

Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen

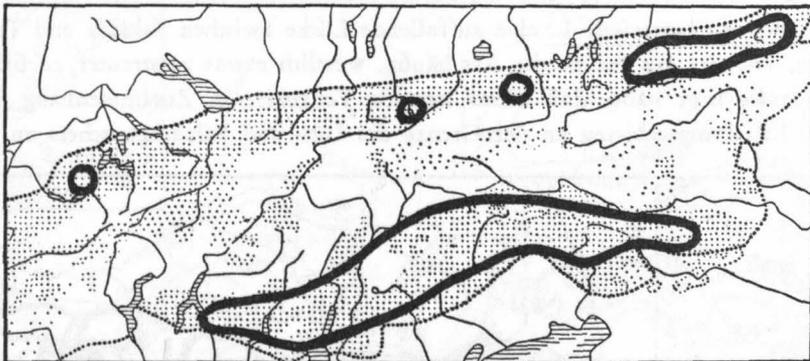
Von Hermann Merxmüller, München

Teil III Schluß

Kategorie E

Sippen mit Süd-Nord-Nordost-Disjunktion

Im Zusammenhang mit unseren vorangegangenen Untersuchungen bietet die Tatsache Interesse, daß der Arealtyp einer Anzahl weiterer Arten gewissermaßen eine Kombination der früher dargestellten Kategorien B und C darstellt. Wir sehen hier Sippen, deren Grundtyp zweifellos das Süd-Nordost-Areal ist, wie wir es etwa bei *Minuartia aretioides* (B 19) kennengelernt haben. Zu diesem Verbreitungsgebiet treten in unserem neuen Fall noch kleinere Teilareale in den mittleren oder westlichen Nordalpen, die nur selten durchlaufend mit dem Nordostareal verbunden sind, sondern vielfach größere Disjunktionen zeigen. Es kann also etwa folgendes Bild als Schema gegeben werden:



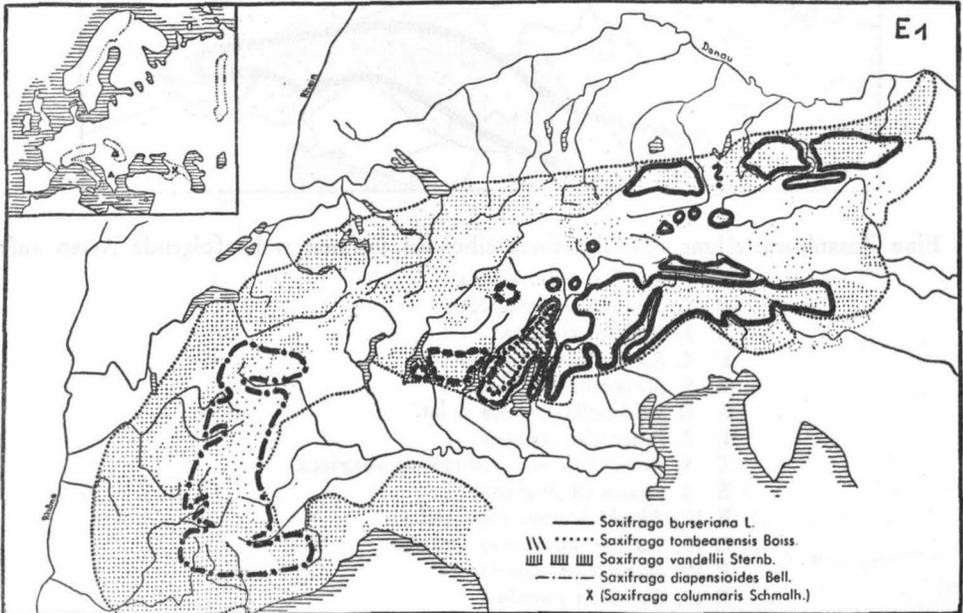
Eine Zusammenstellung der hier einzureihenden Formen weist folgende Arten auf:

- E 1. *Saxifraga burseriana*
- E 2. *Senecio abrotanifolius*
- E 3. *Achillea clavenae*
- E 4. *Ranunculus hybridus*
- E 5. *Minuartia austriaca*
- E 6. *Soldanella minima* s. lat.
- E 7. *Potentilla clusiana*
- E 8. *Pedicularis rostrato-spicata austriaca*
- E 9. *Saussurea pygmaea*
- E 10. *Rhodothamnus chamaecistus*
- E 11. *Stachys alopecurus jacquini*
- E 12. *Heracleum austriacum*
- E 13. *Gentiana pumila*

Aus den Überlegungen, die für die in unserem II. Teil besprochenen Kategorien und Artgruppen angestellt wurden, ergibt sich nur eine ungezwungene Folgerung für diesen neuen Verbreitungstyp, nämlich, daß die solcherart verbreiteten Formen sich im Norden sowohl im Nordost-Refugium (hier in großer Zahl und zusammenhängend) als auch in einer Reihe einzelner Kleinrefugien in den Mittelalpen erhalten haben. Konnten nämlich die in jenen Kategorien behandelten Sippen in den mittleren Nordalpen die Eiszeiten überdauern, so muß diese Fähigkeit auch den jetzt hier betrachteten Arten zugebilligt werden. Gestützt wird diese Annahme durch den Umstand, daß wir hier diese Arten an genau denselben Örtlichkeiten antreffen wie die vorigen, ein Zusammentreffen, das nicht auf Zufall zurückgeführt werden kann, sondern das, wie später noch ausgeführt wird, in engem Zusammenhang mit der Lage der angenommenen Kleinrefugien steht.

Durch die vergleichende Betrachtung drängt sich hier jedenfalls eine einfache und zwanglose Erklärung für diese nordalpine Arealbildung auf, die ungekünstelter erscheint als die Hypothese der Wiederbesiedlung von den Großrefugien her, zumal die letztere mannigfacher Hilfstheorien bedarf, um entweder die sprunghafte Ausbreitung oder das Wiederaussterben an den verbindenden Zwischenstandorten erklären zu können. Gerade diese Disjunktionen sind aber nach unserer Auffassung nahezu zwangsläufige Erscheinungen; nur Pflanzen mit überdurchschnittlichem Ausbreitungsvermögen vermochten die durch die Eisströme gerissenen Lücken wieder zu schließen. So ist bei dem zunächst ziemlich geschlossen erscheinenden Nordareal von

E 1. *Saxifraga burseriana* L. eine auffallende Lücke zwischen Salzach und Traun zu erkennen, von der aus östlich die Art häufig, westlich etwas zerstreuter zu finden ist. Der Gedanke liegt nahe, daß dieses letztere Teilgebiet in Zusammenhang mit den größeren Erhaltungsgebieten an der Grenze des Inn- und Salzachgletschers zu bringen

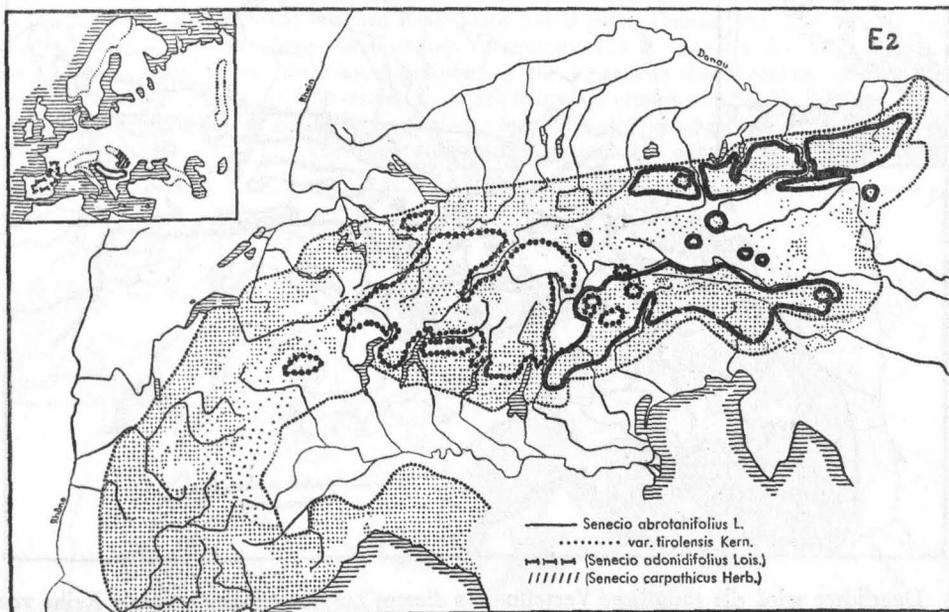


ist, während die Art im Bereich des Salzach- und Traungletschers durch die Vereisung ausgemerzt wurde.

In den beiden nächsten Fällen gelang dagegen den Pflanzen an allen Stellen dieses Raumes die Erhaltung oder aber die Wiederbesiedlung, wobei vielleicht bei

E 2. *Senecio abrotanifolius* L. die Flugfähigkeit der Früchte eine gewisse Rolle gespielt haben mag. So finden wir diese Pflanze (bzw. ihre östliche Sippe) in nahezu ununterbrochenem Zusammenhang in den Gebirgen ostwärts des Inns, ähnlich wie sie auch in den Südalpen von der Etsch bis in die Karawanken verbreitet ist; nur wenige Zwischenfundorte sind aus den Zentralalpen bekannt.

Die Sippengliederung dieser Art ist noch nicht völlig geklärt. Die systematisch-geographische Aufteilung in eine östliche, kalzikole (nach G a m s diploide) und eine westliche, oxyphytische oder zumindest indifferente Sippe (var. *tirolensis* Kerner; nach G a m s hexaploid) liefert einen plausiblen Grund für den auffallenden Wechsel der ökologischen Ansprüche, dem unsere Art etwa entlang der Etsch unterliegt und der auch arealmäßig durch die Verlagerung des Schwerpunkts von den zentralen Massiven (im Westen) auf die Außenketten (im Osten) zum Ausdruck kommt. Allerdings kann nicht übersehen werden, daß z. B. am Funtenseetauern (Salzburger Alpen) oder am Hochobir (Karawanken) Formen zu finden sind, die sich morphologisch von *tirolensis* nicht unterscheiden lassen; umgekehrt wäre dahinzustellen, ob wirklich in der ganzen Schweiz nur Pflanzen gefunden werden, die der K e r n e r schen Diagnose entsprechen. Überdies berichtet G a m s (mdl.) von einer bodenvagen, tetraploiden Form, die vielleicht die Zwischenzonen besiedelt und vor allem in den Dolomiten häufig ist. Über ihre Arealgestalt können jedoch noch keine anderen Aussagen getroffen werden.



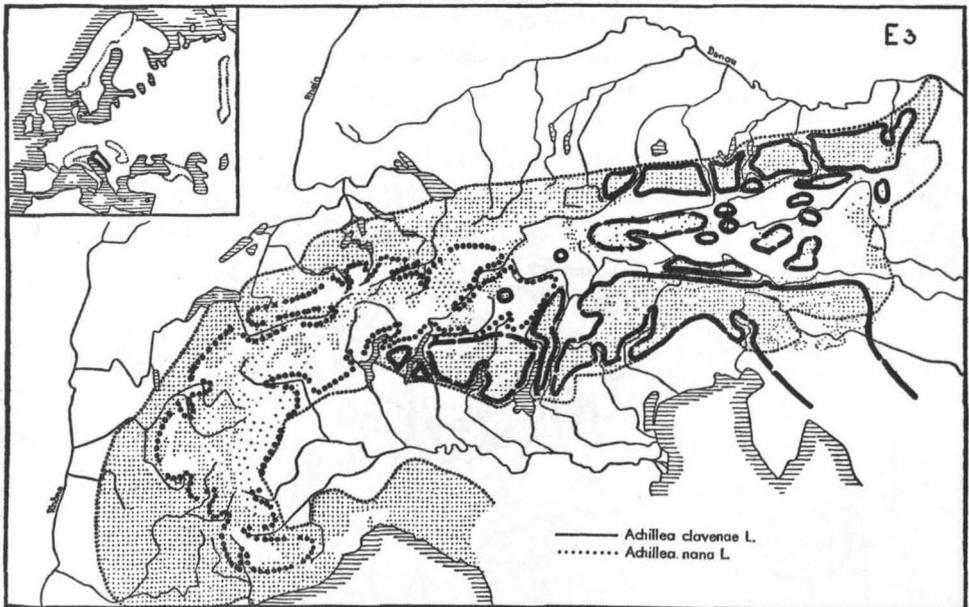
Ähnlich undeutlich ist die Trennung der beiden He i m e r l schen Sippen von

E 3. *Achillea clavenae* L., bei denen es wohl verfehlt wäre, aus den bisherigen Angaben über ihre Einzelverbreitung pflanzengeographische Schlüsse zu ziehen. Das nördliche Teilareal überschreitet (in fast ununterbrochenem Zusammenhang) den Inn und findet

erst in der Gegend des Achen- und Tegernsees seine endgültige Westgrenze. Neben zahlreichen Fundorten in den Zentralalpen besiedelt die Art wieder den Gesamtbereich der Südalpen und erstreckt sich von dort aus weit südostwärts ins illyrische Gebiet.

Wollte man wirklich die Meinung Heimerls (1884) gelten lassen, daß die Hauptverbreitung der var. *intercedens* Heim. in den Nordalpen liege (und daß dort ausschließlich diese Form zu finden sei), so wäre dies das einzige Beispiel, in dem eine nur wenig verschiedene Parallelrasse sich nicht nur im Nordostrefugium erhalten hätte, sondern viel weitere Teile der Nordalpen besiedelt. Es sprechen jedoch viele, z. T. vom Monographen selbst stammende Angaben aus dem Süden und Südosten gegen eine solche Ausschließlichkeit, so daß man wohl besser nur von einer teilweisen und unvollkommenen, wahrscheinlich noch im Fluß befindlichen Sonderung sprechen mag.

Interessant ist das arealmäßige Verhalten der unserer Art nächstverwandten, wenn auch sicher alten und recht eigenständigen, silizikolen *A. nana* L., deren westlicheres Areal dem östlichen der kalzikolen *A. clavatae* gegenübersteht — ein schönes Beispiel geographischer und ökologischer Ausschließung, wie wir es seit Wettstein (1898) eigentlich als für junge Sippen typisch und charakteristisch betrachten möchten. Gleichwohl kann es sich in diesem Fall keineswegs um junge Entwicklungsvorgänge handeln, da die große morphologische Verschiedenheit eine solche Vermutung noch sicherer ausschließt als in den von uns früher besprochenen Fällen der (arealmäßig ähnlichen) *Minuartia laricifolia* oder von *Pedicularis rostrato-capitata* und *kernerii*. Vielmehr handelt es sich hier um das Ergebnis einer prä- oder frühdiluvialen West-Ost-Differenzierung, über deren Art man jedoch infolge der starken eiszeitlichen Überprägungen aus der vergleichenden Arealbetrachtung keine Vermutungen ableiten kann.



