der Arktis und dem Hochgebirge gemeinsamen Arten während oder nach der Eiszeit erst in das arktische Gebiet eindrangen; schliesslich könnten sowohl Arktis als auch Hochgebirge von einem dritten Gebiet aus mit denselben Arten versehen worden

---

stehen. Die Ursache dieser Erscheinung ist in der Verlagerung der klimatischen Kardinalpunkte, des Optimums bzw. Minimums, und zwar in erster Linie der Temperatur, zu suchen.

sein, einem Gebiet, in dem sie heute fehlen. Eine im folgenden kurz zitierte Zusammenstellung der hauptsächlichsten Hypothesen über die Herkunft des nordischen Elementes in unserer Alpenflora von MARIE JEROSCH (1903) zeigt in anschaulicher Weise, wie die hypothetischen Grundlagen dieses Wissensgebietes zu den mannigfaltigsten Ansichten geführt haben, von denen keine einen Vorzug vor der andern verdient. HEERs Vermutungen gehen z.B. dahin, dass sich im Miocän aus der arktischen Tieflandsflora eine Gebirgsflora herausgebildet habe, die wohl als Mutterflora der jetzigen arktischen Arten angesprochen werden dürfte. Auch WARMING hält Grönland wegen seiner hohen Gebirge für das Mutterland des arktischen Elements der Alpenflora. CHRIST und teilweise auch CHODAT vermuten, dass ein kleiner Teil des nordischen Elementes nordeuropäischen oder alpischen Ursprungs sei, ein anderer nordamerikanischer Herkunft, der grösste Teil aber aus den Gebirgen des temperierten Nordasiens stammt. JEROSCH selbst hält es für nahezu erwiesen, dass sich das arktische Element aus den Resten der alten Ebenenflora im Mischgebiet erst entwickelt habe, wo es "Zeit genug hatte, in Anpassung an die sich verändernden klimatischen Verhältnisse, neue Arten hervorzubringen, die heute noch Bürger der Arktis und des Hochgebirges sind" (JEROSCH, 1903, p. 129).

Zusammenfassend können wir sagen, dass die Annahme einer Einwanderung unveränderter, fremder Arten in die alpine Region eine grosse Wahrscheinlichkeit besitzt, objektiv erwiesen ist sie jedenfalls nicht. Gewisse Merkmale, wie z.B. der gedrungene Wuchs und eine kurze Vegetationsperiode sind nicht spezifisch alpin, sondern können auch unter anderen, wenn auch ähnlichen Verhältnissen erworben werden. Diese Verhältnisse sind vor allem in Gebieten gegeben, die sich durch eine kurze Vegetationszeit und physiologische oder physikalische Trockenheit auszeichnen, wie die arktische Tundra und die Steppe. Für das arktische Element in der Hochgebirgsflora braucht dabei nicht mit Notwendigkeit eine andere Entstehungsursache wie für die endemen Arten angenommen zu werden, da dieses nach den Ansichten HEERs und WARMINGs möglicherweise seinen Ursprung auf den arktischen Hochgebirgen genommen hat. Im wesentlichen werden sich die Theorien über die Entstehung der Hochgebirgspflanzen daher auf die endemen Arten unter Berücksichtigung der örtlichen Verhältnisse zu beziehen haben, zumal für den grössten Teil der fremden Elemente die Kenntnis ihrer Herkunft zu lückenhaft und hypothetisch ist.

IV. ABSTAMMUNG UND ALTER DER HOCHGEBIRGSARTEN.

Die Frage nach den Stammformen der Hochgebirgspflanzen setzt stillschweigend die Annahme voraus, dass sich eine neue Art aus einer anderen, schon vorhandenen entwickelt habe. Nach allem, was wir über die Entstehung der Organismen wissen, müssen wir auch dann an den Lehren der Deszendenztheorie festhalten, wenn, wie die folgenden Ausführungen zeigen werden, die Forschungsergebnisse für viele Arten der alpinen Region wenig Erfolg gehabt haben. Wenn die Hochgebirge von der Ebene aus besiedelt wurden, und das muss wegen des verhältnismässig jungen Alters der eurasischen Gebirge angenommen werden, muss das Fehlen der Stammformen oder doch verwandter Arten in den angrenzenden Tiefländern befremdend wirken. Für ein Teil der echten Hochgebirgsarten steht in verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Pflanzen der niederen Regionen, von vielen sind entweder Verwandte überhaupt nicht bekannt, wie von der in den Pyrenäen vorkommenden *Dioscorea pyrenaica*, der in den Pyrenäen und auf dem Balkan vorkommenden Gattungen *Ramondia* und *Haberlea*, der *Paedarota* und *Wulfenia* (ENGLER, 1879, p. 90), oder diese finden sich in Gebieten, die heute durch weite Entfernungen von den alpinen Bezirken getrennt sind. Vergeblich wird man die nahen Verwandten der auf fast allen europäischen Gebirgen heimischen Arten, wie *Dryas octopetala*, *Azalea procumbens*, *Oxyria digyna*, *Cortusa Matthioli*, *Linnaea borealis* und *Rhodiola rosea* in den unteren Regionen und der Ebene von Europa suchen, man findet sie auf den Gebirgen oder im Tiefland des östlichen Asiens und Amerikas (ENGLER, 1879, p. 90). Unsere Alpenpflanze "par excellence", das Edelweiss, *Leontopodium alpinum*, gedeiht im Bihariagebirge (Siebenbürgen) an südlich exponierten Kalkwänden in der Buchenregion, in Südsibirien

ist es sogar ein Bestandteil der Steppen und Wiesen, sodass JEROSCH (1903) mit viel Wahrscheinlichkeit das Edelweiss nicht nur geographisch, sondern auch genetisch als eine mittel- und ostasiatische Wiesen- und Steppenpflanze bezeichnet, die sich das Hochgebirge erst nachträglich erobert hat. Aufschluss über diese eigenartigen Deszendenzverhältnisse kann uns auch hier, wenigstens zum Teil, die Geschichte der geologischen und klimatischen Vergangenheit unseres Erdteils geben, denn zweifellos dürften die Faktoren, denen die Erdoberfläche ihre heutige Gestalt verdankt, auch direkt oder indirekt auf ihre Vegetation eingewirkt haben.

Reiche Fossilienfunde ergeben nun, dass in Europa bis in die jüngere Tertiärzeit ein warmes subtropisches Klima herrschte, das dort eine Flora hervorrief, wie man sie heute zum Teil noch in den ausgedehnten subtropischen Sumpfwäldern Nordamerikas wiederfindet. Sogar in den Polarländern, in Nordgrönland, befanden sich unter 179 gefundenen Arten eine immergrüne *Magnolia*, *Ginkgo*, *Diospyros*, *Sassafras*, *Cocculites* (*Cocculus*), *Castanea*, 7 Eichenformen mit grossen Blättern, Platanen und andere mehr (KERNER-HANSEN, 1916, p. 79). Da nun die Auffaltung der europäisch-asiatischen Gebirge in der Hauptsache gegen das Ende des Tertiärs erfolgte, liegt die Vermutung nahe, die Stammformen der Hochgebirgsarten unter den Vertretern der tertiären Ebenenflora zu suchen. Wenn uns auch die alpine Region nichts von den Überresten der ersten Alpenpflanzen überliefert hat, so ist doch mit grosser Wahrscheinlichkeit darauf zu schliessen, dass ihre Entwicklung noch im Tertiär einen gewissen Abschluss erhalten hatte. In der Tat vertreten eine grosse Anzahl botanischer Forscher, unter ihnen JEROSCH und ENGLER, die Ansicht, dass die Eiszeit in den Alpen höchst wahrscheinlich schon eine wohlausgebildete Hochgebirgsflora vorfand. Wäre die Eiszeit nicht eingetreten, dann hätten wir zweifellos ähnliche Verhältnisse gehabt, wie sie die Gebirge Abessiniens, Kameruns, der Kilima-Ndscharo, die Gebirge Neu-Seelands, Australiens und Tasmaniens aufweisen, die Stammformen wären in den angrenzenden Tiefländern erhalten geblieben und jedes Hochgebirge hätte eine eigene Flora entwickelt. Nun aber trat in Europa gegen das Ende der Tertiärzeit eine allmählige Klima-Verschlechterung ein, die Vorboten der Eiszeit, die ein Verharren der subtropischen Ebenenflora an ihrem ursprünglichen Standort zur Unmöglichkeit machte. Ein grosser Teil wanderte nach Osten in jene Gebiete, in denen sich die jungtertiäre Flora zum Teil noch erhalten konnte, wie z.B. das mittlere und östliche Asien. Ein anderer Teil aber ging sicher zugrunde und verursachte dadurch eine Isolierung mancher Hochgebirgsarten, wie sie weiter oben geschildert wurde. Andererseits aber lassen wieder diejenigen Formen der Alpenkette, die auf eine Herkunft aus dem Mittelmeer-Gebiet weisen, die verwandtschaftlichen Beziehungen noch deutlich erkennen. Anscheinend hatte die tertiäre Klima-Verschlechterung für diese Gebiete nicht die folgenschwere Bedeutung wie für das nördliche Europa, sodass sich die Stammformen zum grossen Teil an ihrem ursprünglichen Standort halten konnten. In diesem Sinne leitet ENGLER (1879, p. 91) einige Sektionen der Gattung *Saxifraga*, ferner die alpinen Arten von *Achillea*, *Biscutella*, *Bupleurum*, *Campanula*, *Cardamine*, *Dianthus*, *Heltanthemum*, *Helleborus*, *Hieracium*, *Leontodon*, *Phyteuma*, *Potentilla*, *Poa*, *Scabiosa*, *Sedum*, *Sempervivum*, *Senecio*, *Trifolium*, *Valeriana*, *Linaria* und *Viola* von solchen des Mittelmeergebietes ab.

Nach der Ansicht von SCHULZ sind dagegen die Stammformen unserer Hochgebirgsarten überhaupt nicht unter den Vertretern der heutigen Ebenenflora zu suchen, die niemals freiwillig in die höheren Regionen aufgestiegen sind (JEROSCH, 1903). Beide Floren leiten sich vielmehr von gemeinsamen, längst ausgestorbenen, hypothetischen Grundformen ab, von denen nur derjenige Teil zu Stammpflanzen der Hochgebirgsarten wurde, der bei der Auffaltung der Gebirge mit gehoben wurde. Leider verliert diese Anschauung durch Mangel an Begründung erheblich an Interesse.

Im Gegensatz zu der Mehrzahl der botanischen Forscher verlegt BALL den Ursprung sowohl der Steppenpflanzen als auch der höher organisierten Gewächse überhaupt in die höheren Regionen alter Gebirge (Kosmos 1879-80). BALL lässt sich bei diesem Schluss von der Erwägung leiten, dass die atmosphärische Luft während der paläozoischen Erdperiode vor der Bildung der Kohleschichten einen stärkeren Kohlensäure-Gehalt aufgewiesen haben musste und wegen der gleichmässig hohen

Temperatur mit Wasserdampf gesättigt war. Unter diesen Verhältnissen konnte die Ebene wohl eine gut entwickelte Vegetation niederer Gewächse, Kryptogamen und Gymnospermen, hervorgebracht haben, diejenigen Bedingungen aber, welche dieselben Anpassungen des Organismus an seine Umgebung voraussetzen, wie sie heute an den Hochgebirgsfloren zu beobachten sind, konnten nur in den grösseren Höhen der paläozoischen Gebirge vorherrschen, deren Schneegrenze vermutlich auch sehr viel höher lag, als die unserer heutigen tropischen Gebirge. Während des im Tertiär erfolgenden bedeutsamen Klimawechsels konnten die neu gebildeten Arten in andere Hochgebirge einwandern oder nach dem Grade ihrer Plastizität zu Arten der Ebenen werden. Allein, abgesehen davon, dass auch diese Anschauungen wegen des Fehlens eines objektiven Nachweises von Überresten einer solchen hypothetischen Ahnenform in der alpinen Region ihren hypothetischen Charakter nie verlieren werden, nimmt eine andere Überlegung ihnen im wesentlichen auch die isolierte Stellung in der Geschichte dieser Erklärungsversuche: Wenn BALL sich nicht in Widerspruch zu den Lehren der Deszendenztheorie setzen wollte, musste er die höher organisierten Arten von den phylogenetisch jüngeren und einfacher gebauten Kryptogamen ableiten, das aber bedeutet auch hier, dass sich die Hochgebirgspflanzen aus den Formen der Ebene entwickelt haben. Die Eigentümlichkeit der BALLschen Hypothese setzt dann allerdings voraus, dass mit dem Aufsteigen in die höheren Regionen nicht nur eine Anpassung in wenigen Merkmalen erfolgte, sondern letztere auch von einer im Sinne der Vervollkommnung organisierten Differenzierung der Struktur begleitet war.

Der Originalität halber sei noch ein Versuch HERMANN MÜLLERs (1881) angeführt, der aus den blütenbiologischen Verhältnissen die Herkunft eines grossen Teiles unserer Alpenflora ableitet. Bei gewissen Kategorien von Blüten ist eine einseitige Anpassung an einzelne Insekten-Ordnungen, z.B. Bienen oder Falter, besonders deutlich ausgeprägt. Aus der Tatsache, dass eine grosse Anzahl der z.B. an Bienen angepassten Arten heute in der alpinen Region in der Hauptsache von Faltern besucht und gekreuzt werden, folgert MÜLLER, dass diese Arten ihre Ausprägung nicht unter denselben Lebensbedingungen erfahren konnten, unter denen sie heute leben. "Falls wir daher Grund zu der Annahme haben, dass schon zur Zeit der Ausprägung der Labiaten, der Papilionaceen, der Polygaleen etc. Falter und Bienen auf den Alpen und im Tieflande in ähnlicher relativer Häufigkeit existierte, wie jetzt, dürfen wir schliessen, dass *Prunella vulgaris*, *Astragalus alpinus*, *Oxytropis lapponica*, *Trifolium pallescens* und *Tr. badium*, *Polygala alpestris* und *P. comosa*, sowie überhaupt alle mehr oder weniger den Bienen angepassten Blumen, die jetzt auf den Alpen vorwiegend von Faltern besucht werden, nicht auf den Alpen ihre Ausprägung erhalten haben können, sondern vom Tiefland her in das Alpengebiet eingewandert sein müssen. Ebenso müssen, die Richtigkeit der obigen Annahme vorausgesetzt, *Lotus corniculatus*, *Trifolium repens*, *Tr. montanum*, sowie überhaupt alle Bienenblumen, die in ihren Dimensionen kleineren Bienen entsprechen und in der Ebene auch vorwiegend von solchen, in den Alpen dagegen ausser von den unvermeidlichen Faltern vorwiegend von Hummeln besucht und gekreuzt werden, natürlich als Einwanderer vom Tiefland her betrachtet werden" (MÜLLER 1881, p. 558). Ähnliches gilt auch von *Viola calcarata*, *Rhinanthus alpinus*, *Gentiana bavarica*, *G. verna*, *G. nivalis*, überhaupt von der Untergattung *Cyclostigma*, ferner von *Erica carnea*. Überhaupt weist nach der Ansicht MÜLLERs die Mehrzahl aller Hochgebirgsarten, die heute von Faltern besucht und bestäubt werden, ihrer Blüten-Struktur nach auf eine Herkunft aus dem bienenreichen, falterarmen Tieflande hin. Bei aller Anschaulichkeit aber ist die Relativität auch dieses Erklärungsversuches schon in den Voraussetzungen begründet, nach denen das Ergebnis nur für den Fall zutrifft, dass die Zusammensetzung der Kreuzungs-Vermittler seit der Ausprägung der Blüten sowohl der Qualität als auch der Quantität nach dieselbe geblieben ist. Für diese Annahme aber fehlt gerade in der alpinen Region, wegen der fehlenden Fossilien, die objektive Grundlage, sodass die konstatierte Disharmonie zwischen der Anpassungs-Struktur der Blüten und ihrem Besucherkreis mit dem gleichen Recht auf eine nachträgliche Veränderung in der Zusammensetzung des Besucherkreises zurückgeführt werden kann.

Wenig Erfolg hatten auch die Versuche, den Deszendenzverhältnissen der echten Hochgebirgsarten experimentell nachzugehen. KRASAN fand zwar (1904), dass *Thlaspi praecox*, *Th. montanum*, *Th. Gaesingense*, *Th. umbrosum* und *Th. Kerneri* unter dem Einfluss störender Faktoren gegen *Thlaspi alpinum* inklinierten. Da sich diese Formen unter gleichen Standorts-Verhältnissen auch in ihren Jugendstadien gleichen, liegt der Schluss nahe, in *Thlaspi alpinum* den Urstamm dieser Gruppe zu suchen. Allein dieses Ergebnis ist für unsere Aufgabe deshalb von geringerer Tragweite, als es sich anscheinend hier um noch nicht ganz ausgestaltete Typen handelt, die ausserdem in regionaler Beziehung ein gleiches Vorkommen aufweisen. Überhaupt bieten auch die morphologisch-systematischen Beziehungen der Hochgebirgsarten durchaus keinen sicheren Anhalt für ihre Deszendenz. Denn, wenn sich die heute erblich fixierten Arten der alpinen Region tatsächlich aus nahe verwandten Formen niederer Regionen oder der Ebene entwickelt hätten, müsste es jederzeit gelingen, dieselben Formen im Kulturversuch zu reproduzieren. Grosses Interesse beanspruchen in dieser Beziehung namentlich die Arbeiten BONNIERs (1890), der umfangreiche Kulturversuche zur Ermittelung des Einflusses der alpinen Lebensbedingungen auf den Habitus und die Struktur der Pflanzen angestellt hatte. Als Objekte benützte BONNIER ausschliesslich plastische Arten, die namentlich in ihrer regionalen Verbreitung weite Grenzen aufweisen. Von diesen wurden wieder in der Regel solche aus mittleren Höhen in etwa 2000 - 3000 m Höhe den alpinen Bedingungen ausgesetzt. Als Ergebnis dieser Versuche fand BONNIER, dass sich die angepassten Arten in der Tat häufig dem Habitus gewisser Hochgebirgsarten näherten, z.B. nahm *Silene inflata* nach 6 Jahren d. Aussehen von *S. alpina* an (..."et prenaient l'aspect du *S. alpina Thom.*, mais sans en acquérir les charactères distinctifs de la fleur", BONNIER 1890, p. 235), die alpine Modifikation von *Solidago Virga aurea L.* erinnerte stark an *S. alpestris* u.s.w. Eine genauere Untersuchung ergab jedoch, dass sich die Übereinstimmung nur auf einzelne Anpassungs-Merkmale, wie Farbe, Verzweigung, Höhe, Behaarung u.a. erstreckte, die zu der Umgebung in kausaler Beziehung standen und die durch ihre Sinnfälligkeit in der Tat häufig eine überraschende Ähnlichkeit hervortreten liessen, die systematischen Einheiten aber erhielten sich vollkommen unverändert. Da aber gerade letztere für die Beurteilung der genetischen Zusammenhänge wesentlich sind, können die beiden ähnlichen, aber nicht identischen Formen nicht die gleiche Grundform haben. Auch dieser Weg führte bisher zu keinem brauchbaren Resultat. Wir sind daher, was die Stammformen der echten, nicht plastischen Hochgebirgsarten angetrifft, tatsächlich im wesentlichen auf Vermutungen angewiesen, deren relativer Wert allerdings damit durchaus nicht in Abrede gestellt werden soll.

