© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Untersuchungen zur Sippenbildung und Arealgliederung in den Alpen

Von *Hermann Merxmüller*, München

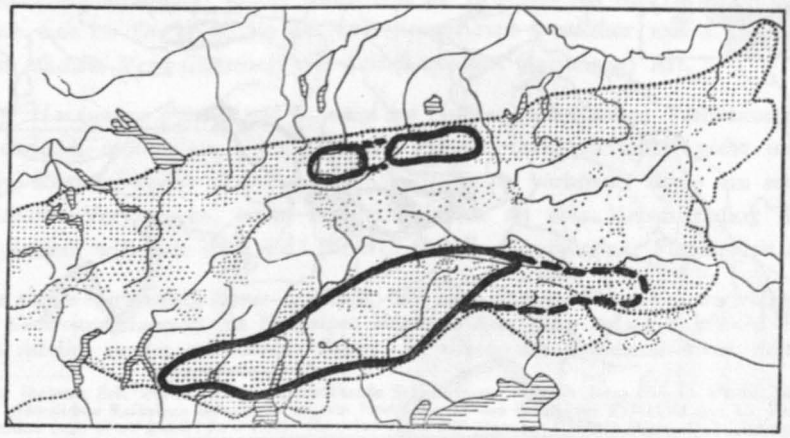
Teil II.

Kategorie C

Sippen mit Süd-Nord-Disjunktion (südalpiner Schwerpunkt)

Neben den früher von uns besprochenen Arten, die einesteils die Südalpen, anderenteils die Nordostalpen besiedeln (Arealtyp unserer Kategorie B) gibt es eine Anzahl von Formen, die in ihrer Verbreitung mit diesen Typen weitgehend übereinstimmen, die aber zusätzlich noch an einigen Fundorten in den mittleren Nordalpen angetroffen werden. Obwohl sich diese Gruppe am zwanglosesten sofort hier behandeln ließe (und wie wir sehen werden, auch formal und historisch hierher gehört), erscheint es für die Klärung der Genese dieser Verbreitungsformen vorteilhafter, nunmehr zuerst eine Reihe von weiteren südalpinen Arten zu betrachten, die vor allem in den mittleren, nicht dagegen in den östlichen Nordalpen verbreitet sind. Es liegt hier also keine Nordost disjunktion vor, wir können auch nicht (oder jedenfalls nur schlecht) mit der Hypothese arbeiten, daß diese Verbreitungsform von der Existenz des großen Nordostrefugiums abzuleiten sei. Vielmehr wird hier wieder von neuem zu klären sein, ob auch in diesen Fällen mit einer Erhaltung im Norden gerechnet werden kann oder ob eine mehr oder minder rezente Besiedlung vom Südteil des Areals aus angenommen werden muß.

Schematisch mag die Verbreitung dieser meist endemisch-alpinen Arten etwa folgendermaßen dargestellt werden:



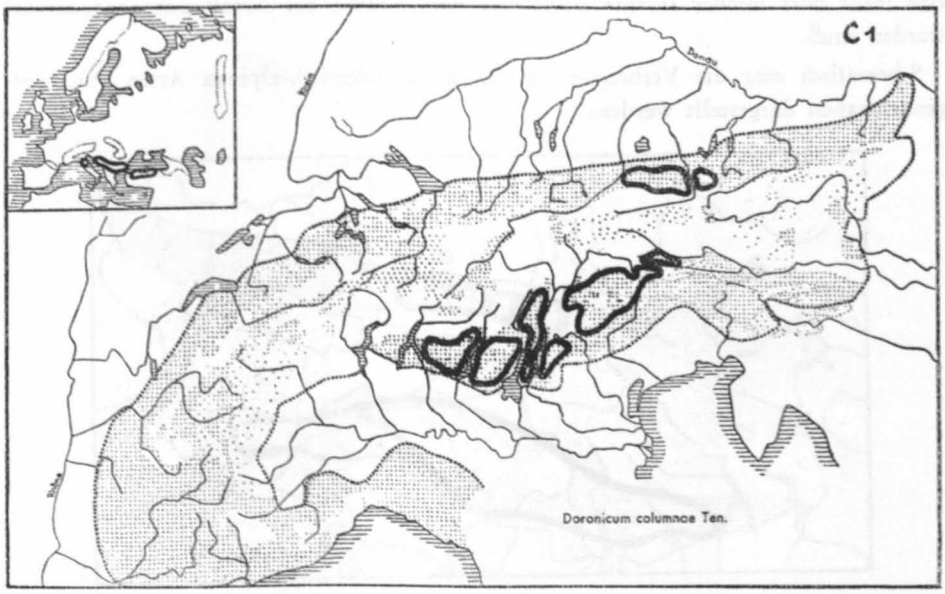
© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Die hierher zu stellenden Arten lassen sich nach ihrer lokalen Erstreckung im Norden in kleinere Gruppen zusammenfassen (auch hier bedeutet ○ = nicht bei Hegnauer):

Nur östlich des Inns:		
Inn bis Traun:	C 1. *Doronicum columnae*	
	C 2. *Lamium orvala*	○
	C 3. *Veronica bonarota*	
	C 4. *Horminum pyrenaicum*	
Inn bis Salzach, vereinzelt wieder östlich der Traun:	C 5. *Aretia hausmanni*	
	C 6. *Draba sauteri*	
	C 7. *Sesleria ovata*	○
Auch westlich des Inns:	C 8. *Aquilegia einseleana*	
	C 9. *Euphrasia cuspidata*	
Nur westlich des Inns:	C 10. *Phyteuma sieberi*	
	C 11. *Soldanella euminima*	○
	C 12. *Carex baldensis*	
	C 13. *Astrantia bavarica*	

Die erste Gruppe dieser Reihe enthält die Arten, die den Inn nach Westen nicht überschreiten. Dieser Typ erscheint am besten ausgeprägt bei

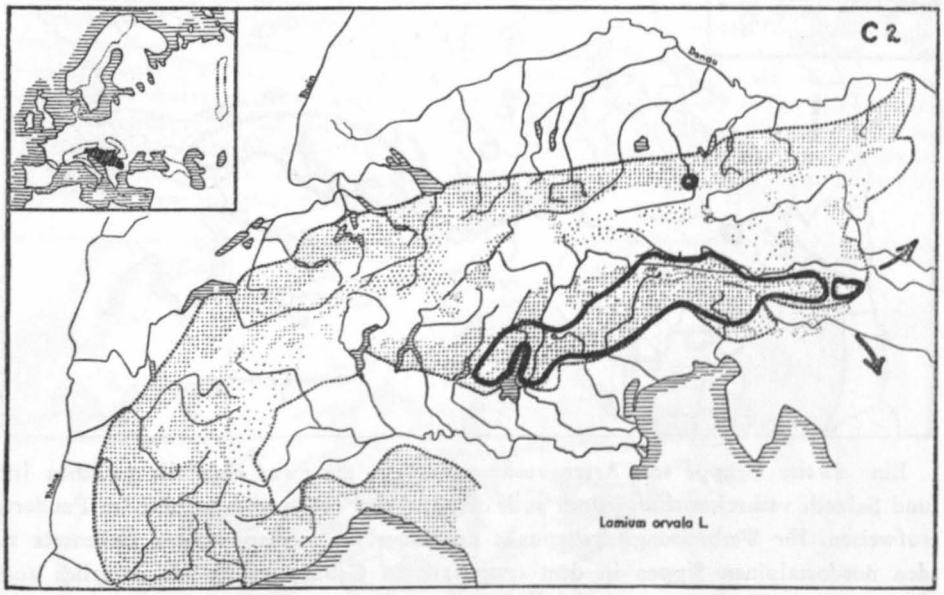
C 1. *Doronicum columnae* Ten., das einheitlich die höheren Gebirgsketten vom Kaiser- bis zum Tennengebirge besiedelt und durch diese relative Geschlossenheit des Areals die zu besprechende Verbreitungsform sehr charakteristisch vor Augen führt. Während das Gesamtareal dieser Art südöstliche Tendenz zeigt (Apenninen, Illyrien, Balkanhalbinsel), bewohnt sie merkwürdigerweise in den Südalpen selbst den westlicheren Teil (etwa vom Comer See bis in die Karnischen Alpen) und dringt nicht bis in die südöstlichsten Gebirgsgruppen vor.



© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Sehr ähnlich, jedoch im nordalpinen Areal erheblich stärker reduziert ist die Verbreitung der beiden folgenden Arten, von denen

C 2. *Lamium orvala* L. erst vor einigen Jahren an seinem bisher einzigen Fundort in den Nordalpen (Paß Lueg) entdeckt wurde. Sein Gesamtareal reicht nördlich bis zum Plattensee und nach Siebenbürgen und zeigt deutlich den von Hayek (1923) besprochenen „illyrischen Verbindungsweg" zwischen Alpen und Ostkarpathen. Dagegen beschränkt sich die stärker alpin getönte



C 3. *Veronica bonarota* L. im Osten auf Siebenbürgen, während sie im Nordalpenraum nunmehr an den beiden lang verschollenen Fundorten (Leoganger Steinberge und Gaisstein bei Kitzbühel) wieder festgestellt ist*). (Karte bei Merxmüller, 1952.)

Auch eine im Gegensatz zu den bisherigen Arten westlicher verbreitete (Pyrenäen-Alpen; nächste Verwandtschaft mit amerikanischen Gattungen) Art,

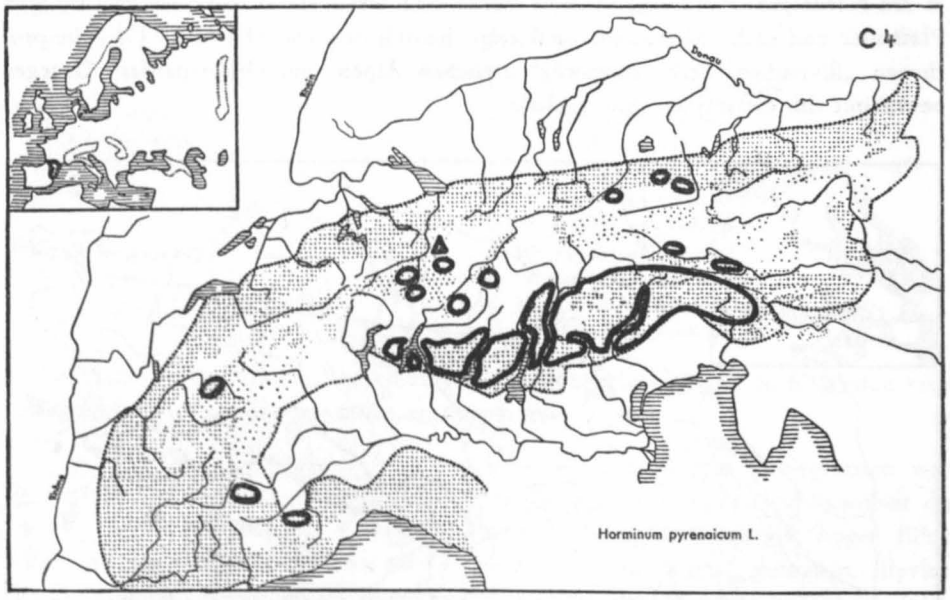
C 4. *Horminum pyrenaicum* L., zeigt im Norden den gleichen Verbreitungstyp, der nur dadurch modifiziert wird, daß die Pflanze im Unterinntal nicht im Kaisermassiv, sondern weiter südlich, in der Wildschönau verbreitet ist — ein sehr schwer erklärbares Vorkommen, wenn man nicht etwa an eine Verschleppung durch das Vieh denken will, wie sie Lüdi (briefl.) für die Graubündner Fundstellen annimmt.