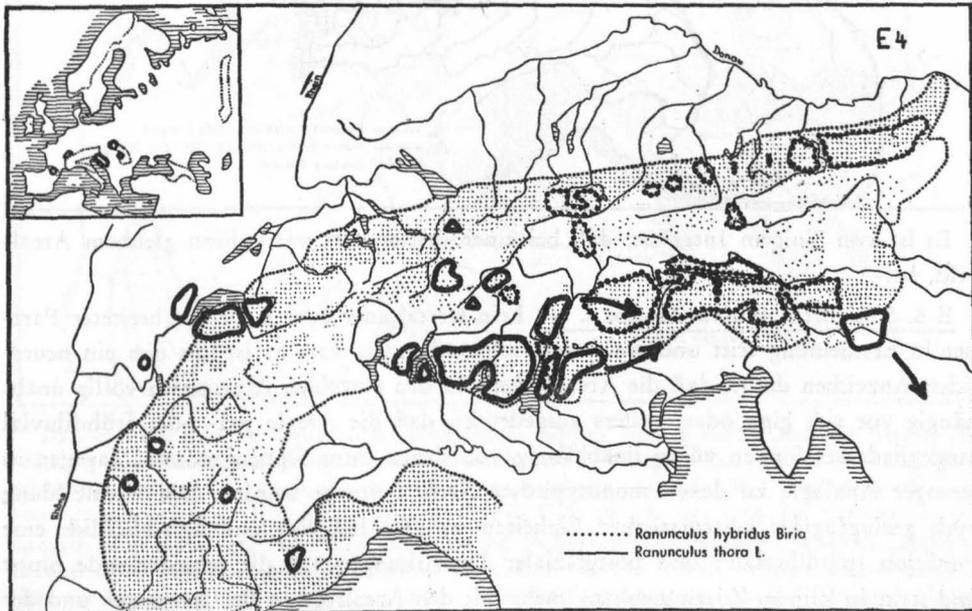
Deutlicher wird die räumliche Verteilung in diesem Zusammenhang bei einer Reihe von anderen Arten, die in den Nordalpen neben dem Nordostareal noch stärker disjunkte Teilareale im Isar- und (z. T.) Salzachgebiet aufweisen. Die hierher zu rechnenden arealmäßig auffallend übereinstimmenden Arten lassen sich nach der Erstreckung ihres südlichen Teilareals gliedern; während die ersten drei im Süden ihre Hauptverbreitung in den gesamten Kalkalpen östlich der Adda und des Gardasees besitzen, ist das ent-

sprechende Teilareal von drei weiteren auf die südöstlichsten Alpentteile beschränkt. Es darf vorweggenommen werden, daß gerade diese letztgenannten Arealbilder (ähnlich wie in dem bereits besprochenen Beispiel der *Astrantia bavarica* (C 13) wieder eindeutig die Reliktnatur der bayerischen Vorkommen bekräftigen. Analog dazu wird man daher aber auch die Arealbilder der erstgenannten Sippen zu deuten haben.

E 4. *Ranunculus hybridus* Biria zeigt diese Art der Verbreitung recht schön durch seine beiden ausgedehnten Teilareale im Nordosten einerseits, im Ammer-Karwendel-Gebiet andererseits, beide verbunden durch einige Einzelvorkommen in den ebenfalls schon bekannten Gebieten von Berchtesgaden, Lofer und Kitzbühel. In den Zentralalpen nur in den beiden (auffallenderweise auch immer wieder zu nennenden) kalkreichen Massiven der Oststubaier und des Lungau auftretend findet sich dagegen die Art im Süden in fast zusammenhängendem, nur nach Westen zu etwas aufgelockertem Areal von den Karawanken bis zum Stiflserjoch.

Diese letzte Ortsangabe, für die ich keine Belege sah, ist etwas auffallend, da diese Örtlichkeit doch schon weit von den übrigen Vorkommen getrennt ist (allerdings ist das Stiflserjoch als weit vorgeschobener Posten einer Reihe anderer östlicher Pflanzen bekannt) und überdies in den anschließenden Unterengadiner Dolomiten der oft mit unserer Art verwechselte *R. thora* L. verbreitet ist.

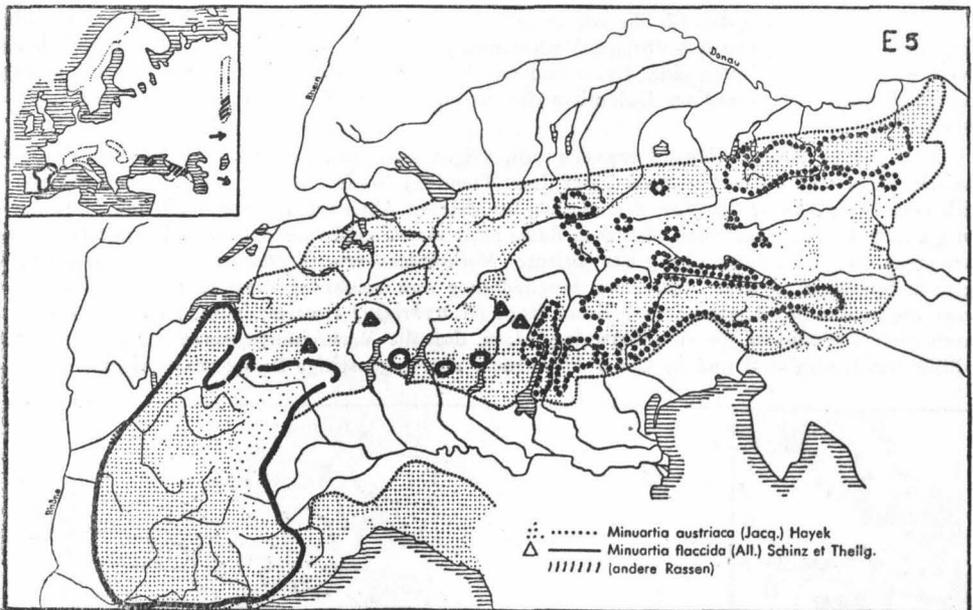
Diese beiden Arten, wiewohl engverwandt, zeigen arealmäßig sehr auffallende Verschiedenheiten, die wieder auf ein größeres Alter ihrer Trennung hindeuten: Es ist ja während des Spät-diluviums kein Faktor denkbar, der zu einer so scharfen Abtrennung einer (Süd- und Nordalpen in gleicher Weise umfassenden) östlichen Rasse hätte Anlaß geben können. Von besonderer Eigenart ist in diesem Zusammenhang das (belegte) Vorkommen von *R. thora* in der Tatra, wo man gerade bei Annahme einer diluvialen Ausgliederung nun keinesweg diese südliche, sondern weit eher die in den Nordostalpen verbreitete Sippe (*R. hybridus*) erwartet hätte. Es läßt sich jedoch auch diese Tatsache in die Annahme eingliedern, daß die Verbreitungsgesetze der beiden Arten völlig verschieden sind und in keiner Form mehr eine gegenseitige Bezogenheit erkennen lassen.



Wir sehen daher beide Arten, was auch mit der systematisch-morphologischen Betrachtung in Einklang steht, als verhältnismäßig alt, d. h. als prä- oder fröhdiluvial entstanden an.

Recht ähnliche Verhältnisse herrschen bei dem Artenpaar *Minuartia flaccida* (All.) Schinz et Thellg. (= *M. villarsii* [Balb.] Wilcz. et Chen.) und

E 5. *Minuartia austriaca* (Jacq.) Hayek; auch hier steht einer weiter und allgemeiner verbreiteten Art (*M. flaccida*, die von den spanischen bis in die asiatischen Gebirge reicht) eine streng auf die östlichen Alpen beschränkte kalzikole Sippe (*M. austriaca*) gegenüber. Entgegen der Ansicht M a t t f e l d s (1922) scheint auch hier die Hypothese einer spätdiluvialen Entstehung dieses Endemiten unannehmbar, wobei die vorhin aufgeführten Gründe durch die auffallende Übereinstimmung der Verbreitungsbilder erhärtet werden. Lediglich im Salzachgebiet sind kleinere Abweichungen zu verzeichnen (Fehlen in den Berchtesgadener Alpen), die die Disjunktionen noch krasser in Erscheinung treten lassen.



Es ist von einigem Interesse, daß bei einer dritten Art mit nahezu gleichem Arealbild, bei

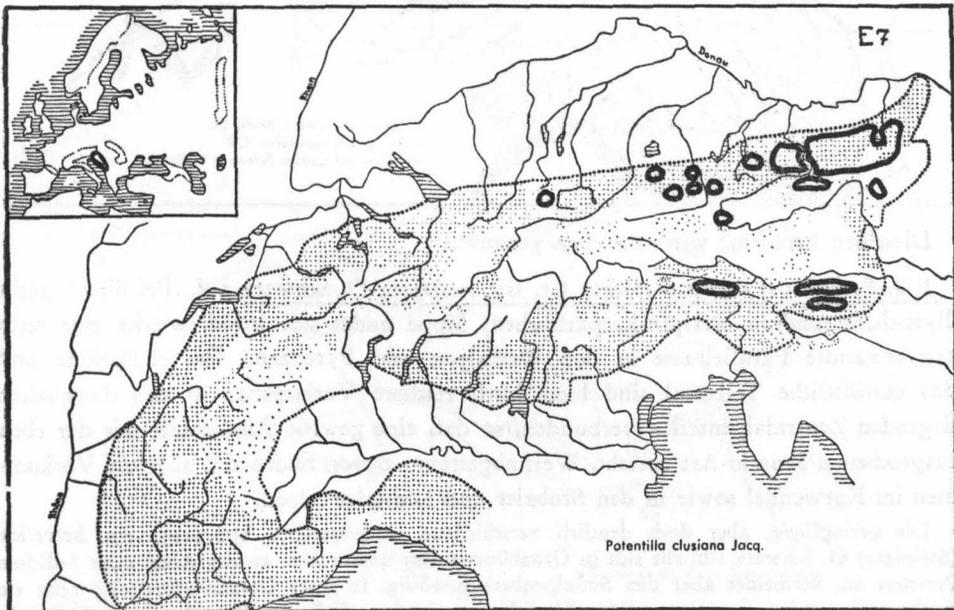
E 6. *Soldanella minima* Hoppe s. lat. kein westalpiner oder weiter verbreiteter Partner in Erscheinung tritt und wohl auch nie vorhanden war. Es ist uns dies ein neuerliches Anzeichen dafür, daß die Arealbildung in den einzelnen Alpentteilen völlig unabhängig vor sich ging oder, anders ausgedrückt, daß die Areale prä- oder fröhdiluvial ausgegliederter Sippen völlig unabhängig von denen ihrer Sippengenossen, dagegen in strenger Analogie zu denen monotypischer Arten geformt wurden. Die Arealbildung auch geringfügiger systematischer Einheiten ist also lediglich und ausschließlich eine Funktion spätdiluvialer und postglazialer Einwirkungen auf die entsprechende Sippe und steht in keinem Zusammenhang mehr mit den Arealformen der Ausgangs- und der

Schwestersippen. Aus diesen stark überprägten Arealen lassen sich daher kaum mehr Rückschlüsse auf Art und Grund dieser Sippengliederungen ziehen.

Die nächsten Arten, im Norden immer noch von gleichbleibender Verbreitung, sind im Süden auf die östlichsten Teile von den Karnischen bis zu den Steiner Alpen beschränkt. Auch hier entbehrt der eine Vertreter,

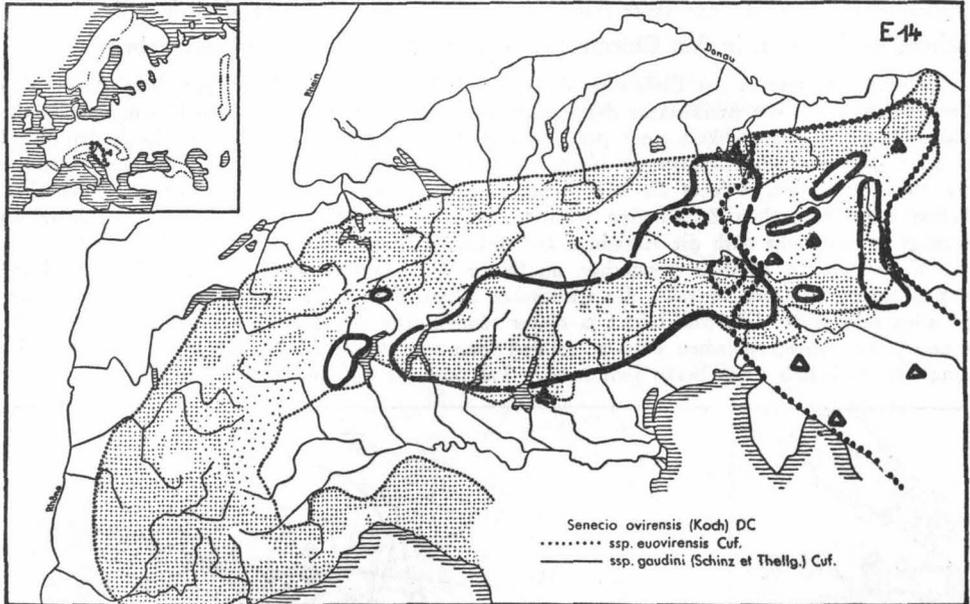
E 7. *Potentilla clusiana* Jacq., nähere Verwandte in den Alpen. Ähnlich wie bei der vorhergehenden Art finden sich in den mittleren bayerischen Alpen die Reliktstandorte ausschließlich westlich der Isar; die auffällige Disjunktion wird jedoch hier durch reichlichere Vorkommen in den Chiemgauer und Salzburger Alpen etwas überbrückt.

Es wurde bereits in der Einleitung dieses Kapitels betont, daß derart gestaltete Areale den besten Beweis für die Reliktnatur der Fundorte in den mittleren Nordalpen bieten, da hier die sonst diskutierte Möglichkeit einer postglazialen Ausbreitung von Süden her (durch den Wind o. ä.) ausscheiden muß. Hingegen bleibt (wie in dem früher erläuterten Fall von *Astrantia bavarica*) ungeklärt, welches die bewirkenden Faktoren der Arealbeschränkung im Süden sind. Selbst wenn man dem Zufall eine wichtige Rolle bei derartigen Geschehnissen zuzuschreiben geneigt ist, so bleibt doch die Annahme anfechtbar, daß eine Pflanze, die sich im Norden etwa im Wetterstein zu erhalten vermochte, im Süden (bei hypothetischer frühdiluvialer Besiedlung der gesamten Südalpen) westlich der Karnischen Alpen überall der völligen Auslöschung anheimgefallen sein sollte. Überdies bildet ja dieser südöstlichste Alpenteil zweifellos einen eigenständigen pflanzengeographischen Bereich, so daß man eine Arealbildung, die exakt diesen Bereich umgreift, doch lieber auf besser definierbare Faktoren als auf den Zufall zurückführen möchte.



Daß es Fälle gibt, in denen solche subillyrische Sippen (die ja vorwiegend den Stamm der südostalpinen relativen Endemiten bilden) auch in den Nordalpen eine gewisse Verbreitung zu erlangen vermögen, zeigt neben dem Beispiel von *Euphorbia saxatilis* (B 1) besonders schön das von *Senecio ovirensis* (Koch) DC. ssp. *euovirensis* Cuf. (E 14), bei dem das Verbreitungsbild dadurch noch auffälliger wird, daß die Sippe der Bodenunterlage gegenüber ziemlich indifferent ist und daher eine durchgehende westliche Grenzlinie von der Traun bis zum Isonzo aufweist. (Die nur sehr geringfügig verschiedene und noch unscharf getrennte ssp. *gaudini* (Schinz et Thellg.)

Cuf. schließt sich hier in teilweiser Überlappung des Areals nach Westen hin an und reicht im Norden bis in die Berchtesgadener Alpen, im Süden bis ins Piemont, ohne daß aus diesem westlichen Bereich Formen der anderen Rasse bekanntgeworden sind.) Solche Bilder zeigen, daß man in einzelnen Fällen wohl mit der Möglichkeit rechnen muß, daß die Art im Süden ihr heutiges Areal nie nach Westen hin überschritten hat. Freilich ist aber vom Verständnis solcher Arealbilder wie E 14 immer noch ein weiter Schritt zur Erklärung so weit nach Nordwesten verschobener Verbreitungslinien, wie wir sie bei *Astrantia bavarica*, *Potentilla clusiana*, *Pedicularis rostrato-spicata austriaca* haben und wie sie am krasssten bei *Heracleum austriacum* in Erscheinung treten.