Unsere lückenhaften Kenntnisse über die Stammformen der Hochgebirgsarten sind eine Hauptursache davon, dass auch über ihr Alter erhebliche Meinungsverschiedenheiten bestehen. Die Mehrzahl der botanischen Forscher, unter ihnen HEER, SCHULZ, CHODAT, KERNER, VOGLER, POKORNY und BRIQUET, neigt wohl zu der Annahme eines in der Hauptsache präglazialen Ursprungs der in den Alpen endemischen Hochgebirgsarten (JEROSCH, 1903). Nicht anzuerkennen ist aber die Ansicht BALLs (1879-80), der ihren Ursprung bereits in das Paläozoicum verlegt, zumal er zur Begründung seiner anweichenden Meinung keinerlei Tatsachen anführt. Da die ältesten Spuren von Alpenpflanzen in den fossilen Überresten der ehemaligen Vegetation des "Floren-Mischgebietes" sogar erst diluvialen Ursprungs sind und die Haupt-Auffaltung der Gebirge des Alpensystems am Ende der Tertiärzeit erfolgte, kann vielmehr, wenigstens für den grössten Teil unserer Alpenflora, mit grosser Wahrscheinlichkeit die Grenze der Tertiär- und Quartärzeit als Zeitpunkt seiner Entstehung bezeichnet werden. Dass sich ein Teil der heutigen Hochgebirgspflanzen erst während der Eiszeit im Floremmischgebiet selbst herausdifferenziert habe (JEROSCH, 1903) braucht mit unserer Ansicht nicht notwendig zu kollidieren. Allerdings können jedoch eine Reihe von Tatsachen auch zu einem andern Ergebnis führen. ENGLER führt z.B. den Umstand, dass ein grosser Teil der im Alpensystem weit verbreiteten Hochgebirgsarten der Gattungen *Hieracium*, *Saxifraga*, *Sempervivum*, *Potentilla*, *Valeriana*, *Primula*, *Phyteuma*, *Campanula*, *Pedicularis* und *Gentiana* in Sibirien und der Arktis, sogar schon in Skandinavien fehlen, auf einen postglazialen Ursprung dieser Arten zurück (ENGLER, 1879, p. 131), da die zur Eiszeit bereits entwickelten Formen sich aus

dem Florenmischgebiet leicht in jene Lagen verbreiten konnten. Ebenso deutet ENGLER die Tatsache, dass viele der in den Pyrenäen und Alpen gemeinen alpinen Arten, wie *Azalea procumbens*, *Dryas octopetala*, *Rhodiola rosea*, *Leontopodium alpinum*, *Saxifraga adscendens*, *Hieracium auranticum*, *H. alpinum*, *Arctospaphylos alpina*, fast alle alpinen Salices, Hieracien und Saxifragen in der Sierra Nevada fehlen (1879, p. 101). Die Tatsachen lassen jedoch umso eher eine andere Deutung zu, als ENGLER sich weder über die Deszendenz dieser Arten noch über die Art und Weise ihrer möglichen Entstehung äussert. Zum Beispiel liesse sich das Fehlen gewisser Alpenpflanzen in der arktischen Flora auf die klimatischen Differenzen zurückführen, die, wie in einem früheren Abschnitt bereits ausgeführt wurde, wahrscheinlich nur den, wenigstens innerhalb enger Grenzen plastischen Arten die Existenz in beiden Gebieten ermöglichten. Andererseits scheint auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen zu sein, dass ein Teil der Alpenflora garnicht in das Florenmischgebiet gelangte, weil sich an geeigneten Örtlichkeiten im Hochgebirge selbst die Gelegenheit bot, die Eiszeit zu überdauern. Steile, südlich exponierte Hänge, auf denen Schnee und Eis sich nicht halten konnten, mochten namentlich in den südlichen Teilen der Alpen vielen Pflanzen eine Zuflucht geboten haben. Doch muss hier wie überall vor hypothetischer Verallgemeinerung gewarnt werden, ein sorgfältiges Studium der einzelnen Art verbunden mit Kulturversuchen kann nur durch Klarstellung von Fall zu Fall ein objektives Bild der Verhältnisse ergeben. Jedenfalls ist zunächst eine Umbildung grösserer Pflanzenkomplexe ohne wesentliche klimatische oder geologische Veränderungen nur schwer vorstellbar, und da seit der letzten Eiszeit, von einer postglazialen xerothermen Periode, die mir für den Prozess der Umbildung selbst wenig bedeutsam erscheint, abgesehen, keine Beweise für eine solche Veränderung vorliegen, gewinnt die Annahme eines präglazialen Alters unserer Alpenflora an Wahrscheinlichkeit. Abgesehen von grundlegenden Veränderungen können Neubildungen in geringerem Umfange sicher auch später stattgefunden haben. Hierher gehören vor allem die Pflanzenbastarde, die eine Neukombination bereits vorhandener Typen durch Kreuzung ihre Entstehung verdanken. Doch wird man in der Beurteilung ihres Alters vorsichtig verfahren müssen. Ein sehr junges Alter schreibt WETTSTEIN (Ber. d. bot. Ges. XIII) denjenigen Arten zu, deren Entstehung er auf die Wirkung einer geregelten Wiesenwirtschaft zurückführt. Danach ergab die Untersuchung der Gattung *Euphrasia* mehrere Artenpaare, die zwar die wesentlichen Merkmale der Gattung gemeinsam haben, sich aber wie folgt durch ihre Blütezeit scharf unterscheiden:

Frühblühend		Spätblühend
Euphrasia montana	⟷	*Euphrasia Rostkoviana*
Euphrasia coerulea	⟷	*Euphrasia curta*
Euphrasia tenuis	⟷	*Euphrasia brevipila*

Die frühblühenden Arten haben viel längere Internodien und bringen ihre Samen vor dem Heuschnitt zur Reife, die spätblühenden bleiben gedrungen und fangen erst im Spätsommer an, längere Blütenstiele zu treiben. Dieser Erscheinung, die sich ähnlich auch bei *Gentiana*, *Chlora*, *Alectorolophus*, *Chrysanthemum* und *Campanula* zeigt, bringt WETTSTEIN in Verbindung mit dem jährlichen Heuschnitt und zwar derart, dass die hypothetische Stammform, von der sich die betreffenden Artenpaare als früh- und spätblühende Varianten abspalteten, durch die jährliche Mahd ausgemerzt worden wäre, da alle Exemplare, die entweder noch nicht fruktifiziert hatten oder sich nicht unter der Höhe des Schnittes hielten, für die Fortpflanzung ausser Betracht kamen. Die dadurch bedingte Isolierung der dimorphen Arten bezeichnet nach WETTSTEIN auch den Zeitpunkt ihrer "Entstehung". Allein eine genauere Überlegung ergab, dass der Wiesenmahd hier höchstens eine ausmerzende Rolle zufallen kann, nicht aber mit der Bildung der saisondimorphen Formen in Zusammenhang zu bringen ist, die viel früher erfolgt sein kann. Doch auch hier erscheint es mehr als zweifelhaft, dem Heuschnitt eine derart radikale Wirkung, welche die Vernichtung einer ganzen Art voraussetzt, zuzuschreiben, damit wird aber auch das Ergebnis der Untersuchung, die Einführung einer geregelten Wiesenwirtschaft auch nur als Zeitpunkt der Isolierung der korrespondierenden Formen, von ihrer Entstehung ganz

zu schweigen, anzunehmen, hinfällig. Überhaupt kann in der Altersbestimmung alpiner Pflanzen nicht zurückhaltend genug geurteilt werden. Das vollständige Fehlen von Fossilien in der alpinen Region nimmt den Forschungs-Ergebnissen die objektive Grundlage und gestattet nur eine indirekte Bestimmung des Alters, die der subjektiven Anschauung mehr oder weniger unterworfen ist. Aus den Pflanzenfunden der Ebene und aus der geologischen und klimatischen Vergangenheit unseres Erdteiles kann in diesem Sinne nicht mehr geschlossen werden, als dass ein grosser Teil der Haupttypen unserer Hochgebirgsarten zu Beginn der Eiszeit bereits vorhanden gewesen ist, eine genauere Altersbestimmung kann nur mit grosser Vorsicht aufgenommen werden.

V. DER ENTSTEHUNGSVORGANG.

In der fast unübersehbaren Fülle der einschlägigen Literatur gehen nur wenige Arbeiten auf den Prozess der Entstehung der Anpassungserscheinungen der Hochgebirgsflora ein (vergl. Abschnitt I). Selbst heute lebende Forscher, wie R. v. WETTSTEIN und C. SCHROETER, die in erster Linie dazu berufen wären, in der Beurteilung des Kompetenzbereiches der verschiedenen Artbildungs-Theorien für die Entstehung der Hochgebirgsflora ein ernst zu nehmendes Wort mitzusprechen, verhalten sich hier ausserordentlich zurückhaltend uns äussern sich entweder nur so allgemein, dass man mehr den Eindruck einer gefühlsmässigen Anschauung als einer auf Grund objektiver Tatsachen gewonnenen wissenschaftlichen Überzeugung hat, oder sie beschränken sich in exakten Untersuchungen auf einzelne Arten, ja Individuen. Es ist verständlich, dass man in Verallgemeinerungen nicht vorsichtig genug sein kann, andererseits aber muss hervorgehoben werden, dass die Umprägung eines Individuums wesentlich leichter zu erklären ist als die einer ganzen Art oder Gattung, also die Neubildung eines Pflanzentyps; die Abändrung der spezifischen Charaktere einzelner Individuen lassen sich häufig beobachten, die Entstehung von Arten oder gar ganzer Floren aber ist das Ergebnis eines langen, historischen Prozesses, der sich, wie bereits angeführt, wegen des Fehlens von Fossilien einer objektiven Nachprüfung entzieht. Wir sind hier umso mehr der Spekulation ausgeliefert, als die Bildung der Haupttypen schon sehr weit zurückliegt, da nach der übereinstimmenden Ansicht vieler Forscher, u.a. de VRIES, POTONIE und HEER, die Arten sich seit der Eiszeit nahezu konstant erhalten haben, ja Varietäten sollen sogar während der langen Periode nach der Ansicht NAEGELIs unverändert geblieben sein "und wenn", so äussert sich NAEGELI weiter, "was nicht bezweifelt werden kann, sich Varietäten (später, Verf.) gebildet haben, so lassen sich die Ursachen ihrer Entstehung auf empirischem Wege nicht nachweisen"(1884, p. 108). Tatsachen, die zu der Aufstellung von Gesetzmässigkeiten ausreichen, lassen sich in diesem Fall nur durch eine jahrhundertelang durchgeführte exakte Beobachtung von Versuchen schaffen, sind also bei dem Alter unserer Wissenschaft noch nicht zu erwarten. Diese Erkenntnis mag wohl der Grund der jetzt allgemein geübten Zurückhaltung in der Frage der Erklärung der Deszendenz unserer Hochgebirgspflanzen sein. Die wenigen speziellen Abhandlungen, die überhaupt über diese Frage existieren, sind älteren Datums und behandeln das Problem ausschliesslich vom darwinistischen Standpunkt, etwa die von KERNER oder DODEL-PORT. Meist wird das Artbildungs-Problem nur nebenher erörtert, sodass das unseren Ausführungen zugrunde liegende Material in vielen Fällen gewissermassen als Nebenprodukt gewonnen wurde und daher häufig nicht leicht zu finden war. So ergaben sich deszendenztheoretische Erörterungen bei H. MÜLLER in der Entwickelung seiner Blumentheorie aufgrund von Beobachtungen an Alpenpflanzen, NAEGELI streift nur gelegentlich einer monographischen Darstellung der alpinen Hieracien dieselben. Selbst BONNIER beschränkt sich auf die Untersuchung des Alpenklimas auf die Pflanzenwelt und geht nur an einer einzigen Stelle seiner zahlreichen Veröffentlichungen auf den Zusammenhang des Artbildungs-Problems bei den Hochgebirgspflanzen mit den Ergebnissen seiner Versuche ein. In der neueren Literatur werden die Anpassungserscheinungen einzelner alpiner Arten vielfach als Stütze der in ihr vertretenenen Anschauung deszendenztheoretischer Fragen herange-

zogen, so bei GOEBEL, WEIDENREICH und DETTO. Man wird sich hier vor dem naheliegenden Fehler hüten müssen, die an der Hand einzelner Hochgebirgsarten neben vielen andern Beispielen gewonnenen Erkenntnisse ohne weiteres auf die Gesamtheit d. Alpenflora zu übertragen.

Eine derartige Verallgemeinerung oder, wenn es sich um prinzipielle Entscheidungen handelt, Spezialisierung liegt sicher nicht immer im Sinne der Autoren, ganz abgesehen davon, dass eine solche Methode uns der Wahrheit nicht einen Schritt näher bringt.

Als Resultat der vorliegenden Feststellungen ergibt sich nun, dass das den folgenden Ausführungen zugrunde liegende Material, entsprechend dem heterogenen Charakter seiner Herkunft, nach Qualität und Quantität, besonders aber inbezug auf die Arbeitsmethode, nach der es gewonnen wurde, nicht gleichwertig ist. In d. Verwendung des Materials muss daher gleichzeitig seine kritische Würdigung liegen In diesem Zusammenhange wurde daher auf experimentelle Arbeiten besonderer Wert gelegt.

Zu den gesicherten Forschungsergebnissen der Biologie gehört die Erkenntnis, dass die Lebewesen die Fähigkeit zur Umwandung besitzen und sich im Laufe der Erdgeschichte aus einfachsten Typen zu immer differenzierteren, besser angepassten Formen entwickelten. Die in folgenden zusammengestellten Arbeiten, welche das Wesen und die Ursache dieser Umformungen zu erkennen versuchen, lassen sich trotz ihrer individuellen Verschiedenheit im wesentlichen in zwei grosse Gruppen einordnen, deren Wesen durch die Namen DARWINs und LAMARCKs charakterisiert wird. Hat eine Übertrageung des Arterlebnisses von Individuum zu Individuum stattgefunden, nehmen wir also einer Vererbung erworbener Eigenschaften an, so folgen wir den Anschauungen der lamarckistischen Richtung, die auch als Lehre von der "direkten Bewirkung" bezeichnet wird. Verneint man dagegen die Möglichkeit der Beeinflussung durch individuelles Erleben, so ist man genötigt das Entwicklungsgeschehen im darwinistischen Sinn als Folge einer "indirekten Bewirkung" der Aussenfaktoren anzunehmen.

DARWINISTISCHE ANSCHAUUNGEN.

Der Entwickelung der botanischen Wissenschaft folgend, machte sich auch in der Geschichte der Theorien über die Entstehung der Alpenpflanzen zunächst die Werbekraft DARWINscher Gedanken anregend bemerkbar. Umso bemerkenswerter ist es, dass ein Hauptvertreter dieser Lehre, ANTON KERNER v. MARILAUN, bei seinen Untersuchungen, entgegen den Anschauungen seiner Zeit, von lamarckistischen Erwägungen ausgieng. Über seinen Gedankengang dabei äussert er sich folgendermassen: "Wir sehen, dass einerseits äussere Einflüsse die Existenz einer Pflanzenart unmöglich machen und dass andererseits eben wieder äussere Einflüsse dem Gedeihen einer Pflanzenart sehr günstig werden. Sollte es nun zwischen diesen beiden Gegensätzen nicht einen Mittelweg geben, sollte eine Pflanzenart, welche durch äussere Einflüsse weder getötet noch zur üppigen Entfaltung gebracht wird, sondern ein kümmerliches Dasein fristet, nicht gedrängt werden, sich den äusseren Verhältnissen anzuschmiegen und durch den direkten Einfluss des Klimas und Bodens neue Merkmale bekommen können, welche mit den äusseren Verhältnissen besser harmonieren als jene des kümmerlichen Individuums?" (1869, p. 30). Um seine Ansichten durch das Experiment zu erhärten, unterhielt KERNER lange Jahre hindurch am Gipfel des Hohen Blasers bei Innsbruck in 2195 m Höhe verschiedene Versuchsgärten, in denen er an ausgesäten Arten der Ebene den Einfluss des alpinen Klimas auf die morphologische Gestaltung der Pflanzen feststellte. Als Ergebnis dieser Versuche, von denen er im zweiten Bande seines "Pflanzenlebens" berichtet, stellte sich heraus, dass nicht alle Arten zur Kultur geeignet waren, da viele von ihnen nach kurzer Zeit kränkelten oder zugrunde gingen, z.B. *Hyoscyamus albus*, *Trifolium incarnatum* und *Silene gallica*. Von 300 ausdauernden Arten gelangten beispielsweise nur 32 zur Blüte. Diese Tatsachen, die später von BONNIER bestätigt wurden und diesen zur Erkenntnis führten, dass man nur von solchen Arten positive Ergebnisse erwarten könne, die schon im Naturzustande in den verschie-

denen Regionen vorkommen, stimmten KERNER von vornherein pessimistisch. An den überlebenden Pflanzen beobachtete er eine Reihe von Veränderungen, die er jedoch als unwesentlich bezeichnete, da die spezifischen Charaktere erhalten blieben, ein angepasster Löwenzahn beispielsweise trotz seiner Veränderungen immer wieder als solcher wieder erkannt wurde. Sämtliche angepasste Arten wiesen kleinere Abmessungen an Stengeln, Blättern und Blüten auf, die er dem Einfluss der intensiveren und lang andauernden, wachstumshemmenden Besonnung der Sommermonate zuschreibt. Als direkte Folge der starken Bestrahlung beschreibt KERNER auch die intensiveren Blütenfarben bei *Lotus corniculatus*, *Saponaria ocymoides*, *Taraxacum officinale* u. a. Bei *Libanotis montana* zeigte die Unterseite der sonst weissen Blütenblätter eine von Anthocyan herrührende Rotfärbung. Auch die Laubblätter zeigten vielfach eine reichliche Entwicklung von Anthocyan, dessen Bedeutung als Schutzmittel gegen die chlorophyllzerstörende Wirkung einer zu intensiven Bestrahlung sich dadurch erwies, dass die Blätter der in die alpine Region verpflanzten Schattenpflanzen der Ebene, wie *Orobus vernus* und *Viola cucullata*, die kein Anthocyan bildeten, in kurzer Zeit vergilbten. Alle diese Veränderungen erwiesen sich jedoch nicht als erblich fixiert, denn säete KERNER die Samen der angepassten Arten wieder auf seinen Versuchsbeeten in Innsbruck aus, so nahmen die daraus sich entwickelnden Pflanzen sofort wieder Ebenen-Habitus an. Da nach der aus diesen Versuchen gewonnenen Überzeugung KERNERs durch direkte Anpassung niemals erbliche Merkmale erzeugt wurden, konnte diese für ihn auch nicht das Prinzip der Entstehung neuer Arten bleiben; er versuchte daher die Harmonie zwischen den äusseren Lebensbedingungen einer Flora und ihrer morphologischen Gestaltung auf einen indirekten Zusammenhang zurückzuführen, indem "die Träger gewisser, aus innern Ursachen entstandener Eigenschaften und Merkmale gerade durch diese Eigenschaften und Merkmale unter bestimmten äusseren Verhältnissen eine grössere Konkurrenzfähigkeit erlangen als andere Individuen, welchen diese Eigenschaften abgehen, dass sie also befähigt werden, in jenen Gebieten, in welchen jene äusseren Verhältnisse massgebend sind, sich besser zu vermehren und durch Wanderung rascher auszubreiten, während die in ihrer Form den äusseren Verhältnissen weniger adäquaten Individuen ihnen Platz machen müssen" (1869, p. 31). Da KERNER von Züchtungsversuchen, die experimentell diese auf deduktivem Wege gewonnene Anschauung objektivieren könnten, keine einwandfreien Ergebnisse erwartete, suchte er ihre Bestätigung durch Beobachtung der freien Natur. In diesem Sinne war ihm das Hochgebirge eines der "grossartigsten Versuchsfelder, auf denen die Arten seit undenklichen Zeiten herangezüchtet worden sind". Seine Untersuchungsmethode bestand in dem Vergleich der sich in den verschiedenen Regionen gegenseitig ausschliessenden Arten. Stellte sich dabei heraus, dass zahlreiche solcher vikariierender Arten in den gleichen Merkmalen differiorten und liessen sich diese auch physiologisch in einen gesetzmässigen Zusammenhang mit den äusseren Bedingungen bringen, so glaubte sich KERNER zu der Annahme berechtigt, dass diese Merkmale mit Hilfe der Naturauslese entstanden wären. Ein besonderes Gewicht legte KERNER auch auf die Beobachtung der physiognomischen Verhältnisse ganzer Floren und auf die Eigentümlichkeiten der Pflanzenformationen, in deren Zusammensetzung die Wirkung der äusseren Faktoren ja ebenfalls zum Ausdruck kommt. Einige Beispiele mögen uns seine Methode veranschaulichen.

Bekanntlich unterscheiden sich viele Arten der alpinen Region von den entsprechenden Arten der tieferen Lagen auf den ersten Blick durch die Verkürzung des Stengels und den dadurch bedingten Zwergwuchs. Solche vikariierende Arten, u. a. auch *Artemisia nana* und *A. campestris*, *Avena alpestris* und *A. flavescens*, *Solidago alpestris* und *S. Virga aurea*, *Linum alpinum* und *L. austriacum*, zeigen die sie unterscheidenden Merkmale auch dann, wenn sie nebeneinander gepflanzt werden, sind also erblich fixierte Typen. Da nun die Pflanzen der alpinen Region ihre Lebenstätigkeit erst dann aufnehmen können, wenn die Tageslänge häufig bereits 15 - 16 Stunden beträgt, werden wegen der wachstumshemmenden Wirkung des Lichtes solche Arten, in deren Natur es liegt, voluminöse Gewebe zu gestalten, daher in dem alpinen Florengebiet jedenfalls weit weniger günstige Chancen haben, als kleine Pflanzen, welche nur zu geringem Umfang anwachsen und hierbei nicht alle assimi-

lierten Stoffe zum Wachstum verbrauchen, sondern einen grossen Teil dieser letzteren als Reservestoffe aufbewahren" (1869, p. 40). In demselben Sinne bringt KERNER auch die, durch die Kürze der Vegetationsperiode bedingte, geringe jährliche Wärmemenge in Zusammenhang mit dem Zwergwuchs alpiner Gewächse.

Das so charakteristische Anschmiegen der alpinen Holzgewächse an den Boden führt KERNER auf den indirekten Einfluss der Lawinen und des Gewichtes der winterlichen Schneelasten zurück. Auch hier ist er von seiner Ansicht so fest überzeugt, dass er die Möglichkeit, dass dieses doch häufig erblich fixierte Merkmal früher einmal durch direkte Bewirkung entstanden sein könnte, von vornherein ausser Betracht setzt und indem er folgert, dass, wenn dies Merkmal sich tatsächlich unter der direkten Einwirkung äusserer Verhältnisse gebildet hätte, es an Orten, wo die es bedingenden Faktoren sich nicht geltend machen, wieder verschwinden müsste, damit zu einem Schluss kommt, dessen Logik durchaus anfechtbar ist. Für die Entstehung des Anschmiegens nimmt KERNER an, dass sich während der Eiszeit aus wahrscheinlich längst ausgestorbenen Arten individuelle Varietäten herausbildeten, die dem Schneedruck des Eiszeit-Winters besser gewachsen waren als ihre Stammeltern. Während letztere den äusseren Verhältnissen allmählig erlagen, erhielten sich die angepassten Varietäten und wurden zu Arten, denen die zweckmässige Organisation als erbliches Merkmal anhaftet.

Viele Alpenpflanzen zeichnen sich vor ihren Verwandten in tieferen Regionen durch grössere, intensiver gefärbte und stärker duftende Blüten aus; z.B. *Myosotis suaveolens* und *M. silvatica*, *Campanula Scheuchzeri* und *C. rotundifolia*, *Anthyllis alpestris* und *A. Vulneraria*, eine Erscheinung, die KERNER auf die Naturauslese durch Insekten zurückführt. Indem diejenigen individuellen Variationen einer Art, welche sich durch die oben erwähnten Eigenschaften vor anderen auszeichnen, die Insekten sicherer anlocken, haben sie vor anderen weniger auffällig blühenden Arten, bei der Armut der alpinen Region an Insekten, den Vorteil einer gesicherten Befruchtung und können daher Ausgang einer neuen Pflanzenart werden.