Die alpine Verbreitung dieser Art zeigt, daß auch in dieser Gruppe Arten völlig verschiedener Verbreitungsform in den Nordalpen identische Arealbilder aufweisen können. *Horminum* gehört sichtlich zu der auffallenden Gruppe im allgemeinen südlicherer Arten, deren alpines

*) In jüngster Zeit wurde auch die gelbblühende Schwesterart, *Veronica lutea* (Scop.) Wettst., die ebenfalls in den südöstlichen Kalkalpen beheimatet ist, am Hochkönig in den Salzburger Kalkalpen neu für die Nordalpen aufgefunden (vgl. Merxmüller 1952). Sie wäre unter der Nummer C 3 b in diese Liste einzureihen.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Areal sich in Südwest-Nordost-Richtung erstreckt, die also in den Südwest- und Mittelalpen nur im zentralen und südlichen Teil, in den Ostalpen dagegen auch im Norden zu finden sind. Als weitere Angehörige dieser Gruppe mögen etwa *Sedum rosea* und *Cirsium erisithales* genannt sein.



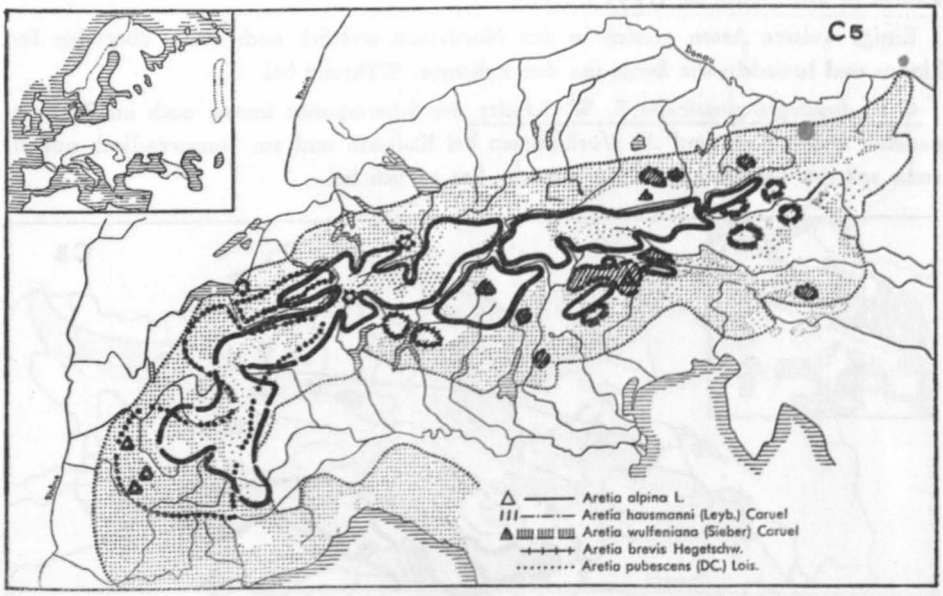
Eine zweite Gruppe soll Arten zusammenfassen, die zwar ebenfalls zwischen Inn und Salzach verbreitet sind, jedoch auch ostwärts der Traun noch vereinzelte Fundorte aufweisen. Ihr Verbreitungsschwerpunkt liegt aber im ausgesprochenen Gegensatz zu den nordostalpinen Sippen in dem erstgenannten Gebiet, wenngleich natürlich auch hier gleitende Übergänge vorhanden sind. Das beste Beispiel bietet

C 5. *Aretia hausmanni* (Leyb.) Caruel, deren Verbreitung schon mehrfach Anlaß pflanzengeographischer Überlegungen war (Hayek 1907, Paul 1930). Die in den Alpen endemische Art findet sich einerseits ziemlich disjunkt in Südtirol mit Schwerpunkt in den nördlichen Dolomiten sowie ganz vereinzelt in den Sanntaler Alpen, zum anderen in den nördlichen Kalkalpen in der Nähe des Traunursprungs (Hochmölbling), in den Bergen um das Wimbachtal (Berchtesgaden), in den Loferer und Leoganger Steinbergen, vielleicht auch im Wilden Kaiser. Es ist dahinzustellen, ob nicht auch die Angabe von „*A. alpina*" vom Gaisstein bei Kitzbühel in Wirklichkeit diese Art betrifft.

Der Formenkreis der *Aretia alpina* s. lat. zeigt eine recht eigenartige Arealgestaltung: Die streng silizikole Hauptart ist in den Zentralalpen allgemein verbreitet (charakteristische Verbreitungsform der gesamtalpinen echten Silizikolen im Gegensatz zu der allgemeineren, raumgreifenderen anderer Oxyphyten!), während die Arealränder von verschiedenen mehr oder minder lokal verbreiteten Kleinarten wechselnder Ökologie eingenommen werden. Schon Pampanini (1903) hat der Meinung Ausdruck verliehen, daß *A. hausmanni* ein glazialer Neoendemit sei, und auch Lüdi sieht in Hegi (V/2, 1801) *A. alpina* als „Ausgangspunkt für die lokalen Endemismen *A. wulfeniana, A. tirolensis, A. brevis* und *A. hausmanni*" an; letztere

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

sollen „Anpassungsformen an besondere ökologische Bedingungen" sein. Verbreitungsbilder wie das von *A. hausmanni* (und mindestens ebenso von *A. wulfeniana)* scheinen uns aber eine spätdiluviale Entstehung auszuschließen; welche Faktoren sollten postglazial eine derart disjunkte Verbreitung bewirkt haben? Es können hier also kaum Neoendemiten vorliegen. Es fällt auf, daß hervorstechende Eigenschaften dieser Kleinarten ohne Zwang auch als altertümliche Merkmale angesehen werden können: Formstabilität (völliges Fehlen von Varianten), Stenözie, kleine stark disjunkte (Relikt-)Areale, also mangelhafte Ausbreitungstendenz, mehr oder minder ausschließliche Erhaltung in solchen Refugien, die auch sonst durch zahlreiche konservative Endemiten ausgezeichnet sind. *A. alpina* hingegen ist bedeutend variabler, modifikationsfähig und wohl auch genetisch instabiler, besiedelt ein großes zusammenhängendes Areal, in dem sie auf allen geeigneten Unterlagen häufig und verbreitet ist; in der Gesamterstreckung hält sie ausschließlich glazial vereiste Gebiete besetzt, die sie erst (von einzelnen Nunatakkern abgesehen) postglazial erobert haben kann. Sie macht im ganzen gesehen den Eindruck einer vitalen, mehrseitig entwicklungsfähigen, kurz einer jüngeren Art. Es läßt sich die Frage aufwerfen (etwa analog zu einer Vermutung Gams' [1933], daß *Primula integrifolia* aus einer [wohl früh-] diluvialen Bastardierung von Angehörigen der Sektionen *Erythrodrosum* und *Arthritica* hervorgegangen sein könnte), ob nicht diese „lokalen Kleinarten" in Wirklichkeit die Stammarten, *A. alpina* dagegen eine verhältnismäßig junge Hybridogene (deren einer Ahne dann *A. pubescens* sein mag) darstellen.



Die in ihren ökologischen Ansprüchen der eben genannten Art überaus ähnliche und auch in ihrer systematischen Einordnung manche Parallelen aufweisende

C 6. *Draba sauteri* Hoppe zeigt auch arealmäßig starke formale Verwandtschaft mit *Aretia hausmanni*. Während die Verbreitung in den Südalpen nahezu identisch ist, finden wir neben einer Reihe von zentralalpinen Vorkommen zwischen Stubai und Lungau auch zahlreichere, jedoch immer noch stark disjunkte Vorkommen in dem von uns betrachteten nordalpinen Gebiet, die das Schwergewicht der Gesamtverbreitung dieser Art etwas mehr nach Norden verlegen. Alle diese nördlichen Fundstellen fallen aber mit Örtlichkeiten zusammen, an denen auch andere in dieser Reihe behandelte

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Arten gedeihen. Dies trifft in einem solchen Grade zu, daß die Fundortsliste der *Draba* geradezu einer Aufzählung sämtlicher in dieser Kategorie C genannten Fundorte gleichgesetzt werden kann. Schwerpunkt im Norden ist wieder wie bei der *Aretia* das Berchtesgadener Land. Dies gilt auch für das nächste Beispiel,

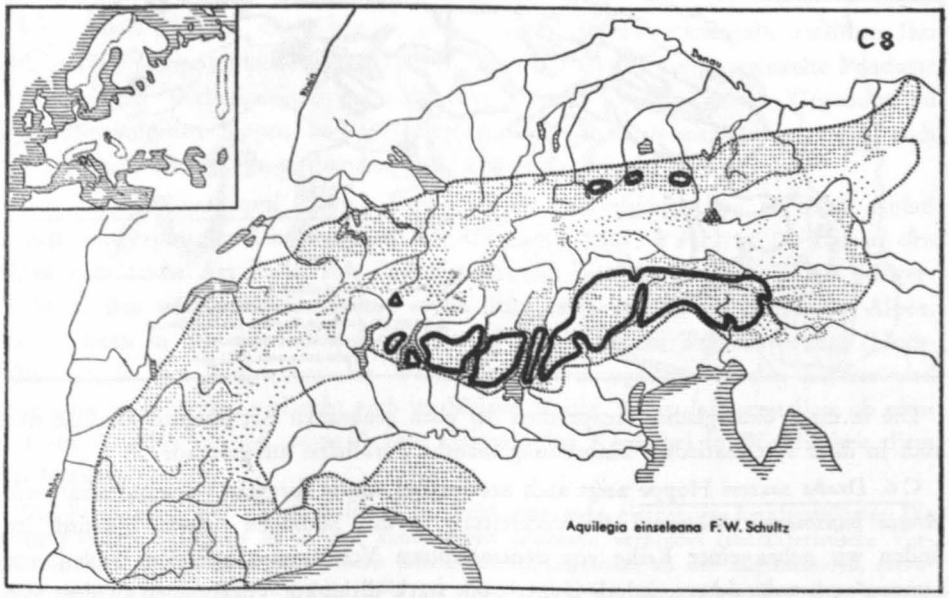
C 7. *Sesleria ovata* (Hoppe) Kerner (= *Psilathera ovata* [Hoppe] Deyl), die nur im Norden wieder etwas seltener und daher mehr disjunkt verbreitet ist, während die zentralalpinen Vorkommen noch reichlicher, die südalpinen etwas weiter nach Südosten ausgedehnt erscheinen.

Es ist bemerkenswert, daß trotz dieser reichen zentralalpinen Vorkommen, die für ein gutes Ausbreitungsvermögen sprechen und gerade in diesem Fall eine rezente Besiedlung der Nordalpen denkbar machen würden, die Art sich dort wieder lediglich auf die im Verlauf unserer Betrachtung immer wieder zu nennenden, sehr disjunkten Gebiete beschränkt.

Auch bei dieser Art erscheint, wie bei vielen Sippen der Kategorie C, das Areal im südöstlichsten Alpenteil wieder stark aufgelockert. Die früheren Angaben vom Obir und aus den Steiner Alpen werden bei Deyl (1946) nicht mehr wiederholt; in jenen Gebieten scheint vielfach *S. sphaerocephala* Ard. (= *Sesleriella sph.* [Ard.] Deyl) mit unserer Art verwechselt worden zu sein. (Karte bei Deyl l. c.)