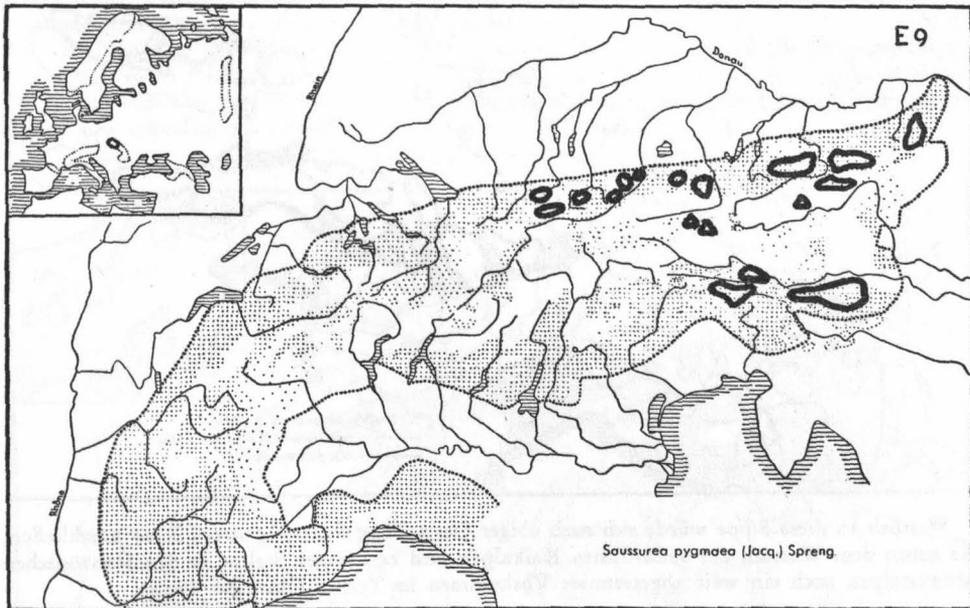
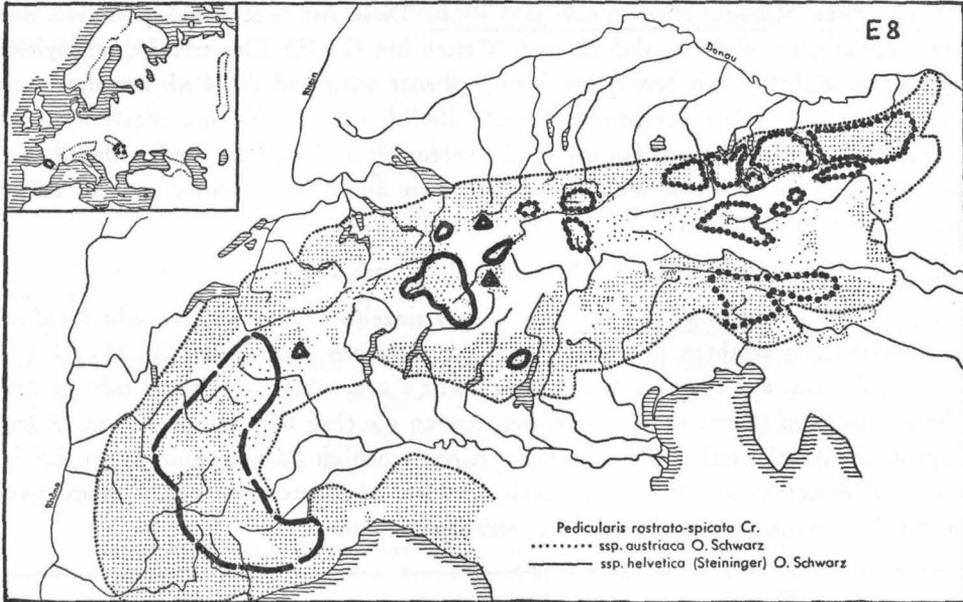


Dieselben Probleme wirft die eben genannte

E 8. *Pedicularis rostrato-spicata* Cr. ssp. *austriaca* O. Schwarz auf. Bei dieser (nicht illyrischen, sondern ostalpin-karpathischen) Sippe findet sich jedoch wieder eine recht engverwandte Parallelrasse in den Westalpen und Pyrenäen. Das südöstliche und das nordöstliche Teilareal sind hier durch reichere Vorkommen in den dazwischen liegenden Zentralalpentteilen verbunden, so daß eine gewisse Ähnlichkeit mit der eben besprochenen *Senecio*-Art besteht. Weit abgetrennt davon finden sich aber die Vorkommen im Karwendel sowie in den Stubaier und Lechtaler Alpen.

Die geringfügig, aber doch deutlich verschiedene, ausgesprochen bodenvage ssp. *helvetica* (Steiniger) O. Schwarz schließt sich in Graubünden fast unmittelbar an das Areal ihres östlichen Partners an, vermeidet aber den Südalpenbereich völlig. In ihrer Gesamtverbreitung zeigt sie merkwürdigerweise eine erstaunliche Ähnlichkeit mit der silizikolen *Primula viscosa* All., ein Eindruck, der besonders durch die auffallende Lücke zwischen den westpenninischen und rhätischen Alpen hervorgerufen wird. Jedenfalls stellt die Verbreitungsform dieser westlichen Rasse auch wiederum ein durchaus selbständiges Arealbild dar.

E 9. *Saussurea pygmaea* (Jacq.) Spr. ist wieder ein ungliederter Vertreter des nämlichen Typs (nächste Verwandte in Zentralasien), der ähnlich wie vorher *Soldanella minima* wiederum für die völlige Eigenständigkeit derartiger Verbreitungsformen zeugt.

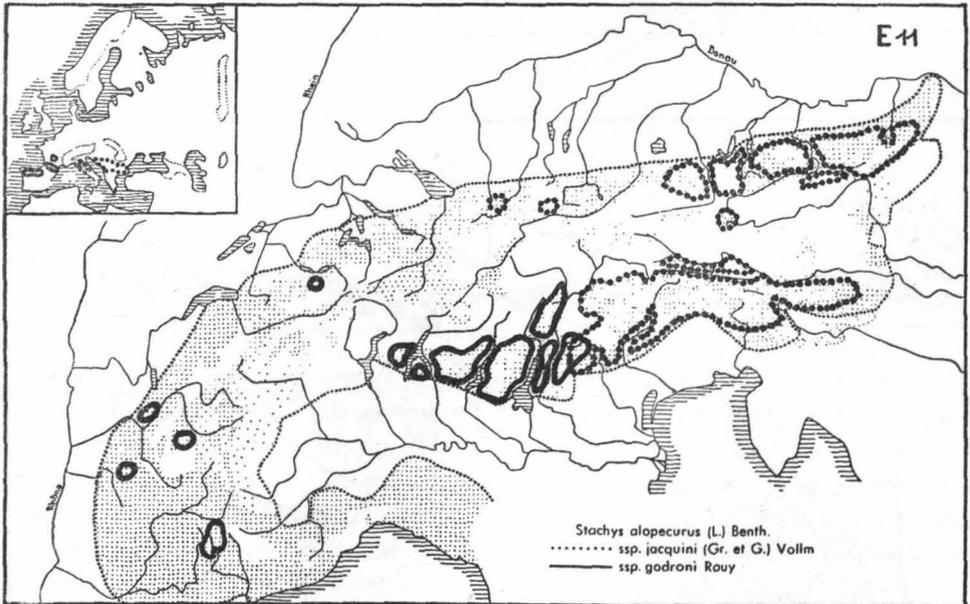


Von dem nordostalpinen Teilareal sind die Berchtesgadener, Tegernseer und Garmischer Vorkommen durch deutliche Disjunktionen getrennt, während die Art den Zentralalpen weitgehend fehlt.

E 10. *Rhodothamnus chamaecistus* (L.) Rchb. Diese Art unterscheidet sich von den bisher behandelten dadurch, daß sie nach Westen hin fast die Iller erreicht, wengleich auch sie westlich des Inn bereits bedeutend seltener wird und den Lech nur mehr mit einem einzigen Fundort überschreitet. Recht ähnlich sind die Verbreitungsverhältnisse im Süden (westlich der Etsch nur mehr sehr vereinzelt in der Brenta und in den Bergamasker Alpen), während in den Zentralalpen diese auffallende Pflanze noch an keiner Stelle entdeckt worden ist.

Einigermaßen problematisch ist die Sippengliederung von

E 11. *Stachys alopecurus* (L.) Bth., die in den einzelnen Florenwerken recht verschiedene Darstellung erfahren hat. Folgen wir den Angaben von Gams (in Hegi V/4 S. 2433), der sich auf Kerner, Dalla Torre u. a. stützt, so schließt sich die östliche ssp. *jacquini* (Gren. et Godr.) Vollm. eng an die eben besprochene Art an. Allerdings ist ihr Areal westlich der Salzburger Alpen erheblich stärker reduziert, so daß in starker Disjunktion zu dem zusammenhängenden Nordostareal lediglich noch zwei Fundstellen zwischen Isar und Iller zu verzeichnen sind.



Westlich an diese Sippe würde sich nach obiger Darstellung die ssp. *godroni* Rouy anschließen, die neben dem Westteil der südöstlichen Kalkalpen und zerstreuter Stellen in den französischen Südwestalpen noch ein weit abgetrenntes Vorkommen im Berner Oberland besitzt.

Nach neueren Schweizer Floren handelt es sich jedoch bei allen Schweizer Vorkommen (Oberland, Tessin) um die östliche ssp. *jacquini*, so daß die ssp. *godroni* auf die spanischen und französischen Gebirge beschränkt erscheint. Nach dieser Auffassung (die anderer morphologischer Abgrenzung entspringt) würde also die erstere Unterart die gesamten Mittel- und Ostalpen besiedeln, wobei sie im Grunde genommen ein Musterbeispiel unserer Kategorie B darstellt (geschlossene Verbreitung im ganzen südlichen Kalkalpenzug einerseits, im nordöstlichen andererseits), erweitert um jene drei stärker disjunkten Fundorte in den mittleren und westlichen Nord-

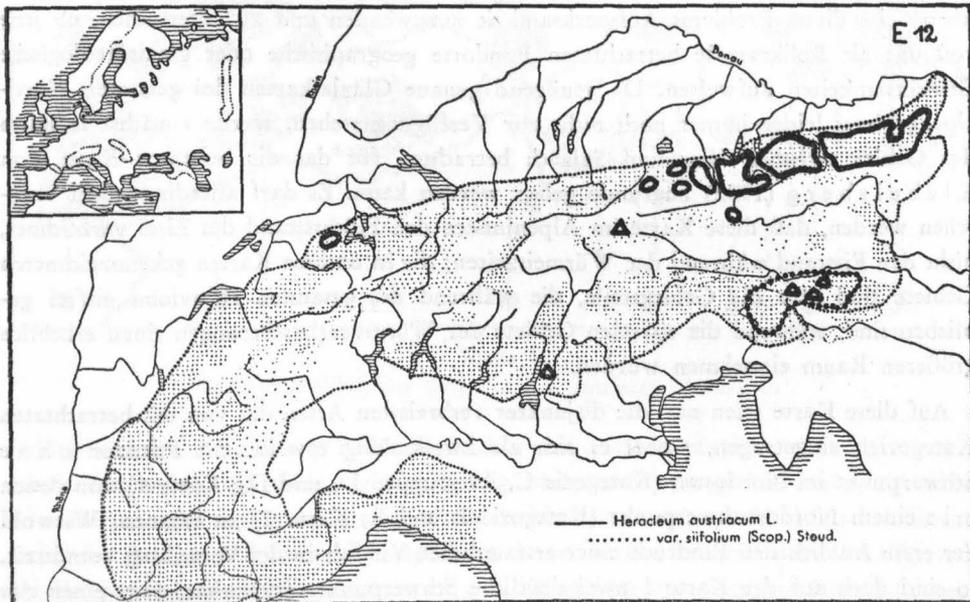
alpen — ein recht wohl verständliches Bild, bei dem dann das Schweizer Vorkommen südlich Interlaken etwa an das benachbarte der *Woodsia glabella* (D 5) erinnert.

L ü d i (briefl.) führt diesen letzteren Fundort auf eine Verschleppung zurück, was aus den dargestellten pflanzengeographischen Gründen nicht erforderlich erscheint.

Diese zweite Deutung leitet über zu den beiden letzten Beispielen, bei denen die gesamten mittleren Nordalpen freibleiben und nur ein einziger nordwestalpiner Fundort in stärkster Disjunktion dem nordostalpinen Areal gegenübersteht.

E 12. *Heracleum austriacum* L., erst in den Zwanzigerjahren an dem in den Würmeiszeiten unvergletschert gebliebenen Reliktfundort des „Napf“ (westlich des Vierwaldstätter Sees) entdeckt, ist dort über 350 km von den äußersten Vorposten des Nordostareals entfernt, die erst östlich des Inns beginnen. Neben einem kleinen Vorkommen im Lungau, das sich (wie meist) den nordalpinen anschließt, finden wir die Art wieder in den südöstlichsten Alpen, während sie den übrigen südlichen Alpentteilen völlig fehlt. Diese letzte Tatsache unterstreicht den Zusammenhang des Schweizer Vorkommens mit dem Nordosten.

Es ist nicht völlig geklärt (und vom Herbarmaterial her wohl überhaupt schlecht zu entscheiden), ob die Normalform unserer Art in den Südostalpen vertreten ist, wiewohl eine kleine Anzahl von Fundortangaben sich ausdrücklich auf diese Form zu beziehen scheint. Viel häufiger ist dort jedenfalls die var. *siifolium* (Scop.) Steud., die Neumayer (1930) wieder als eigene Art betrachtet wissen will. Selbst wenn man diese Lösung wegen der nicht allzu großen Unterschiede nicht akzeptieren mag, bleibt doch die erstaunliche Tatsache bestehen, daß hier eine gewisse Gliederung in eine nordalpine und eine südalpine Sippe stattgefunden hat, ein Vorgang, der sich (von dem nicht eindeutigen Fall der *Achillea clavennae*, E 3, abgesehen) nur mit den Verhältnissen bei *Papaver alpinum* (A 2), *Thlaspi alpinum* (A 11) oder *Primula* sect. *Arthritica* (A 7) einigermaßen vergleichen läßt; jedoch weisen die letztgenannten Sippen in den ganzen Alpen eine erheblich stärkere Gliederung auf.



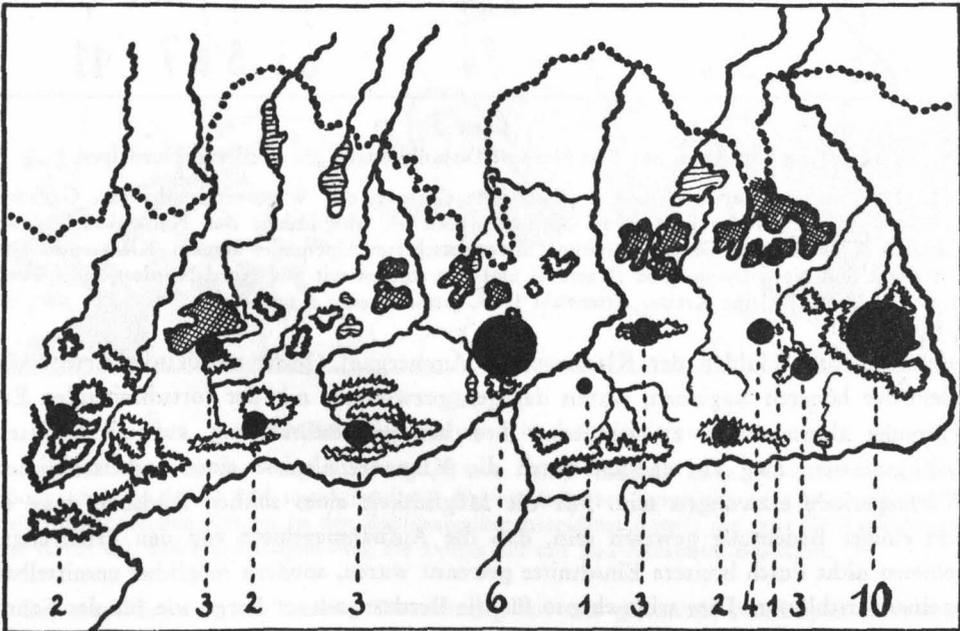
Das Auftreten eines solchen Verbreitungsbildes ist aber nun von einiger Bedeutung für die Wertung unserer Kategorie A, bei der man, wie besprochen, zunächst Zusammenhänge zwischen jenem streng umrissenen Nordostareal und der Entstehung der dort beheimateten Sippen vermuten möchte. Der Fall von *Heracleum austriacum* zeigt aber, daß es sehr wohl Sippen \pm rein nordalpiner Prägung gibt (ähnlich wie etwa *Papaver sendtneri*, von weiter verbreiteten wohl auch *Androsace chamaejasme*, F 6) und legt damit wieder die Vermutung nahe, daß unsere nordostalpinen Endemiten solchen nordalpinen Sippen zuzurechnen sind, deren westlicher Flügel restloser Austilgung verfiel. Man mag hier besonders an die oben erwähnten *Thlaspi*- und *Primula*-arten denken; auch für *Minuartia laricifolia* scheint ein solcher Gedanke nicht abwegig. Auch diese Sachlage würde also dafür sprechen, daß das Nordostareal nicht etwa jene Sippen geprägt hat, sondern daß diese Sippen nur durch die Vereisungen auf dieses Areal beschränkt wurden, von dem aus sie sich nicht mehr weiter zu verbreiten vermochten.