Wie es kam, dass KERNER zu einem so wesentlich verschiedenen Resultat kam wie 20 Jahre später BONNIER aufgrund ganz ähnlicher Versuche, lässt sich schwer feststellen. Möglich, dass, wie sein Biograpg KRONFELD vermutet, äussere Momente ihn an der Gewinnung positiver Ergebnisse bei seinen Versuchen hinderten und die Fragestellung noch nicht entsprechend klar war, sicher aber waren es auch d. Anschauungen seiner Zeit, denen er schliesslich doch erlag.

Von dem ausschliesslichen Zutreffen DARWINscher Gedankengänge für die Entstehung neuer Arten überzeugt, findet auch ARNOLD DODEL-PORT, "dass es kaum ein günstigeres Feld gibt, um das Prinzip der Natur-Auslese an lebenden Pflanzen zu demonstrieren, als die Hochalpenregion" (1877, p. 403). Die wenigen, über weite sterile Flächen verteilten Blütenpflanzen werden nur dann ihre Existenz sicherstellen können, wenn sie durch auffällige Blüten ihre Kreuzungsvermittler anzulocken vermögen. Daher zeichnen sich namentlich viele isoliert stehende Alpenkräuter durch Blütengrösse, Farbenintensität und Duft vor ihren Verwandten in d. Ebene aus.

Die Möglichkeit eines Selektionsprozesses hängt im wesentlichen von dem jeweiligen Stand von Angebot und Nachfrage ab. Übersteigt das Angebot an auszubeutenden Blütenpflanzen die Möglichkeit oder das Bedürfnis nach Ausbeutung seitens der Insekten, so tritt natürliche Zuchtwahl ein. Aufgrund seiner Beobachtungen in den Graubündner Alpen motiviert nun aber DODEL-PORT die Notwendigkeit der Zuchtwahl mit der, bei steigender Höhe deutlich hervortretenden, gleichzeitigen Abnahme von Blütenpflanzen und Kreuzungsvermittlern. Zweifellos wird jedoch durch diese Tatsache nichts an dem Stand von Angebot und Nachfrage geändert, wohl aber vermag die Überlegung, dass die Insekten des Hochgebirges wegen der ungünstigen Witterungsverhältnisse eine ungleich grössere Aufgabe in ungleich kürzerer Zeit zu bewältigen haben, wie in der Ebene, das infrage stehende Verhältnis häufig zu ungunsten der Nachfrage zu verschieben. In der ohnehin schon bedeutend kürzeren Vegetationsperiode der alpinen Region können unter ungünstigen Umständen lange Wochen vergehen, ehe Nebel und Regenwolken weichen, die das

Öffnen vieler Blüten und das Schwärmen der Insekten verhindern. Kühle Morgen und Abende, sowie windige Tage gehören ebenfalls nicht zu den Seltenheiten des Gebirges und beschränken die Tätigkeit der Insekten auf eine verhältnismässig kurze Zeit. Aus diesen Überlegungen heraus glaubt DODEL-PORT, dass in den Alpen viel mehr blühende Pflanzen keinen ausreichenden Insektenbesuch erhalten als im Flachlande. Das Absuchen der Felsböden nimmt viel Zeit inanspruch, infolgedessen werden die unscheinbaren oder schwach duftenden Blüten nicht beachtet und durch den Mangel an Fremdbestäubung dem Aussterben preisgegeben. So erklärt es sich, dass namentlich die an wüsten, felsigen Orten isoliert stehenden Alpenpflanzen, wie d. Steinbrecharten, *Anthericum*, *Linaria alpina* und *Lilium bulbiferum*, sich durch grossen "Luxus" in der Entfaltung der Blüten auszeichnen.

Eine Reihe von Angaben stehen jedoch mit den Beobachtungen DODEL-PORTs in Widerspruch. HERMANN MÜLLER beobachtete, dass die Insekten in der alpinen Region weit emsiger ihrer Tätigkeit nachgehen als im Tieflande und auf diese Weise die durch die Witterungsverhältnisse bedingte Zeiteinschränkung bis zu einem gewissen Grade wieder ausgleichen, sodass selbst ganz unscheinbar blühende Arten, wie *Chamaeorchis alpinus*, nur selten eine unbefruchtete Blüte aufwiesen. Statistisch ergaben die Beobachtungen MÜLLERs während 5 ganzer Sommer im Tieflande und 6 fünfwöchentlicher Alpenreisen sogar, dass in derselben Zeit die Blumenbesuche der Insekten in den Alpen zahlreicher waren als im Tieflande (cf. SCHROETER 1908, 708):

	Im Tieflande	In den Alpen
Zahl der Insekten	843	841
Zahl der Pflanzenarten	ca. 400	ca. 400
Zahl der Besuche	5231	5712

Andere Betrachtungen MÜLLERs scheinen indirekt für einen ausreichenden Insektenbesuch in den Alpen zu sprechen: die Untersuchung von 200 Arten ergab die überraschende Tatsache, dass weder die Zahl der von Insekten überreichlich besuchten Blumen, welche die Möglichkeit zur Selbstbefruchtung ganz verloren hatten, verhältnismässig kleiner, noch die Zahl der in der Regel auf Selbstbefruchtung angewiesenen Arten verhältnismässig grösser ist als in der Ebene (MÜLLER, 1877).

Mit Recht weist C. SCHROETER jedoch darauf hin, dass die Methode der blütenbiologischen Statistik MÜLLERs noch kein genügendes Mass von Zuverlässigkeit besitze und dass sich ihren Ergebnissen gegenüber umso eher eine grosse Zurückhaltung empfiehlt, als eine Bestätigung von anderer Seite bisher noch nicht vorliegt. Aus verschiedenen theoretischen Erwägungen heraus, u.a. auch der, dass das Zurücktreten gerade der blumentüchtigsten Insekten, der Bienen, mit steigender Meereshöhe nicht durch eine Zunahme der Falter und Hummeln ersetzt werden könne, glaubt SCHROETER vielmehr annehmen zu müssen, dass in den Alpen die relative Zahl der Kreuzung bewirkenden Blumenbesuche geringer ist als im Flachlande. LOEW beanstandet an den Ergebnissen der Beobachtungen MÜLLERs ferner das Fehlen der Angabe, ob eine Befruchtung tatsächlich eingetreten sei, nur die Zahl der erfolgreichen Insektenbesuche sei von Bedeutung.

Wenn die angeführten Einwände teilweise nur der Ausdruck einer subjektiven Überzeugung sind, hat LOEW gegenüber den indirekten Beweisgründen MÜLLERs zahlenmässig, aufgrund der Beobachtungen zahlreicher Forscher, nachgewiesen, dass in der alpinen Region die Pflanzen mit allogamer Blüteneinrichtung um 14,5 % abgenommen, die mit autogamer Einrichtung dagegen um 1,7 % zugenommen hatten. Damit ist freilich die Annahme, dass die Zahl der erfolgreichen Insektenbesuche im Hochgebirge geringer ist als im Flachland, noch nicht bewiesen, sondern erscheint nur wahrscheinlich. LOEW selbst führt die Ursache dieser Erscheinung auf die Einwirkung klimatischer Faktoren zurück, indem er vermutet, dass die stark verkürzte Vegetationszeit die Pflanzen zu möglichster Sicherung und Beschleunigung der Fruchtbildung zwingt (siehe SCHROETER 1908, p. 712). Die Frage nach dem Blumenbesuch der Insekten in der alpinen Region ist nach dem heutigen Stand der Wissenschaft noch nicht eindeutig gelöst, damit aber fehlt auch den Anschauungen

DODEL-PORTs die objektive Grundlage.

Immerhin besassen die Anschauungen, welche die Entstehung der intensiven Blütenfarben der Hochgebirgspflanzen im Sinne einer Naturauslese auf die Verminderung der Kreuzungsvermittler in der alpinen Region zurückführen, eine erhebliche Werbekraft, der selbst Forscher wie CARL NAEGELI, wenn auch dieser im Anfang seiner wissenschaftlichen Tätigkeit, erlagen. Als einer der ersten veröffentlichte sie NAEGELI im Jahre 1865, merkwürdigerweise in einer Schrift, in der er durch d. Entwicklung der Grundanschauungen seiner Vervollkommnungstheorie die Unzulänglichkeit der DARWINschen Lehren nachwies ("Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art"). Aus der Überzeugung heraus, dass die Blüten lediglich ihrem physiologischen Nutzen für die Erhaltung der Art durch die Anlockung der Kreuzungsvermittler ihr Dasein verdanken, äusserte er sich: "Es ist eine bekannte Tatsache, dass die Alpenblumen grössere und intensiver gefärbte Blüten besitzen als die Pflanzen der Ebene. Eine genügende Erklärung mangelte bis jetzt für diese Erscheinung. Ich finde sie darin, dass in der alpinen Region die Insektenwelt spärlicher vertreten ist, weswegen d. Anstrengungen sie anzulocken vermehrt werden mussten. Nur die mit den grössten und glänzendsten Blumen begabten Pflanzen gelangten dort zur Befruchtung und Samenbildung, während in der Ebene auch mittelgrosse Blüten an der Fortpflanzung und Kreuzung teilnehmen" (p. 24). In konsequenter Anwendung des DARWINschen Prinzips schliesst NAEGELI weiter, dass, für den Fall der Vernichtung der Insektenwelt, die Entfernung der bedingenden Ursache eine Rückkehr zur ursprünglichen Form veranlassen müsste. Die unscheinbaren Varietäten, "die jetzt bei der Anwesenheit der Insekten unvorteilhaft sind und deswegen zugrunde gehen, waren alsdann nützlich und sie würden die jetzigen Formen verdrängen ... Nach einer oder zwei Erdperioden gäbe es keine bunten Blüten und keine Honiggefässe mehr" (p. 25). Tatsächlich liegen auch in den Reiseberichten CHUNs Beobachtungen auf den Kerguelen-Inseln vor, welche die Folgerungen NAEGELIs zu bestätigen scheinen, indem dort eine auffallende Armut an grossen und intensiver gefärbten Blüten dem Vorherrschen laufender Insekten entspricht, für die eine auffällige Blumenkrone als Anlockungsmittel offenbar wertlos ist. CHUN glaubt diese beiden Tatsachen ursächlich verknüpfen zu können: "Infolge zahlreicher Stürme, welche dort herrschen, haben sich nur diejenigen Insekten erhalten können, welche eine laufende Lebensweise angenommen haben. Durch Nichtgebrauch verkümmerten die Flügel, und gleichzeitig werden wir gewahr, dass die Grösse der bunten Korolle der Phanerogamen abgenommen hat. Nun wird diese unsererseits als Flagge aufgefasst, als diejenige Ursache, durch welche die höheren Insekten von weitem herbeigelockt werden. Die Flügel, d.h. das Organ, welches das Tier an entlegenen Orte trägt, wird rudimentär und in gleicher Weise reduziert sich das anlockende Objekt, die Korolle" (in ANDREAE, 1903, p. 469-70). Offenbar aber ist diese Verknüpfung der Tatsachen hypothetisch und kann die Anschauung NAEGELIs nicht objektivieren. Die Untersuchungen CHUNs sind in diesem Fall zu wenig umfangreich, um eine klare Vorstellung darüber zu geben, ob die beobachtete Verkleinerung der Korolle nicht vielleicht unabhängig von den Veränderungen der Insektenwelt auf die Einwirkung klimatischer Faktoren, vor allem des Windes, zurückzuführen ist.

Abgesehen von den Einwänden, die bereits gegen ähnliche Anschauungen geltend gemacht wurden, erfuhr die Ansicht NAEGELIs eine Zurückweisung von BONNIER, der durch seine Kulturversuche in den Alpen nachgewiesen hat, dass die Selektionstheorie gegenüber den Veränderungen der in der alpinen Region gezogenen Ebenenpflanzen versagt, da diese Veränderungen sich schon im ersten Jahr zeigen, eine Auslese durch die Insekten also garnicht in Betracht kommen kann. "J'ai fait voir avec Mr. FLAHAULT qu'on peut beaucoup plus rationellement rapprocher ces modofications observées de la quantité de lumière inégale reçue par les plantes pendant la belle saison aux diverses altitudes et latitudes" (BONNIER 1879, p. 42).

NAEGELI selbst äusserte sich später in seinem Hauptwerk (1884) dahin, dass die Nützlichkeit der Blütenfarben und -düfte für die Sicherstellung der Fortpflanzung keinen Einfluss auf ihre Entstehung hatte, die er vielmehr mit der kurzen Lebensdauer der Blüte und der direkten Einwirkung des äusseren Lichtreizes in Verbindung brachte. In diesem Fall habe der Organismus lediglich auf einen

Reiz geantwortet, der Vorteil aber, der sich hieraus für die Befruchtung ergibt, sei nur sekundär, nichts weiter als ein "glücklicher Zufall". Aus dieser Einstellung heraus konnte das Selektionsprinzip auch für den Fall der Hochgebirgspflanzen für NAEGELI nicht mehr zur bedingenden Ursache werden, wie er es angenommen hatte.

Zu den Gegnern der von NAEGELI und DODEL-PORT vertretenen Hypothesen gehörte auch HERMANN MÜLLER, dessen 1881 in seinem Hauptwerk "Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben" niedergelegte Anschauungen über die Entstehung der blütenbiologischen Eigentümlichkeiten der Hochgebirgsflora umso eher eine eingehende Würdigung rechtfertigen, als die häufig als klassisch bezeichneten Untersuchungen dieses Forschers im höchsten Grade anregend auf die Entfaltung der blütenbiologischen Wissenschaft gewirkt haben.

Kurz nach der Veröffentlichung DODEL-PORTs erschien 1877 gleichfalls im "Kosmos" eine Erwiderung MÜLLERs, in der dieser kurz seine abweichenden Vermutungen über die Ursache der Farbenintensität der Alpenbulmen, im wesentlichen der Farbenliebhaberei der in der alpinen Region überwiegenden Falter, andeutet, die später in seinem Hauptwerk eine ausführliche Begründung und Bestätigung erfuhren. Bezeichnend für die Gründlichkeit und Originalität dieser Arbeiten war es, dass MÜLLER zunächst daran ging, falsche Vorstellungen zu beseitigen, die von seinen Vorgängern immer wieder übernommen worden waren und als erster den, wenn auch nicht erfolgreichen, Versuch machte, die Eigentümlichkeiten der Alpenblumen objektiv zu fixieren. Fast ausnahmslos hatte man bisher den Alpenblumen eine besondere, charakteristische Grösse zugeschrieben und diese "Tatsache" teilweise sogar zu begründen versucht. MÜLLER wies durch genaue Vergleiche nach, dass die Blüten wegen der geringen Grösse der vegetativen Teile der Pflanzen tatsächlich in den meisten Fällen nur grösser erscheinen, an sich aber nicht nur nicht grösser als die des Tieflandes sind, sondern sogar Arten aufweisen, deren Blüten zu den kleinsten ihrer Gattung, ja Familie gehören, wie bei *Ranunculus pygmaeus*, *Potentilla minima*, *Gnaphalium Hoppeanum* und *Gn. supinum*, *Gentiana prostrata*, *G. tenella* und *G. nana*, *Euphrasia minima* u.a. (1877). Die Feststellungen MÜLLERs wurden später durch KERNER und BONNIER bestätigt und dahin erweitert, dass in vielen Fällen die Blüten der Hochgebirgspflanzen sogar kleiner sind als die entsprechenden des Flachlandes (SCHROETER, 1908, p. 725). Man hatte also bisher Erklärungen für Tatsachen gesucht und gefunden, die garnicht vorhanden waren, ein Ergebnis, das uns zur Zurückhaltung sowohl gegenüber unsachlicher Verallgemeinerung als auch besonders einer erkenntniskritischen Wertung der Theorien veranlassen sollte.

Weiter versuchte MÜLLER durch Vergleiche mit RADDEs internationaler Farbenskala und durch Abzeichnen mit Farbstiften einen objektiven Nachweis für die grössere Farbenintensität der Hochgebirgsblüten zu liefern. Wenn diese Versuche auch zu keinem befriedigenden Ergebnis führten, so gewann der Forscher doch die Überzeugung, dass, absolut genommen, das tiefe, glänzende Dunkelblau der *Gentiana nivalis*, *G. bavarica* und *G. verna* von "keiner *Gentiana*-Art der Ebene, von keiner Blume des Tieflandes überhaupt erreicht wird" (1881, p. 563). Und weiter: "Ebenso findet sich für das Orange der *Crepis aurea*, des *Hieracium aurantiacum*, des *Senecio abrotanifolius* unter den Compositen des Tieflandes kein Seitenstück" (1881, p. 563). Besonders deutlich tritt die intensivere Färbung bei den Ubiquisten auf, deren Organisation ein gleichzeitiges Vorkommen im Flachlande und in höheren Regionen ermöglicht; hier beobachtete MÜLLER bei *Orchis latifolia* eine dunklere, bei *Anthyllis Vulneraria* eine erheblich intensivere, orangegelbe Färbung als bei den Individuen des Tieflandes u.s.w. Charakteristisch erwies sich bei vielen Arten der alpinen Region eine mehr oder weniger starke Rotfärbung, die bei fast allen Blütenfarben auftreten kann.

In der Erklärung des Entstehungsvorganges der beobachteten Eigentümlichkeiten war MÜLLER ein überzeugter Anhänger der Selektionstheorie, seine Gegensätzlichkeit zu der herrschenden Anschauung war also nicht prinzipieller Natur, sondern bezog sich lediglich auf die Ursachen des Vorganges. Wie weiter oben angeführt, konnte er die Insektenarmut der alpinen Region nicht als Ursache aner-

kennen, vielmehr glaubte er diese, neben der bereits von DODEL-PORT konstatierten Wirkung der "isolierten Vorpostenstellung" bei gewissen Hochgebirgsarten, für die Allgemeinheit der Alpenflora in dem "bedeutenden Übergewicht" der durch eine besondere Farbenliebhaberei ausgezeichneten Falter zu finden, das nach seiner Überzeugung im wesentlichen zu der Ausprägung der farbenprächtigeren, stark duftenden Abänderungen unter den Alpenblumen führen musste. Im Gegensatz zu vielen Anhängern der DARWINschen Lehre aber hat dieser Forscher seine kritische Stellung dieser Lehre gegenüber gewahrt und ist sich der Grenzen ihres Kompetenzbereiches stets bewusst geblieben. So bemerkt er ausdrücklich, dass "Naturauslese und Blumenauswahl der Kreuzungsvermittler selbstverständlich keine Abänderungen hervorrufen, sondern nur aus andern Ursachen hervorgegangene Abänderungen zur Alleinherrschaft bringen können" (1884, p. 488 Anm. 2). Merkwürdiger weise bewegt sich MÜLLER in der Charakterisierung dieser Ursachen in lamarckistischen Gedankengängen. In diesem Sinne erkennt er die Ursache des die scheinbare Blütengrösse der Alpenblumen bedingenden Zwergwuchses der vegetativen Pflanzenteile in der direkten Abhängigkeit von rein klimatischen Faktoren, ohne diese allerdings näher zu fixieren. Eine ausführlichere Berücksichtigung erfahren Duft- und Farbenintensität. Unter Bezugnahme auf die Versuche SCHÜBELERs und SIEMENs, von denen ersterer das Sonnenlicht verschiedener Breiten, letzterer Tageslicht und elektrisches Licht auf dieselbe Pflanzenart einwirken liess, hält MÜLLER es für kaum anzweifelbar, dass die durchschnittlich etwas intensivere Farbe und der stärkere Duft der Alpenblumen ebenfalls als Resultat klimatischer Faktoren aufzufassen seien. Wie SCHÜBELER als Resultat seiner 30 Jahre lang fortgesetzten Versuche (verg. SCHÜBELER, 1880) diese Eigenschaften, besonders auch das Vorherrschen rötlicher Farbentöne in Blüten und vegetativen Organen, auf die Einwirkung des ununterbrochenen Tageslichtes des skandinavischen Sommers zurückführte, so glaubte MÜLLER die Ursache der analogen Erscheinung in der Alpenflora als direkte Folge der gesteigerten Lichtintensität höherer Regionen auffassen zu müssen. Aber auch hier bleiben seine Anschauungen frei von jeder mechanischen Anwendung eines Prinzips. Die gewissenhafte Beobachtung d. Natur zeigt, dass durchaus nicht alle Arten und Gattungen gleichmässig auf klimatische Faktoren reagieren, dass viele Arten der Ebene sich auch unter den veränderten Verhältnissen der alpinen Region äusserlich wenig oder garnicht modifizieren. "Offenbar aber macht sich auch den klimatischen Einflüssen gegenüber die Individualität sowohl verschiedener Blumen derselben Art, als auch verschiedener Arten und Gattungen geltend" (MÜLLER 1884, p. 565).

Wenn MÜLLER mit diesen Anschauungen, die hier allerdings noch nicht den Wert einer auf induktivem Wege fixierten Tatsache haben, aber später durch die klassischen Versuche BONNIERs ihre Bestätigung fanden, seiner Zeit voraus war, glaubte er trotzdem an dem DARWINschen Selektionsprinzip festhalten zu müssen: "Sobald daher sich die Lebensbedingungen derart gestalten, dass eine Abänderung vor den übrigen in entschiedenem Vorteil ist, muss trotz der direkten Abhängigkeit der Blütenfarbe vom Klima Naturauslese in Wirksamkeit treten und die vorteilhaftere Farbe zur Ausprägung gelangen" (1884, p. 565).

Derartige Verhältnisse werden nach den Angaben MÜLLERs einmal in der isolierten "Vorpostenstellung" gewisser Hochgebirgspflanzen geschaffen. *Primula villosa* und *Pr. integrifolia*, *Empetrum nigrum*, *Azalea procumbens*, *Saxifraga oppositifolia* u.a., die vorwiegend oder häufig von Tagfaltern besucht werden, treten an isolierten hochalpinen Standorten in auffälligeren Variationen auf als durchschnittlich in tieferen Regionen, denn "von Hochalpenpflanzen, die inmitten ausgedehnter Schneefelder auf den ersten schneefrei gewordenen Inseln ihre Blüten entfalten, vermögen natürlich nur diejenigen aus grosser Entfernung Kreuzungsvermittler an sich zu locken und ihre Vorpostenstellung dauernd festzuhalten, welche einen hohen Grad von Auffälligkeit besitzen" (1884, p. 529). Unklar bleibt, warum sich MÜLLER nur auf Falter bezieht, denn zweifellos müssten die dargestellten Verhältnisse auch für andere Kreuzungsvermittler zutreffen.