Einige weitere Arten greifen in den Nordalpen westlich noch etwas über den Inn hinaus und besiedeln die Berge um den Achensee. Während bei

C 8. *Aquilegia einseleana* F. W. Schultz der Schwerpunkt immer noch im Berchtesgadener Gebiet liegt und die Vorkommen bei Kufstein und am Sonnwendjoch nur als recht spärlich bezeichnet werden können, hat er sich bei



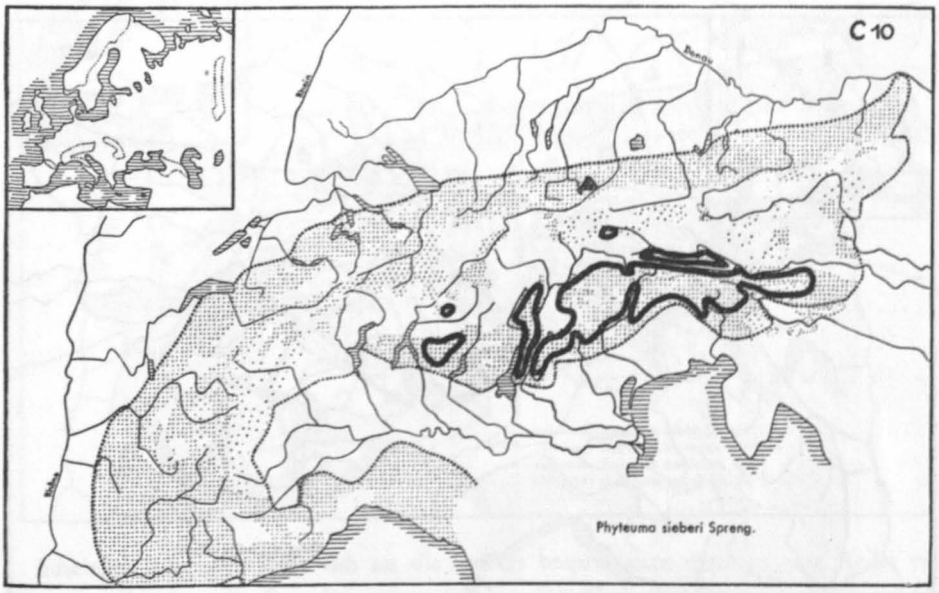
C 9. *Euphrasia cuspidata* Host eindeutig auf das Inn-Walchengebiet verlagert. Aus den Berchtesgadener Alpen liegt für diese Pflanze nur eine nicht mehr nachprüfbare Angabe aus dem Gebiet von Ettenberg vor (Gentner mdl. nach Paul); dagegen

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

ist die Art noch von zwei eng benachbarten Fundorten des Ennsgebietes angegeben, die sie mit der ihr nächstverwandten ssp. *styriaca* (Wettst.) Hayek teilt.

Über die vermutete Bastardnatur der letztgenannten Form wurde bereits unter A 6 berichtet. Wenn es sich bei den Ennstaler Individuen, denen der Name „*cuspidata*" beigelegt wird, wirklich um echte Angehörige dieser Art handelt und nicht nur um einzelne Stücke mit *cuspidata*-Habitus, die aus der Menge der *styriaca*-Individuen herausgelesen wurden, dann zeigt dieser Fall in besonders schöner Ausprägung das regionale Nebeneinander der südlich-nördlichen (Kategorie C) und der nordöstlichen (Kategorie A) Formen. Sollte jedoch die andere Annahme zutreffen, also die südliche Pflanze in Wirklichkeit auf das Unterinn- und Achenseegebiet beschränkt sein, dann sind wir bereits bei der nächsten Teilgruppe angelangt, die die Arten umfassen soll, die im Norden ausschließlich zwichen Inn und Lech verbreitet sind. Hierzu gehört

C 10. *Phyteuma sieberi Spreng.*, ein alpiner Endemit, der in den gesamten südlichen, vor allem aber in den südöstlichen Kalkalpen verbreitet ist und nur ganz wenige Stellen in den Zentral- und Nordalpen (nur Achensee *)) besetzt hält. Eine stärkere Verlagerung des Schwerpunkts im Süden auf die Gebiete östlich der Etsch sehen wir bei der arealmäßig eng verwandten



C 11. *Soldanella minima* Hoppe ssp. *euminima* Lüdi, die im Westen nur mehr aus einem schmalen Geländestreifen zwischen Adda und Sarca bekannt ist. Wie bereits oben unter A 5 angeführt, ist die Ausdehnung ihres nordalpinen Areals noch nicht mit Sicherheit bekannt; jedenfalls ist es aber recht wahrscheinlich, daß auch sie im Achenseegebiet zu finden ist. Ihre Hauptverbreitung im nördlichen Teilareal liegt aber westlich der Loisach, wo sie die östlichen und auch einen Teil der westlichen Ammergauer Berge in Menge besiedelt. Dort teilt sie ihr Areal mit

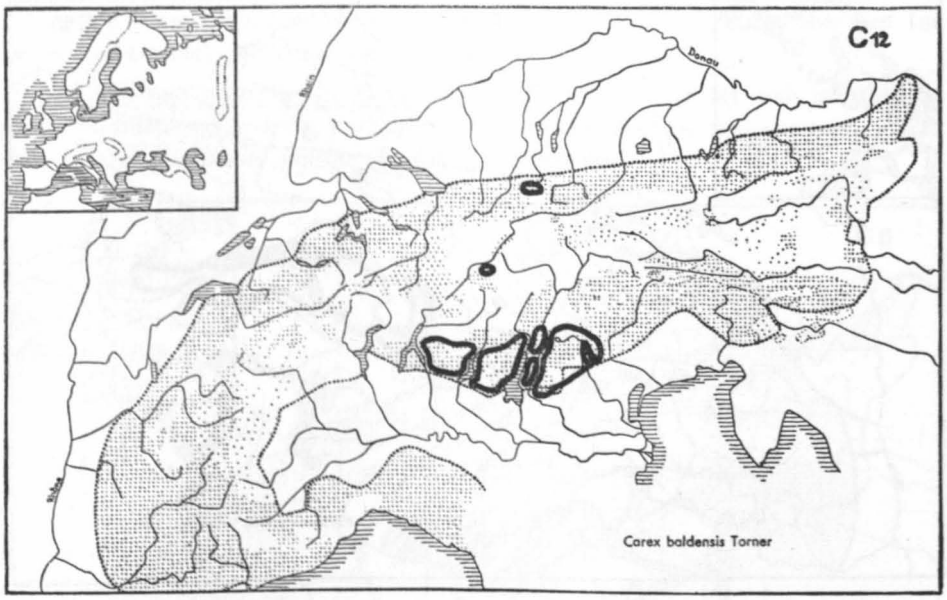
*) Wir folgen hier der Angabe Gentners (1930), wenn auch mit einigem Bedenken, da diese Art im Rofan nie mehr gesichtet wurde. Die Möglichkeit einer Verwechslung mit ähnlichen *orbiculare*-Formen, wie sie im Tegernseer Gebiet häufig sind, ist nicht auszuschließen.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

C 12. *Carex baldensis* Torner, einer sehr alten, zweifellos tertiären Art, die sich in den Südalpen nur in dem verhältnismäßig engen Gebiet zwischen Comer See und Valsugana erhalten hat. Über ihr nordalpines Vorkommen wurde an anderer Stelle (Merxmüller, 1950 b) berichtet.

Das primäre Vorkommen dieser Segge in den abgelegensten Gebieten der Ammergauer Berge macht es höchst unwahrscheinlich, daß die nordalpinen Fundorte mit einer Einschleppung durch Schafe in Zusammenhang gebracht werden können (wie dies in Hegi, II, 2. Aufl., S. 74, als Möglichkeit erwogen wird). Auch für die Unterengadiner und Münstertaler Vorkommen scheint ein solcher Erklärungsversuch nicht allzu glücklich, da die glatten Schläuche dieser Segge für eine epizoische Verbreitung nicht sonderlich geeignet erscheinen.

Eher mag man gerade in diesen beiden Fällen geneigt sein, die Vorkommen als die Reste postglazialer Vorstöße zu betrachten. Ein solcher Vorstoß würde jedoch wohl entlang der warmen Föhntäler erfolgt sein: es wäre unverständlich, daß sich weder im Eisacktal, am Brenner, um Innsbruck noch in den bekannten Föhnbezirken um Mittenwald und Garmisch die Pflanze erhalten hätte. Vielmehr macht das so wenig weit nach Norden greifende Südareal der Segge ebenso den Eindruck konservativer Endemität wie das gänzlich abseits liegende nordalpine im Innern der Ammergauer Berge.



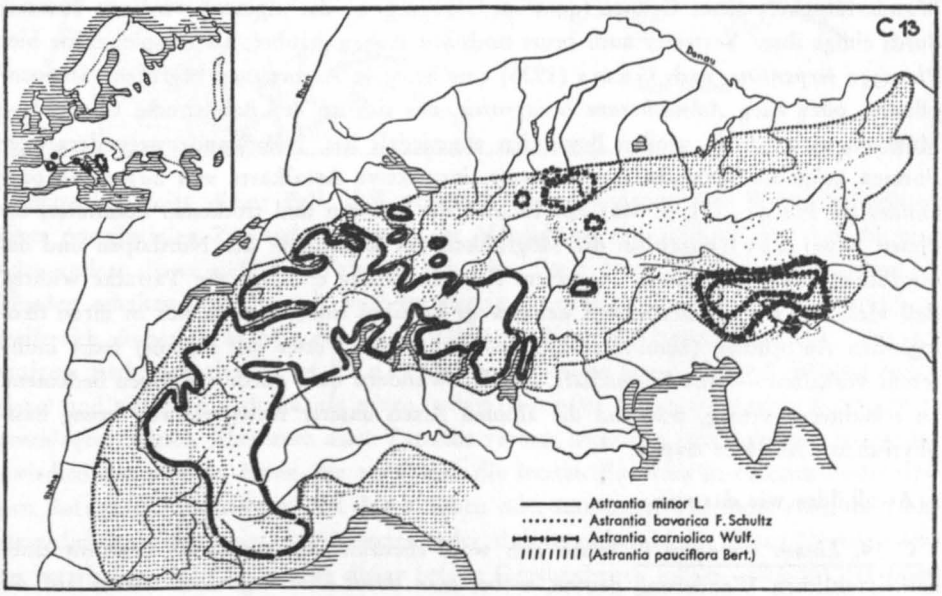
Mit noch größerer Sicherheit läßt sich die Möglichkeit einer postglazialen Zuwanderung bei der folgenden Art,

C 13. *Astrantia bavarica* F. Schultz, ausschalten, deren südliches Teilareal auf die südöstlichsten Kalkalpen beschränkt ist. Eine Wanderung aber von den Karawanken bis ins Karwendel ist schlechterdings undenkbar. Das Nordareal dieser Art erstreckt sich im Vergleich mit dem der vorhergehenden über ein etwas ausgedehnteres Gebiet, das etwa vom Tegern- und Achensee bis zur Loisach reicht.

Wenn wir hier von der ebenfalls als unwahrscheinlich zu erachtenden Möglichkeit einer Verschleppung absehen (gegen sie sprechen neben dem mangelnden Austausch der beiden Gebiete

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

die Geschlossenheit der ziemlich disjunkten Vorkommen westlich und südlich davon sowie vor allem der verbindende Zwischenfundort im Zillergrund), so wird man wohl wiederum am besten eine bereits prädiluviale Aufgliederung dieser Artengruppe (Sektion *Astrantiella)* annehmen. Es wäre dann einer oxyphytischen Westsippe mit weiter Verbreitung in den Pyrenäen, Zentralfrankreich, Westalpen und vielleicht auch schon im Apennin eine östlich anschließende kalzikole Sippe gegenübergestanden, die in den kalkreicheren Gebieten, zumindest des mittleren Alpenteiles verbreitet war. Ähnliche Beispiele einer solchen prä- oder frühdiluvialen Verbreitung finden wir heute etwa bei den Artenpaaren *Achillea nana* — *A. clavenae* oder *Minuartia flaccida* — *M. austriaca*. Es ist vorstellbar, daß bei dieser insgesamt südlich getönten *Astrantia*-Sektion bereits ursprünglich die nordöstlichen und zentralnorischen Alpen von unserer Art freigeblieben waren, ein Verbreitungstyp, der uns ja heute noch von einer Reihe anderer südlicher Arten (vgl. z. B. *Phyteuma ovatum* Honck., letzten Endes übrigens auch *Soldanella euminima)* bekannt ist. Allerdings haben solche Erwägungen bei der ausgesprochenen Zufälligkeit der Erhaltung in einzelnen Gebieten mehr spekulativen Charakter; immerhin muß jedoch das heutige Fehlen der *Astrantia* im Südtiroler Gebiet wohl auch am ehesten solchen Zufälligkeiten zur Last gelegt werden.