E 13. *Gentiana pumila* Jacq.: Dieser Enzian wurde bereits unter B 7 behandelt, da das Vorliegen eines einzigen, schlecht etikettierten Herbarexemplars (auf das Rytz 1933 seine Angabe aus den Freiburger Alpen stützt) nicht die nötige Sicherheit für pflanzengeographische Erwägungen bietet. Es muß aber zugegeben werden, daß sich die Art bei einer Bestätigung dieses Schweizer Vorkommens hinsichtlich ihrer Arealbildung in den Nordalpen unswierig an die vorhergehende anschließen ließe.

Bei der Betrachtung der in den letzten Kapiteln so vielfach besprochenen isolierten Fundstellen wurde bereits darauf hingewiesen, wie oft sich bei den verschiedenen Arten die einzelnen Fundorte wiederholen. Es erscheint daher noch notwendig, der geographischen Seite dieses Problems Aufmerksamkeit zuzuwenden und zu untersuchen, ob jene von uns als Reliktareale betrachteten Fundorte geographische oder glazialgeologische Gemeinsamkeiten aufweisen. Da genügend genaue Glazialkarten des gesamten Nordalpengebietes leider immer noch nicht zur Verfügung stehen, wurde zunächst lediglich das Gebiet zwischen Iller und Salzach betrachtet, für das die bekannte Karte von Klebelsberg (1932) zugrunde gelegt werden kann. Es darf allerdings nicht übersehen werden, daß diese Karte im Alpeninnern den Höchststand des Eises verzeichnet, nicht den Eisstand während der Würmeiszeiten; die in unseren Karten gekennzeichneten Gebiete sind also die Gebirgsteile, die während des gesamten Diluviums eisfrei geblieben sind, während die eisfreien Gebiete der Würmvergletscherungen einen erheblich größeren Raum einnehmen würden.

Auf diese Karte seien nun die disjunkter verbreiteten Arten der von uns betrachteten Kategorien eingetragen, wobei es sich als zweckmäßig erweist, die Pflanzen ohne Schwerpunkt im Nordosten (Kategorie C, Artgruppen D₁ und D₂; Karte 1) von denen mit einem Nordostschwerpunkt (Kategorie B und E; Karte 2) zu trennen. Wiewohl der erste Anblick den Eindruck einer erstaunlichen Vielfalt in der Verteilung vermittelt, so sind doch auf der Karte 1 zwei deutliche Schwerpunkte erkennbar: zum einen das

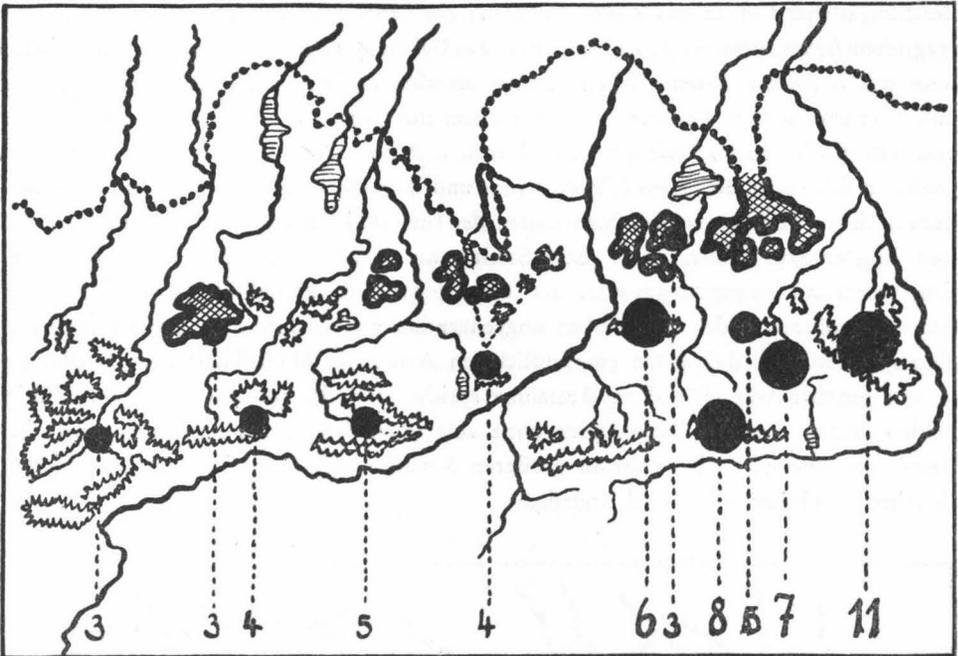
Berchtesgadener Gebiet, das 8 (mit Einschluß der benachbarten Berggruppen 11) unserer fraglichen Arten beherbergt, zum anderen das Gebiet des Sonnwendgebirges im weiteren Sinn mit 6 solcher Arten. Neben solchen Arealen erscheinen Gebiete wie Karwendel und Wetterstein (mit 3 bzw. 2) und vor allem die Lechtaler Alpen (keine Art) deutlich verarmt. Es ist nun zweifellos kein Zufall, daß jene Anreicherungsgebiete nicht nur größeren diluvialen Refugien (Traunsteiner und Tegernseer Gebiet) zunächstliegen, sondern auch die Fortsetzung der Nahtstellen des Inn- und Salzachgletschers bzw. des Isar- und Inn-gletschers bilden, d. h. jener Stellen, an denen der Eisrand am weitesten an den Alpenrand herangezogen war. Erst diese doppelte Gegebenheit hat das Lokalklima (starke Erwärmung der unmittelbar angrenzenden großen Schotterfelder!) offenbar so günstig beeinflusst, daß jenen empfindlicheren Arten die Möglichkeit des Überdauerns in situ gegeben war. Für diese Annahme spricht auch das teilweise oder vollständige Fehlen solcher Arten an Nahtstellen ohne ausreichende Refugien (Westallgäu zwischen Iller- und Rheingletscher) oder in größeren Refugien mit zu weit entferntem Eisrand (Rheintal zwischen Chur und Bodensee).



Karte 1

Verteilung südalpiner Arten in den mittleren Nordalpen.

Eine kleinere Anzahl von Arten vermochte sich in den Refugien selbst bis heute zu erhalten, soweit ihnen diese verhältnismäßig niederen Vorberge bei den postglazialen Klimabesserungen noch geeignete Standorte zu bieten vermochten. Als besonders charakteristische Relikte erscheinen hier *Asplenium fissum* in den Schuttfeldern des Kienbergs bei Ruhpolding, *Potentilla clusiana* an den Felszacken der Kampenwand, *Soldanella*



Karte 2

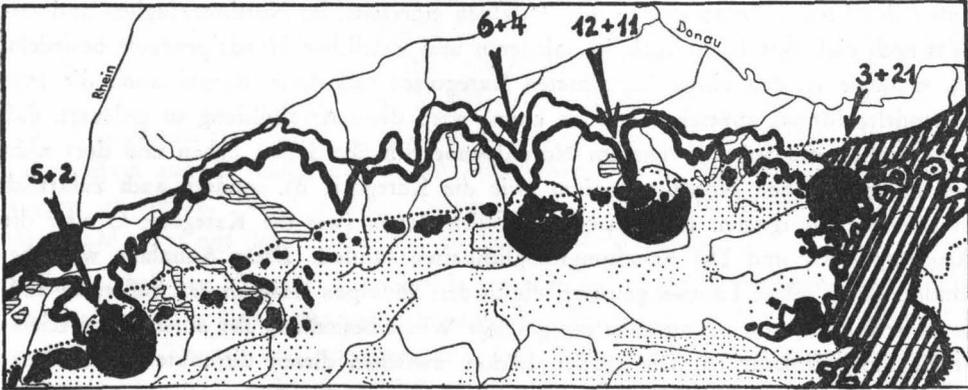
Verteilung der Arten mit Süd-Nordost-Disjunktion in den mittleren Nordalpen.

Legende zu den Karten 1 und 2: Punktiert: Grenzen der Würmvergletscherung. Gezackt: (Verfirnte) Gebirgsstöcke über dem Gletscherniveau — Möglichkeit der Nunatakkerbildung. Kariert: Während des Gesamtdiluviums unvergletscherte Alpentteile. Kreise: Kleinareale von Arten mit Süd-Nord-Disjunktion (Karte 1) und von solchen mit Süd-Nord-Nordost-Disjunktion (Karte 2); hierbei kleine Kreise: Artenzahl 1—5, große Kreise: 6 und mehr.

minima an den Halden der Klammspitze (Ammergau). Mehr stenözische Arten, vor allem der höheren Regionen, waren dagegen gezwungen, mit der fortschreitenden Erwärmung alpineinwärts zu wandern; ihre heutige Beschränkung auf die höchsten Gebirgsmassive mag am ehesten durch die Klimaverhältnisse einer nacheiszeitlichen Wärmeperiode erzwungen sein. Für die Möglichkeit eines solchen Rückzugs mag es von einiger Bedeutung gewesen sein, daß die Aufnahmegebiete von den Erhaltungsgebieten nicht durch breitere Einschnitte getrennt waren, sondern möglichst unmittelbar aneinanderschlossen. Dies trifft ebenso für die Berchtesgadener Berge wie für das Sonnwendgebirge zu, während z. B. die Verbindung zwischen den Erhaltungszentren des Ammergaus zu den großen Massiven der Lechtaler durch die breiten Lücken des Außerfern und des Lechtals selbst unterbrochen war.

Auch bei der Betrachtung der Karte 2, die die Arten mit nordostalpinem Schwerpunkt enthält, ergibt sich zumindest kein unseren bisherigen Erfahrungen entgegenstehender Eindruck, wenn auch als Grundtendenz hier ein Artengefälle von Osten nach Westen vorherrscht, das das Bild zunächst etwas zu verwirren droht. Es darf jedoch nicht vergessen werden, daß die Ausgangssituation in beiden Fällen verschieden ist. Die Karte 1

enthält vorwiegend stark südlich getönte (und damit überdies von den Vergletscherungen stärker bedrohte) Arten, deren Fundstellen wir wohl als die Reste prä- oder fröhildiluvialer Areale betrachten müssen, Arten also, die bereits als Relikte in die Periode der letzten Vereisungen eintraten. Die Karte 2 führt dagegen Arten auf, die sich nicht nur durch ihre Erhaltung im Nordostareal als insgesamt der Klimaverschlechterung besser angepaßt erwiesen, sondern auch in diesem Refugium ein starkes Potential der Wiederbesiedlung zur Verfügung hatten. Wir können uns daher vorstellen, daß in der letzten Zwischeneiszeit die Nordalpen wieder weitgehend von den Arten dieser zweiten Gruppe in Besitz genommen waren, wobei die Artenzahl mit der Annäherung an das Nordostareal ansteigen mußte. Es ist verständlich, daß (bei sowieso größerer Ausgangsverbreitung) sich die einzelnen Arten dieser zweiten Gruppe unter den im Vergleich zu früheren Eiszeiten gemäßigteren Bedingungen der Würmvergletscherungen auch in Gebieten erhalten konnten, die von denen der ersten Gruppe nicht oder kaum mehr besetzt gehalten werden konnten, so etwa in den Kitzbühler oder auch wieder in den Lechtaler Alpen.



Karte 3
Bevorzugte Lokalrefugien in den Nordalpen.

Legende: Grenzen der Vergletscherung (Würm: dicke schwarze Linie, weiteste Erstreckung: dünne schwarze Linie) und unergletscherte Gebiete (schwarz ausgefüllt oder gestreift) wie in den vorhergehenden Karten. In den Zahlenangaben bezeichnet jeweils die erste Zahl die Anzahl der Arten mit Süd-Nord-Disjunktion, die zweite der mit Süd-Nordost-Disjunktion.

Bei einer Erweiterung unserer Betrachtung auf die gesamten Nordalpen (Karte 3) finden wir unsere Erkenntnis neu bestätigt, daß die Nähe des würmeiszeitlichen Gletscherandes die Erhaltungsmöglichkeiten der Einzelrefugien entscheidend beeinflusst. Wir finden nämlich weiter im Westen, in den Bergen um den Thuner See, einem Teil der schweizerischen Préalpes, wiederum eine auffallende Häufung der von uns betrachteten Arten (7, darunter 2 mit nordostalpinem Schwerpunkt), die nun sehr offenkundig mit der bekannten großen Eislücke zwischen Rhone- und Reußgletscher zusammenfällt. In ähnlicher Weise ballen sich auch in der Nordwest-Steiermark noch einmal jene Arten zusammen (7, dazu noch eine Reihe nordostalpinen), in jenem Gebiet zwischen dem

östlichen Toten Gebirge und den Eisenerzer Alpen, das ganz am Nordostrand der Würmvergletscherung gelegen bereits (im Ennsknie) eine stattliche Anzahl eisfreier Berge und Hügel aufzuweisen hatte. Wir können also am Nordrand der Alpen vier Räume verzeichnen, in denen durch die starke Annäherung des Eisrandes an größere Refugienareale Erhaltungszentren südalpiner oder klimatisch anspruchsvollerer Arten entstanden: das Ennsknie, die Berchtesgadener Berge, das Sonwendgebirge und das Thuner Bergland. Dagegen dürfte das dritte der Briquet'schen Schweizer Glazialrefugien, das „nördliche Randrefugium“ zwischen Vierwaldstätter See und Rhätikon, das in Wirklichkeit wohl nur aus einer Vielzahl stark zerstückelter Kleinstrefugien und Nunatakker bestand, lediglich einem Stamm minder anspruchsvoller, heute allgemein verbreiteter Alpenpflanzen eine Erhaltungsmöglichkeit geboten haben. Derartige Lokalitäten waren aber mehr oder minder den ganzen Nordalpenrand entlang zu finden, so daß eine Heraushebung des Schweizer Anteils unnötig erscheint.

In dieser Kategorie E wurden Sippen zusammengefaßt, die außer den beiden Teilarealen in den Südalpen einerseits, im Nordostrefugium andererseits noch disjunkte Kleinareale im mittleren und westlichen Nordalpenraum besiedeln. In Analogie zu den bisher betrachteten Kategorien (als deren Kombination die jetzt behandelte formal angesehen werden kann) wird diese Arealbildung so gedeutet, daß diese Sippen das Spätdiluvium im Nordalpenbereich überdauert haben und dort nicht nur in dem großen Nordostrefugium (wie die Kategorie B), sondern auch zusätzlich in besonders geeigneten Kleinrefugien westlich davon (wie die Kategorie C oder die Artgruppen D_1 und D_2) Erhaltungsmöglichkeiten fanden. Diese Annahme wird besonders durch solche Formen gestützt, die in den Südalpen lediglich den äußersten Südosten bewohnen, von wo aus eine postglaziale Wiederbesiedlung der nordalpinen Kleinareale nicht denkbar ist. Die großen Lücken zwischen diesen disjunkten Nordalpenvorkommen weisen den Gedanken an eine postglaziale Wiederbesiedlung vom Nordostareal her ab; viel näher liegt die Erklärung, daß die Arten dort von den Gletscherströmen ausgemerzt wurden und daß diesen Sippen eine Neubesiedlung jener Flächen nicht mehr gelang.

Im Auftreten rein nordalpiner Formen dieses Verbreitungstyps wird eine Möglichkeit gesehen, die Typen der Kategorie A (Endemiten des Nordostrefugiums) als glazial reduzierte Nordalpenareale zu betrachten. Auch hiernach wäre also die Beschränkung auf den Nordosten nur ein historisch-geologisches Ereignis, das eine bereits ausgebildete Sippe betraf, nicht aber diese entstehen ließ.

Die Verschiedenartigkeit des Verhaltens der Parallelsippen, der bereits mehrfache Beachtung geschenkt wurde, ließ sich auch an den Beispielen dieser Kategorie E verfolgen. Auch hier stehen den kalzikolen, auf die Ost- und vielfach auch die Mittelalpen beschränkten Sippen, die untereinander erstaunliche Arealähnlichkeiten aufweisen, Parallelsippen verschiedenster Herkunft, Verbreitung und Ökologie gegenüber. In allen Fällen muß die Sippentrennung ins Prä- oder Frühdiluvium verlegt werden. Wie

bereits früher betont, kann aus der heutigen einheitlichen Arealgestalt der Ostalpensippen, die durch äußere Faktoren erzwungen ist und von einer Reihe alleinstehender monotypischer Arten geteilt wird, kein Aufschluß über die Gründe dieser Trennung erhalten werden. Immerhin dürfte in diesem Zusammenhang die von Scharfetter (1938) hierauf angewendete Theorie der wechselnden Hebung der Alpentile (P e n c k 1924) einige Beachtung verdienen.