Abgesehen davon, dass für die Besiedelung exponierter Standorte anderen Faktoren als dem Insektenbesuch eine weit grössere Bedeutung zukommt, lassen die Darstellungen MÜLLERs Wesentliches vermissen. Offenbar müssen für die Charakte-

risierung der durch die "Vorpostenstellung" bedingten Abweichungen der Blüten nicht Individuen der tieferen Regionen zum Vergleich herangezogen werden, sondern die der gleichen Höhenstufe. Denn nur für den Fall, dass für die gleiche Höhenstufe sich Verschiedenheiten ergeben, würde der exponierte Standort die besondere Bedeutung erhalten, die MÜLLER ihm zuschreibt. Nur dann dürfte auch die direkte Abhängigkeit der konstatierten Eigentümlichkeiten von klimatischen Faktoren zu ihrer Erklärung nicht ausreichen und die Anwendung anderer Prinzipien gerechtfertigt sein. Nach meinen persönlichen Eindrücken kann ich nach dem, was wir von den Sinnesorganen der Insekten wissen, auch die Bedeutung der Blüten für die Anlockung der Insekten, wenigstens für den von MÜLLER beschriebenen Fall der schneefreien Vegetationsinseln, nicht so hoch einschätzen. Auf meiner letzten Reise ins Glocknergebiet fand ich mitten im Pfandlschartengletscher in ca. 2600 m Höhe auf einer apereb Felsplatte einen kaum 2 cm hohen Rasen blau blühender Saxifragen (von Herrn Dr. K. MEYER-Breslau bestimmt als *S. oppositifolia x bi-flora*) als einzige Vegetation, die sich kaum von der Unterlage abhoben, sodass ich sie erst wenige Meter davon entfernt bemerkte. Ich halte es nicht für wahrscheinlich, dass diese Blüten, die wegen ihres tief geborgenen Honigs im wesentlichen von Faltern besucht werden, Insekten auf weitere Entfernungen, etwa vom Rande des Gletschers aus, anlocken können. Vielmehr glaube ich, dass die Insekten dieser Region, besonders bei dem zu Beginn der Aperzeit immerhin herrschenden Nahrungsmangel, ganz systematisch schneefreie Inseln absuchen, weil diese erfahrungsgemäss häufig eine mehr oder weniger reiche Blütenflora aufweisen. Damit aber hätten die Blumenkronen auch in dieser "Vorpostenstellung" die Anlockung nur auf die gewöhnliche Entfernung zu übernehmen und eine Benachteiligung weniger auffälliger Formen wäre wenigstens für diesen Fall umso weniger anzunehmen, als nach den letzten Forschungsergebnissen den Blumenkronen im wesentlichen nur die Bedeutung als Merkzeichen, nicht aber als Anlockungsobjekt, zukommt[1]). Anders mögen die Verhältnisse für die Pflanzen der Felsöden liegen.

Von allgemeinerer Bedeutung für die Ausprägung der Alpenblumen ist der zweite von MÜLLER angegebene Faktor, das "bedeutende Übergewicht" der durch eine besondere Farben- und Duft-Liebhaberei ausgezeichneten Falter. MÜLLER glaubte, dass die direkte Beeinflussung der Blütenmerkmale durch äussere Faktoren allein nicht ausreichen würde, die durchschnittlich intensivere Färbung und Geruch der Alpenblumen zu erklären, "wenn nicht die Blumenauswahl farbenliebender Kreuzungsvermittler jede auftretende Steigerung erhaltend mitwirkt" (1884, p. 566). Da nach dem KNIGHT-DARWINschen Gesetz von den an Fremdbestäubung angepassten Arten sich nur diejenigen dauernd erhalten können, die einen ausreichenden Insektenbesuch empfangen, mussten bei den Alpenblumen bei dem "bedeutsamen Übergewicht" der Falter im wesentlichen diejenigen Eigentümlichkeiten zur Ausprägung gelangen, welche der den Faltern von MÜLLER zugeschriebenen Farben- und Duft-Liebhaberei entsprachen, das sind in diesem Fall stark duftende, farbenprächtige blaue, rote oder violette Variationen. Auf diese Weise entstanden unter anderem das leuchtende Rot der alpinen Primeln, der *Saponaria ocymoides*, der *Silene acaulis* und der intensive Wohlgeruch der *Daphne striata*, *Nigritella* und *Gymnadenia*. Andererseits aber zeigen die wenig gefärbten Korollen von *Gypsophila repens* und *Tunica Saxifraga*, wie gering der direkte Einfluss der gesteigerten Lichtintensität ohne den züchtenden Einfluss der Falter bleibt. Besonders waren es die in Massen

1) Für die ersten Erkundungsflüge allerdings mag die Auffälligkeit der Blüten der Anlockung der Insekten dienen, doch glaube ich nicht, dass diese ihre Kenntnisse in so pflanzenarmen Bezirken, wie sie die offenen Formationen des Hochgebirges darstellen, erwerben. Wahrscheinlicher erscheint mir, wenigstens für die Hauptmenge der hier anzutreffenden Insekten, die Annahme, dass letztere nur zufällig hierher gelangten, indem sie etwa durch den Wind verschlagen wurden, und in der Regel die für den Nahrungserwerb notwendigen Assoziationen, die sich bei guter Ausbeute etc. auch auf weniger auffällige Blüten erstrecken können, schon mitbringen. Auch aus dieser Erwägung heraus ist die häufig beobachtete Erscheinung verständlich, dass solche Vegetationsinseln durchaus unauffällige Formen zeigen.

auftretenden *Argynnis-*, *Melithaea-*, *Polyommatus-* und *Vanessa*-Arten, denen MÜLLER eine wesentliche Bedeutung für die Ausprägung intensiv gefärbter Variationen zuschreibt und deren durch geschlechtliche Auslese gezüchtetes Putzkleid ihm neben ihrer entschiedenen Vorliebe für rote Farben Ausdruck eines hoch entwickelten Farbensinnes zu sein schien. So kam der Forscher schliesslich zu der Überzeugung, dass das "Übergewicht" der Falter nicht nur in der Intensität der Blütenfarben, sondern auch in der Zusammensetzung der Blütenflora des Hochgebirges zum Ausdruck kommen müsse: "Die gesamte Alpenflora erscheint uns ausserdem, wie ich glaube auch deshalb weit farbenprächtiger als die des Tieflandes, weil sie verhältnismässig weniger weisse und gelbe, dagegen mehr rote und blaue Blumen enthält" (1884, p. 563).

Die Grundlagen für seine Anschauungen hatte MÜLLER während 5 ganzer Sommer im Flachlande und 6 etwa 8-wöchentlicher Alpenreisen durch mühsame, stundenlange Beobachtungen des Besucherkreises einzelner Arten erarbeitet und in einer bisher noch nicht gehandhabten Weise zu übersichtlichen Tabellen zusammengestellt. Von den in seinem Hauptwerke 1884 veröffentlichten Angaben, mit denen der Forscher zum Schöpfer der blütenbiologischen Statistik wurde, führe ich die, für das Verständnis seiner Ausführungen wesentlichen im Auszuge an:

1. Veränderung des Besucherkreises.

Anteil an je 100 Blütenbesuchen	im Tiefland, %	in der alpinen Region, %
Coleopteren	15,3	6,8
Dipteren	30,0	43,6
Hymenopteren	43,6	18,3
Bombus, Psithyrus allein	2,0	3,7
Lepidopteren	9,3	30,7
Sonstige Insekten	1,6	0,6

2. Farbenliebhaberei der Falter.

a. Blüten mit offenem Honig.

Beobacht. Arten	Falter %	Bienen %	Fliegen %	Sonstige Ins%
2 gelbe	8,9	5,4	66,1	19,6
2 weisse	10,3	4,7	67,3	17,7
2 rosenrötliche	14,3	-	63,5	22,2
1 lebhaft rote	50,0	20,0	30,0	-

b. Blüten mit teilweise geborgenem Honig.

Beobacht. Arten	Falter %	Bienen %	Fliegen und Mücken %	Sonstige Insekten %
29 weisse	12,2	6,9	68,7	12,2
21 gelbe	25,2	13,5	47,8	13,45

c. Blüten mit vollständig geborgenem Honig.

Beobacht. Art.	Falter	Bienen	Mücken u. Fliegen	Sonst. Insekt.
3 gelb-weisse	12,8	51,3	15,4	20,5
23 gelbe	47,0	17,7	28,1	7,2
16 rote	51,4	31,2	9,2	8,2
7 blaue	64,9	22,4	10,7	1,9

d. Angaben ohne Berücksichtigung der Honigbergung.

Beobachtete Insektenordn.	gelbe, grüngelbe, weisse Blumen	rote, violette, blaue Blumen
206 wenig blumentüchtige Dipteren	85,8	14,2
142 blumentüchtige Dipteren	67,9	30,3
63 Wespen	81,2	18,8
52 kurzrüsselige Bienen	63,8	36,2
68 langrüsselige Bienen	36,6	63,3
220 Falter	43,8	56,1

Eine kritische Würdigung der Anschauungen MÜLLERs aufgrund seiner eigenen statistischen Angaben und den Untersuchungen anderer Forscher ergibt:

Zu I. Ein "bedeutendes Übergewicht" der Falter ist für die alpine Region nicht festzustellen, da diese lediglich das Maximum in der prozentualen Zunahme gegenüber den andern Insektenordnungen aufweisen. Der grösste Anteil an den Blumenbesuchen kommt in der alpinen Region mit 43,6% vielmehr den Dipteren zu. Wenn daher eine Änderung des Besucherkreises überhaupt in einem direkten, ursächlichen Zusammenhang mit den Blütenfarben der Alpenflora stehen sollte, so dürfte, nach der "Farbenliebhaberei" der Dipteren (Tab. IIa, b und d), nicht das von MÜLLER angenommene Vorherrschen dunkler (roter, blauer und violetter) Blumen, sondern eher ein Übergewicht heller (weisser und gelber) Blütenfarben zu erwarten sein. In der Tat beweisen die zahlenmässigen Untersuchungen FISCHs und SCHROETERs, dass MÜLLER in seiner Annahme geirrt hat. FISCH stellte u.a. für die Flora des Avers 37,4% dunkle Blüten fest, eine ähnliche Zählung SCHROETERs für die gesamte nivale Flora der Schweiz ergab 61,5% helle und 38,5% dunkle Blütenfarben (SCHROETER, 1908, p. 722).

Auch für die nivale Region, in der Müller nicht beobachtete, dürfte nach persönlicher Mitteilung des Privatdozenten Herrn Dr. HANDSCHIN von der zoologischen Anstalt Basel ein Übergewicht der Schmetterlinge den andern Insektenordnungen gegenüber nicht infrage kommen. Trotz der Bestätigung unserer Erwartungen aber bleibt die ursächliche Verknüpfung der Tatsachen nur sehr kritisch zu werten, zumal die Zusammensetzung des Besucherkreises im Hochgebirge sicher stark variiert und allgemein giltige, zahlenmässige Angaben sehr erschwert, wenn nicht unmöglich macht.

Zu II. MÜLLER macht bei der Annahme einer besonderen "Farbenliebhaberei" der Falter die stillschweigende Voraussetzung von der Existenz und der Betätigung eines Farbensinnes vonseiten der Insekten beim Aufsuchen der Blüten. Aus der einschlägigen, ausserordentlich reichen Literatur mögen jedoch einige wenige Beispiele zeigen, wie selbst experimentelle Untersuchungen über diesen Gegenstand bis in die jüngste Zeit hinein zu völlig entgegengesetzten Ergebnissen geführt haben.

BONNIER (1879): "On le voit, les fleurs, qui sont les plus colorées, les plus grandes, les plus odorantes ne sont pour cela ni les plus mellifères, ni les plus visitées" (p. 57). "C'est la matière sucrée qui les attire, indépendamment de

toutes les adaptations florales" (p. 57). - "On voit qu'il est impossible d'admettre que toutes les dispositions florales sont calculées pour attirer les insectes en leur fournissant le nectar, et pour faire opérer la fécondation croisée" (p. 76-77).

PLATEAU (i. Ref. v. DIELS 1898): "Die Insekten scheinen wenig sich darum zu kümmern, ob lebhaft gefärbte Blütenteile vorhanden sind oder nicht. Sie suchen Pollen oder Nectar. Den zu finden dürfte ihnen ihr Gesicht wohl nur in geringerem Masse helfen; auf sicherem Wege vielmehr leitet sie offenbar ein anderer Sinn und das kann nur der Geruch sein" (p. 86).

ANDREAE (1903) unterscheidet innerhalb jeder Insektenordnung biologisch niedere und höhere Formen. Erstere zeichnen sich aus "durch kurzen Flug, kurze Lebendauer im Endstadium, hohes Geruchsvermögen und geringes Sehvermögen. - Diese hingegen sind gekennzeichnet durch einen langen direkten Flug, eine relativ sehr lange Lebensdauer und durch einen scharfen Gesichtssinn" (p. 463). Höhere Insekten werden sich daher beim Besuch der Blüten vorwiegend durch die Farbe, niedere durch den Geruch leiten lassen.

In jüngster Zeit ist die Frage nach dem Farbensinn der Insekten durch die Untersuchungen des Ophthalmologen v. HESS und des Zoologen K.v. FRISCH aufs neue zur Erörterung gelangt. 1912 hatte HESS darauf hingewiesen, dass alle die Angaben, die bisher als Argument für einen Farbensinn der Insekten angeführt wurden, nicht beweiskräftig sind, da sie nur zeigen, dass die Tiere Farben als Helligkeitsunterschiede zu unterscheiden vermögen, wie das auch bei dem total farbenblinden Menschen der Fall ist.

v. FRISCH wies jedoch durch eine sinnreiche Assoziation des Futters einerseits mit bestimmten Pigmentpapieren, andererseits mit grauen Tönen der gleichen Helligkeitsstufe nicht nur, wenigstens für die Bienen, einen Farbensinn einwandfrei nach, sondern es gelang ihm auch, diese Insekten auf verschiedene Farben zu dressieren.

Durch Dressurversuche von Bienen auf Spektrallinien (KÜHN und POHL, 1921) wurden die gewonnenen Resultate bestätigt und erweitert (1924), sodass ein Farben-Unterscheidungsvermögen bei den Bienen für orange-rot, gelb, grün, blaugrün, blau, violett und ultraviolett und purpurrot von grauen Tönen der gleichen Helligkeitsstufen als einwandfrei erwiesen werden kann. Weiter zeigten diese Versuche, dass Zinnober-rot nicht von schwarz unterschieden wird und dass zwischen gelb und grün einerseits, blau und violett andererseits regelmässig Verwechselungen vorkamen. Das gleiche Verhalten hat KNOLL (1921, 1922) auch für Fliegen und Schmetterlinge nachgewiesen.

Was die Wahrnehmung der Blüten durch die Bienen anbelangt, so ergaben die Versuche, dass Farben auf viel grössere Entfernungen wirken als Düfte, deren Wahrnehmbarkeitsgrenze ziemlich genau mit der eines normalen menschlichen Geruchsorgans übereinstimmt.

Wenn nach diesen Resultaten auch an der Existenz eines Farbensinnes bei den Insekten nicht zu zweifeln ist, hat sich doch eine "Farbenliebhaberei" einzelner Ordnungen im Sinne MÜLLERs nicht ergeben. In den statistischen Angaben MÜLLERs selbst kommt die Bevorzugung roter und blauer Farben durch Falter wenig überzeugend zum Ausdruck; zu einem erheblichen Prozentsatz, 43,8% nach Tabelle II d, werden diese auch auf hellen Blüten angetroffen und auf Blüten mit vollständig geborgenem Honig wird die gelbe Farbe von Schmetterlingen sogar weit häufiger aufgesucht als von den andern Insekten-Ordnungen (Tab. II c). Viel ausgesprochener ist die Bevorzugung dunkler Farben unter den langrüsseligen Bienen, von denen namentlich die Hummeln, deren Häufigkeit wie bei den Faltern mit steigender Höhe zunimmt (Tab. I), vielleicht einen integrierenden Einfluss auf die Ausprägung dunkler Blumen im Sinne MÜLLERs haben mögen. Die Annahme einer "Farbenliebhaberei" erscheint mir jedoch besonders gewagt unter dem Eindruck der Dressurversuche, durch die die Existenz eines einem Farbengedächtnis analogen Assoziationsvermögens für verschiedene Farben bei den Insekten sicher gestellt wurde. Schon die Untersuchungen BONNIERs (1879) hatten die Unabhängigkeit der Insektenbesuche von den Qualitäten der Blüten gezeigt. "Dans les mêmes conditi-

ons, les fleurs les plus colorées ne sont pas les plus visitées par les insectes" (1879, p. 49). Diese Tatsache und die Versuche v. FRISCHs lassen die Annahme gerechtfertigt erscheinen, dass Farbe und Geruch namentlich für die höheren Insekten im allgemeinen nicht den Charakter eines Lockmittels, sondern lediglich den eines Merkzeichens haben, das ihnen unnötige Arbeit erspart und damit die Ausbeute erleichtert. In der Tat lässt die Bevorzugung dunkler Blütenfarben durch Falter in vielen Fällen sich auch in diesem Sinne deuten. Nach den Angaben MÜLLERs sind nämlich 54,7% (82 von 150 Arten) aller von ihm untersuchten Hochgebirgsarten mit vollständiger Honigbergung in ihren Blüten blau, rot oder violett gefärbt, in derjenigen Blumenkategorie also, in der die "Farbenliebhaberei" der Falter am deutlichsten zum Ausdruck kommt, ist bei mehr als der Hälfte der Arten die dunkle Blütenfarbe mit einer tiefen Bergung des Nektars assoziiert. Infolge dessen dürfte die "Farbenliebhaberei" der Falter in all' diesen Fällen darin ihre Erklärung finden, dass einmal schon die tiefe Bergung des Nektars, wegen der damit verbundenen physischen Unmöglichkeit der Ausbeutung, allein genügen würde, um kürzerrüsselige Kreuzungsvermittler vom Besuch der Blüten fern zu halten, andererseits deshalb die Falter die Erfahrung gemacht haben mochten, dass solche Blüten weniger häufig ausgeplündert waren. In diesem Sinne dürfte auch der häufige Besuch gelber Blüten durch Falter, welcher der von MÜLLER angenommenen "Farbenliebhaberei" nicht entspricht, seine Deutung finden (Tabelle II c). Weniger offensichtlich liegen die Verhältnisse bei den gelb-weissen Blüten dieser Kategorie, in deren Besucherkreis die Bienen vorherrschen. Hier müssten Vergleiche der Rüssellängen mit der Tiefe der Honigbergung bei den untersuchten Arten im Zusammenhang mit der Blütenfarbe die notwendigen Tatsachen zur Klärung liefern.

Wie die MÜLLERschen Anschauungen über die Auswirkung der "Farbenliebhaberei" der Falter in ihren Konsequenzen tatsächlich zu falschen Ergebnissen über die Zusammensetzung der Hochgebirgsflora geführt haben, wurde in einem früheren Abschnitt bereits ausgeführt; wichtiger für die Ausprägung eigentlich alpiner Merkmale scheint mir jedoch die Bedeutung, die MÜLLER den Faltern für die Steigerung der Farbenintensität zuschreibt, indem deren Blumenauswahl "jede auftretende Steigerung erhaltend mitwirkt" (1884, p. 566).

Wenn auch nach den Versuchsergebnissen KNOLLs (1922) an *Macroglossa stellatarum* die Bevorzugung der intensiveren Farbentöne auch durch andere Tagfalter, für die MÜLLER jedenfalls keinen exakten Beweis erbracht hat, mit einiger Wahrscheinlichkeit anzunehmen ist, so dürfte doch die wesentliche Ursache der Farbenintensität der Alpenpflanzen zum Unterschied gegen die des Tieflandes nicht in der Zusammensetzung des Besucherkreises, sondern, wie die Versuche BONNIERs gezeigt haben, in der Existenz und der Entstehung entsprechender klimatisch bedingter Varietäten liegen. Auch die Annahme einer besonderen, für die Züchtung stark duftender Arten anzunehmenden "Duftliebhaberei" der Falter wird durch die Beobachtungen und Versuche KNOLLs am Taubenschwanz (1922) infrage gestellt, da sich nirgends ein Anhaltspunkt dafür bot, dass Duftstoffe irgendwie nennenswert an dem Zustandekommen des Blütenbesuchs dieses Schmetterlings beteiligt wären. Entschieden aber reichen die bis jetzt vorliegenden Tatsachen nicht zu einer Verallgemeinerung dieser Ergebnisse auch nur für diese Insektenordnung aus.

Zusammenfassung und weitere Ergebnisse.

In den vorangegangenen Darstellungen wurde den individuellen Eigentümlichkeiten der einzelnen Forscher in der Gestaltung des Problems nach Möglichkeit Rechnung getragen, die wesentlichen Ergebnisse mögen daher zur weiteren Untersuchung unter Berücksichtigung allgemeinerer, prinzipieller Gesichtspunkte noch einmal zusammengefasst werden:

1. Die Ergebnisse wurden ausschliesslich mit Hilfsmitteln der vergleichenden Morphologie auf deduktivem Wege gefunden. KERNER vergleicht die unterscheidenden Merkmale vikariierender Arten der verschiedenen Regionen, NAEGELI und DODEL-PORT begnügen sich mit allgemeineren Vergleichen der blütenbiologischen Eigentümlichkeiten der verschiedenen Floren inbezug auf ihre Kreuzungsvermittler und MÜLLER

sucht schliesslich diese Methode mit Hilfe der von ihm erfundenen blütenbiologischen Statistik exakter zu gestalten.