Scheinbar zwanglos ließe sich an die zuletzt besprochenen Formen eine Reihe von Arten anschließen, die P a u l in seiner Studie „Die Verbreitung südlicher Pflanzen in den Bayerischen Alpen" (1939) betrachtet hat, zumal ja die (dem Autor damals nur von Talstandorten bekannte) hier aufgeführte *Carex baldensis* auch dort als eine der ersten Arten genannt wird. Es müßten also etwa, um nur einige Pflanzen herauszugreifen, *Saponaria ocymoides, Plantago serpentina, Coronilla emerus, Luzula nivea* und (dort nicht angeführt) *Linum viscosum* in unsere Liste eingereiht werden. Hier stellen sich jedoch grundsätzliche Bedenken ein, die zum einen Teil rein aus der Themastellung unserer Arbeit entspringen, da diese ja die alpinen Pflanzen behandeln will, während P a u l gerade Wert darauf legt, die T a l pflanzen zu erfassen, die „dem Gebirge am meisten fremd sind, die von Süden, d. h. aus dem Mediterrangebiet durch die

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

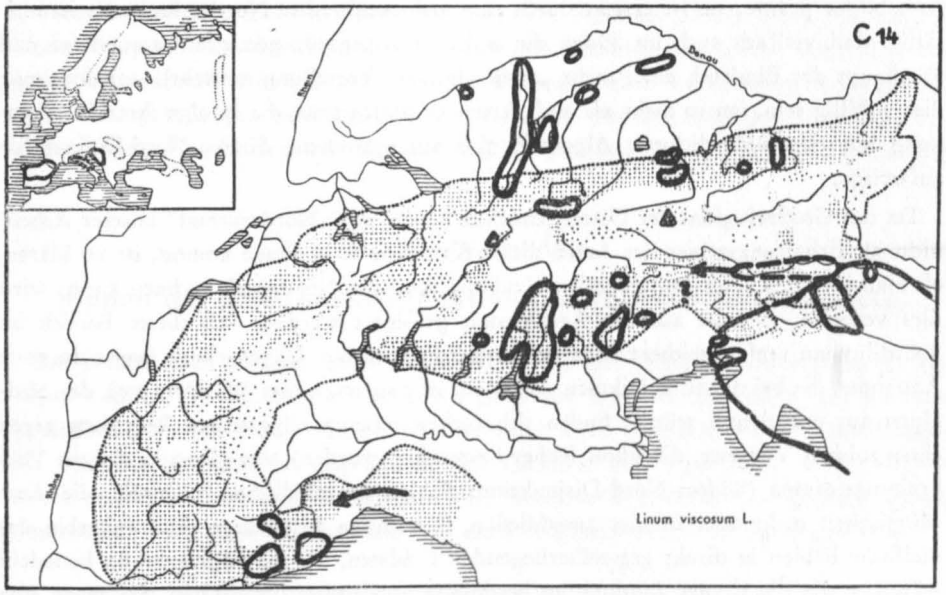
niederen, zentralalpinen Pässe und das obere Inntal in das bayerische Alpengebiet eingedrungen sind".

Zum anderen scheint aber gerade diese verschiedenartige, nach der vertikalen Erstreckung getroffene Auswahl möglicherweise auch eine recht verschiedene Geschichte der beiden Gruppen aufzuzeigen. Während wir uns nämlich um den Nachweis bemühten, daß die von uns besprochenen Arten die Eiszeiten (oder zumindest das Spätdiluvium) in den Nordalpen überdauerten, wäre ein solches Bemühen bei den meisten der Paulschen Arten von vornherein zum Scheitern verurteilt. Bei diesen handelt es sich eben nicht um Alpenpflanzen, denen auch bei deutlich südlicher Tönung doch eine gewisse Anpassung an alpine, oft sogar hochalpine Klimate zugesprochen werden muß, sondern hier liegen ausgesprochene Thermophyten kolliner oder höchstens montaner Prägung vor, deren Überdauern in situ vielfach schlechterdings unvorstellbar ist. Die rezente Wanderfähigkeit dieser Gruppe (ganz im Gegensatz zu der alpinen) wird uns überdies durch einige ihrer Vertreter auch heute noch vor Augen geführt; als Beispiel diene hier *Plantago serpentina*, nach Gams (1936) eine heute in Ausbreitung begriffene Steppenpflanze, oder auch *Achnatherum lasiagrostis*, das sich an der Bahnstrecke Garmisch—München mehrfach in großen Beständen angesiedelt hat. Die Wanderwege derartiger Formen zeigt am schönsten die bekannte, instruktive Arealkarte von *Saponaria ocymoides* (in Hegi, III, S. 345) an: Es sind die warmen und trockenen Föhntäler, die diesen Arten nach eiszeitlich die Möglichkeit zur Besiedlung der Nordalpen und des nördlichen Vorlandes gaben. In diesem Zusammenhang erscheint die Tatsache wichtig, daß viele der Paulschen Arten keineswegs kalzikol sind, sondern sich in ihren ökologischen Ansprüchen (zumindest hinsichtlich des pH-Wertes des Bodens) recht indifferent verhalten — eine Eigenschaft, die das Wandern quer durch die Alpen bedeutend zu erleichtern vermag, während die alpinen Arten unserer Kategorie alle streng basiphytischen Charakter tragen.

Arealbilder wie das von

C 14. *Linum viscosum* L. lassen sich wohl ebenfalls am besten als Ergebnis einer nacheiszeitlichen Wanderung deuten, wobei man dann allerdings doch wieder auf die Annahme einer postglazialen Wärmezeit (mit weiterer Verbreitung dieses submediterranen Leins) zurückzugreifen gezwungen ist. Freilich ist schwer verständlich, warum unsere Pflanze in einer solchen Epoche nicht auch ihr südwestalpines, an den Apenninenkamm anschließendes Areal bedeutend nach Norden vorgeschoben hat. Überdies darf nicht verhehlt werden, daß die Art (von den Vorkommen auf der Hochebene abgesehen) in den Nordalpen in sehr auffälliger Weise ausschließlich an Fundorte gebunden ist, die auch von den alpinen Arten unserer Kategorie bevorzugt besiedelt werden. Diese Tatsache läßt sich freilich so deuten, daß eben diese Örtlichkeiten klimatisch so bevorzugt waren und sind, daß sie einerseits den alpinen Arten das eiszeitliche Überdauern ermöglichten, andererseits nach einer erneuten (nach-wärmezeitlichen) Klimaverschlechterung auch den postdiluvialen Zuwanderern weiterhin Zuflucht zu gewähren vermochten.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at



Immerhin zeigt dieser Fall, daß verständlicherweise neben der Wahrscheinlichkeit einer postglazialen Zuwanderung auch die Möglichkeit einzuräumen ist, daß die eine oder andere dieser südlichen Talarten sich (überdies?) auch während der Eiszeiten im Norden erhalten hat. Es ist ja von vornherein zu erwarten, daß nicht alle derartigen Fälle sich säuberlich in eine der beiden Gruppen einreihen lassen: So würde man mit einigem Recht von den Arten Pauls *Galium aristatum* (etwa neben *Euphrasia cuspidata)* und vielleicht auch *Luzula nivea* (neben *Astrantia bavarica)* unserer Kategorie C zuschlagen können. Aber auch diese Tatsache vermag nicht den prinzipiellen Unterschied zwischen den alpinen Arten, die zumindest die letzten Eiszeiten in einzelnen nordalpinen Refugien überdauerten, und den kollinen oder montanen Thermophyten, die nacheiszeitlich in unser Gebiet einwanderten (oder aber irgendwo in der Ebene überdauerten) zu verwischen. Als Exponenten dieser beiden Gegebenheiten mögen etwa auf der einen Seite *Horminum pyrenaicum* und *Aretia hausmanni,* auf der anderen *Saponaria ocymoides* und *Tunica saxifraga* genannt sein.

Unter der Kategorie C wurde eine Reihe von Arten zusammengefaßt, deren eines Teilareal in den Südalpen liegt, während das andere die mittleren Nordalpen (die Bayerisch-Nordtiroler Kalkalpen) umgreift. Noch stärker als im vorhergehenden Kapitel B liegt der Schwerpunkt dieser Arten im Süden; auffällig ist die starke Häufung endemisch-alpiner Arten. Der grundlegende Unterschied gegenüber den früher behandelten Fällen liegt in der Ausbildung des nördlichen Teilareals: hier sind die mittleren Alpen besiedelt, während die Arten im Nordosten fehlen. Wir finden hier also nicht die charakteristische Linie Süd-Nordost vor, die die bisherigen

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Arealbilder prägte; sie ist ersetzt durch eine mehr senkrechte Nordsüdlinie. Es ist auffällig, daß vielfach auch im Süden die östlichen Alpenteile gemieden werden (so daß überhaupt der Eindruck einer mehr „mittelalpinen" Verteilung entsteht) — jedoch mag dies zufällig sein, um so mehr als auch Arten zu finden sind, die infolge ihrer Beschränkung auf den südöstlichsten Alpenteil eine ausgesprochene Südost-Nord-Disjunktion aufweisen.

Da das Großrefugium der Österreichischen Alpen, das „Nordostareal" unserer Arbeit, nicht als Erhaltungsgebiet der Arten dieser Kategorie C in Frage kommt, ist zu klären, ob man hier mit einer postglazialen Neubesiedlung des Nordareals rechnen kann; wird dies verneint, so muß aus der Arealgestalt gefolgert werden, daß dieser Bereich im Spätdiluvium umfangreichere Erhaltungsmöglichkeiten bot. Gegengründe gegen die erste Annahme, die bei diesen kalzikolen Arten ein sehr sprungweises Wandern von den Südalpen aus postulieren würde, finden sich (neben unseren allgemeinen Bedenken gegen einen solchen Vorgang, die schon früher besprochen wurden), vor allem in einigen Verbreitungsformen (Südost-Nord-Disjunktion; Fehlen im nördlichen Südtirol), die diese Möglichkeit mehr oder minder ausschließen. Gewichtige Argumente sind weiterhin das vielfache Fehlen in direkt gegenüberliegenden Gebieten, die am leichtesten zu besiedeln wären, sowie die strenge Bindung an bestimmte nordalpine Lokalitäten, die gegen eine Zufallsmäßigkeit spricht, die einer sprunghaften Verbreitung doch wohl anhaften sollte. Es wird daher besser anzunehmen sein, daß diese Sippen im Spätdiluvium in den Nordalpen sich dauernd gehalten haben, wobei als Erhaltungsgebiete die unvergletscherten Berggelände der Kalkvoralpen (wie Ammergauer, Chiemgauer, Traunstein-Reichenhaller Berge) anzusehen sind. Manche Arten mögen auch, dem Gletscherrand folgend, nach Norden ausgewichen und mit dem abschmelzenden Eise wieder zurückgekehrt sein, ein Vorgang, der uns aber für eine Reihe anderer Arten *(Carex baldensis, Horminum)* wenig wahrscheinlich dünkt.

Diese alpinen Sippen der Kategorie C sind nicht mit einer Reihe von montanen und kollinen, thermophilen Formen zu vermengen, die bei starker Verbreitung im Süden ebenfalls eine deutliche Häufung im mittleren Nordalpengebiet (und dessen Vorland) zeigen. Diese nicht an alpine Klimate angepaßten Arten können bei ihrem ausgeprägten Wärmebedürfnis im Gegensatz zu den erstgenannten wohl kaum im Norden die Eiszeiten überdauert haben; umgekehrt zeigen sie eine sehr erhebliche rezente Wanderfähigkeit, zu der noch eine vielfache Indifferenz gegenüber der Bodenreaktion kommt. Wenn auch vereinzelte Arten nicht sicher einzureihen sein sollten, so kann doch eine prinzipielle Verschiedenheit zwischen den alpinen Arten der Kategorie C (spätdiluviale Erhaltung im Norden) und den montanen, gerne als „Föhnpflanzen" bezeichneten Thermophyten (postglaziale Einwanderung) anerkannt werden.