Eine geographische Betrachtung der in den Nordalpen als Reliktgebiete erkennbaren Lokalitäten sollte Aufschluß über die äußeren Bedingungen der Erhaltung geben. Hierbei wurden zwei Reihen von Arten unterschieden, nämlich 1. südalpine, anspruchsvollere Sippen mit vereinzelt Fundorten im mittleren und westlichen Nordalpenraum (im Nordosten fehlend), die, durch die vorhergehenden Eiszeiten bereits stark reduziert, schon als Relikte in die letzten Vereisungen eintraten. Sie erhielten sich nur an ganz bevorzugten Stellen, die dadurch gekennzeichnet sind, daß größere Gebirgsrefugien in unmittelbarer Nähe der Nahtstellen der Vorlandgletscher, also zunächst dem Eisrand liegen. Die starke lokale Erwärmung der nahen Schottermassen mag hier die Erhaltungsmöglichkeiten der unvergletscherten Vorberge bedeutend verbessert haben. 2. Süd-nordost-alpine, weniger anspruchsvolle Sippen mit Einzelfundorten im übrigen Nordalpenraum, die infolge geringerer Ansprüche, stärkerer Ausbreitungstendenz und der Nachschubmöglichkeiten aus dem Nordostrefugium die Nordalpen in den letzten Zwischeneiszeiten erheblich dichter, vielleicht fast durchgehend besiedelten: Sie erhielten sich vielfach auch in Kleinrefugien, auf Nunatakkern u. ä., ohne zusätzliche Anforderungen zu stellen. Sie sind daher heute auf weit mehr Lokalitäten verstreut; ihre Artenzahl steigt mit der Annäherung an das Nordostrefugium.

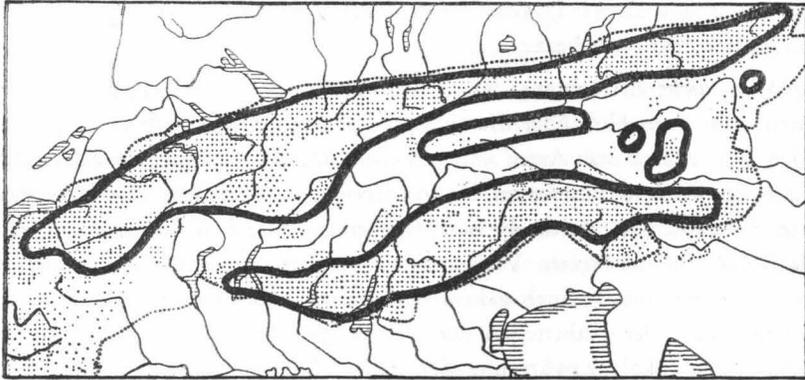
In den östlichen Nordalpen lassen sich drei Gebiete erkennen, die bevorzugte Reliktzentren der ersten Artenreihe sind: Die Berge des Ennsknie, um Traunstein-Reichenhall und zwischen Tegern- und Achensee; diese Zentren entsprechen an Bedeutung den ebenfalls hier kurz behandelten nordschweizerischen Refugien der Préalpes. Mit dem „nördlichen Randrefugium“ B r i q u e t s ist die Kette von Kleinrefugien entlang dem ganzen Nordalpenrand in Parallele zu setzen, die aber in der Hauptsache nur von Arten der zweiten Reihe besiedelt wurde. Während die Bedeutung der erstgenannten vier Zentren südlicher Relikte in der Erhaltung dieser seltenen Formen liegt, dürfte auf jene Kleinrefugienketten die rasche Wiederbesiedlung der Nordalpen mit den trivialeren Arten zurückzuführen sein.

Kategorie F

Sippen der gesamten Mittel- und Ostalpen

Zum Abschluß dieser Untersuchungen sei nun noch eine Anzahl von Arten herausgegriffen, die in den nördlichen (und meist auch in den südlichen) Kalkalpen nach der Eiszeit wieder allgemeinere Verbreitung erlangt haben, Arten also mit einem überdurchschnittlichen Ausbreitungsvermögen, die imstande waren, die durch die Eiszeit

in ihr Nordareal gerissenen Lücken wieder mehr oder minder vollständig zu schließen. Diese Verbreitungsform bildet den allgemeinsten Fall der in dieser Arbeit behandelten Kategorien, der schematisch folgendermaßen festgehalten werden kann:



Während in den allermeisten Fällen die südlichen Kalkalpen in ihrer Gesamtstreckung unsere Arten beherbergen (dort setzt dann nach Westen hin die auffallende Kalklücke zwischen Langensee und Dora Baltea zumindest für die stärker kalzikolen Sippen eine unüberschreitbare Grenze), ist die Abgrenzung des Nordareals nach Westen hin nicht durch eine eindeutige geologische Sachlage vorgezeichnet. Es ist daher von hohem Interesse, daß gleichwohl auch dort in den von uns untersuchten Fällen eine recht klare Grenzziehung vorliegt: Während die Arten entlang dem nordwestlichen Kalkgürtel in meist unverminderter Stärke bis in die Lemanischen Alpen vordringen und dort ziemlich unvermittelt abbrechen, werden sie in den Kalkgürteln und -inseln der südlichen Walliser Alpen bereits merklich seltener und erreichen das Aostatal in keinem Falle.

Wir erhalten dadurch eine Begrenzungslinie, die den Verlauf des Alpensüdrandes (vom Garda- bis zum Langensee) bis zur Südspitze des Genfer Sees verlängert. Es ist selbstverständlich, daß hiermit keine präzise Begrenzungslinie gegeben werden soll und kann, daß es sich vielmehr auch hier nur um einen mehr oder minder breiten Grenzstreifen, vielleicht sogar nur um eine Grenzprovinz handeln kann. Immerhin erfaßt die von Vierhapper (1924/25) auf Grund seiner Endemitenstudien gezogene „Dora Baltea-Isère-Linie“ zweifellos den gleichen Bereich; die geringfügige Verlagerung nach Süden bietet ihm den Vorteil einer guten Namensgebung. Uns scheint die Erstreckung nach Länge und Breite hin besser durch die Bezeichnung „Penninisch-savoyischer Grenzstreifen“ zum Ausdruck gebracht. (Unter „Penninen“ sind hier die Südwalliser Ketten zu verstehen.)

Diese pflanzengeographisch bedeutsame Linie, die in ihrer Wichtigkeit der Draulinie zumindest ebenbürtig ist, fällt nun aber mit der bekannten geographischen Linie zusammen, längs der der sogenannte „Alpenknick“ erfolgt. Hier biegen die bislang grob

ostwestlich verlaufenden Ketten scharf nach Südwesten und Süden um, so daß man (immer sehr grob gesprochen) einen westöstlichen Querzug einem darauf senkrecht stehenden nordsüdlichen Längszug gegenüberstellen kann, deren Ausdehnung sich wie 2 : 1 verhält. Während dieser Längszug schon seit jeher durch den Namen „Südwestalpen“ („gallische Provinz“ *Vierhappers*) deutlich von dem übrigen Alpengebiet abgegrenzt war, scheint eine brauchbare Bezeichnung für den Querzug als Ganzes zu fehlen. Dieser Mangel führt dazu, daß die in dieser Kategorie F behandelten Arten in der Literatur vielfach mit dem Prädikat „ostalpin“ belegt werden, eine Bezeichnung, die ersichtlich nicht zu ihnen paßt. Es wird daher vorgeschlagen, solche Arten als „helveto-norisch“ (wobei uns die Erstreckung der römischen Provinz Noricum etwa um die Zeitenwende vorschwebt, wo diese Provinz — entgegen der *Vierhapperschen* Nomenklatur — auch die Südalpen umfaßt) zu bezeichnen und dadurch eine klarere und korrektere Arealbenennung zu bewirken.

Von den hierher zu rechnenden Arten sind nachfolgend nur die besprochen, die wegen ihrer Sippenbildung oder wegen der Existenz alpiner Parallelarten Anlaß zu weiteren Überlegungen boten. Es handelt sich um die folgenden Sippen:

- F 1. *Achillea atrata*
- F 2. *Rhododendron hirsutum*
- F 3. *Gentiana clusii*
- F 4. *Oxytropis montana jacquini*
- F 5. *Silene acaulis longiscapa*
- F 6. *Androsace chamaejasme*
- F 7. *Pinus mugo prostrata*
- F 8. *Saxifraga moschata* subsp. *div.*
- F 9. *Saxifraga oppositifolia imbricata*

Angefügt sind ferner noch einige Sippen mit nach Westen hin stärker reduzierter Verbreitung:

- F 10. *Saxifraga aphylla*
- F 11. *Valeriana saxatilis*
- F 12. *Salix waldsteiniana*
- F 13. *Valeriana montana hirsuticaulis*
- F 14. *Pedicularis rostrato-capitata*
- F 15. *Gentiana pannonica*

Die Areale der ersten Reihe weisen alle weitgehende Übereinstimmungen auf; da es sich um allgemeiner verbreitete, häufigere Sippen handelt, nehmen sie innerhalb ihres Verbreitungsgebietes die Großzahl der verfügbaren Standorte ein, so daß recht gleichartige Arealbilder entstehen. Die Reihenfolge der hier behandelten Arten wurde daher nach der Arealbildung der parallelen Sippen gewählt, die wieder, wie in jeder unserer Kategorien, bemerkenswerte Verschiedenheiten aufweist.

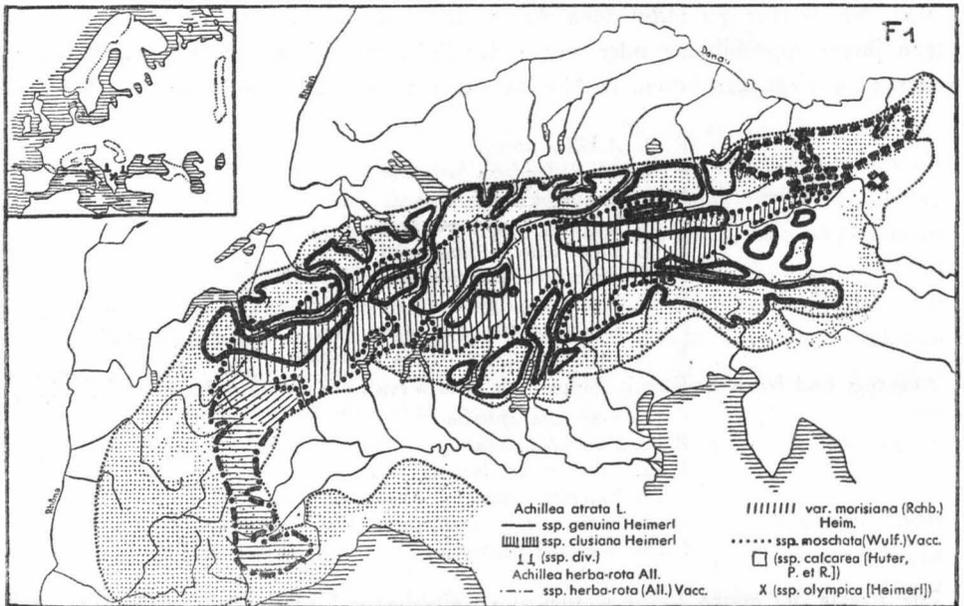
So gleichen sich die ersten drei Arten darin, daß nahe verwandte, jedoch deutlich spezifisch geschiedene Parallelarten durch die Gesamtalpen verbreitet sind, jedoch dort saurere Böden bevorzugen und demgemäß in den zentralen Teilen ihre größte Areal-dichte besitzen. Als erstes Beispiel mag hier das Artenpaar

F 1. *Achillea atrata* L. und *A. herba-rota* All. s. lat. betrachtet werden, dessen Arten zwar in mehrere Sippen zersplittert sind, in ihrer Gesamtheit jedoch durch ihre streng

verschiedene ökologische Bindung sehr deutlich und klar getrennte Areale aufweisen. So findet sich die erstgenannte Art in fast allen Kalkgebieten des helveto-norischen Raumes von den Savoyer bis zu den Niederösterreich und Krainer Alpen, wobei die Verarmung gegen Südwesten hin auch schon in den Südalpen Ausdruck findet.

Neben einer schon unter A 3 besprochenen Rasse in den Nordostalpen finden sich abweichende Sippen noch auf der Balkanhalbinsel.

Die Parallelart *A. herba-rotata* ist nicht nur oxyphytisch, sondern silizikol im strengen Sinn und daher im wesentlichen auf die Zentralalpen selbst beschränkt. Die im helveto-norischen Raum weit verbreitete ssp. *moschata* (Wulf.) Vacc. wird im Südwesten durch die typische *A. herba-rotata* All. s. str. ersetzt, die in der gallischen Provinz die einzige Sippe unserer Gruppe überhaupt darstellt. Auf dem Balkan und in den Apenninen sind weitere (zum Teil kalzikole) Rassen beschrieben, die jedoch in ihrer systematischen Stellung nicht völlig geklärt erscheinen. Im übrigen bietet die Tatsache einiges Interesse, daß es keiner Sippe aus unserer Gruppe gelungen ist, ihr Areal nach Westen, etwa in die Pyrenäen zu erweitern; auch die südwestalpine Sippe *herba-rotata* hält sich dort streng an den östlicheren, piemontesischen Anteil.



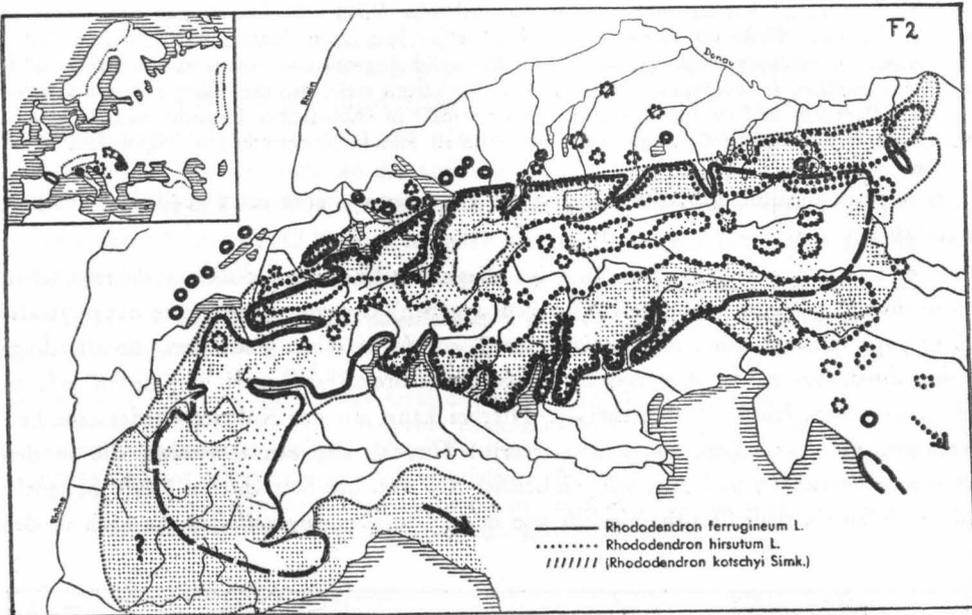
Während diese fels- und schuttbesiedelnde Art sich eng innerhalb der Grenzen der Silikatalpen hält, bevorzugen die entsprechenden Parallelarten der beiden folgenden Beispiele allgemein gereifere, saure Böden und sind daher auch in den Nord- und Südalpen einigermaßen verbreitet, wenngleich auch hier der Schwerpunkt der Verbreitung in den Zentralalpen liegt. Das eine dieser beiden Paare,

F 2. *Rhododendron hirsutum* L. und *Rb. ferrugineum* L. zeigt hierbei sehr schön die beiden sehr verschiedenartigen Verbreitungstypen, die sich in diesem Arealbild überlappen:

Das Verbreitungsgebiet von *Rb. ferrugineum* ist das etwas modifizierte Areal einer verhältnismäßig euryöken südmittel-europäischen Gebirgspflanze. Es umgreift außer den Gesamtalpen die Pyrenäen, den nördlichsten Apennin und einen kleinen Teil Dalmatiens. In den südlichen Kar-

pathen (illyrische Verbindung) siedelt eine äußerst nah verwandte Sippe, *Rh. kotschyi* Simk., wobei diese Sippentrennung für ein beträchtliches Alter unserer Art ebenso wie der Verbreitungsform spricht. Immerhin erhält das Arealbild unserer Art (*Rh. ferrugineum*) durch die spärlichen Vorkommen auf der Balkanhalbinsel und ihre Ersetzung in den Karpaten eine etwas westlichere Tönung.