2. Eine unterschiedliche Wertung der eigentlichen Hochgebirgsarten gegenüber den region-vagen Ubiquisten kommt allein in der Methode KERNERs zum Ausdruck, doch weist auch bei MÜLLER eine Kennzeichnung in der Liste der von ihm untersuchten Arten (1884) darauf hin, dass diesem Forscher die CHRISTsche Unterscheidung ebenfalls bekannt war.

3. Die Untersuchungen erstrecken sich fast ausschliesslich auf die morphologischen Eigenschaften der Blüten und der vegetativen Teile der Pflanzen, unberücksichtigt bleiben anatomische und physiologische Merkmale der Hochgebirgsarten.

4. Den Zwergwuchs und das Anschmiegen alpiner Arten an den Boden beschreibt KERNER als Züchtungsprodukt der klimatischen Faktoren: Kürze der Vegetationsperiode, Schneedruck, Lawinengefahr etc., welche die aus unbekannten Ursachen entstandenen zweckmässigen Variationen durch Auslese zur Alleinherrschaft brachten. Im Gegensatz dazu führt MÜLLER den Zwerwuchs auf direkte Bewirkung durch klimatische Faktoren zurück, ohne seine Ansicht allerdings eingehender zu motivieren. Vermutlich handelt es sich hier um einen Analogieschluss aufgrund der SCHÜBELERschen Versuche über die Entstehung der Eigentümlichkeiten der Blüten hoher Breitengrade.

5. Farben- und Duftintensität der Hochgebirgsblumen werden von KERNER, DODEL-PORT und NAEGELI mit der Abnahme der Insekten in Beziehung gebracht. Wegen der durch die Insektenarmut und die ungünstigen Witterungsverhältnisse bedingten Verminderung der Nachfrage werden nur die auffälligen Blüten vermöge ihrer Anlockungskraft befruchtet, unscheinbare oder schwach duftende Varietäten müssen daher nach dem KNIGHT-DARWINschen Gesetz allmählig aussterben. Die Untersuchung ergab jedoch, dass die Frage nach einem unzureichenden Blumenbesuch für die alpinen Arten noch nicht einwandfrei gelöst ist. Weitere Zweifel ergeben sich für die Bedeutung der Blüte als Anlockungseinrichtung für die Insekten (BONNIER, v. FRISCH). Für den Sonderfall der "Vorpostenstellung" mag die verstärkte Ausprägung der alpinen Blütencharaktere allerdings durch die von MÜLLER und DODEL-PORT angenommene Bedeutung der Blütenfarben und -Düfte bedingt sein, doch dürfte auch hier die allgemeine Giltigkeit der Annahme beschränkt sein (Vegetationsinseln in Schneeflächen).

Für die Allgemeinheit der Alpenblumen sucht MÜLLER die intensivere Ausbildung der Blütenfarben und -Düfte von dem Besuch der in der alpinen Region zu einem "Übergewicht" gelangten Falter abhängig zu machen, indem diese vermöge ihrer besonderen "Farbenliebhaberei" als Selektionsfaktor wirken sollten. Auch diese Erklärung dürfte sich nicht halten lassen, da weder für das vorausgesetzte Übergewicht der Falter noch für die Existenz einer Farbenliebhaberei im ideellen Sinne ein vollgiltiger Beweis erbracht wurde, ausserdem aber die Anschauung MÜLLERs zu einer falschen Konsequenz über die Farbenzusammensetzung der Alpenflora führt.

6. Die Annahme einer besonderen Blütengrösse für die Hochgebirgsflora erwies sich durch die Untersuchungen MÜLLERs und BONNIERs als irrig. In der Regel erscheint die Blüte nur relativ grösser im Verhältnis zu den geringen Dimensionen der vegetativen Teile der Pflanze.

7. Voraussetzung aller selektionistischer Theorien ist die Existenz von Variationen in ausreichender Menge, die von vornherein einen gewissen Ausbildungsgrad (Selektionswert) haben und dabei erblich übertragbar sein müssen. Diese Tatsachen wurden von den angeführten Forschern sogut wie gar nicht berücksichtigt.

Anpassungsmerkmale, als welche wir die Eigentümlichkeiten der Hochgebirgspflanzen charakterisiert haben, können offenbar nur im ausgebildeten Zustande dem Individuum einen Selektionswert gegenüber weniger gut angepassten verleihen. Die Annahme einer kontinuierlichen Variabilität der Organismen dürfte demnach kaum eine ausreichende Erklärung für die Entstehung der Anpassungsmerkmale, etwa Zwergwuchs oder Farbenintensität, durch Auslese bieten. Auch ist für diesen Fall nicht einzusehen, warum die Übergangsformen der eigentlichen Hochgebirgsarten, die bei der allmähligen Änderung des Klimas in senkrechter Richtung existieren müssten, vollkommen fehlen. Dieses Argument trifft jedoch nicht, wie GRISEBACH (1884) annimmt, den Darwinismus als solchen, sondern lediglich die Natur des Auslesemate-

rials, denn offenbar brauchten diese Zwischenglieder nie existiert zu haben, wenn die Veränderungen gegenüber der Ausgangsform von vornherein einen höheren Ausbildungsgrad hatten. De VRIES hat derartige diskontimuierliche Variationen - Sprungvariationen - für einige seiner Mutationen beschrieben (1906).

8. Die Sicherung der Verbreitung einer Abänderung bedingt bei der Ungunst der klimatischen Verhältnisse der alpinen Region eine gewisse Häufigkeit derselben. Genauere Untersuchungen über die Zahl der Variationen im Zusammenhang mit den Aussichten für die Ausprägung neuer Arten liegen jedoch nicht vor. Doch berichtet KERNER als Ergebnis seiner Kulturversuche, dass die in höheren Regionen gezogenen Ebenenpflanzen anscheinend eine verhältnismässig grosse Neigung zeigten, individuelle Abänderungen zu bilden (1869). Ähnlich bringt NEGER (1913) die auffällig grosse Variabilität vieler Hochgebirgsarten, wie *Alchemilla*, *Euphrasia*, *Gentiana* etc. in Zusammenhang mit der "Vielgestaltigkeit der Lebensbedingungen alpiner Standorte, die nicht auf ein Ziel hinarbeiten" (Anmerk. p. 8).

9. Die Erblichkeit der Variationen ist in den Untersuchungen der zitierten Forscher in der Regel eine stillschweigende Voraussetzung. Wie wenig sich MÜLLER z.B. der Bedeutung dieser Eigenschaft für den Erfolg eines Selektionsprozesses bewusst gewesen ist, geht aus der Wertung des Auslesematerials für die Züchtung besonderer Blütenfarben hervor, in dem man echte Hochgebirgsarten unterschiedslos neben Ubiquisten findet, bei denen von einer erblichen Fixierung der alpinen Modifikationen nicht die Rede sein kann. Von den 422 von MÜLLER beobachteten "Alpenblumen" sind nur 210 alpine Arten im Sinne CHRISTs.

10. Charakteristisch für die Selektionstheorie ist die Annahme einer richtungslosen Variabilität aus inneren, also unbekannten Ursachen (KERNER). Von dieser Norm weichen die Anschauungen MÜLLERs ab, der unter Bezugnahme auf die Ergebnisse der Untersuchungen SCHÜBELERs die Verkümmerung der vegetativen Organe und die durchschnittlich etwas intensivere Blütenfarbe alpiner Arten dem direkten Einfluss der klimatischen Faktoren zuschreibt. Die Möglichkeit eines Selektionsprozesses ergibt sich in diesem Falle durch eine individuell verschiedene Reaktionsweise der Organismen, die auch weniger "nützliche" Abänderungen hervorbringt.

Neuere Untersuchungen lassen die Existenz richtungsloser Variationen, d.h. solcher Abänderungen, die in ihrem Auftreten an keinerlei Gesetzmässigkeiten gebunden sind, wenig wahrscheinlich erscheinen. Zweifellos sind die Organismen historische Wesen, die "eine ihren Lebensgewohnheiten entsprechend gewordene spezifische Konstitution" besitzen und "im Sinne des Gesamtbauplanes des Organismus einseitig differenziert" sind (WEIDENREICH, 1921). Damit aber dürfte auch die Variabilität ihrer Form und ihrem Umfang nach mehr oder weniger einseitig festgelegt sein, und stellt so einen historisch fixierten Zwangsablauf dar. Die Farbenvariationen einer Art z.B. erfolgen nicht willkürlich, sondern innerhalb einer eigentümlichen Skala: blau ändert meist nach rot u.s.w. (HILDEBRAND in MÜLLER 1882-83).

Wenn diese Zusammenfassung im einzelnen gezeigt hat, wie wenig die vorliegenden Darstellungen einer dem heutigen Stand der Wissenschaft entsprechenden kritischen Wertung standhalten, setzen weitere Erwägungen sich in allgemeinerer Form mit dem Wesen der Selektionstheorie überhaupt auseinander.

Die Anschauungen vom "Überleben des Passendsten" setzen eine Überproduktion von Organismen voraus, nach der mehr Individuen erzeugt werden müssen, als überhaupt existieren können. Dass sich die Bestände der einzelnen Arten trotzdem im wesentlichen auf der gleichen Höhe halten, wird darauf zurückgeführt, dass von den gegenüber den Ausgangsformen variierten Nachkommen eines Individuums nach dem mechanistischen Prinzip der Naturauslese nur die den örtlichen Verhältnissen am besten angepassten erhalten werden. Damit wird für das Zustandekommen des Selektionsprozesses die Entstehung auch nicht angepasster Formen vorausgesetzt, deren Abänderungen ausserdem einen derartigen Ausbildungsgrad erreicht haben müssen, dass sie gegenüber der "nützlichen" Form Selektionswert besitzen. Die Notwendigkeit dieser Voraussetzung wird jedoch infrage gestellt, zum mindesten aber deren allgemeine Giltigkeit stark eingeschränkt, wenn man inbetracht zieht, von

wie vielen Zufällen die Entwickelung eines Samens, namentlich auch in der alpinen Region, abhängig ist, wie selten die Samen im Verhältnis zu der prozentualen Menge ihre Bestimmung erfüllen können. Die Überproduktion an Fortpflanzungskörpern bedingt daher durchaus nicht mit Notwendigkeit die gleiche Überproduktion an entwickelten bzw. in der Entwickelung begriffenen Organismen, deren Einschränkung d. Möglichkeit eines Selektionsprozesses durch Annahme auch weniger gut angepasster Formen rechtfertigen würde. Aus diesem Grunde erklärte NAEGELI (1884) die Annahme eines Selektionsprozesses für die Entstehung neuer Arten für überflüssig, eine Konsequenz, die an Wahrscheinlichkeit gewinnt, als bisher "kein Fall sicher gestellt werden konnte, in welchem Darwinismus im Naturzustande zutreffen würde" (WETTSTEIN, 1901, p. 36).

Das Versagen der darwinistischen Anschauungen gegenüber der Entstehungsursache der Variationen wurde bereits von HERMANN MÜLLER klar erkannt. Bezeichnend in dieser Beziehung sind die Ergebnisse der BONNIERschen Kulturversuche in den Alpen, die selektionistisch nicht erklärt werden können (WEIDENREICH, 1921). Allerdings dürfte dieses Argument erst dann in vollem Umfang anzuerkennen sein, wenn ein exakter Nachweis für die Vererbung alpiner Modifikationen erbracht wäre. Es liegt jedoch in dem Versagen gegenüber dem Variationsproblem kein Grund vor, dem Darwinismus von vorn herein jede Bedeutung für die Bildung neuer Arten abzusprechen. Zwar würden auch ohne "natürliche Zuchtwahl" neue Arten entstehen, die aber wahrscheinlich durch eine mehr oder weniger kontinuierliche Reihe von Zwischengliedern untereinander verbunden und daher unter Umständen schwer abzugrenzen wären. Darin besteht ja die systematische Unterscheidungsmöglichkeit von Arten und Varietäten, dass sich bei diesen die Übergangsglieder nachweisen lassen, die jenen fehlen. Offenbar wirkt hier der Selektionsprozess durch Ausmerzung der Zwischenformen sippenbildend (NAEGELI, 1884). Selbst in dieser Bedeutung aber kommt dem darwinistischen Prinzip keine unbeschränkte Giltigkeit zu. Abgesehen von der Voraussetzung eines Selektionswertes für die Selektion "nützlicher" Abänderungen, erörtert BAUR (1914) die Möglichkeit, dass unter Umständen bei den durch Neukombination vorhandener Erbeinheiten entstandenen Variationen auch der schärfste Selektionsprozess wirkungslos bleiben kann, wenn nämlich einer der Eltern heterozygotisch war. Wesentlicher scheinen mir jedoch die Argumente zu sein, die bereits im Zusammenhang mit der Frage der Entstehung nichtangepasster Formen gegen den Darwinismus erörtert wurden. Für die Ausprägung eines bestimmten, einheitlichen Charakters der Vegetation aber dürfte die Bedeutung des Selektionsprinzips durch die Ausmerzung der nichtangepassten, erblich fixierten Formen ausser Zweifel stehen; dies gilt namentlich für die erstmalige Besiedelung von Neuland, aber auch für den Ausgleich jeder durch sekundäre Veränderungen der Lebensverhältnisse bedingten Spannung zwischen Anpassungstyp und Umweltsfaktoren. In welchem Umfange gerade für das Hochgebirge derartige sekundäre Veränderungen immer wieder eine Neubesiedelung grösserer oder kleinerer Gebiete notwendig zur Folge haben müssen, veranschaulicht eine Schilderung VOGLERs (i. SCHROETER 1908, p. 731) "Bestehende (Standorte) verschwinden, neue entstehen täglich. Grundlawinen reissen die Verwitterungskrume und Rasendecke auf grosse Strecken weg und lagern den Schutt an andern Stellen wieder ab; Wildbäche fressen die Abhänge viel plötzlicher und rascher an als die Flüsse der Ebene und bilden weiter unten grosse, kahle Schuttkegel; Murgänge überdecken oft grosse Gebiete mit fruchtbarem Schlamm; grössere und kleinere Bergstürze, vom rollenden Stein der Schlagrinne bis zum Bergsturz von Tausenden von Kubikmetern schaffen an ihren Ursprungsorten und an ihren Ablagerungsstätten neue kahle Stellen; die Gletscher weichen zeitweise zurück und lassen ein ödes Schuttfeld hinter sich". Beim Vordringen der Vegetation in diese Gebiete wird der Selektion neben andern Faktoren eine erhebliche Bedeutung zufallen.

LAMARCKISTISCHE ANSCHAUUNGEN.

Wie die Ausführungen des letzten Abschnittes zeigen, haben auch überzeugte Anhänger der selektionistischen Theorien die Bedeutung der Lebensverhältnisse für

die morphologische Gestaltung der Organismen zum mindesten erkannt, wenn auch nicht in vollem Umfang gewürdigt.

KERNER v. MARILAUN beschreibt als Ergebnis seiner Kulturversuche auf dem Blaser den Zwergwuchs der angepassten Ebenenpflanzen sowie die Farben-Intensität der Blüten als direkte Folgen des intensiven Lichtreizes der alpinen Region (1905, II) wobei in dem individuell verschiedenen Verhalten der einzelnen Arten die "spezifische Konstitution des Protoplasmas" zum Ausdruck kommt, welche die Anpassungsfähigkeit in bestimmten Grenzen einschliesst, die ohne eine dauernde Schädigung des Organismus nicht überschritten werden können. Schon früher (1869) hatte KERNER erkannt, dass gewisse Arten, "welche gleichzeitig über zwei oder drei Florengebiete verbreitet, auch in dem Bereich der alpinen Flora vorkommen", also Ubiquisten, unter dem direkten Einfluss des Alpenklimas die gleichen Eigentümlichkeiten wie die der erblich fixierten, echten Hochgebirgsarten entwickeln. Da jedoch in beiden Fällen die beobachteten Abänderungen sich nicht als erblich erwiesen, lehnte KERNER die direkte Bewirkung als Artbildungsprinzip ab.

HERMANN MÜLLER schreibt den Zwergwuchs der alpinen Gewächse "rein klimatischen Einflüssen" zu, ohne diese allerdings genauer zu präzisieren. Die durchschnittlich etwas intensivere Blütenfarbe und der stärkere Duft werden unter Bezugnahme auf die Versuche SCHÜBELERs auf die "in der dünneren Alpenluft intensiveren Einwirkungen der Lichtstrahlen" zurückgeführt (1881). Auch MÜLLER erkennt in der individuell verschiedenen Anpassungsfähigkeit der einzelnen Arten den Ausdruck ihrer spezifischen Konstitution. Mit der Erblichkeit dieser Abänderungen, deren Bedeutung wenigstens theoretisch anerkannt wurde, findet sich MÜLLER in durchaus unzulänglicher Weise ab, eine Tatsache, die allein schon in der unterschiedslosen Wertung der von ihm zitierten Arten inbezug auf die Konstanz ihrer Merkmale zum Ausdruck kommt.

Auch CARL NAEGELI hatte sich in den Jahren 1864-76 in dem Studium der alpinen Hieracien mit dem Artbildungs-Problem eingehend auseinandergesetzt (1884). Während dieser Zeit brachte er ca. 4450 Nummern teils in lebenden Stöcken, teils in Samen nach dem botanischen Garten von München, wo er sie in mehreren Generationen beobachtete. Dabei zeigte sich, dass die kleinen, einköpfigen Alpenhieracien gross stark verzweigt und reichblütig wurden, also Ebenen-Habitus annahmen. Die Veränderungen traten schon im ersten Kulturjahr und zwar in ihrer ganzen Stärke auf und bewegten sich innerhalb der "ontogenetischen Elastizitätsgrenzen", die bei den einzelnen Formen die Grösse der Veränderung ähnlich wie bei KERNER und MÜLLER bestimmten. Das gleiche Verhalten zeigten auch die phänologischen Eigentümlichkeiten der Alpenformen. Hochgebirgsvarietäten, die an ihren natürlichen Standorten fast einen Monat später blühen, gelangten im Kulturbeet am gleichen Tage zur Blüte wie die Hieracien der Umgebung von München. Dagegen erwiesen sich die systematischen Einheiten, durch die sich zwei am gleichen Standort wachsende Formen unterschieden, auch in der Kultur als völlig konstant. Wie die Beobachtungen an *Hieracium Hoppeanum*, das wahrscheinlich schon länger als seit der Eiszeit alpinen Lebensverhältnissen unterworfen ist, ergaben, vermochte selbst eine lange Dauer der Einwirkung die erbliche Fixierung der alpinen Anpassungsmerkmale nicht zu erreichen. NAEGELI schloss daher, dass "erbliche, sowohl morphologische als physiologische Eigenschaften durch ein noch so langes Verweilen unter besonderen klimatischen und Ernährungs-Einflüssen nicht geändert werden. Die Akkomodation an die äusseren Umstände dauert nur so lange als diese vorhanden sind. Werden die äusseren Umstände andere, so verändert sich auch die Akkomodation, und von einer Gewohnheit, welche die Dauer einer Erdperiode hatte, bleibt nichts zurück" (1884, p. 245). Das wesentliche Moment für die Bildung neuer Merkmale kann nach den Anschauungen NAEGELIs nicht ausserhalb des Organismus liegen, sondern besteht in der ihm innewohnenden Tendenz zur Vervollkommnung, d.h. zur Entwickelung immer differenzierterer Formen, ohne die eine Entwickelungsbewegung nicht von der Stelle käme. Die Notwendigkeit der Annahme innerer, d.h. unbekannter Ursachen für die Entwicklungsbewegung erscheint jedoch problematisch, wenn man inbetracht zieht, dass auch eine fortschreitende Anpassung in der Ausnützung der örtlichen Verhältnisse "entsprechend der Vervielfältigung der Lebensbedingungen eine Differen-

zierung der Organe bewirkt" (WETTSTEIN, 1903, p. 90).

Wenn NAEGELI die erbliche Fixierung alpiner Anpassungsmerkmale bestreitet, so widerlegen ihn die Ergebnisse seiner eigenen Versuche, dann tatsächlich behielten einige der von ihm kultivierten Formen, wie *Hieracium glanduliferum*, *H. piliferum*, *H. albidium*, *H. alpicola* u.a. auch in der Ebene ihren Zwergwuchs und sonstigen Eigentümlichkeiten bei, kränkelten aber und gingen bald zugrunde. NAEGELI glaubte daher dies Verhalten als "abnormal" charakterisieren zu müssen und brachte die alpinen Abänderungen dieser Formen mit deren "kränkelndem Befinden" in Zusammenhang; offenbar aber tritt hier ein ganz gesetzmässiges Verhalten zutage, indem das Kränkeln dieser Formen eine Folgeerscheinung ihrer Unfähigkeit, sich den veränderten Verhältnissen anzupassen, ist, da ihre Merkmale erblich fixiert sind. Also nicht das Kränkeln ist die Ursache des abweichenden Verhaltens, sondern gerade die erbliche Fixierung der alpinen Eigentümlichkeiten veranlasst das kümmerliche Vegetieren dieser Formen in der Ebene.

Bemerkenswert als Vorgänger der BONNIERschen Versuche sind ferner die Untersuchungen von K. LEIST (1889) über den Einfluss des Höhenklimas auf die anatomische und morphologische Ausbildung der Laubblätter, bei denen die direkte Beeinflussung durch äussere Faktoren experimentell nachgewiesen wurde. Da LEIST selbst jedoch nicht in der alpinen Region beobachtet hatte, musste die Verallgemeinerung der von ihm beobachteten, nur für einen kleinen Teil der Hochgebirgsarten mittlerer Lagen zutreffenden Verhältnisse notwendig zu einem unrichtigen Ergebnis führen, nur so lässt es sich erklären, dass LEIST eine relativ grosse Blattoberfläche und ein reduziertes Assimilationssystem als spezifisch alpine Merkmale und das Verhalten der Arten über 2000 m Höhe als "Ausnahme von der Regel" charakterisieren konnte.