An diese Kategorie C sind noch zwei kleinere Artgruppen anzuschließen, die ihr dadadurch nahekommen, daß sie bei meist ausgeprägter Nord-Süd-Disjunktion ebenfalls im Nordostareal fehlen. Beide Artgruppen greifen in den Nordalpen erheblich weiter nach

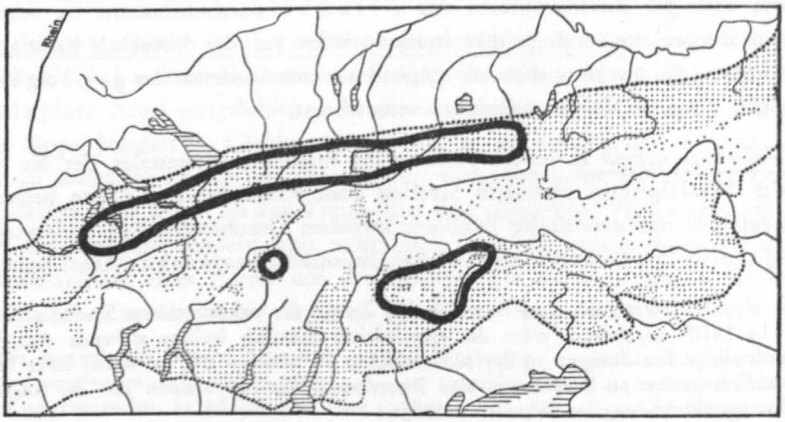
© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Westen aus und erreichen den Rhein, die Aare oder sogar die Rhone. Unter sich sind die beiden Gruppen stark verschieden; auch trägt ihre Einfügung an dieser Stelle recht formalen Charakter. Da jedoch diese Formen wesentlich zum Verständnis der ostalpinen Arealbildung beitragen und überdies ihre Kenntnis zur Deutung der nachfolgend zu besprechenden Typen unumgänglich ist, erschien ihre lose Anreihung hier zweckmäßig.

Artgruppe D_1

Sippen mit Süd-Nord-Disjunktion (nordalpiner Schwerpunkt)

Bei dieser einen Gruppe liegt der Schwerpunkt der rezenten Verbreitung in den Alpen deutlich im Norden, während die Südalpen weit weniger dicht, oft nur sehr sporadisch oder (in einem Einzelfall) überhaupt nicht besiedelt werden. Bezeichnend für dieses mehr nördliche Gepräge ist die Tatsache, daß auch einige arktisch-alpine Arten in den Alpen übereinstimmende oder ähnliche Arealformen ausgebildet haben. Schematisch wäre dieser Verbreitungstyp etwa folgendermaßen zu charakterisieren:



Wir rechnen hierher folgende Arten:

endemisch-alpin:
D 1. *Valeriana supina*
D 2. *Papaver sendtneri*

arktisch-alpin:
D 3. *Pedicularis oederi*
D 4. *Mnium hymenophylloides*
D 5. *Woodsia glabella*

Die auffallende Ähnlichkeit des nordalpinen Areals bei den hier zu besprechenden Arten rechtfertigt ihre gemeinsame Behandlung, obgleich ihre allgemeine Verbreitung und besonders die ihrer weiteren Verwandtschaft manche Verschiedenheiten aufweisen. Gerade dieses Zusammentreffen ist aber eine weitere Stütze für die in dieser Arbeit vertretene Ansicht, daß das Meuselsche Prinzip der Vergleichung (1943) in den Alpen enger gefaßt werden muß als in den von diesem Autor betrachteten Bereichen,

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

da in den Alpen die viel stärker und unmittelbarer einwirkenden, verhältnismäßig jähen Änderungen der Eiszeiten eine gewisse Konvergenz der Einzelareale hervorgerufen haben. Während es Meusel recht einleuchtend begründen kann, wenn er für seine großräumigen*) und größere Sippen umfassenden Arealformen die (immer einigermaßen hypothetische) historische ebenso wie die (sehr komplexe) ökologisch-klimatische Fragestellung vernachlässigt, ist bei der alpinen Flora der historische Faktor so bedeutend, die eiszeitliche (allen Typen gemeinsame) Überprägung so einschneidend, daß die Meuselschen Charaktere verwischt werden, während die rein historischen in vielen Fällen klar erkennbar bleiben. Mit anderen Worten: Meusel arbeitet bei seinen Untersuchungen größtenteils mit Sippen so weiter systematischer und geographischer Begrenzung, daß alle auf die Arealbildung einwirkenden Faktoren als einigermaßen gleichrangig, im Gleichgewicht befindlich angesehen werden können; da diese Faktoren in einem solchen System so komplexer Natur sind, daß ein einzelner für sich kaum zur Arealerklärung herangezogen werden kann, faßt Meusel das Areal als „Gestaltphänomen", als eine der entsprechenden Pflanze angehörende Eigenschaft auf. Bei unseren Betrachtungen jedoch ist das Gleichgewicht der Faktoren durch das durchgreifende Überwiegen des historischen Faktors gestört; so oft wir auch das Gestaltphänomen, also die Reaktionsnorm der Pflanze durchschimmern zu sehen vermeinen, so werden wir doch primär immer wieder auf das historisch bedingte Teilareal verwiesen, das uns aber eben vorwiegend nur ein Ausdruck der geologischen Bedingungen jüngster Vergangenheit zu sein scheint.

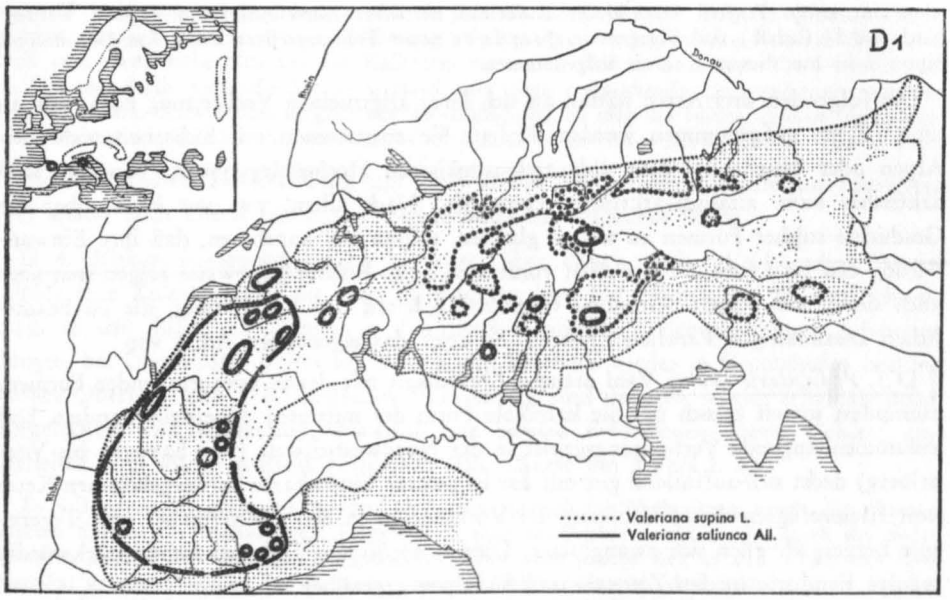
D 1. *Valeriana supina* L. ist ein Endemit des mittleren Alpenteiles, der die höheren Gipfel der Nordalpen in schmalem Streifen vom Rhein bis zur Traun besiedelt, in den Zentralalpen nur vereinzelte Fundorte zwischen Graubünden und Steiermark aufweist und auch in den Südalpen nur ein verhältnismäßig beschränktes Areal besetzt hält.

Da die alpinen Valerianen dem meridionalen Zweig des arktotertiären Stammes (im Sinne von Diels 1910) zugehören, wäre die systematisch ziemlich isoliert stehende Art (die am ehesten noch einige Beziehungen zu der südwestlichen *V. saliunca* All. aufweist) ihrer Herkunft nach als südlich getönt zu bezeichnen, eine Zuordnung, die sich schlecht mit der augenscheinlichen Schwerpunktsbildung im Norden verträgt.

Im Gegensatz zu den Angaben Pampaninis (1903) scheint uns diese Art in den eigentlichen Südostalpen selten zu werden. Es dürfte daher nicht angehen, diesen Baldrian einfach mit dem Prädikat „ostalpin" zu versehen (nur deshalb, weil er den Rhein nicht nach Westen überschreitet), obwohl er in die charakteristisch ostalpinen Bereiche, in die nordöstlichen, zentralnorischen und und südöstlichen Alpen überhaupt nur sporadisch eintritt. Es ist dies ein Hinweis dafür, wie formal eine prinzipielle Gliederung der alpinen Flora in west- und ostalpine Arten ist. Nur aus einer solch schematischen Betrachtung heraus läßt es sich erklären, wenn unter anderen Vierhapper (1924/25) behauptet, daß es keine mittelalpinen Arten gebe; wir werden im Gegenteil nicht anstehen, unsere Art als Endemiten der (östlichen) Mittelalpen zu bezeichnen und ihr in dieser Hinsicht eine Reihe anderer Arten wie etwa *Hieracium eu-Hoppeanum* oder *Thlaspi salisii* zur Seite stellen. — Der abgesprengte steirische Fundort der *Valeriana* fällt räumlich etwa mit dem Vorkommen von *Euphrasia cuspidata* zusammen.

*) In einer gewissen Analogie hierzu läßt sich auch die Feststellung Reinigs (1938), daß die eiszeitlichen Rückzugsgebiete „nicht nur als Erhaltungsgebiete phylogenetisch alter Elemente, sondern auch als Mannigfaltigkeitszentren und postglaziale Ausbreitungszentren phylogenetisch junger Tier- und Pflanzenformen" aufzufassen sind, nicht oder nur sehr bedingt auf die im Reinigschen Sinn viel zu kleinräumigen alpinen Refugien anwenden.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at



D 2. *Papaver alpinum* L. ssp. *sendtneri* (Kern.) Schinz et Keller weicht arealmäßig von allen hier behandelten Formen scharf durch den Umstand ab, daß hier überhaupt kein südalpines Areal ausgebildet ist, daß es sich also um eine rein nordalpin verbreitete Sippe handelt *). Gleichwohl erschien es angebracht, die Pflanze in dieser Gruppe zu behandeln, nicht nur weil sie der vorhergehenden Art in der Erstreckung des Nordareals vom Rhein bis zur Traun (und dem disjunkten Vorkommen im Lungau) so überaus ähnlich ist, sondern weit mehr noch, weil hier gerade durch die ausschließliche Beschränkung eines Areals auf den Norden ein weiterer Beweis für die Möglichkeit des Überdauerns solcher Arten im Norden erbracht sein dürfte.

Es wäre verfehlt, in diesem Falle eine andere Erklärung für das Zustandekommen dieser Arealform konstruieren zu wollen, etwa an eine postdiluviale Mutation oder Bastardierung einer der angrenzenden, in günstigeren oder größeren Refugien erhaltenen Sippen zu denken. Ebenso unglaubhaft wäre aber die Annahme, daß unsere Art in einem der großen Refugien das Spätdiluvial überdauert hätte und dann aus diesem vollständig abgewandert wäre. Wir sehen also in ihr einen hervorragenden Zeugen für die Annahme, daß es einer Reihe von Pflanzen möglich war, während der Eiszeiten sich im Bereich der mittleren Nordalpen in kleinen Refugien (ebenso wie vereinzelt im Vorland) zu erhalten.

Damit stimmt gut überein, daß ein abgesprengtes, streng disjunktes Vorkommen dieses Mohnes (hierin über das Areal von *Valeriana supina* hinausgreifend) in jenem Gebiet westlich des Vierwaldstätter Sees liegt bzw. unmittelbar daran angrenzt, das seit langem als in der letzten Eiszeit unvereist und als erstrangiges Erhaltungszentrum bekannt geworden ist.