Rhododendron hirsutum ist dagegen eindeutig östlich orientiert und überschreitet die Alpen nur nach Osten, einerseits im Norden auf dem in Kategorie A besprochenen Weg in die Tatra, andererseits in zwar auch spärlichen, aber doch weiter als *Rh. ferrugineum* nach Süden reichenden Vorkommen in der Richtung auf die Balkanhalbinsel.



Ein solches paralleles Auftreten einer euryöken, gesamt-südmitteleuropäischen und einer mehr stenöken, auf den östlichen Teil dieses Bereiches beschränkten Art ist nicht allzu selten. Auch in dieser Arbeit wurden solche Fälle bereits mehrfach besprochen, so die Paare *Homogyne alpina-discolor*, *Ranunculus thora-hybridus*, *Minuartia flaccida-austriaca*. In all diesen Fällen handelt es sich um gut getrennte, eigenständige Arten, die gleichwohl innerhalb ihrer Gattungen die engste Verwandtschaft zeigen. Man wird ihre Aufgliederung zeitlich ziemlich früh ansetzen; will man sie nicht ins Prädiluvium verlegen, so wird man zumindest G a m s (1933) folgen können, der sie als altpleistozän bezeichnet.

F 3. *Gentiana clusii* Perr. et Song. überschreitet das Gesamtareal der vorigen Art nur geringfügig nach Westen (in den Savoyer Alpen bis zum Lac d'Annecy sowie im Schweizer Jura; in der sehr nahestehenden Sippe *G. costei* Br.-Bl. in den Cevennen). Auch im illyrischen Gebiet ist ihr Areal vergleichsweise etwas größer, im Zusammenhang damit dürften auch die wenigen Vorkommen in Siebenbürgen stehen.

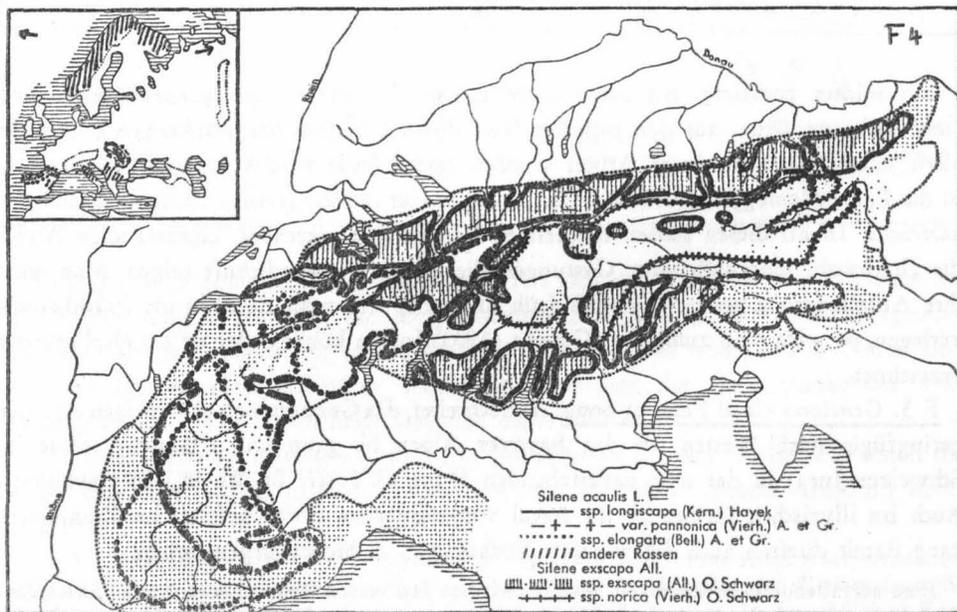
Eine auffallende Gemeinsamkeit besteht zwischen den beiden besprochenen Arten (*Rhododendron hirsutum* und *Gentiana clusii*) hinsichtlich ihrer präalpinen Vorkommen, die sich im Nord-

alpenraum sehr auffallend auf das Inn-Lech- und das Rhein-Reuß-Gebiet konzentrieren. Diese Tatsache ist um so interessanter, als ja die Standortsansprüche unserer Arten gänzlich verschieden sind, wengleich sie beiden zweifellos eine Erhaltung im Gletschervorland ermöglichten. Zu diesen präalpinen Sekundärarealen sind streng genommen auch die jurassischen Vorkommen zu rechnen, die bei der *Gentiana* bezeichnenderweise mit dem nach Süden etwas verlängerten Nordwestflügel des Alpenareals kongruieren, während der Jura von dem in den Alpen etwas weniger weit nach Süden reichenden *Rhododendron hirsutum* nicht erreicht wurde.

Die zugehörige Parallelart hat neben einer dem *Rhododendron ferrugineum* in jeder Beziehung analogen, sehr verbreiteten Hauptsippe (*G. kochiana* Perr. et Song.) noch einige weitere Sippen abgespalten (darunter auch kalzikole), die aber das Verbreitungsbild nur ergänzen, nicht verändern. Eine dieser kalzikolen Sippen (*G. angustifolia* Vill.) schließt sich nun arealmäßig in sehr auffallender Weise im Südwesten an *G. clusii* an und ersetzt unsere Art in weiten Teilen der südwestlichen Kalkalpen. Während also die östlicher getönte *G. clusii* zu der gesamt-südmitteleuropäischen *G. kochiana* in dem gleichen Verhältnis steht wie die bisher genannten Arten zu ihren Partnern und in den Alpen mit dieser primär in ökologischer Hinsicht vikariiert, steht sie zu der südwestlichen *G. angustifolia* bei gleichen Standortsansprüchen in regionalem Vikarismus.

Eine ganz ähnliche Aufteilung finden wir bei einer weiteren stark gegliederten Sippe, nämlich bei

F 4. *Silene acaulis* L. s. lat. Auch bei dieser zunächst gesamt-südmitteleuropäischen (von dort aus jedoch in die Arktis vorgedrungenen) Gesamtart wird eine oxyphytische *S. exscapa* All. von einer mehr kalzikolen *S. acaulis* L. s. str. geschieden, die allerdings beide durch das ganze Alpensystem hindurch verbreitet sind und von denen jede in einzelne geographische Rassen zerfällt. Hierbei kann aus der Kalkart wieder eine helveto-norische Rasse (ssp. *longiscapa* (Kern.) Hayek) abgetrennt werden, die in den Alpen endemisch ist und dort sehr einheitlich den von uns betrachteten Raum besiedelt. Westlich an sie schließt sich (ähnlich wie oben *Gentiana angustifolia*) die auch in den

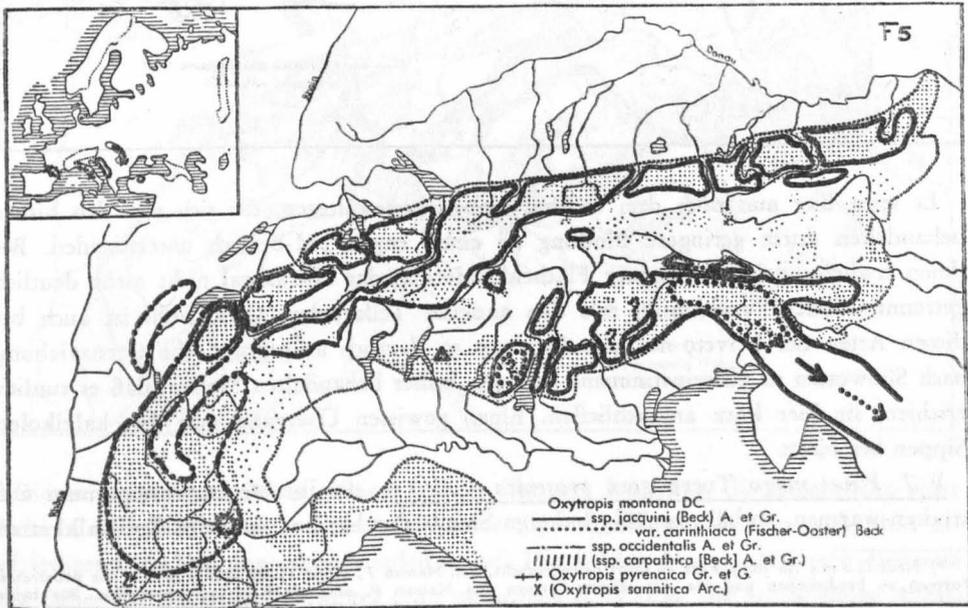


spanischen und französischen Gebirgen verbreitete ssp. *elongata* (Bell.) A. et Gr. als regionaler Vikarist an.

Es darf jedoch in diesem Zusammenhang nicht verhehlt werden, daß die *Vierhappersche* Gliederung (1901) recht schematisch erscheint und daß Verwandtschaft und Vorkommen dieser einzelnen Rassen noch eingehender, möglichst experimenteller Studien bedürfen. Dieser Vorbehalt gilt um so mehr, als *Vierhapper* die (von den Schweizer Systematikern immer noch anerkannte) recht abweichende *Silene*-Monographie *Rohrbachs* (1868) fast unberücksichtigt ließ. Immerhin kann zugegeben werden, daß sich die *Vierhappersche* Arealgliederung sehr zwanglos mit den hier behandelten anderer Arten in Übereinstimmung bringen läßt.

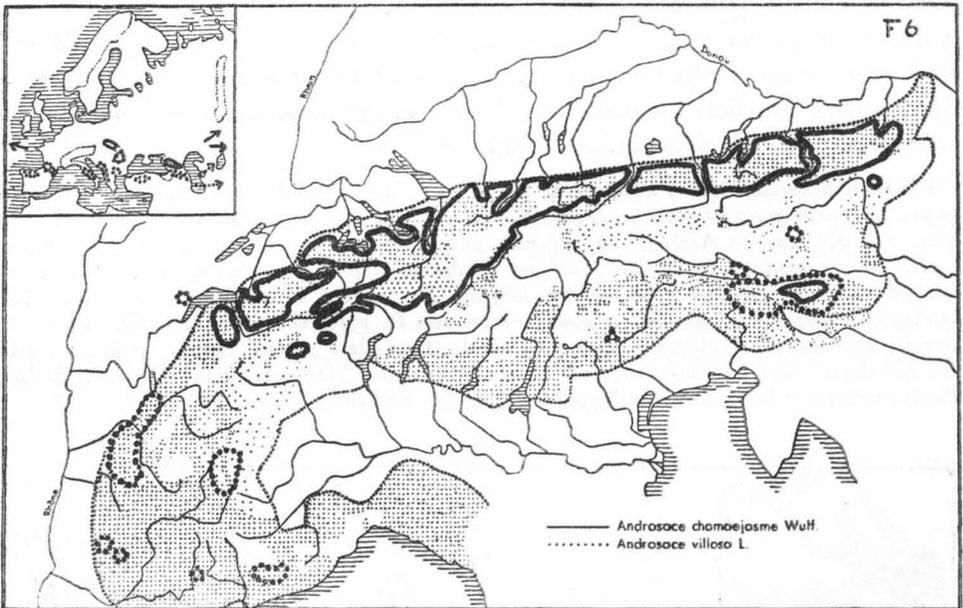
F 5. *Oxytropis montana* (L.) DC. zeigt, obschon auch hier noch manche Klärung vor allem hinsichtlich der Abgrenzung gegenüber den Rassen der *O. triflora* Hoppe vonnöten wäre, noch deutlicher diese geographische Aufgliederung, da bei ihr wie bei den meisten alpinen Leguminosen keine silizikolen Varianten auftreten. Die Art hält sich in den Alpen vielfach mehr an die äußeren, nördlichen und südlichen Ketten, während die Kalkinseln und -streifen der kontinentaleren Zentral- und der italienischen Südwestalpen durch Rassen der *O. triflora* besiedelt werden. Pyrenäen, Karpathen und Abruzzen beherbergen ebenfalls eigenständige Sippen.

Die helveto-norische Rasse, ssp. *jacquini* (Beck) A. et Gr. bildet in den Südostalpen neben dem Typus noch eine recht ungeklärte, wenig abweichende Sippe (var. *carinthiaca* [Fischer-Ooster] Beck) aus, die etwa in Analogie zu der auch nicht klar getrennten var. *pannonica* der *Silene acaulis* gesetzt werden könnte. Das Areal der westlichen Sippe (ssp. *occidentalis* A. et Gr.) deckt sich nahezu völlig mit dem von *Gentiana angustifolia*, mit der sie auch eine Reihe jurassischer Vorkommen gemeinsam hat. Der einzige Fundort von *O. pyrenaica* Gren. et Godr. (bei Barcelonnette) erscheint pflanzengeographisch zweifelhaft (Exemplare sah ich nicht), zumal da die in den Münchener Sammlungen vertretenen Stücke pyrenäischer Herkunft so wenig einheitlich sind, daß ein genaueres Studium dieser Sippe unumgänglich erscheint.



F 6. *Androsace chamaejasme* Wulf.: Diese bezeichnende Art der eurasiatischen Gebirge (die also streng genommen wieder den Rahmen unserer Arbeit überschreitet) soll hier angeschlossen werden, da ihr alpines Areal, soweit es die Nordalpen anlangt, vortrefflich mit den bisher behandelten Formen übereinstimmt. Es zeigt sich hier wieder, daß in früheren Epochen eingewanderte Arten durch die letzten Vereisungen oft völlig gleichartige Arealformen entwickelt haben.

Die nahe verwandte *A. villosa* L. tritt im gesamten Verbreitungsgebiet als südlicher Vikarist unserer Art auf. Dementsprechend dringt *A. chamaejasme* kaum in die Südalpen vor, sondern wird dort, wie auch in der gallischen Provinz durch *A. villosa* ersetzt. Da Varianten unserer Art morphologisch oft der Parallelart recht nahe kommen, wären vielleicht die Hayek'schen Angaben aus den Karawanken und Steiner Alpen noch einmal zu überprüfen, ebenso die (unwahrscheinliche) Einzelangabe aus den Pyrenäen.



Es seien hier nun noch drei weitere Sippen angeschlossen, die sich von den bisher behandelten durch geringere Bindung an einen engen pH-Bereich unterscheiden. Bei ihnen erscheint daher in unserer Flächenkartierung das Nordareal nicht mehr deutlich getrennt, sondern verschmilzt mit den anderen Teilarealen. Gleichwohl ist auch bei diesen Arten der helveto-norische Arealtyp so deutlich ausgeprägt, die Grenzziehung nach Südwesten so übereinstimmend mit den bisher behandelten Sippen, daß es tunlich erschien, sie hier kurz anzuschließen. Einen gewissen Übergang von den kalkikolen Sippen her bietet

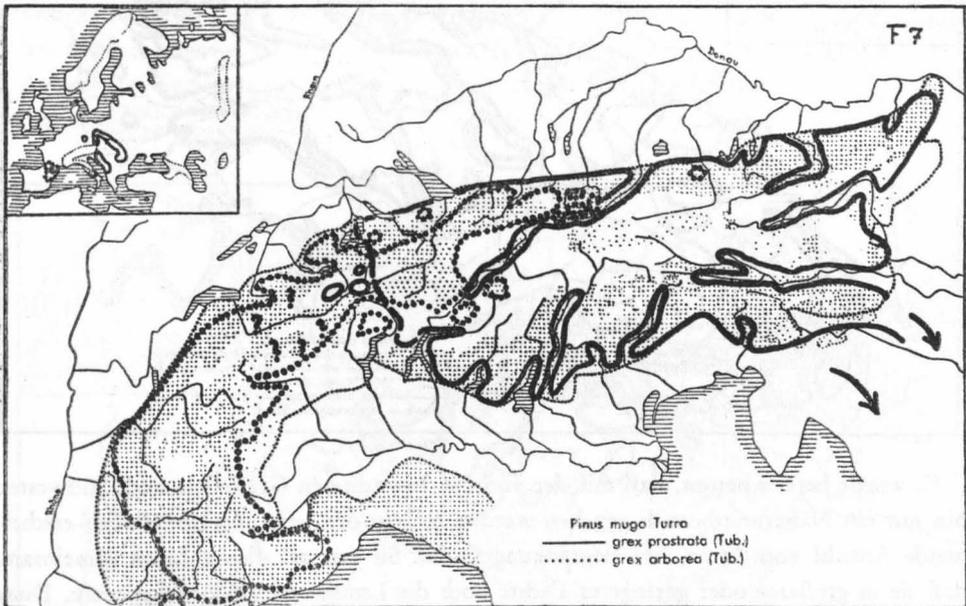
F 7. *Pinus mugo* Turra grex *prostrata* (Tub.)*, die ihr Vegetationsoptimum auf trocken-warmen, verhältnismäßig lockeren Steinböden hat und daher in den Kalkketten

*) Nach G a m s (in litt.) wäre es nicht unangebracht, den Namen *P. mugo* Turra überhaupt auf die prostraten Formen zu beschränken und für die *arborea*-Formen den Namen *P. uncinata* Ram. zu verwenden. Für beide zusammen könnte dann der alte Name *P. montana* Mill. s. coll. beibehalten werden.

immer noch erheblich dichtere Verbreitung zeigt als in den Silikatalpen. Die besprochene Verbreitung in den Alpen, ihre Erstreckung in die osterhynischen, karpathischen und illyrischen Gebirge (vereinzelte Angaben aus den Apenninen und Pyrenäen erfordern Nachprüfung) erwecken wieder den Eindruck stärkerer östlicher Tönung, während sich die aufrechte Parallelsippe *grex arborea* (Tub.) durch ihre Beschränkung auf die spanisch-französischen Gebirge, Südwest- und Nordwestalpen als streng westlicher Typ erweist.