Die geradezu als klassisch zu bezeichnenden Untersuchungen über den Einfluss des Alpenklimas auf den pflanzlichen Organismus stammen von dem Direktor des pflanzenbiologischen Laboratoriums in Fontainebleau, GASTON BONNIER. Die Originalität und Exaktheit seiner Methode sowie der Umfang dieser Versuche rechtfertigen die häufige Zitierung ihrer Ergebnisse, die bis heute ihre volle Geltung behalten haben. BONNIER unterhielt in den Jahren 1884–94 eine Anzahl kleiner Versuchsgärten in den Westalpen (Chamounix 1060 m, Montanvers 1900 m, Aiguille de la Tour 2300 m), den Pyrenäen (Cadéac 740 m, Col d'Aspin 1500 m, Col de la Palonne 2400 m und Pic du Midi 2600 m) und in der Ebene bei Paris, Fontainebleau und Pierrefonds, in denen er die Teile gleicher Pflanzenstöcke kultivierte oder in einzelnen Fällen die Samen der gleichen Individuen zur Entwickelung brachte. Gelegentlich wurden auch besonders markierte, freie Örtlichkeiten zur Kultur benützt. Die Zweckmässigkeit der Verwendung gleicher Hälften eines Wurzelstockes war durch den Vorteil einer grösseren Exaktheit der Beobachtungs-Ergebnisse gegeben, die durch die Ausschaltung individueller Verschiedenheiten in der Reaktion auf die Aussenfaktoren erreicht werden konnte. Um auch den Einfluss der in regionaler Beziehung divergierenden Faktoren nach Möglichkeit gleich zu gestalten, wurden in der Regel Individuen mittlerer Höhenlagen zur Kultur gewählt, von denen je eine Hälfte nach einer oberen und unteren Station gebracht wurden, in einigen Fällen entstammte das Ausgangsmaterial auch der Ebene. Störende Einflüsse des Substrates wurden dadurch ausgeschaltet, dass man den gleichen Boden zur Kultur benützte, der von der oberen Station heruntergeschafft wurde. Ebenso wurde die Wahl der Örtlichkeiten unter Berücksichtigung gleicher Beleuchtungs-, Windschutz- und sonstiger Verhältnisse vorgenommen. Von 203 zur Kultur ausgewählten Arten gingen zunächst 80 in höheren Regionen zugrunde, da sie nicht imstande waren, sich den veränderten Verhältnissen anzupassen und infolge des extremen Temperaturwechsels der alpinen Region, Kälte oder Schnee oder der Kürze der Vegetationsperiode eingingen. Auch von den 123 übrig bleibenden wurden nur diejenigen 100 Arten zur Beobachtung herangezogen, die sich auch in höheren Regionen völlig normal entwickelten, da alpine Merkmale auch als Kümmererscheinungen auftreten können und damit zu unrichtigen Ergebnissen führen können. Auf Grund dieser Erfahrung verwendete BONNIER in seinen Kulturen ausschliesslich solche Arten, die von vornherein einen sehr weiten vertikalen Verbreitungsbezirk haben, wie

Helianthemum vulgare, *Ononis Natrix*, *Bupleurum falcatum*, *Scabiosa columbaria*, *Taraxacum dens-Leonis*, *Chenopodium Bonus-Henricus* u.s.w., und in den inbetracht kommenden Höhenlagen an und für sich schon wild gedeihen.

Die Ergebnisse der Untersuchungen sind z.T. in übersichtlichen Tabellen zusammengestellt und lassen erkennen, dass die Veränderungen durch den Einfluss des alpinen Klimas bei den einzelnen Arten sehr verschieden stark auftreten, während z.B. *Lotus corniculatus* oder *Brunella vulgaris* erheblichere Umwandlungen aufwiesen, änderten sich *Thymus serpyllum* und *Chenopodium Bonus-Henricus* fast garnicht im Alpenklima. Das individuelle Verhalten der Pflanzen äusserte sich ferner in der zu der Umwandlung erforderlichen Zeit, indem gewisse Arten die mögliche Abänderung schon im ersten Kulturjahr in voller Stärke zeigten, andere aber viele Jahre dazu brauchten. Bei der Mehrzahl der Arten aber ging der Formwechsel doch so rasch vor sich, dass diese in weniger als 10 Jahren fast die Gesamtheit der alpinen Charaktere ihrer Artgenossen, die in der betreffenden Höhenstufe natürlich vorkamen, erworben hatten. Neben diesen Kulturversuchen suchte BONNIER auch durch eine künstliche Reproduktion alpiner Merkmale im Experiment, das die Isolierung der einzelnen in der Natur stets in ihrer Gesamtheit wirkenden Faktoren gestattet, Klarheit über die Ursachen der Anpassungs-Erscheinungen zu erlangen. Die positiven Resultate seiner Versuche sowie die Übereinstimmung der kultivierten Abänderungen mit denen der erblich fixierten Hochgebirgsarten brachten BONNIER zu der Überzeugung, dass letztere den gleichen Ursachen ihre Entstehung verdanken wie die seiner Kulturpflanzen: "Les résultats que l'on pourrait acqérir ainsi par l'étude des changements produits chez de nombreuses espèces végétales soumises à l'influence du climat alpin s'étendraient ensuite facilement à toutes les plantes de la région alpine" (1895, p. 395).

Es liegt nicht in der Aufgabe dieser Arbeit, die häufig diskutierte Zweckmässigkeit der alpinen Abänderungen zu erörtern, von den umfangreichen morphologischen, anatomischen und physiologischen Beobachtungen BONNIERs (cf. SCHROETER 1908) sollen vielmehr in Hinblick auf den Entstehungs-Vorgang nur diejenigen Tatsachen eine kritische Würdigung erfahren, deren Entstehungsursache von BONNIER näher untersucht wurde und die damit einen tieferen Einblick in die Denk- und Arbeitsweise dieses Forschers gestatten.

1. Morphologische Abänderungen.

Zwergwuchs.

Die Mehrzahl der kultivierten Arten, u.a. *Silene inflata*, *Bupleurum falcatum*, *Taracacum Dens-leonis*, zeigen in ihren "Hochgebirgsformen"[1]) einen gedrungenen Wuchs, der durch eine geringere Internodienlänge und das Anschmiegen der Blätter und Triebe an den Boden hervorgerufen werden kann. Über das Zustandekommen dieser Anpassungserscheinungen berichtet BONNIER von seinen Beobachtungen an den alpinen Stationen Aiguille de la Tour und Pierre-Pontue (1895 a), dass die den tieferen Lagen entstammenden Hälften der Kulturpflanzen anfänglich ihren normalen Wuchs annähernd beibehielten und infolge dessen bald über die benachbarten Alpenpflanzen hinausragten. Nach einem der häufigen Nachtfröste aber starben die in einer bestimmten Höhe über dem Boden befindlichen Teile der Pflanze ab und dann begann diese, die unteren Partien korrelativ stärker auszubilden. Was das Anschmiegen der Triebe anbetrifft, so konnte gleichfalls festgestellt werden, dass diejenigen Triebe, die infolge des Gewichtes sommerlicher Schneelsaten längere Zeit zu Boden gedrückt wurden, sich auch nach dem Verschwinden des Schnees nicht mehr zu ihrer alten Höhe aufrichteten. Diese beiden Faktoren hielt BONNIER anfänglich zur Erklärung des Zwergwuchses für vollkommen ausreichend, später (1898) gelang ihm jedoch der experimentelle Nachweis einer weiteren Entstehungs-

1) d.h. die in den oberen Stationen kultivierten Hälften zum Unterschied gegen die in geringen Höhen oder der Ebene gezogenen Hälften, der "Ebenenform".

ursache, des streckungshemmenden Einflusses der starken nächtlichen Abkühlung in höheren Regionen. Zu diesem Zwecke brachte er keimende Samen von *Trifolium repens*, *Teucrium Scorodonia* u. a., von Pflanzen, die von vornherein eine sehr weite vertikale Ausbreitung besitzen, aber in der Umgegend von Fontainebleau gewachsen waren, während der Zeit von 7 Uhr abends bis 6 Uhr morgens in einen eisgekühlten Kasten, dessen Atmosphäre eine Durchschnittstemperatur von 7 Grad C. und eine mittlere Feuchtigkeit von 90 aufwies. Am Tage wurden die Kulturen den normalen Bedingungen von Fontainebleau, mittlere Temperatur 20° und mittlere Feuchtigkeit 83, ausgesetzt. Als Ergebnis zeigten die kultivierten Exemplare im Verhältnis zu den in der Ebene gewachsenen bedeutend kürzere Internodien.

Nach SCHROETER (1908) wirkt in dem gleichen Sinne auch die Intensität des Sonnenlichtes in der alpinen Region. Für die streckungshemmende Wirkung des Lichtes dürften vor allem die kurzwelligen Strahlen, also blau und violett, inbetracht kommem (JOST in STRASBURGER, 1919), in der Tat ist auch das Alpenlicht reicher an den stärker brechbaren Lichtarten, die auf dem Wege zu der entfernteren Ebene zu einem Teil von der darüber lagernden Dunstschicht absorbiert werden.

Dass tiefe Temperaturen nicht nur auf das Längenwachstum der Triebe einwirken, sondern auch einen Einfluss auf die Wachstums-Richtung ausüben, hat VÖCHTING (1899) durch die Beobachtungen des Wachstums gewisser Frühlingspflanzen und experimentelle Untersuchungen an *Mimulus Tilingii Reg.* nachgewiesen. VÖCHTING stellte namentlich bei Frühlingspflanzen, soweit sie noch im Wachstum standen, nach kalten Nächten ein deutliches Abwärtskrümmen der Sprosse fest, das er auf ein erhöhtes Wachstum der dem Boden abgewandten Seite der Sprosse zurückführt. Experimentelle Untersuchungen mit tiefen Temperaturen aber führten ihn zu der Überzeugung, dass diesem Faktor auch eine direkte Reizwirkung zukommt, indem die Sprosse bei niedriger Temperatur einfach "diageotropisch" sind, d.h. von vornherein senkrecht zur Schwerkraft wachsen. Aufgrund dieser Beobachtungen glaubt VÖCHTING annehmen zu dürfen, dass "das Kriechen mancher Alpenpflanzen teilweise oder gänzlich auf dem Einfluss niedriger Temperatur beruht" (p. 50).

Wie die Versuche NAEGELIs (1884) zeigen, kann Zwergwuchs, wenn die Anlage dafür vorhanden ist, bei Mangel an Nährsalzen oder Wasser als Kümmer-Erscheinung auftreten, denn verpflanzte NAEGELI die in der Ebene grossen und reich verzweigten Alpen-Hieracien auf einen mageren Kiesboden, so entwickelten sich auch hier die für die alpine Region charakteristischen, gedrungenen Hochgebirgsformen.

Im Gegensatz zu den vegetativen Teilen der Pflanzen zeigte sich die Blütengrösse als verhältnismässig konstant, ja bei einzelnen Arten konnte BONNIER sogar e. Zunehmen der Grösse mit der Höhe beobachten. BONNIER (1890) begnügt sich mit der Feststellung dieser auffallenden Tatsache, obgleich es von vornherein nicht einzusehen ist, warum sich die Veränderungen, die dieser Forscher an den Sprossen feststellte, nicht auch auf die Blüten beziehen sollten. Aus diesen Erwägungen heraus glaubte daher COCKERELL in dem Sachverhalt ein Argument gegen d. Annahme einer direkten Bewirkung zu finden (1890-91), offenbar aber braucht dieses nicht unter allen Umständen gegen das Prinzip als solches zu sprechen, wenn man ihn als Hinweis auf die häufig zu beobachtende Tatsache begreift, dass die Beziehungen zwischen Ursache und Wirkung keineswegs immer einfache, unmittelbare sind Möglicherweise handelt es sich hier um eine Reizwirkung, bei der das Licht lediglich Auslösungs-Faktor eines konstitutionell fixierten biologischen Mechanismus ist, dessen Konstruktion nicht ohne weiteres zu übersehen ist.

Starke Entwickelung des Wurzelsystems.

Bei der Mehrzahl der Arten tritt gleichzeitig mit der Reduktion der oberirdischen Teile eine stärkere Entwickelung des Wurzelsystems auf, sodass die Vermutung korrelativer Beziehungen zwischen diesen beiden Abänderungen naheliegt BONNIER selbst hat die Beziehungen im einzelnen nicht genauer untersucht, SCHROETER (1908) vermutet, dass die relative Wärme des Bodens alpiner Regionen die Entstehung des Merkmals begünstigt.

Intensität der Blütenfarbe.

Die intensiven Blütenfarben vieler Hochgebirgsformen, wie *Lotus corniculatus*, *Echium vulgare* u.a., glaubte BONNIER aufgrund seiner Beobachtungen in Skandinavien anfänglich auf die Menge des ungleichmässigen Lichtes ("lumière inégale") zurückführen zu können (1879). Später beschrieb er diese Erscheinung als Folge des Reizes der gesteigerten Lichtintensität überhaupt (1895 b). Im einzelnen wurde dabei festgestellt, dass, falls die Färbung der Blütenblätter an besondere Farbstoffträger gebunden ist, die Reizwirkung des Lichtes entweder in einer Vermehrung der Chromoplasten oder in der Anhäufung grösserer Farbstoff-Mengen in denselben besteht; wird die Blütenfarbe durch den gefärbten Zellsaft bedingt, so erfolgt auch hier eine Vermehrung des Farbstoffes. Bemerkenswert ist ferner die Tatsache, dass, während gewisse Merkmale wie der Wuchs oder die Stärke der Behaarung sich im gleichen Sinne bis zur Grenze der Phanerogamen-Vegetation ändern, die Farbenintensität für gewisse Arten ein Höhen-Optimum besitzt, das dem Variationsmaximum dieses Merkmals entspricht und dessen Überschreitung eine rückläufige Entwicklung zur Folge hat (1890). So ergab der mit d. Chromometer gemessene Intensitätsgrad bezogen auf das in der jeweils tiefsten Station kultivierte Exemplar einer Art für *Ranunculus acris* in 2300 m = +2, in 2400 m = +1, für *Caltha palustris* in 1520 m = +2, in 2030 m = +1, für *Lotus corniculatus* in 1600 m = +3, in 1900 m = +2 etc. Die verschiedenen Merkmale eines Individuums können also entsprechend der spezifischen Konstitution ihrer Anlage auf den gleichen Reiz in dem Richtungssinn ihrer Abänderungen unabhängig von einander variieren.

2. Anatomische Abänderungen.

Verstärkte Ausbildung des Assimilationssystems.

Die für die Hochgebirgsformen charakteristischen anatomischen Abänderungen bestehen vor allem in einer Verstärkung des spezifischen Assimilationsgewebes, d. Palissadenparenchyms, die häufig auf Kosten des Mesoderms erfolgt. Beispielsweise wiesen die Blätter einer in 2400 m Höhe am Pic du Midi kultivierten Hälfte von *Lotus corniculatus* im Gegensatz zu der in der Umgebung von Paris gewachsenen Ausgangsform kaum noch die Andeutung eines Mesoderms auf und zeigten einen fast isolateralen Bau aus Palissadenzellen. Die Verstärkung das Assimilationssystems kann auf die Vermehrung der Schichtenzahl, eine Verlängerung der einzelnen Zellen, die meist mit einer Vermehrung der Chlorophyllkörner verbunden ist, und auf eine intensivere Färbung der einzelnen Chlrophyllkörner zurückgehen und äussert sich morphologisch in einer dunkleren Färbung der Blätter oder, wie bei *Lotus corniculatus*, *Bupleurum falcatum*, *Echium vulgare* u. a., in einer im Verhältnis zur Blatt-Oberfläche relativen oder auch absoluten Verdickung des Blattquerschnittes, wie sie NORDHAUSEN (1912) als Eigentümlichkeit der "Sonnenblatt-Struktur" für gewisse Blätter unserer Bäume und Sträucher nachgewiesen hat. Bemerkenswert ist auch für die Laubblatt-Färbung gewisser Arten die Existenz von Höhen-Optima (BONNIER 1890). Die Vermehrung der Spaltöffnungen namentlich an der Blattoberseite vieler Hochgebirgspflanzen erscheint im Sinne eines rascheren Gasaustausches bei einer verstärkten Ausbildung des Assimilationsgewebes als durchaus zweckmässig, über d. Ursache dieser Erscheinung ist jedoch nicht bekannt.

Auf anderem Wege gelangte A. WAGNER (1892) durch Vergleiche von ausgesprochenen, am natürlichen Standort gesammelten Hochgebirgsarten mit solchen tieferer Regionen oder der Ebene zu dem gleichen Resultat wie BONNIER, dass die Blätter d. Hochgebirgsarten "Sonnenblatt-Struktur" besitzen, d.h. Anpassungen an eine gesteigerte Assimilationstätigkeit zeigen. Die unterschiedslose Wertung von Ursache und Zweckmässigkeit dieser Erscheinung als "Gründe" bei WAGNER gab SCHROETER (1908) Veranlassung, darauf hinzuweisen, dass allein das Licht als Reiz für eine Abänderung der anatomischen Struktur des Blattes inbetracht käme, die beiden anderen "Gründe", die Abnahme des absoluten Kohlensäure-Gehaltes der Luft und die Kürze der Vegetationszeit dagegen nur eine "zufällige Zweckmässigkeit" besässen und eine

Hauptrolle als Selektionsfaktor spielen dürften. Dass WAGNER sich tatsächlich aber dieses Unterschiedes bewusst gewesen ist, entnehme ich seinen eignen Ausführungen: "Für die Art und Weise, wie eine Pflanze unter gegebenen Verhältnissen ihr Assimilationsgewebe ausbildet, sind also in erster Linie 3 Faktoren massgebend: Hereditäre Disposition, Plastizität und die Beleuchtungsverhältnisse" (1892, p. 520).

Um die Entstehungsursachen dieser Abänderungen genauer zu erforschen unterwarf BONNIER eine Anzahl seiner Kulturpflanzen, *Lotus corniculatus*, *Leucanthemum vulgare*, *Bupleurum falcatum*, *Ranunculus acris* und *Brunella vulgaris*, in der Versuchsstation Cadéac (740 m) nach einander künstlich den einzelnen in betracht kommenden Faktoren des Alpenklimas: Intensive Beleuchtung, trockene Luft und tiefe Nachttemperatur (1895 b).

Der Einfluss der Lichtintensität wurde dadurch ermittelt, dass BONNIER von jeder Art je ein Exemplar in der Sonne und unter dauernder künstlicher Beschattung zog. Den gleichen Bedingungen unterwarf er gleiche Hälften echter Hochgebirgsarten wie *Silene acaulis*, *Oxyria digyna*, *Saxifraga geranioides* und *Erinus alpinus*, die in 1550 m ausgegraben waren. Die Untersuchung der neu entwickelten Blätter ergab für die im Sonnenlicht gezogenen Exemplare alle die als Anpassungsmerkmale charakterisierten anatomischen Abänderungen. Damit finden auch die Vermutungen NORDHAUSENs (1903) über das Licht als Ursache der Sonneblatt-Struktur vieler Alpenpflanzen ihre Bestätigung. Dieselben Ergebnisse erhielt BONNIER auch bei der Verwendung von elektrischem Licht wechselnder Intensität (1895 c). Über die Bedeutung des Lichtes äussert sich WAGNER (1892, p. 519), dass dieses wahrscheinlich nicht direkt die Palissadenform als solche hervorrufe, sondern nur "den Impuls zu einer vollkommenen Entwicklung des Assimilationsgewebes überhaupt" gebe.

Um die Bedeutung der Luft-Trockenheit für die Entwicklung der infrage stehenden Merkmale festzustellen, kultivierte BONNIER gleiche Hälften der Pflanzen unter je einer Glasglocke mit wasserdampfgesättigter und mit einer durch Chlorcalcium getrockneter Atmosphäre unter sonst gleichen Bedingungen. Die Untersuchung ergab auch hier bei den in trockener Luft kultivierten Exemplaren eine stärkere Ausbildung des Assimilationsgewebes und eine Vermehrung der Spaltöffnungen, der Ausbildungsgrad dieser Abänderungen war jedoch bedeutend geringer als unter der Einwirkung des Lichtes.

Der Einfluss der tiefen Nacht-Temperaturen wurde von BONNIER lediglich durch Vergleich der in verschiedenen Höhen kultivierten Teile eines Pflanzenstockes in einer verstärkten Ausbildung der Schutzgewebe namentlich an den überwinternden Teilen ermittelt (1895 b).

Dass BONNIER die Bedeutung der hereditären Disposition eines Organismus für Ausprägung eines Merkmals durchaus erkannte, geht aus seinen Äusserungen über d. abweichende Verhalten gewisser Alpenpflanzen den äusseren Faktoren gegenüber hervor (1895 b). Tatsachen aber, wie die von BONNIER bei *Thalictrum alpinum* und anderen echten Hochgebirgsarten höherer Regionen festgestellte Reduktion des Palissadenparenchyms, also eine bei der Abnahme des Kohlensäure-Gehaltes der Luft durchaus "unzweckmässige" Abänderung, sollten doch zur Zurückhaltung gegenüber der oft leichtsinnig gehandhabten Anschauung von der Zweckmässigkeit eines Organismus, die häufig nur einer oberflächlichen Naturbetrachtung entspringt, erziehen.