Die in den Schweizer Florenwerken aus den westlich anschließenden Gebieten von Freiburg bis ins Wallis aufgeführten Fundorte sind recht fraglich. Da stets Lokalitäten genannt sind, an denen die dort heimische Sippe (*P. alpinum* L. s. str.) verbreitet ist, mag wieder an das

*) In jüngster Zeit hat Kunz (in litt.) größere Populationen dieser Sippe am Wischberg bei Raibl, also an den Arealgrenzen von *P. rhaeticum* und *P. kerneri* konstatiert. Weitere Untersuchungen dieser südlichen Form wären von großem Interesse; sie hätten vor allem zu klären, ob es sich bei ihr nicht etwa um ein Analogon des *P. bursers sulfureum* handelt.

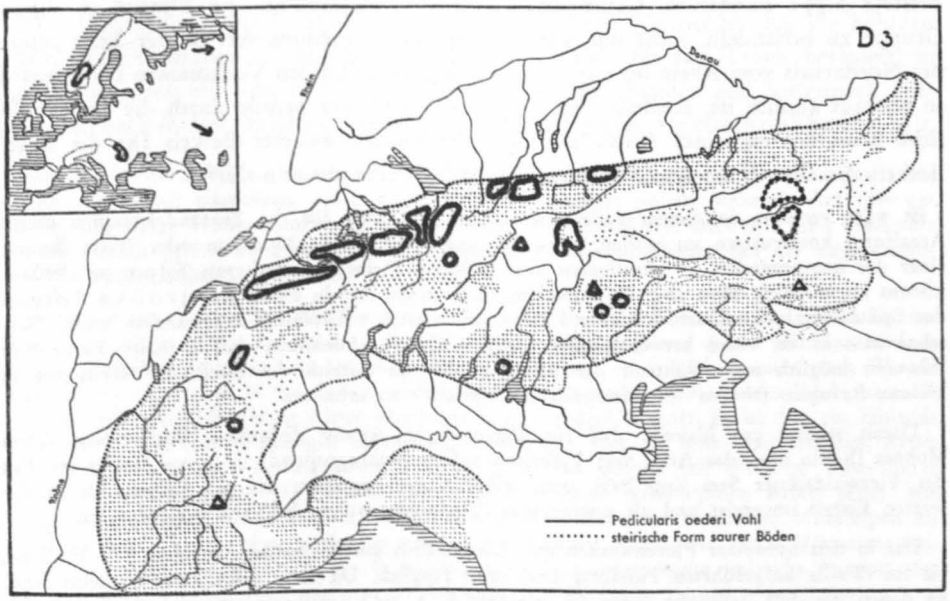
© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

schon im ersten Kapitel besprochene Auftreten mutierter Einzelindividuen gedacht werden. Nach Lüdi (briefl.) sind übrigens in Jaquets neuer Freiburgerflora keine Angaben unserer Sippe mehr aus diesem Kanton aufgenommen.

Die folgenden drei Arten hätten an sich ihrer allgemeinen Verbreitung nach nicht in unsere Liste aufgenommen werden dürfen: Sie entstammen mit Sicherheit nicht den Alpen oder überhaupt dem südmitteleuropäischen Hochgebirgssystem, sondern sind arktischer bzw. altaiisch-arktischer Herkunft. Nach allem, was wir heute über die Geschichte solcher Formen zu wissen glauben, sollten wir annehmen, daß ihre Einwanderung erst im Laufe der Eiszeiten vonstatten ging. Erstaunlicherweise zeigen nun aber auch sie in den Alpen bestimmte Gesetzmäßigkeiten der Verbreitung, die zu beachtlichen arealmäßigen Parallelen führen. So zeigt das eigenartige Areal von

D 3. *Pedicularis oederi* Vahl manche Ähnlichkeit mit denen vorhergehender Formen, zumindest soweit es sich um die kalzikole Form der mittleren Alpenteile handelt. Das zusammenhängende Verbreitungsgebiet in der Nordwestschweiz (von Savoyen bis Vorarlberg) deckt sich auffallend gut mit der in unserer Eiszeitkarte hervorgehobenen Kette von Kleinrefugien dieses Gebietes; die Vorkommen in den Ammergauer und Tegernseer Bergen schließen sich zwanglos an. Diesem nördlichen Teilareal stehen merkwürdig wenige Fundorte in den Zentral- und Südalpen gegenüber.

In der nordalpinen Schwerpunktbildung stimmt diese Art mit den beiden vorhergehenden so gut überein, daß dahinzustellen ist, ob dies einfach damit erklärt werden kann, daß sie von Norden her eben „nicht weiter nach Süden vorgedrungen sei". Gegen eine solche Theorie spricht die starke Isolation der südlicheren Vorkommen.



Das Problem der oxyphytischen, morphologisch anscheinend nicht geschiedenen Rasse der ostnorischen Zentralalpen bedarf noch eingehender Untersuchungen. Da diese Form arealmäßig streng an das endemitenreiche, altertümlich wirkende „zentralnorische Refugium" gebunden

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

ist, darf wohl angenommen werden, daß es sich um ein Relikt aus früheren Glazialperioden handelt, das sich dort in strenger Isolierung erhalten hat. Analog zu den früheren Beispielen darf man zwar wohl auch bei der Kalkform vermuten, daß sie zumindest die letzte Eiszeit an Ort und Stelle verbracht hat — es wird aber ohne vergleichende Untersuchungen mit den Formen anderer Areale nicht möglich sein zu entscheiden, ob man die beiden alpinen physiologischen Rassen voneinander ableiten kann oder ob man an getrennte Einwanderung denken muß.

Einer ähnlichen Beschränkung auf eine Reihe bevorzugter Lokalitäten unterliegt (bei weiter nach Osten reichender Verbreitung) ein arktisches Moos,

D 4. *Mnium hymenophylloides* Hübener, über dessen alpine Vorkommen Paul (1952) eine Zusammenstellung gibt. Wir finden hier die Pflanze am Wiener Schneeberg, in den Eisenerzer Alpen, in den Berchtesgadener, Chiemgauer und Achenseer Bergen, bei Oberstdorf; weiter im Westen tritt sie dann wieder in Graubünden und im Berner Oberland auf. Die südalpinen Vorkommen sind dagegen wieder erheblich mehr aufgelockert und engräumig, wiewohl eine bessere Erforschung dieser Gebiete uns vielleicht eine solche Ansicht revidieren läßt. (Karte bei Paul l. c.)

Es soll gar nicht geleugnet werden, daß eine sprunghafte Verbreitung durch die überaus leichten Sporen bei Moosen und Farnen weit eher annehmbar erschiene als durch die meist schweren Samen der alpinen Blütenpflanzen, wenn auch unsere Art in den Alpen nie *cum fructibus* gemeldet worden ist. Es bleibt aber doch sehr erstaunlich, daß dann bei einer solchen sprunghaften Verbreitung ausgerechnet wieder (und ausschließlich) die nämlichen Lokalitäten besiedelt werden, die uns von den anderen Arten her als Kleinrefugien bekannt sind.

Bei einer weiteren kryptogamen Art, dem holarktisch verbreiteten Farn

D 5. *Woodsia glabella* R. Br., äußert sich die nordalpine Schwerpunktbildung nur mehr in der Breitenerstreckung dieses Teilareals (Nordwestschweiz bis Salzburg), innerhalb dessen jedoch nur ganz wenige, äußerst sporadische Fundstellen angetroffen werden. Diesen Vorkommen steht ein verhältnismäßig geschlossenes südalpines Teilareal zwischen Eisack und Isonzo gegenüber, in dem der Farn vor allem an die Hauptketten der Norddolomiten und der Karnischen Alpen gebunden ist. (Karte bei Paul 1952.)

Durch dieses häufige Auftreten in dem gegenüber dem weiten Nordareal allerdings nur recht engbegrenzten Südalpenbereich entsteht hier fast der Eindruck einer südalpinen (!) Art, die etwa mit *Aretia hausmanni* verglichen werden könnte, wozu auch der Einzelfundort in Berchtesgaden passen würde. Auch die westlicheren Vorkommen in den Nordalpen lassen sich in Übereinstimmung mit ähnlich disjunkten Fundorten von z. B. *Stachys alopecurus* oder *Heracleum austriacum* (die in der nächsten Kategorie behandelt werden) bringen. Während wir jedoch bei diesen alpigenen Arten zwangsläufig diese isolierten Lokalitäten als Relikte einer früher größeren nordalpinen Verbreitung deuten müssen, bleibt hier im Einzelfall selbstverständlich die Deutung offen, daß es sich um zufällige Ansiedlungen des von Norden an verschiedenen Stellen in die Alpen eindringenden Farns handelt. Wichtig erscheint aber auch hier die Tatsache, daß die Art sich an diesen Stellen erhalten konnte (was wiederum für die Refugiennatur dieser Lokalitäten spricht), um so mehr als die starke Isolation doch darauf hinweist, daß diese Ankunft in den Alpen schon in einer der früheren Eiszeiten stattgefunden hat, so daß wir in diesem Sinne doch auch hier wieder von Relikten sprechen können. Ähnliches mag im übrigen auch für einige nordische Seggen (insbesondere *Carex microglochin)* und für *Thalictrum alpinum* gelten (vgl. hierzu Noack 1922), die jedoch in den eigentlichen Nordalpen sehr selten sind *(Carex capitata)* oder, wie die genannten Arten, überhaupt fehlen.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

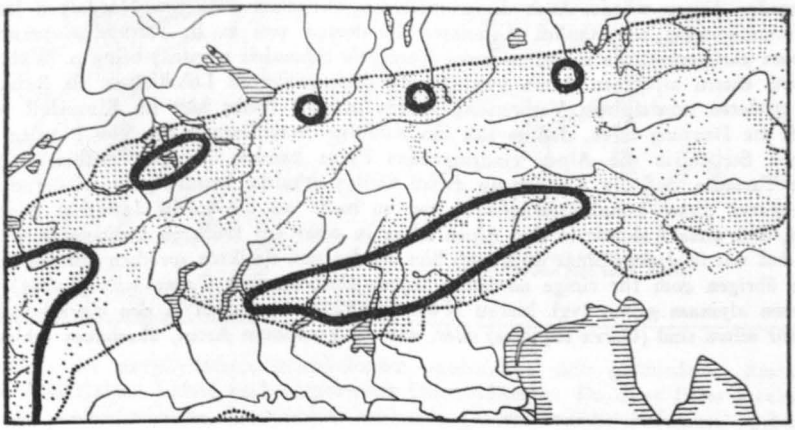
In dieser kleinen Gruppe wurden Arten zusammengefaßt, deren (oft nur sporadisch besiedeltes) Nordareal in weiter Erstreckung etwa zwischen Traun und Rhone den Schwerpunkt der alpinen Verbreitung bildet, während das Südareal ausdehnungs- und mengenmäßig in den Hintergrund tritt. Es wurde erneut die Frage der spätdiluvialen Erhaltung im Nordalpenraum aufgerollt und gezeigt, daß gerade diese nördlicher getönten Sippen (vor allem das endemisch-nordalpine *Papaver sendtneri)* in ihrer Arealgestaltung für ein solches Verhalten sprechen. Selbst einige Kryptogamen, deren leichte Sporen eine sprunghafte Verbreitung ermöglichen könnten, erweisen sich an ihren nordalpinen Fundorten durch ihre streng lokale Fixierung als reliktisch. Diese mittel-nordalpine Arealbildung, die an diesen Beispielen weit nach Westen hin verfolgbar ist, schließt sich eng an die randlichen Ketten unvergletscherter Kleinrefugien an.

Vergleichsweise wurden die übereinstimmenden Areale einiger arktisch-alpiner Arten besprochen, die erst im Verlauf des Diluviums in die Alpen eingewandert sein dürften. Wenn auch hier die Fundortshäufung in den Nordalpen durch die Einwanderungsrichtung erklärbar sein mag, so sprechen doch die Ähnlichkeit der Arealbildung mit der anderer Arten, die strenge Fixierung an dieselben Lokalitäten und die starke Disjunktion der sporadischen südalpinen Vorkommen sehr dafür, daß auch diese arktischen Arten bereits früher (frühdiluvial) zuwanderten und die letzten Eiszeiten in situ überdauerten. Die eigenartige Sachlage, daß Arten ganz verschiedener Herkunft in den Alpen gleichartige Areale einnehmen, wird hier besonders evident. Sie lehrt, daß in den Alpen der historische Faktor so vorwiegt, daß das Meuselsche Prinzip der Vergleichung (das eine gewisse Ausgewogenheit der arealbewirkenden Faktoren voraussetzen muß) nur bedingt anwendbar ist.