Diese Möglichkeit der klaren Zuordnung der beiden Braun-Blanquet'schen greges (sub *P. montana* Mill.) zu charakteristischen Verbreitungstypen scheint mir dafür zu sprechen, daß diese Aufteilung doch eine natürlichere Abgrenzung bewirkt als das Willkomm'sche Zapfensystem. Es ist dabei völlig klar, daß ursprünglich *uncinata*-Zapfen und aufrechter Wuchs einerseits, *pumilio*-Zapfen und prostrater Habitus andererseits gekoppelt gewesen sein werden. Während aber (durch eine „introgressive Hybridisation“ im Sinne Andersons 1938) die Zapfenmerkmale stärkere und regellosere Vermischung erlitten, scheint die Wuchsform mit bestimmten ökologisch-klimatischen Ansprüchen und damit auch mit ausgeprägter Arealform gekoppelt geblieben zu sein. Eine solche Arealbildung, die im Fall der *prostrata*-Gruppe mit all den eben behandelten Arten, im Fall der *arborea*-Gruppe etwa mit *Cerastium latifolium*, *Viola calcarata* und anderen zusammenfällt, ist aber ein deutliches Anzeichen einer gewissen Eigenständigkeit, eines bestimmten genetischen Zusammenhangs der entsprechenden Gruppen.

Während in unserer Karte nur die Gebirgrassen verzeichnet sind, wurde die immer noch umstrittene Moorspirke (die erst Schwarz unlängst [1949] wieder als eigene Rasse behandelte) vernachlässigt, da sie kaum in die Alpen eindringt.

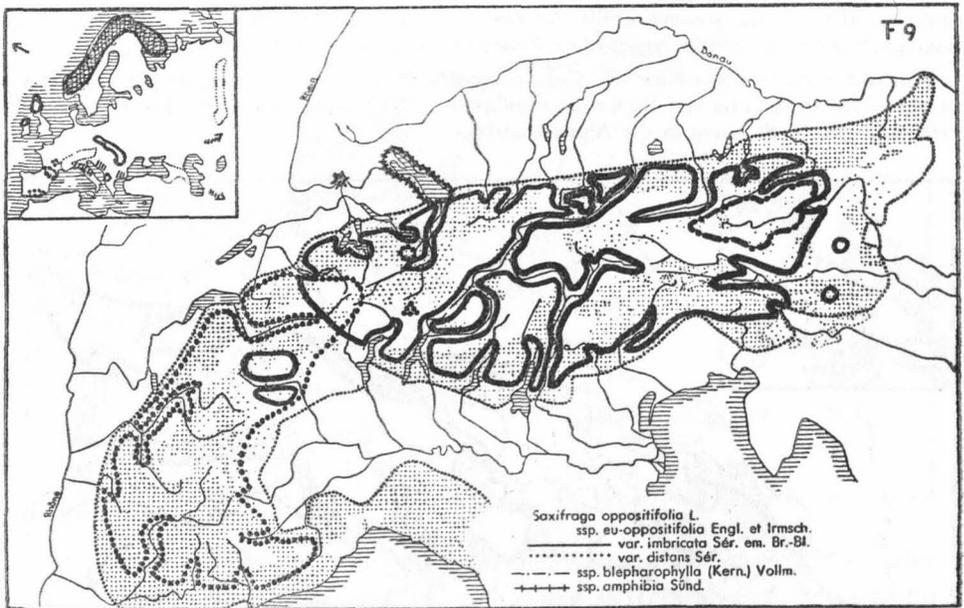


Die beiden anderen Arten gehören zu der Gattung *Saxifraga*, die leider trotz einer Vielzahl von Bearbeitungen hinsichtlich ihrer Sipplgliederung immer noch nicht als befriedigend geklärt angesehen werden kann. Die beiden hier angeführten Beispiele sind daher für sich allein betrachtet nicht unbedingt stichhaltig; die auffallenden Areal-

übereinstimmungen mit den bisher betrachteten Fällen lassen aber ihre Hereinnahme gerechtfertigt erscheinen. So kann man bei

F 8. *Saxifraga moschata* Wulf. eine Gruppe von östlichen Sippen (im wesentlichen die ssp. *linifolia* Br.-Bl. und ssp. *pseudoexarata* Br.-Bl., letztere wohl nur in den eigentlichen Ostalpen) von einer Gruppe westlicher Sippen (ssp. *rhodanensis* Br.-Bl. u. a.) trennen, deren helveto-norisches bzw. gallisches Areal wieder deutlich durch die von uns betrachtete Grenzlinie geschieden wird. Bekannter ist eine ähnliche Aufgliederung bei

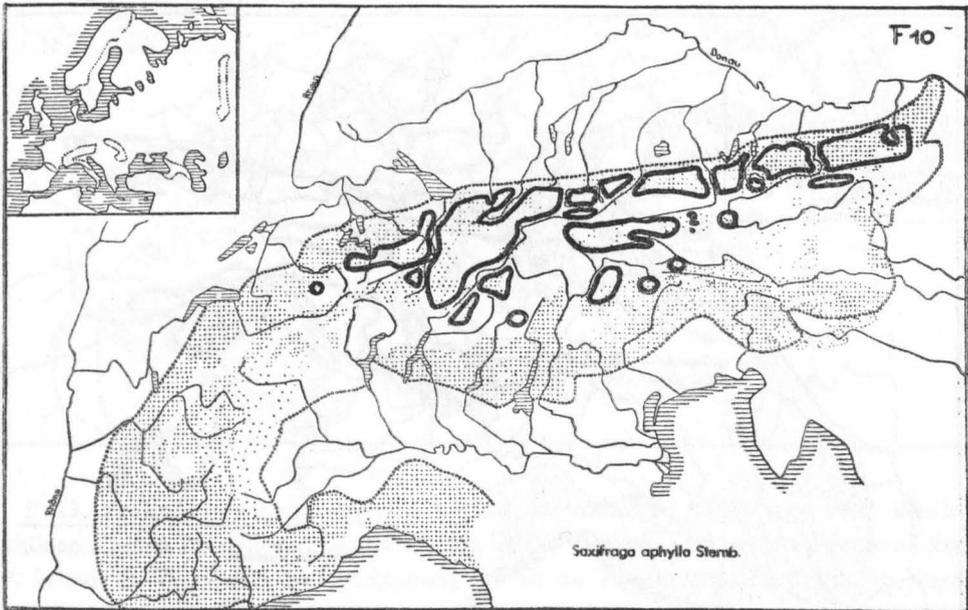
F 9. *Saxifraga oppositifolia* L. ssp. *eu-oppositifolia* Engl. et Irmsch., wo sich auch zwei mehr oder minder deutlich getrennte Sippen in den Südwest- bzw. Mittel- und Ostalpen ersetzen. Eine gewisse Ausnahme (die jedoch das Prinzip nicht durchbricht) bildet hier ein kleines Teilareal der östlichen var. *imbricata* Sér. em. Br.-Bl. in den Südpenninen, das die Dora Baltea geringfügig nach Süden überschreitet. Dieses Verhalten mag aus der Tatsache erklärt werden, daß die sonst gerade im Süden so scharf begrenzende südpenninische Kalklücke für diese indifferente Art bedeutungslos ist.



Es wurde bereits betont, daß mit der von uns betrachteten Grenzlinie nach Südwesten hin nur ein Näherungsbereich gegeben werden soll, in dem eine uns beträchtlich erscheinende Anzahl von Arten ihre Begrenzung findet. So war all diesen Arten gemeinsam, daß sie in größerer oder geringerer Dichte noch die Lemanischen Alpen besiedeln. Diese Vorkommen dürfen wir sicher in Analogie zu früheren Überlegungen auf die großen und zahlreichen Savoyer und erst recht die gegenüberliegenden jurassischen Refugien zurückführen, während wir das Fehlen dieser Arten in den angrenzenden Gebieten wohl am besten den doch erheblichen klimatischen Unterschieden der Südwestalpen zurechnen werden.

Ebenso wie im Kapitel A für das Nordostareal gezeigt wurde, daß dort die Westgrenzen der Einzelareale keineswegs zusammenfallen, sondern sich in Abständen hintereinanderstaffeln, so gibt es auch hier im Nordwesten eine Reihe von Arten, die nicht bis in die Lemanischen Alpen reichen, sondern in ähnlicher Staffelung sich nur bis zur Aare, zur Reuß, Limmat oder zum Rhein erstrecken. Solche Sippen schließen sich formal auf der anderen Seite an jene bereits besprochenen an, die nach Westen hin nur die Flüsse Iller, Lech, Isar, Inn usw. erreichen. Aus dieser Tatsache erhellt, wie abwegig es ist, den in der Geologie, eventuell auch in der Geographie, wohl vertretbaren Begriff „Ostalpen“ dadurch auf die Pflanzengeographie übertragen zu wollen, daß man willkürlich eine solche Nordsüdlinie herausgreift und zur „Grenzlinie zwischen Ost- und Westalpen“ erhebt. Nach unseren Erfahrungen gibt es keine solche bevorzugte Linie; sie ist letztlich auch gar nicht zu erwarten, da ja zumindest in den Nordalpen an keiner der fraglichen Stellen Klima, Bodenunterlage oder auch die geschichtliche Entwicklung so abrupt wechseln, daß eine solche Grenzbildung verständlich wäre.

Wir werden also den bisher in dieser Kategorie F behandelten Arten solche gegenüberstellen, die im Gebiet des Rhonegletschers nicht zu finden sind, und weiterhin solche, die auch im Bereich des Aare-, Reuß- usw. -gletschers fehlen. Es muß dabei dahingestellt bleiben, ob dieses Fehlen dort darauf zurückzuführen ist, daß diese Arten nie so weit nach Westen reichten, oder darauf, daß sie in diesen Gebieten in der Eiszeit völlig erloschen. Hingegen wird die Hypothese einer mangelhaften Rückwanderung ausgeschlossen werden können, da sich unter diesen Arten teilweise solche mit erheblich besseren Verbreitungseinrichtungen befinden als sie in der vorhergehenden Gruppe zu finden waren.



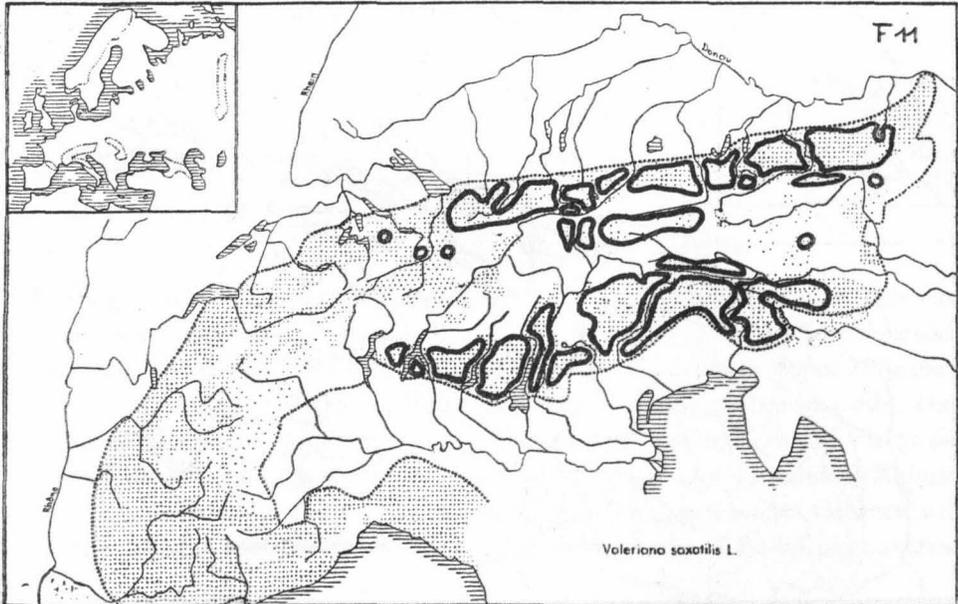
Die hierher gehörenden Arten, von denen wieder nur ein Teil zur Kartierung gelangte, sind nach dem Ausmaß ihrer Westerstreckung angeordnet. So reicht das interessante Areal von

F 10. *Saxifraga aphylla* Sternb. westlich bis zum Eiger, überschreitet also eben noch die Aare. Die in den mittleren Zentralalpen (jedoch nur auf Kalk) noch reichlicher vertretene Art dringt nur an wenigen Stellen in die Südalpen ein.

Wir haben hier also wieder einen jener wenigen Fälle einer stärkeren Betonung des Nordareals, wie wir sie bereits bei *Papaver sendtneri*, bei *Androsace chamaejasme* und *Heracleum austriacum*, bei *Valeriana supina*, in schwächerem Maße auch bei *Pedicularis oederi* und *Mnium hymenophylloides* kennengelernt haben. Es ist sehr schwer, für diese merkwürdige Verlagerung des Schwerpunktes nach Norden einen plausiblen Grund zu finden, zumal Verwandtschaft und Herkunft der genannten Arten recht heterogen sind. Da sich unter ihnen erst im Diluvium zugewanderte Sippen finden, muß die Arealbildung glazialen oder postglazialen Charakter tragen; andererseits kann sie aber nicht durch eine Zuwanderung von Norden (die sich an der Nordkette gleichsam gestaut hätte) bewirkt sein, da einige andere Sippen (so etwa *Valeriana supina*) deutlich südlicher Herkunft sind. Vielleicht könnte man dagegen an eine im Süden ausmerzende Wirkung nachglazialer Wärmeperioden denken.

F 11. *Valeriana saxatilis* L.: Diese im mittleren und östlichen Alpen teil sehr gleichmäßig verbreitete Art reicht im Nordwesten eben noch bis zum Vierwaldstätter See und schneidet so in nahezu gerader Linie mit den westlichsten Südalpenfunden in der Luganer Gegend ab. Jedoch ist diese Art die einzige der Gruppe, die den ganzen Bereich der südlichen Kalkalpen erfüllt; alle weiteren fehlen dort auffälligerweise in den westlichsten Teilen oder werden zumindest vom Gardasee ab bedeutend seltener.