3. Physiologische Abänderungen.

Die anatomischen Veränderungen in der Struktur der Laubblätter liessen von vornherein eine erhöhte Transpiration und Assimilationstätigkeit bei den Pflanzen der oberen Stationen erwarten, deren Nachweis auf experimentellem Wege erbracht wurde (1895 b). Zu diesem Zwecke richtete BONNIER in Cadéac und Chamounix kleine Laboratorien ein, wohin die in verschiedenen Höhen (2300 m und 1050 m) kultivierten Teile eines Pflanzenstockes zur Untersuchung gebracht wurden. Dabei wurden die Pflanzen auf den beiden Stationen gleichzeitig ausgegraben und verblieben auch die gleiche Zeit (ca. 2 Stunden), in feuchte Erde eingebettet, in den Blechbüchsen, in denen sie heruntertransportiert wurden. Als Untersuchungsmaterial wurden *Ranunculus acris*, *Alchemilla vulgaris*, *Rubus idaeus*, *Bupleurum falcatum*,

Calluna vulgaris, *Leucanthemum vulgare*, *Achillea millefolium*, *Veronica officinal.* *Brunella vulgaris*, *Betonica officinalis*, *Teucrium Scorodonia*, *Fraxinus excelsior* und *Fagus silvatica* verwendet, von denen die beiden letzten jedoch nicht den Kulturen entstammten.

Assimilation und Atmung.

Die beiden in verschiedenen Höhen kultivierten Hälften jeder Art wurden in 2 gleichgrosse Apparate gebracht, in denen sich gleiche Luftquanten mit einem Kohlendioxyd-Gehalt von ca. 5% befanden. Ebenso waren für beide Apparate die Licht-, Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse für die ganze Dauer der Untersuchung die gleichen. Nach der gleichen Zeit wurde in beiden Apparaten die Zusammensetzung der Luft geprüft, wobei sich herausstellte, dass die der grösseren Höhe entstammenden Hälften derselben Art einen auf die gleiche Blattfläche bezogenen grösseren CO_2-Verbrauch aufwiesen. Die Prüfung des Sauerstoffgehaltes ergab ebenfalls einen stärkeren Verbrauch der Hochgebirgsformen, sodass also bei diesen nicht nur die Assimilationstätigkeit sondern auch die Atmung im Licht eine grössere Intensität zeigte, im Dunkeln dagegen erwies sich die Atmung als gleich gross oder geringer als bei den Formen tieferer Stationen.

Transpiration.

Die Grösse der Wasserabgabe wurde in der Mehrzahl der Untersuchungen mit Hilfe einer Wage ermittelt. In einzelnen Fällen wurde auch nach der Methode von BOUSSINGAULT die Feuchtgkeitszunahme eines bestimmten Luftvolumens festgestellt. Beide Methoden ergaben auch für die Hochgebirgsformen unter sonst gleichen Bedingungen eine stärkere Transpiration; wie bei der Atmung erwiesen sich auch für die Dunkelheit die Differenzen gegenüber den Ebenenformen als weniger erheblich.

Die Ursache dieser Erscheinungen führt BONNIER auf die anatomischen Veränderungen in der Blatt-Struktur der Hochgebirgsformen zurück und schreibt damit den Umweltsfaktoren nur einen durch die Veränderung der Organe bedingten, indirekten Einfluss auf die physiologischen Funktionen zu. Es wäre jedoch wünschenswert, festzustellen, ob äussre Faktoren nicht auch direkt die Energie dieser Lebenserscheinungen beeinflussen können.

Im allgemeinen dürfte es nicht immer einfach sein, den rein formalistischen Einfluss eines Faktors von seiner Reizwirkung zu trennen. Eine weitere Komplikation der ursächlichen Beziehungen ist durch die Möglichkeit korrelativer Veränderungen gegeben, namentlich dann, wenn diese zufällig einen zweckmässigen Charakter tragen. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang der Versuch T. D. A. COCKERELLs (1890-91), die Blütenfarben Colorados in korrelative Beziehungen zu der Reduktion und der Entwicklungsgeschwindigkeit der oberirdischen Organe zu bringen. Unter der Annahme, dass die pflanzlichen Farbstoffe entsprechend ihrer chemischen Zusammensetzung die Reihenfolge grün, gelb, rot, karmin und blau einhalten, schliesst COCKERELL: "Katabolism, strong metabolism produces the higher colours - the crimsons, the blues Moisture, slow-development, great growth, with an expansion of the parts - these are favourable to the yellows, and, in a less degree to the reds; of course the green, the primitive chlorophyll especially" (p. 207). Offenbar aber hat diese Anschauung nur ein sehr beschränktes Anwendungsgebiet und versagt gegenüber den hellblütigen unter den kleinen Hochgebirgsarten, ausserdem dürfte die Nachprüfung dieser Vermutung auf erhebliche Schwierigkeiten stossen.

Dass für die Ausprägung eines einheitlichen Vegetationscharkters neben dem direkten Einfluss der äusseren Bedingungen noch andere Faktoren inbetracht kommen, wurde auch von BONNIER gelegentlich einer vergleichenden, floristischen Untersuchung der Alpen und Pyrenäen (1892) erkannt, die für die alpinen Regionen beider Gebirge die Existenz vikariierender, erblich fixierter Varietätenpaare, wie *Vicia silvatica* und *V. pyrenaica*, *Gentiana bavarica* und *G. pyrenaica* u.s.w. ergab. Da wechselseitige, 10 Jahre hindurch fortgesetzte Einbürgerungsversuche keinen nennenswerten Erfolg hatten, glaubte BONNIER in der Verteilung der Varietäten auf die

beiden Gebirge das Ergebnis eines Selektionsprozesses sehen zu dürfen, dem die korrespondierenden Formen bei dem gemeinsamen Aufstieg in die von den Schneemassen der Eiszeit befreiten Gebirge infolge der klimatischen Differenzen oder aus anderen unbekannten Gründen unterworfen waren.

Die BONNIERschen Versuche haben infolge ihrer Vielseitigkeit und Exaktheit erheblich zur Verbreitung lamarckistischer Anschauungen über die Entstehung der Organismen beigetragen. Mit ihren Ergebnissen hat die Frage nach dem Einfluss des Alpenklimas auf die Pflanzengestalt eine objektive, nahezu erschöpfende Lösung gefunden, und es scheint fast, als ob damit auch das Problem der Entstehung der echten Hochgebirgspflanzen aus dem Mittelpunkt des Interesses gerückt ist. Immerhin finden sich auch später in den Veröffentlichungen einzelner Forscher gelegentliche Äusserungen, so bei WETTSTEIN, VIERHAPPER, GOEBEL u.a. - v. WETTSTEIN vertritt seine lamarckistischen Anschauungen über die Entstehung der Alpenpflanzen in einer Form, die allerdings mehr den Ausdruck einer persönlichen Überzeugung als einer wissenschaftlichen Erkenntnis darstellt: "Wer je mit achtsamem Blick in unsern Hochgebirgen aus der Talregion emporgestiegen ist, der wird bemerkt haben, wie überall in einer gewissen Höhe die *Anthyllis Vulneraria* allmählig übergeht in *A. alpestris*, wie aus *Myosotis silvatica M. alpestris*, aus *Juniperus communis J. nana*, aus *Trifolium pratense T. nivale*, aus *Campanula rotundifolia C. Scheuchzeri*, aus *Melampyrum silvaticum M. laricetorum*, aus *Solidago Virga-Aurea S. alpestris* wird u.s.w. - Die einzig ungezwungene Erklärung der Erscheinung ist die, dass beim Vordringen aus einem Gebiet in das andere die Änderung der Beschaffenheit dieser Gebiete direkt eine entsprechende Umprägung der Pflanzenform eintrat"[1] (1900, p. 179). Dieser Ansicht über die Entstehung erblicher alpiner Varietäten dürfte auch für die Entstehung der eigentlichen Hochgebirgsarten eine gewisse Bedeutung zukommen, wenn man die Varietäten im Sinne HAECKELs (1898) als "beginnende Arten" auffasst, zumal auch BONNIER unter den Hochgebirgsformen seiner Kulturpflanzen Abänderungen erzielte, die den echten alpinen Varietäten in hohem Masse ähnelten, wie *Anthyllis Vulneraria A. Dillenii Schult., Solidago Virga-aurea S. alpestris, Juniperus communis J. alpina Clus.* u.a. (1895 b). Allein bei genauerer Prüfung ergeben sich auch bei dieser Vermutung neue Schwierigkeiten, denn darin bestehen ja gerade die Eigentümlichkeiten der Hochgebirgs-"Arten", dass diese nicht sich nur dann durch Anpassungsmerkmale von den Arten der Ebene und ihren alpinen Varietäten, sondern auch durch gewisse spezifische Charaktere unterscheiden, die nach den bisherigen Erfahrungen auch der Beeinflussung durch das Alpenklima entzogen sind.

Die Ergebnisse der alpinen Kulturversuche lassen an der Anpassungsfähigkeit der Ebenenpflanzen kaum noch Zweifel aufkommen, doch können die Tatsachen der direkten Bewirkung erst dann wesentliche Bedeutung für die Entstehung der Hochgebirgsarten erlangen, wenn die erbliche Übertragung der unter dem Einfluss äusserer Faktoren entstandenen Abänderungen erwiesen ist. Wie weit entfernt wir aber tatsächlich von einem exakten Nachweis dieser Voraussetzung sind, beweisen die sich z T. widersprechenden Äusserungen der verschiedenen Forscher. KERNER (1869), NAEGELI (1884) und de VRIES (1906) verneinen aufgrund eigener oder fremder Versuchsergebnisse die Erblichkeit alpiner Modofikationen, selbst Einwirkungen von säkularer Dauer waren ohne Einflüss auf die Fixierung der Abänderungen geblieben. Doch kann schon hier kein Zweifel darüber bestehen, dass es sich in diesem Fall nicht um die Regel handeln könne, schon früher wurde mehrfach darauf hingewiesen, dass in dem abweichenden Verhalten gewisser Arten lediglich deren spezifische Konstitution zum Ausdruck käme. Andererseits musste NAEGELI selbst zugeben, dass gewisse Alpenpflanzen auch in der Ebene ihren Zwerwuchs beibehielten, allerdings zu kränkeln begannen und schliesslich zugrunde gingen (1884). Ob es sich im Einzelfall um eine erblich fixierte Modifikation oder um eine von vornherein erbliche Mutation handelt, dürfte schwer festzustellen sein, jedenfalls berechtigt die gegebene Tatsache nicht ohne weiteres zum Ausschluss einer der beiden Möglichkeiten. Im allge-

1) Nicht berücksichtigt ist hierbei, ob es sich nicht um Mischungen von Populationen handelt.

meinen werden äussere Einflüsse nur ontogenetisch beantwortet, die Möglichkeit einer phylogenetischen, also erblichen, Beantwortung ist nach dem gegenwärtigen Stand der Forschung entschieden nicht zu bejahen, aber ganz gewiss auch nicht zu verneinen. Sie ist zur Zeit zweifelhaft und würde, falls sie erwiesen wäre, den ganzen Prozess unendlich klären.

Nach den Beobachtungen NAEGELIs (1884, p. 103 Anm.) treten die möglichen Abänderungen schon im ersten Kulturjahr in ihrer vollen Ausbildung auf, "es gibt aber bis jetzt keine solchen (Alpenpflanzen), die in der Ebene anfänglich klein sind und nachher grösser werden". Diese Beobachtung steht in Widerspruch zu den Versuchsergebnissen BONNIERs, die für eine grosse Zahl seiner kultivierten Pflanzen eine ganz allmählige Herausdifferenzierung der alpinen Charaktere im Laufe vieler Vegetationsperioden nachweisen. So brauchte beispielsweise *Silene inflata* in 2300 m Höhe 6 Jahre, *Bupleurum falcatum* in 2600 m 10 Jahre, um sich vollkommen anzupassen, andere Arten zeigten nach dieser Zeit kaum die Andeutung einer Abänderung, gediehen aber trotzdem unter den veränderten Bedingungen. Diese Tatsachen allein lassen die Behauptung NAEGELIs schon unwahrscheinlich erscheinen, die Beobachtungen an *Teucrium Scorodonia* widerlegen sie. BONNIER liess, um den Charakter der alpinen Abänderungen zu untersuchen, einige Exemplare dieser Art vom Col d'Aspin (1500 m) in der Ebene bei Pierrefonds kultivieren, ebenso wurden gleichzeitig einige Exemplare aus der Ebene ins Hochgebirg verpflanzt. Nachdem beide Gruppen 4 Jahre lang an den neuen Standorten belassen worden waren und während dieser Zeit einen ihrer Umgebung entsprechenden Habitus angenommen hatten, verpflanzte man sie wieder an ihre alten Standorte, wo sie die vorangegangene Entwicklung wieder in entgegengesetztem Sinne durchliefen. Als Ergebnis dieser neuen Veränderung wurde festgestellt, dass eine Abänderung in genau derselben Zeit wieder verschwindet, in der sie erworben wurde; nach 4 Jahren waren die kultivierten Pflanzen von den am natürlichen Standort belassenen Vergleichspflanzen kaum zu unterscheiden (BONNIER 1895 b, p. 297). Unter diesen Umständen glaubte BONNIER auch die Entstehung der erblich fixierten alpinen Abänderungen auf das gleiche Prinzip zurückführen zu können: "On peut très bien concevoir dès lors, que d'autres espèces encore ont dû exiger un temps beaucoup plus considérable pour s'adapter au climat alpin. On est en droit de supposer qu'elles se sont élevées peu à peu sur les montagnes pour constituer à la longue les espèces purement alpines" (1895 a, p. 413).

Es frägt sich jedoch, ob die experimentellen Grundlagen eine derartige Verallgemeinerung gerechtfertigt erscheinen lassen. BONNIER geht bei seinen Anschauungen von der Annahme aus, dass sich die erblich fixierten Hochgebirgsarten lediglich durch den Grad ihrer Plastizität von den region-vagen Formen unterscheiden, indem sie eine, im Verhältnis zu den plastischen Arten sehr lange Zeit brauchen, um ihren Habitus abzuändern und daher bei der Beobachtung während eines kürzeren Zeitabschnittes auch unter veränderten Lebensbedingungen sich scheinbar konstant erweisen. Diese Voraussetzung BONNIERs aber ist rein hypothetisch und entbehrt bis jetzt jeder empirischen Bestätigung. Tatsachen können hier nur durch eine jahrhundertelang fortgesetzte Beobachtung geschaffen werden, deren Durchführung ausserdem bei der relativ kurzen Lebensdauer krautartiger Gewächse und der Unfähigkeit vieler erblich fixierter Arten, längere Zeit auch unter anderen als den ihrer Konstitution entsprechenden Lebensbedingungen zu existieren (verg. die Ergebnisse der Kulturversuche), auf erhebliche Schwierigkeiten stossen dürfte. Aber selbst wenn derartige Versuche die Annahme BONNIERs bestätigen würden, wäre eine solche "Fixierung" der Merkmale doch nur eine scheinbare, denn die Hochgebirgsarten würden nach den Erfahrungen mit *Teucrium* ihren Habitus unter veränderten Bedingungen wenn auch unmerklich, doch allmählig vollkommen anpassen. Ausserdem kann eine "erbliche" Fixierung nur durch die Beobachtung zahlreicher Generationen nachgewiesen werden.

Prinzipiell anderer Natur sind die Anschauungen v. WETTSTEINs (1900) und GOEBELs (1913), die nicht wie BONNIER in dem spezifischen Verlauf des Umwandlungsprozesses, sondern in der Dauer der Einwirkung der bedingenden Ursachen den wesentlichen Faktor für die erbliche Fixierung einer Abänderung vermuten. Wenn auch Einzelfälle, wie die von de VRIES (1906) und NAEGELI (1884) zitierten, bei denen

selbst Einwirkungen von säkularer Dauer ohne jeden Einfluss auf die Erblichkeit der Merkmale blieben, keine allgemeine Giltigkeit besitzen, lassen doch auch für die Vererbung alpiner Modifikationen häufig angeführten Tatsachen Zweifel aufkommen, da immer nur Beobachtungen der ersten Generation vorlagen. Dies gilt auch für die bekannten Versuchsergebnisse CIESLARs und ENGLERs, nach denen Hochgebirgsfichten auch im Tiefland während der Dauer von 9 Jahren ihr langsames Wachstum beibehielten (SCHROETER, 1908). Möglicherweise handelt es sich bei diesem Verhalten um eine "feste Induktion" alpiner Charaktere (BAUR 1914), nach der gewisse Modifikationen eine begrenzte Zeit auch unter veränderten Bedingungen bei rein vegetativer Vermehrung erhalten bleiben, bei sexueller Fortpflanzung dagegen sofort verschwinden. Nach den Untersuchungen BAURs (1914) dürfte die Vererbung einer Modifikation überhaupt, auch für die bisher einwandfreien Versuche, in keinem Fall erwiesen sein, eine kritische Prüfung zahlreicher solcher Versuche ergab entweder Fehler in den Versuchen selbst oder in der Schlussfolgerung Unter diesen Umständen aber kann, solange die Vererbung erworbener Eigenschaften nicht wenigstens für einige Fälle sicher gestellt ist, auch das Prinzip der direkten Anpassung trotz seiner Wahrscheinlichkeit nur bedingt für die Entstehung der erblich fixierten Hochgebirgsarten anerkannt werden.

Eine weitere Schwierigkeit ergibt sich für die Anerkennung des lamarckistischen Prinzips in dem Fehlen der Übergangsformen der eigentlichen Hochgebirgsarten (aber Widerspruch dagegen siehe das obige Zitat von WETTSTEIN), die bei der allmähligen Änderung der Lebensbedingungen in vertikaler Richtung zu erwarten waren. Die mögliche Ursache dieser Erscheinung, die das Aussterben der Übergangsglieder etwa bei den klimatischen und lokalen Veränderungen der Eiszeit annehmen könnte, besitzt wenig Wahrscheinlichkeit, da von vornherein nicht einzusehen ist, warum die Übergangsformen nicht in den östlichen oder westlichen Grenzbezirken des Floren-Mischgebietes eine Zuflucht gefunden haben sollten wie die Arten der alpinen Region im Hauptteil dieses Gebietes.

Mit Berücksichtigung der Ergebnisse der im vorigen Abschnitt erörterten darwinistischen Theorien lassen sich daher die Resultate des ganzen Kapitels dahin zusammenfassen, dass ein objektiver Nachweis der Richtigkeit der einen oder der anderen Anschauung für die Entstehung der echten Hochgebirgsarten nicht erbracht werden konnte. Die beobachteten Erscheinungen sind das Ergebnis eines langen Entwicklungsprozesses, der unserer Beobachtung entzogen ist, und zeugen lediglich von der Fähigkeit der Organismen, sich den vorhandenen Lebensbedingungen in jeder Lage anzupassen. Zu einer einwandfreien Deutung des Entstehungsvorganges selbst reicht das angeführte Tatsachenmaterial jedoch nicht aus. Und selbst wenn die Entstehung der ökologischen Merkmale kausal erklärt werden könnte, bliebe noch die Speziesbildung selbst als morphologisches Problem unbekannt.

In diesem Zusammenhange möge noch kurz auf die Bedeutung der Apomyxie als artbildenden Faktor hingewiesen werden (vergl. BANNIER 1923). Eine Reihe neuerer Untersuchungen haben festgestellt, dass Apogamie und Polymorphie häufig Hand in Hand gehen. Werden aber Heterozygoten, welche durch Kreuzbefruchtung entstanden sind, apogam, so entstehen eine Anzahl Klonen, die sich als konstant erweisen, da sie nicht mehr imstande sind, Kreuzungen miteinander einzugehen. Diese Feststellung ist für unser Problem umso bemerkenswerter, als sie bereits für 2 Gattungen, *Alchemilla* und *Hieracium*, nachgewiesen wurde, die zu den häufigen der Hochgebirgsflora zählen. Unter diesen Umständen ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass derartige Tatsachen auch in grösserem Umfange für die Arten der alpinen Region zutreffen, als bisher angenommen wurde.

VI. DAS WESEN DER ALPINEN FORMBILDUNG.

Die Eigenart der alpinen Formbildung hat nicht selten zu der Anschauung geführt, dass durch die Einwirkung des Hochgebirgsklimas direkt neue Eigenschaften hervorgerufen werden. In der Tat können die Veränderungen der Ebenenpflanzen derart erheblich sein, dass man auf den ersten Blick eine völlig neue Art vor sich zu haben glaubt. Eine solche Auffassung hält einer eingehenderen Betrachtung je-

doch nicht Stand. Zwar erwirbt das Individuum in jedem Einzelfall die alpinen Charaktere "neu", für die Art als Ganzes mit Einschluss ihrer natürlich vorkommenden Abänderungen bedeuten die infrage stehenden alpinen Eigentümlichkeiten aber keine Neu-Erwerbung, sondern lediglich eine "Steigerung oder Abschwächung schon vorhandener Eigentümlichkeiten" (WETTSTEIN 1901, p. 44). Ferner haben die alpinen Kulturversuche ergeben, dass die im Hochgebirge erworbenen Eigentümlichkeiten unter anderen Lebensverhältnissen wieder aufgegeben werden, die scheinbare Neuerwerbung erweist sich damit als zeitlich begrenzt und durch äussere Faktoren in ihrem Auftreten bedingt und kann daher ausserhalb ihres kausalen Zusammenhanges, mit anderen Worten absolut genommen, als ein für die Art charakteristisches Merkmal nicht betrachtet werden. Von einer Neuerwerbung kann erst dann die Rede sein, wenn etwas entsteht, was die Art vorher nicht besass, das heisst wenn die Erbsubstanz irgend wie beeinflusst wurde. Soweit unsere Erfahrungen reichen ist aber eine solche Beeinflussung durch äussere Faktoren noch für keinen Fall einwandfrei nachgewiesen worden.