Artgruppe D_2

Sippen mit Süd-Nord-Disjunktion (südwestalpiner Schwerpunkt)

Als Schema mag folgendes Kartenbild gegeben sein:



© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Auch die Arten dieser zweiten kleinen Gruppe besitzen in größerer oder kleinerer Zahl sporadische Vorkommen in den mittleren und besonders in den westlichen Teilen der Nordalpen. Ihr alpiner Schwerpunkt liegt jedoch im Gegensatz zu der vorhergehenden Artgruppe im Süden, und zwar dergestalt, daß nicht nur die Südalpen, sondern vor allem auch die Südwestalpen umfangreichere Teilareale dieser Arten aufweisen. Die Gruppe hat also (in den Alpen) ein mehr südwestliches Gepräge; die nordalpinen Vorkommen tragen in ihrer Zersplitterung deutlichen Reliktcharakter.

Von den (zahlreicheren) hierher zu rechnenden Arten wurden folgende als besonders charakteristisch ausgewählt:

D 6. *Ranunculus parnassifolius*
D 7. *Stipa eriocaulis*
D 8. *Ranunculus seguieri*
D 9. *Hypericum coris*
D 10. *Eryngium alpinum*
D 11. *Rhamnus alpina* s. lat.

Die beiden ersten hier zu besprechenden Arten lassen sich unter den bisher behandelten Sippen unschwer an *Horminum pyrenaicum,* in mancher Hinsicht auch an *Anemone baldensis* anschließen, von denen sie sich hinsichtlich ihres Vorkommens in den östlicheren Nordalpen nur dadurch unterscheiden, daß die Fundorte nicht in dem kleinen Raum zwischen Inn und Salzach gedrängt bzw. nicht auf den äußersten Nordosten beschränkt sind, sondern sich in weiten Sprüngen über den ganzen Bereich verteilen. So finden wir

D 6. *Ranunculus parnassifolius* L. neben seinen reicheren Vorkommen in den südlichen und westlicheren Kalkalpen, in den Eisenerzer Alpen sowie im Karwendel und Wetterstein, wobei auf jeden Fall das steirische Vorkommen ausschließlich durch Erhaltung an Ort und Stelle erklärt werden kann. Die in den Alpen allerdings viel weiter verbreitete, vor allem in den kontinentaleren Alpentälern angereicherte

D 7. *Stipa eriocaulis* Borb. (= *St. gallica* Stev.) dürfte bei uns ein ähnliches Bild bieten, wenn sich die (sehr begründete) Vermutung Gaucklers (1947) bewahrheitet, daß die nordalpinen Vorkommen des Federgrases (Berchtesgadener und Loferer Berge, Karwendel, Höfats) dieser Sippe zuzurechnen sind.

An diese beiden Arten sind nun weitere Formen angereiht, die dem bisher von uns betrachteten Teil der nördlichen Kalkalpen völlig fehlen, die aber dafür in den weiten Refugien der schweizerischen Préalpes in ähnlicher Weise die Eiszeiten überdauert zu haben scheinen, wie wir es bei den bisher besprochenen Arten im Mittelstock der Nordalpen anzunehmen gezwungen sind. Da jedoch solche Fälle in den bekannten Arbeiten von Briquet (1906) und Lüdi (1928) eingehendere Behandlung erfahren haben, sind hier nur einige markante Beispiele herausgegriffen, wobei sich jedoch ein interessanter arealkundlicher Aspekt ergibt.

Es handelt sich nämlich bei unserer Auswahl ausschließlich um stark südlich getönte Arten, die beim genauen Zusehen eine Variante des Pampaninischen „refoule-

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

m e n t" erkennen lassen. Mit diesem Ausdruck wollte P a m p a n i n i (1903) die ihm auffällige Tatsache charakterisieren, daß einige „westalpine" Arten an der Linie Reuß-Maggia eine auffällige Begrenzung ihres Hauptareals erfahren, ostwärts deren sie sich zwar noch weit in die südlichen Kalkalpen ausdehnen, in den Nord- und auch Zentralalpen dagegen nur mehr sporadisch auftreten oder sogar gänzlich fehlen.

Es scheint uns jedoch etwas fraglich, ob nicht die P a m p a n i n i sche Methode des Übereinanderkopierens mehrerer (genau aussehender, aber naturgemäß oft recht unvollkommener, vielfach auch heterogener — so scheint uns *Anemone baldensis* durchaus nicht in diese Liste zu gehören) Arealkarten hier wieder Zufallsgrenzen eine größere Bedeutung zuspricht als sie wirklich verdienen. Eine allgemeine Betrachtung zeigt jedenfalls, daß der wesentliche Charakter dieses Refoulements darin liegt, daß gerade die anderweitig besonders eigenständig wirkenden Gebiete der östlichen Nord- und Zentralalpen von jenen Arten frei sind, also in dem bereits ursprünglichen oder aber diluvial bewirkten Fehlen in den Alpen nördlich der Drau und östlich zumindest des Inns. Während jedoch die Draulinie als Begrenzung nahezu unveränderlich erscheint (schon V i e r h a p p e r [1924/25] hebt die andere Begrenzungen an Wichtigkeit überragende Bedeutung der Drau hervor), weist die Grenzziehung in den Nordalpen (soweit es sich um Grenzen westlich des Inns handelt) weit zufälligeren Charakter auf: Wir finden neben Formen, die die obere Rhone nach Norden nicht überschreiten und daher als rein südlich gelten können, eine gleitende Reihe von Refoulementslinien entlang von Aare, Reuß, Rhein, Lech, Walchen und Inn. Auf besonders auffällige Arealformen dieser Art wurde schon bei der Besprechung von *Astrantia minor* aufmerksam gemacht.

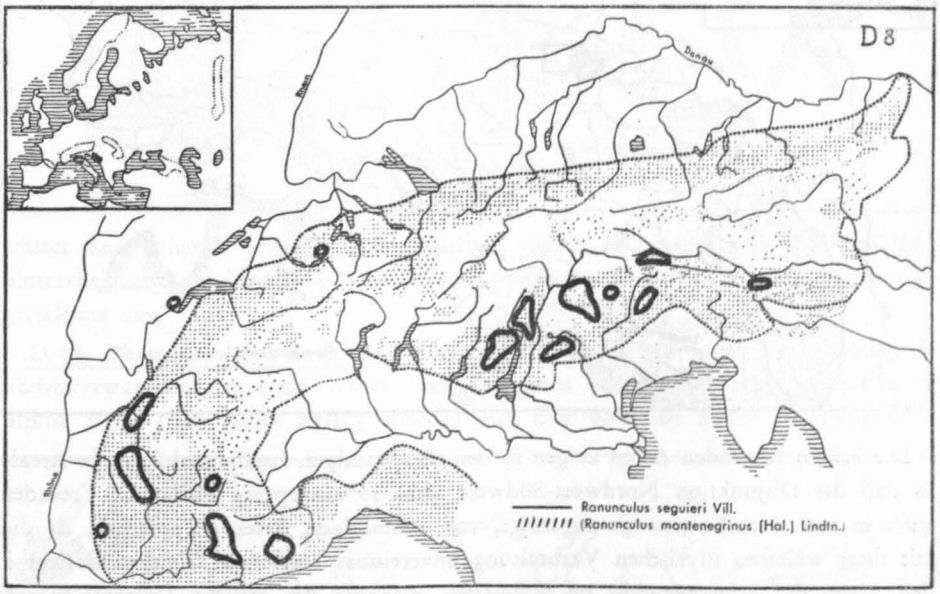
In den meisten dieser Fälle ist es nicht sonderlich sinnvoll, dieses Fehlen im Nordosten damit zu erklären, daß die Pflanze „eben westalpin" sei, selbst wenn man mit diesem Ausdruck die Vermutung verbinden wollte, daß die nordöstlichen Gebiete eine andere (geologisch-orogenetische) Entwicklungsgeschichte aufwiesen als der Westen und Süden und deshalb a priori von all diesen Arten frei geblieben wären. Gerade Beispiele wie *Anemone baldensis* mit ihrem überraschenden Auftreten in den Niederösterreichischen Alpen zeigen die Möglichkeit auf, daß es sich auch hier sehr wohl um eiszeitliche Arealausbildungen handeln mag. Andererseits darf nicht geleugnet werden, daß z. B. das Arealbild des gewiß nicht westalpinen *Phyteuma ovatum* doch dem Verdacht Raum gibt, es möchten in diesen nordöstlichen Gebietsteilen Bedingungen herrschen, die zumindest einer postdiluvialen Ausbreitung dorthin entgegengewirkt hätten. Auf jeden Fall zeigt aber gerade dies letzte Beispiel, daß hier keineswegs ein westalpiner, sondern ein stark südlich getönter Charakter das gemeinsame Band all dieser vom Refoulement betroffenen Arten bildet.

Aus diesem Zusammenhang heraus gesehen möchten wir also auch die folgenden Beispiele für Sonderfälle des Refoulements ansehen; auch hier handelt es sich um Formen südlicher Prägung, die in den östlicheren Nord- und Zentralalpen völlig fehlen, während sie in den Südalpen einerseits, in den Westalpen andererseits stärker verbreitet sind.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

Da jedoch bei ihnen auch das Westareal schweren Ausmerzungen unterworfen war, finden sich in den westlichen Nordalpen ganz vereinzelte und isolierte Vorkommen, die deutlichen Reliktcharakter tragen. So steht bei dem altertümlichen

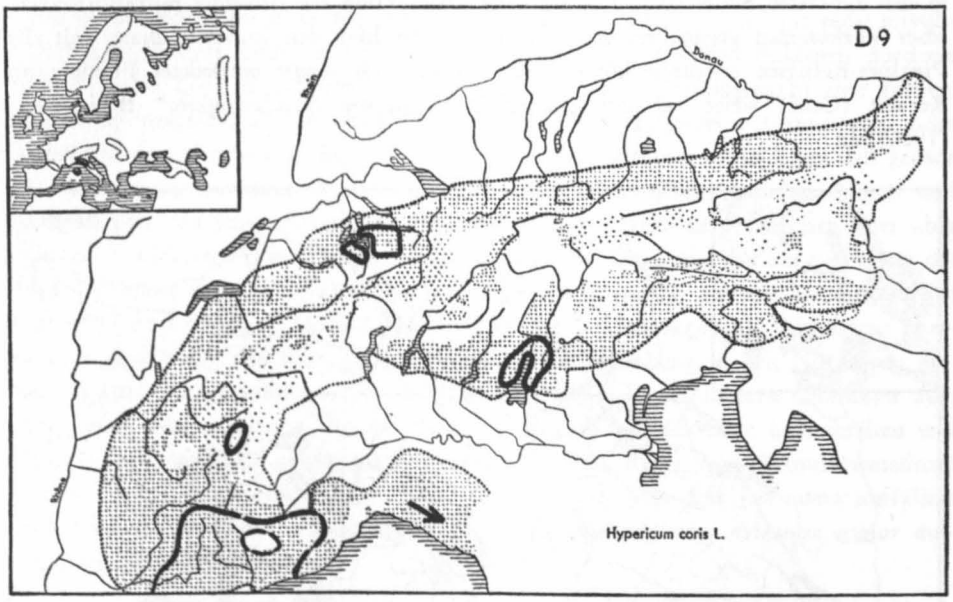
D 8. *Ranunculus seguieri* Vill. (neben den südalpinen und apenninischen Vorkommen) den zwar zerstreuten, aber doch insgesamt ein geschlossenes Areal bildenden Fundorten in den äußersten Südwestalpen in stärkster Disjunktion ein einzelnes mittelschweizerisches Vorkommen gegenüber, bei dem wir wieder klar den Zusammenhang mit den Préalpes-Refugien erkennen können. Ein zweiter erst jüngst entdeckter Fundort am Reculet (Genf) weist auf das „jurassisch-rhodanische Randrefugium" Briquets (1906) hin.



D 9. *Hypericum coris* L.: Etwas schwerer fällt die Vorstellung eines Überdauerns der letzten Eiszeiten in den Nordalpen bei Sippen stärker submediterraner Prägung. So zeigt die genannte Art (von dem nordalpinen Teilareal abgesehen) ein sehr charakteristisches Verbreitungsbild mit der auffälligen Disjunktion Insubrien — Seealpen (im weiteren Sinn), wobei das letztere Gebiet im Zusammenhang mit den ausgedehnten Apenninen-Vorkommen steht. Dieses Verbreitungsbild teilt sie mit einer Reihe anderer submediterraner Sippen wie *Euphorbia variabilis* und *Phyteuma scorzonerifolium*, Sippen, die ersichtlich so große Ansprüche an Temperatur und Feuchtigkeit stellen (also vielleicht als „subatlantisch-submediterran" bezeichnet werden könnten), daß ihnen eine Erhaltung in den Alpen nur an diesen beiden besonders begünstigten, streng begrenzten Stellen möglich war. Wenn wir zwar heute dem Föhngebiet um den Vierwaldstätter See einigermaßen ähnliche Eigenschaften zuerkennen können, so fällt doch die Vorstellung schwer, daß sich für unsere Art auch während der Eiszeiten (oder zumindest der letzten)

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

dort ein Refugium gefunden haben soll. Gleichwohl wird auch hier keine andere Erklärung zu finden sein als die, daß es sich hier um die Reste einer zumindest vorwürmeiszeitlichen Verbreitung handelt, da gerade bei diesem Verbreitungsbild kein Weg gesehen werden kann, auf dem die Pflanze von ihren heutigen südalpinen Fundorten in die Nordalpen gelangt sein könnte*).

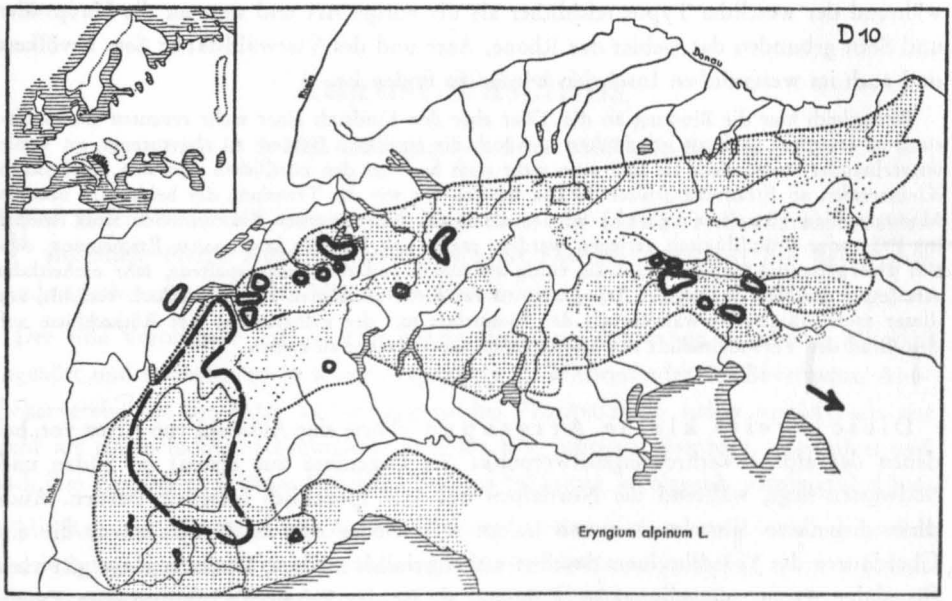


Die beiden folgenden Arten zeigen in den Südwestalpen zusammenhängende Areale, so daß die Disjunktion Nordwest-Südwest nicht so ausgeprägt erscheint. Trotzdem wäre es auch hier keineswegs angezeigt, von westalpinen Arten zu sprechen, da dies mit ihrer weiteren illyrischen Verbreitung unvereinbar erscheint. Gleichwohl liegt in den Alpen das Schwergewicht im Südwesten, während das östliche Teilareal in sehr auffälliger Weise auf die südöstlichsten Kalkalpen beschränkt ist und daher mit dem illyrischen in weit engerem Zusammenhang steht. Trotz dieser Tilgung im Gesamtbereich der Mittelalpen glauben wir, auch in diesem Verbreitungstyp lediglich eine Variante des Refoulements zu erkennen, bei der durch eine der schon einmal zitierten historischen Zufälligkeiten der Zusammenhang des alpinen Areals völlig unterbrochen wurde oder blieb.

D 10. *Eryngium alpinum* L. stellt zwar für sich betrachtet eine rein alpin-illyrische Gebirgspflanze dar, gehört aber doch in den größeren Rahmen einer mediterranen Verwandtschaft, was sich eben auch durch das Refoulement auszudrücken scheint. Auch hier sind die nordalpinen Vorkommen (neben den Waadter und Freiburger, die mit dem westalpinen Teilareal zusammenhängen) wieder an das Gebiet zwischen Vierwald-

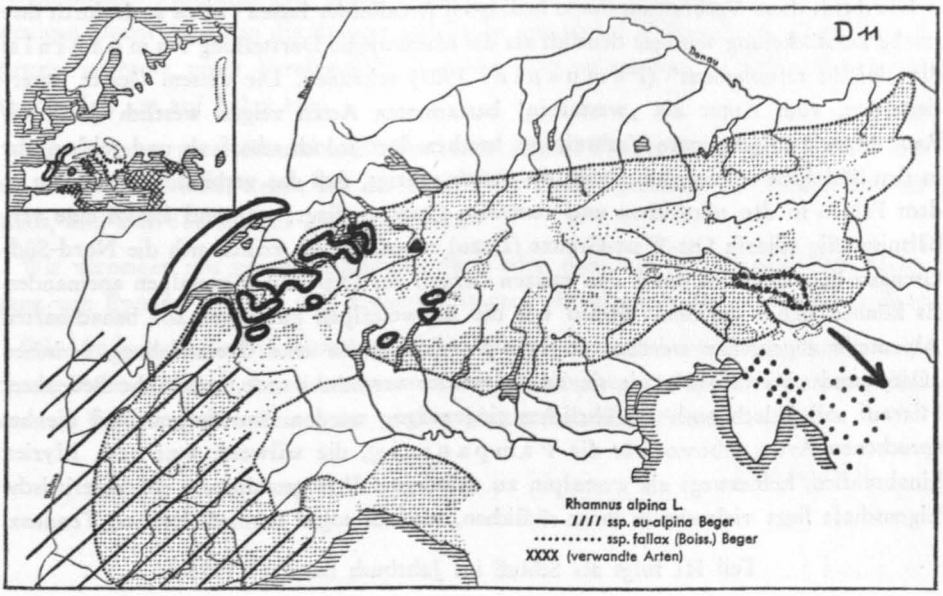
*) Nach Gams (mdl.) deuten auch die nordschweizer Vorkommen des Mooses *Breutelia chrysocoma* (Dicks.) Lindb. auf die Möglichkeit der Erhaltung solcher Typen in situ hin.

© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at



stätter und Brienzer See gebunden, daneben stehen auffallenderweise ein spärlicher hinterrheinischer und reichere Vorarlberger Fundorte. Recht ähnlich ist die Arealgestaltung von

D 11. *Rhamnus alpina* L. (s. lat.), deren Gesamtverbreitung unter Einbeziehung der nächstverwandten Arten als nahezu omnimediterran bezeichnet werden muß. Die ostalpine Sippe *(Rh. fallax* Boiss.) erstreckt sich hier über die ganze Balkanhalbinsel,



© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at

während der westliche Typus reichlicher als die vorige Art und stets an die Haupttäler und Seen gebunden das Gebiet der Rhone, Aare und des Vierwaldstätter Sees bevölkert und auch im wesentlichen Insubrien wieder zu finden ist.

Wenngleich hier die Bindung an die Täler eher den Eindruck einer mehr rezenten Einwanderung zu erwecken geeignet ist, dünken uns doch die einzelnen Gebiete zu abgesprengt, zu wenig untereinander verbunden, als daß man nicht auch hier bei den nördlichen und den insubrischen Kleinarealen an Erhaltungsgebiete denken möchte. Da wir die Trennung der beiden (in neueren Monographien [Suessenguth] wieder als Arten betrachteten) *Rhamni* doch wohl wieder ins Prä- oder Frühdiluvium verlegen werden, ergibt sich hier die interessante Erscheinung, daß sich zwei getrennte Sippen arealmäßig völlig wie eine in Teilareale aufgespaltene, sehr einheitliche Art (etwa das eben behandelte *Eryngium)* zu verhalten vermögen. Es wäre jedoch verfehlt, aus dieser arealmäßigen Verwandtschaft der Sammelart mit der einheitlichen Art Rückschlüsse auf den Grad der Verwandtschaft der beiden *Rhamnus*-Teilarten zu ziehen.

Diese zweite kleine Artgruppe führte eine Auswahl von Arten vor, bei denen der alpine Verbreitungsschwerpunkt (im Gegensatz zur ersten) im Süden und Südwesten liegt, während die Nordalpen nur sehr sporadisch besiedelt werden. Auch diese disjunkten Einzelvorkommen halten sich wieder eng an Örtlichkeiten, die ein Überdauern des Spätdiluviums daselbst wahrscheinlich machen. Diese Sachlage gilt auch für einige Arten submediterraner Prägung; sie ist der Erhaltung subillyrischer Typen in den Nordostalpen gleichzusetzen. Den umfangreicheren Teilarealen in den Südwestalpen entspricht eine stärkere Ausprägung nordwestalpiner Erhaltungszentren, von denen vor allem die Refugien der schweizerischen „Préalpes" sehr deutlich in Erscheinung treten. Da jedoch hierüber eingehende Studien vorliegen, wurde auf diese nordwestlichen Refugialgebiete nicht näher eingegangen, sondern wurden nur die Parallelen aufgezeigt.

Die durch diese Verbreitungsform bedingten Arealbilder lassen (wenn auch durch ihre starke Zerstückelung weniger deutlich als die schematische Darstellung Pampaninis) die „loi du refoulement" (Pampanini 1903) erkennen. Die diesem Gesetz unterliegenden, vom Autor als „westalpin" betrachteten Arten zeigen westlich der Linie Reuß-Maggia allgemeinere Verbreitung, brechen dort jedoch scharf ab und reichen nur in den Südalpen weiter nach Osten. Es wurde gezeigt, daß das verbindende Moment in dem Fehlen in den nördlichen und zentralen Ostalpen liegt; während jedoch eine verhältnismäßig scharfe Ost-West-Grenze (Drau) erkennbar ist, reihen sich die Nord-Süd-Grenzen kontinuierlich durch den ganzen Bereich der Ost- und Mittelalpen aneinander. Es können daher die Süd- ebenso wie die Südwestalpen gut gegen die benachbarten Alpenteile abgegrenzt werden; dagegen bestehen gegen eine Grenzziehung zwischen „Ost-" und „Westalpen", wie sie immer wieder versucht wurde, erhebliche Bedenken. Hierauf soll jedoch noch ausführlicher eingegangen werden. Im übrigen sind die besprochenen Arten (ebenso wie die Pampaninis), die teilweise weit nach Illyrien hinabreichen, keineswegs als westalpin zu definieren. Ihre gemeinsame charakteristische Eigenschaft liegt vielmehr in ihrer südlichen, vielfach sogar submediterranen Tendenz.

Teil III folgt als Schluß im Jahrbuch Band 19/1954

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbuch des Vereins zum Schutze der Alpenpflanzen und -Tiere

Jahr/Year: 1953

Band/Volume: 18_1953

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

Artikel/Article: Untersuchungen zur Sippenbildung und Arealgliederung in den Alpen 135-158