Schon KERNER (1869, p. 40 Anm.) und später NAEGELI (1884, p. 240) erkannten das Wesen der alpinen Formbildung in einer Modifizierung ursprünglich schon vorhandener Merkmale und charakterisierten aus dieser Überzeugung heraus die alpinen Formen der Ebenenpflanzen als "Standortsmodifikationen". Die nach dem Vervollkommnungsprinzip sich unabhängig von den äusseren Verhältnissen entwickelnden Organisationsanlagen werden dabei nach den Anschauungen NAEGELIs von den Anpassungsanlagen durchdrungen und dadurch "bestimmt gemodelt". Neben den die Artcharaktere bedingenden Organisationsanlagen ist also auch hier die Existenz der den äusseren Habitus modifizierenden Einheiten bereits Voraussetzung, eine Neuerwerbung kommt auch hier nicht in Betracht, da die unter bestimmten äusseren Verhältnissen zur Entwicklung gebrachten Anpassungsanlagen den Habitus jeder Organisationsstufe lediglich neu modifizieren. In der alpinen Formbildung sieht NAEGELI also die Manifestierung "entfaltungsvager" Anlagen, deren Entfaltung er jedoch im wesentlichen auf die Ernährungsverhältnisse zurückführt. Wenn aber die Ernährung erfahrungsgemäss auch einen erheblichen Einfluss auf die Gestalt der Organismen ausübt, zeigen doch gerade die Ergebnisse der BONNIERschen Versuche, dass es nicht angängig ist, die alpinen Formen als Ebenenpflanzen im Sinne NAEGELIs und auch KERNERs lediglich als "Ernährungszustände" aufzufassen. Zwar können einzelne alpine Charaktere, wie z.B. der Zwergwuchs, auch als Folge einer mangelhaften Ernährung auftreten, die grosse Mehrzahl der Eigentümlichkeiten werden dagegen ausschliesslich durch die klimatischen Faktoren des Hochgebirges bedingt.

Vielfach mag die Missdeutung der alpinen Formveränderung auch auf eine unrichtige Auffassung des Anpassungsbegriffes zurückgehen. Wie DETTO (1904) präzisiert hat, ist der Begriff der Anpassung doppelsinnig. Meist handelt es sich um Anpassungszustände, "Ökologismen", die lediglich das zweckmässige Verhalten der Organismen unter veränderten Umständen, also einen Charakter, etwas Zuständliches, bezeichnen. Unter Anpassung kann aber auch das Geschehen verstanden werden, das ein solches zweckmässiges Verhalten neu erzeugt, das vorher nicht da war. Dieses bezeichnete DETTO als "Ökogenese". Im Sinne dieser Unterscheidung ist die Tatsache, dass die Pflanzen der Ebene unter dem Einfluss des Alpenklimas ihren Habitus ändern, lediglich als ein "Regulationseffekt" aufzufassen, als "zweckmässige, aber bestimmte Einstellungen eines begrenzt variablen, stationären oder abgeschlossenen (d.h. nichts Neues schaffenden) Ökologismus" (vergl. auch BAUR 1914, p. 321), und die alpinen Formen der Ebenenpflanzen erscheinen als "habituelle Para-Varianten", d.h. als konstante Formen, in denen ein gewisser morphologischer Parallelismus in der Annäherung an eine bestimmten Typus zum Ausdruck kommt. Unvereinbar mit den Anschauungen DETTOs ist die Auffassung GOEBELs (1898), der im Gegensatz zu dem "Angepasstsein" der Organismen bei den darwinistischen Theorien, in der Entstehung der zweckmässigen Einrichtungen im lamarckistischen Sinne ohne weiteres einen "Anpassungsvorgang" sieht.

Die Möglichkeit einer doppelten Reaktion in der Reproduktion verschiedener, z.B. der Ebenen- oder Hochgebirgstypen einer Art, d.h. die Möglichkeit der verschiedenen Einstellungen eines Ökologismus, führt de VRIES auf "das Vorhandensein

zweier einander entgegengesetzter (antagonistischer) Eigenschaften" zurück, "die nicht zu gleicher Zeit an demselben Organ entwickelt sein können, weil sie sich gegenseitig ausschliessen" (1906, p. 264). Bei der Manngigfaltigkeit der in der Natur die beiden Extreme verbindenden Übergänge darf die Latenz der einen Eigenschaft jedoch keine absolute sein, vielmehr äussert sich diese nach den Anschauungen des Forschers häufig in einer mehr oder weniger starken Entwicklungshemmung der gegensätzlichen Eigenschaft und bewirkt so die Plastizität der Organismen. Ähnlich führt WAGNER (1892) diesen Zustand auf die geschlechtliche Kombination zweier Anpassungstypen in einem Individuum zurück: "Eine Spezies, deren Individuen sich immer unter gleichartigen Bedingungen entwickeln, erhält gleichsam einseitige Dispositionen. Wenn bei einer Spezies jedoch die einen Individuen diesen, die andern jenen Lebensbedingungen sich allmählih angepasst haben, so werden bei Kreuzung solcher Individuen die verschiedenen Dispositionen sich vermischen und in den nächstfolgenden Generationen nebeneinander vorhanden sein: Entsprechend dem jeweiligen Standort werden dann die einen hervortreten, die anderen aber im latenten Zustand weiter vererbt werden, wodurch die mehr oder minder starke Anpassung an die jedesmaligen Bedingungen ermöglicht ist" (1892, p. 520). Die Aussenfaktoren haben für die Manifestierung eines Typus auch bei WAGNER lediglich eine auslösende Wirkung. Allein so anschaulich die Hypothese WAGNERs an sich wirkt, gewährt ihre Begründung gleichwohl nicht die gleiche Befriedigung, denn offenbar wird hier das zweckmässige Verhalten der Organismen mit ihrer Fähigkeit begründet, sich veränderten Verhältnissen anzupassen, da jeder der einseitig zweckmässigen Dispositionen nach WAGNER auf dem Wege der direkten Anpassung erst erworben werden musste. Auch muss nach dem Stande unserer Kenntnisse die Möglichkeit des Erwerbes erblicher Dispositionen durch direkte Anpassung noch dahingestellt werden. Aus diesen Überlegungen erscheint daher die Überzeugung de VRIES' (1906, p. 276) objektiver, die wie die von BAUR (1914) und DETTO (1904) die Ökogenese, falls diese überhaupt von äusseren Einflüssen abhängt, unbekannten Einwirkungen zuschreibt.

Wenn d. Plastizität der Organismen durch die Vereinigung zweier gleichwertiger Typen in einem Individuum bedingt ist, besteht ferner keine Veranlassung mehr, dem Ebenenhabitus für die Charakterisierung einer Art ihrer Hochgebirgsform gegenüber den Vorzug zu geben. Beide Formen stehen hier vollkommen gleichberechtigt nebeneinander. Charakteristisch für die plastischen Hochgebirgsarten ist daher nicht ein bestimmter Wuchs etc., sondern die Fähigkeit, sowohl auf die Bedingungen des Hochgebirges als auch auf die der Ebene mit einem entsprechenden Habitus zu reagieren. Dem entsprechend bezieht sich die Verebung auch nicht auf ein bestimmtes Merkmal, sondern, nach der Formulierung von BAUR, immer nur auf "eine bestimmte spezifische Art der Reaktionsweise auf die Aussenbedingungen, u. was wir als äussere Eigenschaften mit unsern Sinnen wahrnehmen, ist nur das Resultat dieser Reaktion auf die zufällige Konstellation von Aussenbedingungen, unter denen das untersuchte Individuum sich gerade entwickelt hat" (1914, p. 9). Ähnlich äussern sich auch de VRIES (in GOEBEL, 1913, p. 33) und WEIDENREICH (1921). Unter diesen Gesichtspunkten erhält auch der Begriff von der Vererbung erworbener Eigenschaften eine andere Deutung. Wenn bei der Entstehung der eigentlichen Hochgebirgspflanzen bisher die Erwerbung neuer, d.h. der alpinen, Charaktere postuliert wurde, sieht man heute in diesem Vorgang lediglich die Aufgabe einer Reaktionsfähigkeit; man erwartet, dass ein unter dem Einfluss des Hochgebirgsklimas abgeändertes Individuum nicht wie bisher auf die Faktoren des Tieflandes mit dem "Ebenenhabitus" reagiert. Anstelle der ursprünglich vorhandenen Vielseitigkeit in der Reaktionsfähigkeit ist damit eine gewisse Einseitigkeit getreten, die gleichzeitig dem Expansionsbestreben der Organismen eine mehr oder weniger enge Grenze setzt.

ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE.

Unter der Berücksichtigung allgemeiner Gesichtspunkte lassen sich die wesentlichen Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung wie folgt zusammenfassen:

1. Gegenstand der in Frage stehenden Theorien muss in erster Linie die Entstehung der eigentlichen Hochgebirgsarten sein, d.h. derjenigen Arten, deren Verbreitungsmaximum oberhalb der Baumgrenze liegt.

2. Zahlreiche Fossilienfunde in der Ebene lassen die Einwanderung bereits angepasster Formen in die alpine Region gelegentlich der durch den Eintritt der Eiszeit bedingten örtlichen Veränderungen als wahrscheinlich erscheinen. Solche Formen können ihren zweckmässigen Habitus auch unter anderen als den alpinen Bedingungen erworben haben, wie z.B. die arktischen und die xerotypischen Steppenformen. Charakteristisch für eine Hochgebirgsregion sind daher vor allem die endemischen Arten.

3. Das vollständige Fehlen von Fossilien in der alpinen Region macht die exakte Bestimmung der Deszendenzverhältnisse der endemischen Hochgebirgsarten unmöglich. Im Hinblick auf die geologische und klimatische Vergangenheit unseres Erdteils liegt die Vermutung nahe, die Stammformen der Hochgebirgsarten unter den frühzeitig ausgestorbenen oder ausgewanderten Formen einer subtropischen, tertiären Ebenenflora zu suchen. Von dem Alter der Hochgebirgsflora kann mit einiger Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass der Zeitpunkt ihrer Entstehung in den Ausgang des Tertiärs fällt, sodass also der Hauptteil der alpinen Typen bei Beginn der Eiszeit bereits vorhanden war.

4. Ein exakter Nachweis für die Richtigkeit der Annahme darwinistischer oder lamarckistischer Prinzipien in der Entstehung der Hochgebirgspflanzen konnte bisher nicht erbracht werden. Von tatsächlichen Beanstandungen abgesehen, genügen d. darwinistischen Theorien vor allem den formalistischen Ansprüchen nicht, da ihre Ergebnisse ausschliesslich mit den Hilfsmitteln der vergleichenden Morphologie auf deduktivem Wege gefunden wurden. Bei aller Wahrscheinlichkeit aber können auch die lamarckistischen Darstellungen nicht befriedigen, weil ihre wichtigste Voraussetzung, die Vererbung erworbener Eigenschaften, nach dem heutigen Stand der Wissenschaft nicht als einwandfrei bewiesen werden kann.

5. Das Wesen der alpinen Formbildung besteht nicht in einem Neuerwerb der alpinen Charaktere, sondern in der Umstellung eines bereits vorhandenen zweckmässigen Mechanismus (Ökologismus). Die äusserlich wahrnehmbaren Eigentümlichkeiten sind lediglich die Reaktion auf die zufällige Konstellation der Entwicklungsfaktoren. Die erbliche Fixierung eines alpinen Merkmals besteht dem entsprechend in der Aufgabe einer ursprünglich vorhandenen Reaktionsfähigkeit auf die Faktoren der Ebene.

LITERATUR.

ANDREAE, E., Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? in Beih. bot. Zentralbl. XV, 1903 - BALL J Über den Ursprung der europäischen Alpenflora, Übers. a. d. Engl. i. "Kosmos" 1879-80 BANNIER, J.P., Untersuchungen über Apogamie u. Fortpflanzung bei einigen elementaren Arten von Erophila verna, Amsterdam 1923. - BAUR, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, Berlin 1914. - BONNIER, G., Les hectaires, in Ann. Sci. nat. 6. sér VIII (1879). - BONNIER, Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrénées, in Rev gén. d. Bot. 1890. - BONNIER, La flore des Prénées comparée à celle des Alpes fr in Assoc. franc. p. l'avencement des sciences, Pan 1892 - BONNIER, Les plantes de la région alpine et leurs rapports avec le climat, in Ann. de Géographie IV (1895 a). - BONNIER, Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin, in Ann Sci. nat. Bot XX (1895 b) - BONNIER, Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes, in Rev gener d Bot VII (1895 c) - BONNIER, Experiences sur la production des caractères alpins des plantes par l'alternance des temperatures extremes, in Comptes rend 1898 BRCHMER, P., Fauna von Deutschland, Leipzig 1920. - CHRIST, H., Das Pflanzenleben der Schweiz, Zürich 1879. - COCKERELL, T.D A., The alpin Flora; with a suggestion as to the origin of blue in flowers, in Nature 1890-91 - DETTO, C. Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem,

Jena 1904. - DODEL-PORT, A., Über Farbenpracht und Grösse der Alpenblumen, in Kosmos I (1877). - ENGLER, A., Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, Leipzig 1879. - FRISCH, K.v., Über den Farbensinn der Bienen und die Blumenfarben, in Münch. med. Wochenschr. 1913. - FRISCH, Demonstration von Versuchen zum Nachweis des Farbensinnes bei angeblich total farbenblinden Tieren, Sep. a. Verhandl. d. D. zool. Ges. z. Freiburg i. Br. 1914. - FRISCH, Über den Geruchssinn der Bienen und seine Bedeutung f. d. Blumenbesuch, Sep. a. d. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 1915. - FRISCH, ii Mitteilung, l.c. 1918. - GARCKE, A., Ill. Flora v. Deutschl. Berlin 1912. - GOEBEL, K., Über Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen, Festrede München 1898. - GOEBEL, Organographie d. Pflanzen, Jena 1913. - GRAF, F., Die Alpenpflanzen I., Prag 1879. - GRISEBACH, A., Die Vegetation der Erde I (Leipzig 1884. - HAECKEL, E., Natürliche Schöpfungsgeschichte, Berlin 1898. - HEER, G., Die Flora des Kantons Zürich, Eröffnungsrede, in Jahresb. zürich. bot. Ges. 1894-96. - HEGI, G., Illustr. Flora v. Mitteleuropa. - HEGI, Alpenflora, München 1922. - JEROSCH, M., Geschichte und Herkunft der schweizer Alpenflora, Leipzig 1903. - KERNER v. MARILAUN, A., Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden, In Festschr. 43. Naturf.-Vers. Innsbruck 1869. - KERNER, Pflanzenleben I, II. (Leipzig u. Wien 1905). - KERNER-HANSEN, Pflanzenleben III, Leipzig u. Wien 1916. - KNOLL, Insekten und Blumen, I, II, in Abhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien 1921-22. - KNUTH, P., Handbuch der Blütenbiologie, I., Leipzig 1898. - KRASAN, F., Versuche und Beobachtungen, ein Beitrag zur Formgeschichte d. Pflanzen Ref. PILGER in Just's Jahresber. 1906. - KRONFELD, Leben und Arbeit eines deutschen Naturforschers Anton Kerner v. Marilaun, Leipzig 1908. - KÜHN, A. Zum Nachweis d. Farbenunterscheidungsvermögens der Bienen, in Naturw. 1924. - KÜHN, A., und POHL, R., Dressurfähigkeit der Bienen auf Spektrallinien, in Naturwisschschaften 1921. - LEIST, K., Über den Einfluss des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter, in Mitt. Naturf. Ges. Bern 1889. - MÜLLER, H., Über Farbenpracht und Grösse d. Alpenblumen, in Kosmos I (1877). - MÜLLER, H., Das Variieren d. Grösse gefärbter Blütenhüllen, in Kosmos II (1877-78). - MÜLLER, H., Die Insekten als unbewusste Blumenzüchter, in Kosmos III (1878). - MÜLLER, H. Die Falterblumen des Alpenfrühlings und ihre Liebesboten, in Kosmos VI (1879-80). - MÜLLER. H., Gaston Bonniers angebliche Widerlegung der modernen Blumentheorie, in Kosmos VII (1880). - MÜLLER, H., Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben, Leipzig 1881. - MÜLLER, H., Geschichte der Erklörungsversuche in Bezug auf d. biol. Bedeutung d. Blumenfarben, in Kosmos XII (1882-83). - NAEGELI, C., Entstehung u. Begriff d. naturhistorischen Art, München 1865. - NAEGELI, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, München u Leipzig 1884. - NEGER, F.W., Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage, Stuttgart 1913. - NORDHAUSEN, M., Über Sonnen- und Schattenblätter I, in Ber. D. bot. Ges. XXI (1903). - NORDHAUSEN, Über Sonnen- und Schattenblätter II, l.c. XXX (1912). - PLATEAU, F., Comment des fleurs attirent les insects; recherches expérimentales, in Bull. Acad. Belg. 3. ser. XXX, nr. 11 (1895), XXXII nr. 11 (1896), XXXIII nr. 1 (1897), XXXIV nr 9-10 (1897). - PONA, Desriptio Montis Baldi, in C. Clusius, Rad. Plant. Hist. Antwerpen 1901. - POTONIE, H., Lehrbuch der Paläobotanik, 1921. - SCHIMPER, A.F.W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, Jena 1898. - SCHROETER, C., Das Pflanzenleben der Alpen, Zürich 1908. - SCHÜBELER, F.C., Die Wirkungen des ununterbrochenen Sonnenlichtes auf d. Pflanzen der Polarländer, Ref. in Kosmos VII (1880). - STRASBURGER etc., Lehrb. d. Bot. Jena 1919 - VIERHAPPER, Monographie der alpinen Erigeron-Arten Europas und Vorderasiens, in Beih. Bot. Zentralbl. XIX (1906) - VÖCHTING, H., Über den Einfluss niederer Temperaturen auf die Sprossrichtung, in Ber. D. bot. Ges. XIV (1898). - VRIES, H. de, Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation, Berlin 1906 - WAGNER, A., Zur Kenntnis des Blattbaues der Alpenpflanzen u. dess. biol. Bedeutung, in Sitzungsber. Akad. Wien 1892 (Bot. Zentralbl. 1892) - WARMING-GRAEBNER, Lehrb. d. ökolog. Pflanzengeographie, Berlin 1918. - WEIDENREICH, F., Das Evolutionsproblem und der individuelle Gestaltungsanteil am Entwicklungsgeschehen. Berlin 1921. - WETTSTEIN, R.v., Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik, 1898. - WETTSTEIN, Der gegenwärtige Stand unserer Kenntniss betr. die Neubildung von Formen im Pflanzenreiche, 1900 -

WETTSTEIN, Systematische Botanik I, Leipzig u. Wien 1901. - WETTSTEIN, Der Saisondimorphismus als Ausgangspunkt für die Bildung neuer Arten im Pflanzenreiche, in Ber. D. bot. Ges. XIII (1897). - WETTSTEIN, Der Neolamarckismus, Vortrag 74. Vers. Naturf. Leipzig 1903. - ZAHLBRUCKNER, J., Darstellung der pflanzengeographischen Verhältnisse des Erzherzogtums Osterreich unter der Enns, in Beitr. Landesk. Oesterr. u.d. Enns I (1832).

Beiträge zur Kenntnis der Wanderung und Anhäufung der Produkte der Kohlensäureassimilation im Laubblatte.[1]).

Von ALFRED LODE (Leipzig).

EINLEITUNG.

SCHIMPER verfolgte in seiner bekannten Arbeit vom Jahre 1885 (75) mikroskopisch die Wanderung der Kohlehydrate im Laubblatte und kam aufgrund der Ergebnisse dieser Untersuchungen zu dem Schlusse (p. 757), dass "die Leitung der Kohlehydrate nachweisbar beinahe ausschliesslich der als Leitscheide bezeichneten Gewebeform zukommt, den längsgestreckten Zellen, welche bei allen untersuchten Pflanzen die Gefässbündel bis zu den feinsten Endigungen begleiten". Demgegenüber hatte ARTHUR MEYER schon 1883 (39) die Meinung ausgesprochen, dass "die Siebröhren die vorzüglichsten Diffusionswege der gelösten stickstoffreien und stickstoffhaltigen Assimilationsprodukte der Blätter sind, wozu sie durch den direkten Zusammenhang der Protoplasmakörper ihrer Glieder sehr geeignet erscheinen". CZAPEK (14) stellte dann in Blattstielen mit eingeschnittenen Gefässteilen und an Zweigen mit Rinden-Ringelungen Versuche über Ableitung von Stärke an und kam dabei zu dem Ergebnisse, dass die Siebteile der Leitbündel die einzigen Transportwege auf lange Strecken für sämtliche Assimilate sind, wenn er auch der Stärkescheide (SCHIMPER) nicht alle Bedeutung als Wanderbahn absprach. DELEANO (20) bewies, dass die CZAPEKschen Folgerungen nicht einwandfrei sind, kam aber auch bei seinen Untersuchungen schliesslich zu dem Resultate, dass die Leitbündel als die Transportwege der Assimilate anzusehen sind. Eine weitere Klärung hat die Frage nach den Wanderbahnen der Laubblatt-Assimilate bisher nicht erhalten, und doch ist erst nach ihrer genauen Kenntnis ein Eindringen in die Vorgänge der Assimilat-Wanderung möglich.

Das Grundprinzip der Stoffwanderung in lebenden Zellen muss, wie schon SACHS (64) anführt, eine Diffusionsbewegung sein, die durch Umsatz und Verbrauch aufrecht erhalten und reguliert wird. Nach RYWOSCH (63) ist der Diffusionsstrom, durch welchen die Assimilate des Blattes transloziert werden, die notwendige Folge eines Konzentrationsgefälles, das durch Herabsetzung der Konzentration am Bestimmungsort oder durch Steigerung der Konzentration an den vom Bestimmungsort abgekehrten Partien hergestellt wird. Aber die gewaltigen Leistungen der Stoffwanderung können nicht allein durch die sehr langsam arbeitende Diffusion bewältigt werden. Eine Dissertation von LUISE BIRCH-HIRSCHFELD (4) aus dem Bot. Inst. zu Leipzig zeigt diese Schwierigkeiten. Nach ihr muss es zur Zeit offen bleiben, ob etwa beim Transport besondere Eigenschaften der Wanderstoffe und Fähigkeiten der lebenden Zelle eine Rolle spielen, oder ob der Erfolge für die normalen

1) Abgeschlossen Dezember 1919. - Die inzwischen erschienene Literatur konnte leider nicht mehr berücksichtigt werden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: 8

Autor(en)/Author(s): Streitz Karl

Artikel/Article: Kritik der Theorien über die Entstehung der Hochgebirgspflanzen 405-449