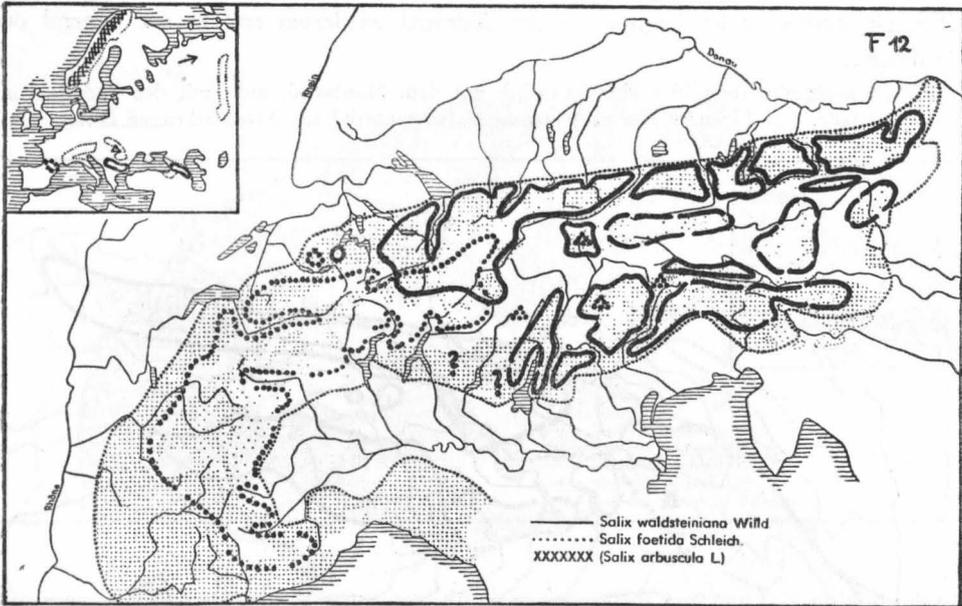
Diese Arealbesonderheit im Süden verdient einige Beachtung, zumal sie keinesweg nur auf die angeführten Fälle beschränkt ist, sondern sich vielfach wiederholt. Als Beispiele seien von den in dieser Arbeit behandelten Arten nur etwa *Achillea atrata*, *Crepis jacquini* und *Soldanella minima*, *Minuartia aretioides* und *austriaca* angeführt; die ähnlich verbreiteten Arten *Saxifraga*



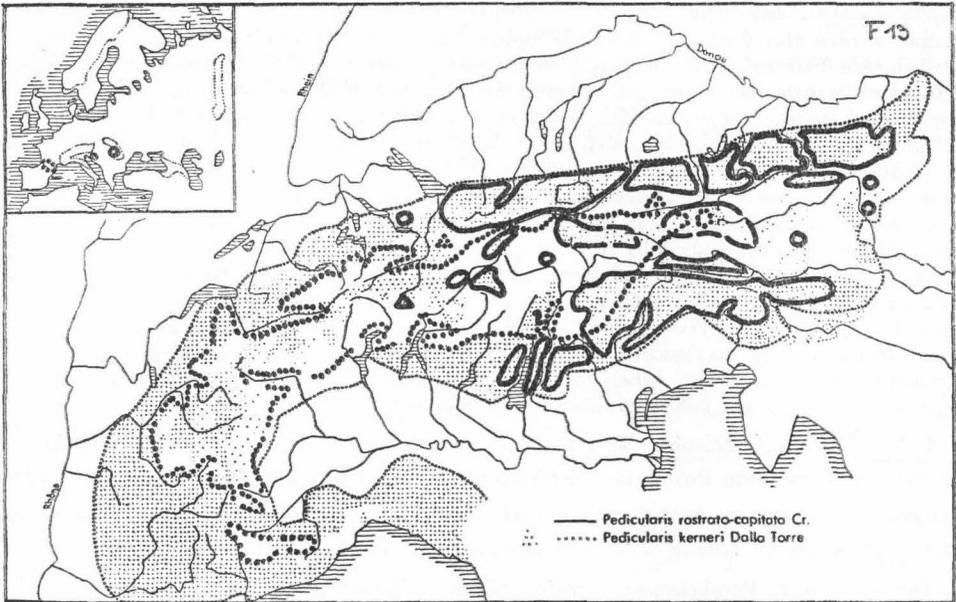
hostii, *squarrosa* und *burseriana* sowie *Oxytropis montana* fehlen ebenfalls in dem angegebenen Raum, werden aber dort durch parallele Sippen ersetzt. Es tritt also hier der zunächst paradox erscheinende Fall auf, daß eine Reihe von Arten in den als Erhaltungsgebiete ersten Ranges bekannten Bergamasker Alpen (in weiterem Sinne) gerade nicht vorhanden ist. Eine Erklärung dieses sonderbaren Verhaltens fällt nicht in den Rahmen der vorliegenden Untersuchungen. (Man mag etwa daran denken, daß dieser klimatisch-ökologisch sehr eigenständige Raum in einer der postglazialen Klimaperioden unseren Pflanzen keine Erhaltungsmöglichkeiten bot, vielleicht sogar auch daran, daß dieses gleiche Lokalklima, das einer Reihe altertümlicher Arten dort das Überdauern ermöglichte, auch heute den von uns genannten Arten keine günstigen Existenzmöglichkeiten schafft.) Jedenfalls ist aber die Feststellung bemerkenswert, daß neben dem bekannten und erwarteten Fall, daß Arten sich in den ganzen Südalpen reichlich, in den Nordalpen nur vereinzelt finden, auch der umgekehrte Fall nicht selten vertreten ist, daß nämlich einer durchgehenden Verbreitung im Norden nur spärliche Vorkommen im Süden (F 10) oder aber Areallücken im insubrischen Bereich (F 12—15) gegenüberstehen. Es mögen hier gewisse Analogien zu der in dieser Arbeit mehrmals erwähnten eigenartigen Reduktion des Südreals mancher Arten auf den äußersten Südosten zu erkennen sein.

F 12. *Salix waldsteiniana* Willd. (= *S. prunifolia* Sm. ex O. Schwarz) erreicht mit einem vorgeschobenen Posten den Westzipfel des Vierwaldstätter Sees, findet sich aber in zusammenhängendem Areal erst ostwärts des Zürichsees (und der Sarca). Außerhalb der Alpen zieht sie sich in weitem Südostbogen über den Balkan zum Kaukasus.

Die oxyphitische Parallelart (*S. foetida* Schleich. = *S. venulosa* Sm. ex O. Schwarz) besiedelt die Pyrenäen, die Südwest- und Mittelalpen bis ins Engadin, so daß sich die Bereiche beider Sippen in den Mittelalpen etwas überlappen, während eine dritte Sippe (*S. arbuscula* L. s. str.) rein arktische Verbreitung zeigt.

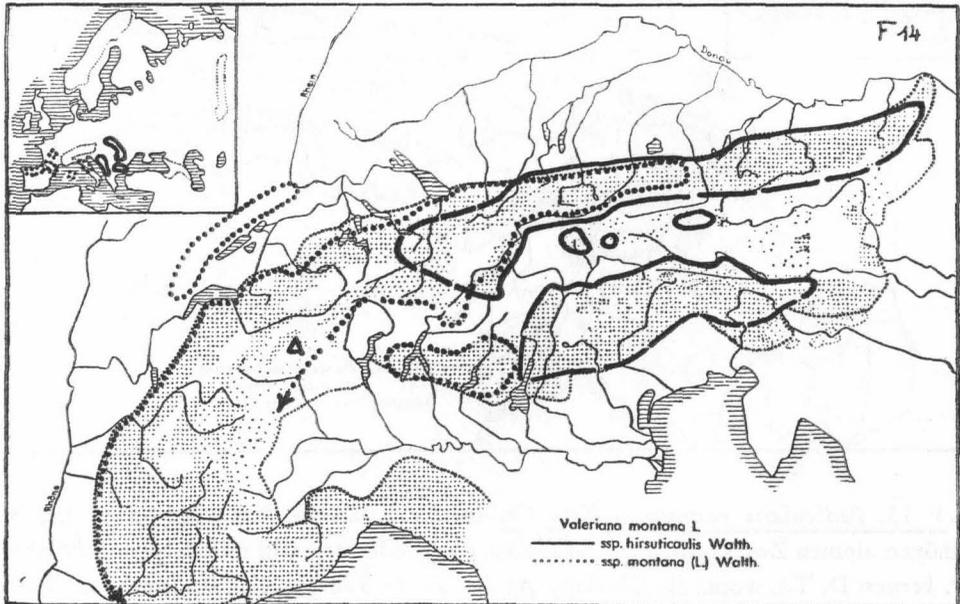


F 13. *Pedicularis rostrato-capitata* Cr. ist der kalzikole Ostpartner einer ähnlich schönen alpinen Zweigliederung (Parallelart ist der südwest- und mittelalpine Azidiphyt *P. kernerii* D. T.), wobei die Überlappung sich bis ins Tauerngebiet ausdehnt. Im Nord-



westen erstreckt sich unsere Art in zusammenhängendem Areal bis zum Rhein, den sie wieder mit einem Fundort beträchtlich überschreitet. Während sie im Unterengadin noch allgemein verbreitet ist, beginnt sie ihr Südarkal wiederum erst in der Gegend des Gardasees.

Das Unterengadin steht hier also ersichtlich mit dem Nordareal, nicht mit den Südalpen im Zusammenhang, eine Eigenart, die auch manche südwest-nordalpine Arten erkennen lassen, wenn

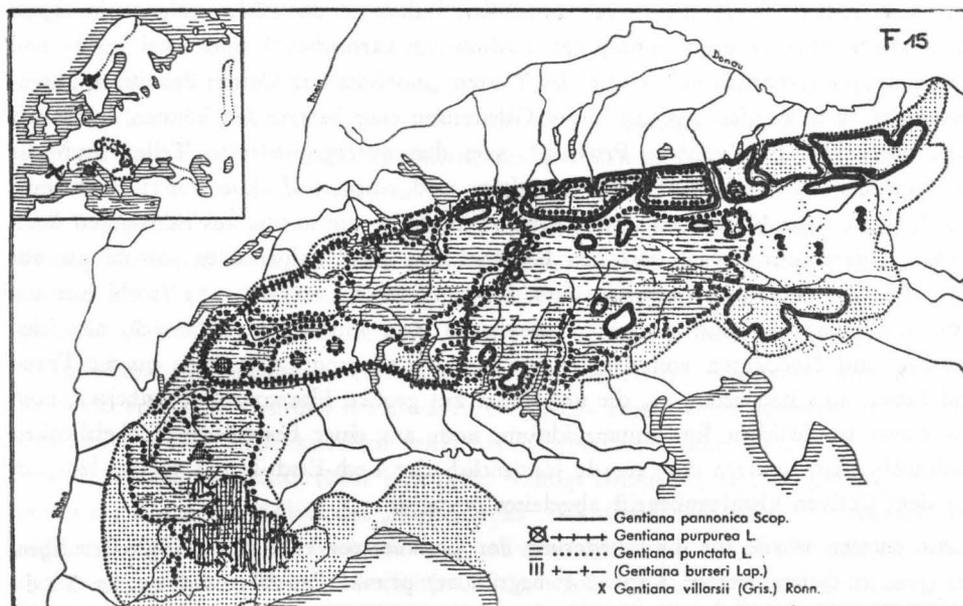


sie trotz reicher Vorkommen im Unterengadin in den Südalpen überhaupt nicht (z. B. *Pinus mugo arborea*) oder nur in fragwürdigen Formen (etwa *Viola calcarata*) vertreten sind.

F 14. *Valeriana montana* L. ist nach der von E. Walther (1949) gegebenen Gliederung in ihrer östlichen Rasse (ssp. *hirsuticaulis* Walther) von den Glarner Alpen an nach Osten verbreitet; sie überschneidet sich jedoch in den ganzen Mittelalpen mit der ebenfalls kalzikolen ssp. *montana* (L.) Walther, die bis zur Salzach nach Osten vordringt und im Süden auch den insubrischen Bereich besiedelt.

Etwas disjunkter ist unsere letzte Art verteilt, nämlich

F 15. *Gentiana pannonica* Scop., die zusammenhängendere Verbreitung erst östlich vom Lech im Norden, vom Tagliamento im Süden aufweist. Jedoch reichen sehr zerstreute Vorkommen nach Westen bis in die Gegend des Walen- und Iseosees. Jenseits der Alpen finden wir die Art lediglich im Böhmerwald (!) und in Transsilvanien als Ergebnis wohl spätglazialer Wanderungen. Die fast rein helvetisch verbreitete, oxyphytische *G. purpurea* L. schließt sich so lückenlos an das Areal dieser verwandten Art an, daß man von deutlichem regionalem Vikarismus sprechen möchte, wenn nicht die Verwandtschaftsverhältnisse dieser ganzen wohl ziemlich alten Gruppe noch so ungeklärt wären.



Es mag verfrüht erscheinen, wenn hier, in einer wesentlich von der Behandlung nordostalpinen Formenkreise ausgehenden Studie noch einige Gedanken zur allgemeinen pflanzengeographischen Gliederung der Alpen angefügt werden. Die Tatsache aber, daß die Arbeit einerseits, wie eingangs erwähnt, auf ein umfassendes Kartenmaterial der gegliederten gesamtalpinen Sippen gegründet ist und daß sie zum anderen in eine kri-

tische Betrachtung über die pflanzengeographische Brauchbarkeit des Begriffes „Ostalpen“ mündete, führte zwangsläufig zu Überlegungen, die die Gesamtgliederung betreffen — um so mehr, als die beiden bekanntesten Systeme, das Englersche und das Vierhappersche nicht voll befriedigen.

Engler (1901) gliederte, wie es sich für den östlicheren Teil der Alpen wohl verstehen läßt, in drei ostwestlich verlaufende Streifen (Nördliche Kalkalpen, Zentralalpen, Südliche Kalkalpen), die der bekannten Folge Kalk — Urgestein — Kalk im geologischen Querschnitt der Ostalpen entsprechen. Bei dieser „ostalpinen“ Betrachtungsweise war der südwestliche Alpenteil schlecht unterzubringen; er hat mit den südlichen Kalkalpen (immer noch geologisch gesprochen) sicher nichts, mit den nördlichen höchstens etwas zu tun, wenn man deren westlichsten Teil ins Auge faßt. Folgerichtig wurde dieser ganze, pflanzengeographisch so deutlich differenzierte Südwestalpenteil ohne irgendeine weitere Abgrenzung den Englerschen „Zentralalpen“ zugeschlagen. Während diese Miteinbeziehung der Südwestalpen wichtige Gliederungen verwischt, werden durch die scharfe Trennung der nördlichen Kalkalpen von den Zentralalpen diese beiden enger verwandten Bereiche zu stark gesondert.

Diese beiden Nachteile des Englerschen Systems suchte Vierhapper (1924/25; dort auch nähere Begründung) zu vermeiden, indem er die Südwestalpen als eigene („gallische“) Provinz einer südalpinen („insubrisch-karnischen“) und zwei nord- und zentralalpiner („rhätisch-helvetische“ im Westen, „norische“ im Osten) Provinzen gegenüberstellte. Wir würden uns mit dieser Gliederung eher befreunden können, wenn uns nicht die „rhätisch-helvetische Provinz“, von den untergegliederten Teilen auch die „westnorische Unterprovinz“ allzu gestaltlos und schematisch konstruiert erschienen. Wie Engler die Nordalpen überbewertete, indem er die so überaus zahlreichen floristischen Übereinstimmungen mit den kalkreicheren Zentralalpentteilen sowohl als vor allem mit den Südalpen vernachlässigte, so wies hier Vierhapper (wohl nur um seine Einteilung räumlich zu vervollständigen) dem mittelalpiner Bereich, also den Zentral- und Nordalpen vom Genfer See bis zu Lech und Etsch, bzw. bis zu Traun und Lieser, eine Bedeutung zu, die uns weder aus großen Florenverschiedenheiten, noch aus einem beachtlichen Endemitenreichtum, noch aus einer besonderen Einheitlichkeit erschließbar ist, sondern die (gerade hinsichtlich der Lech-Etsch-Linie) wieder lediglich aus dem fiktiven Ostalpenbegriff abgeleitet erscheint.

Am ehesten würde für die Gliederung der Gesamtalpen eine Einteilung befriedigen, die (wie in diesem letzten Kapitel F begründet) primär den Nordsüdzug der Südwestalpen („gallische Provinz“) dem Westostzug der Mittel- und Ostalpen („helveto-norische Provinz“) gegenüberstellen würde. Bei einer weiteren Unterteilung erscheint es nicht zweckdienlich, da lediglich formalistisch, den gesamten Raum dieser beiden Provinzen aufzuteilen. Treten innerhalb dieser Provinzen einzelne Räume durch eine (in den Rahmen der entsprechenden Provinz fallende) Eigenständigkeit hervor, so verdienen diese für sich mit Namen belegt zu werden, ohne daß deshalb auch die nicht hervortretenden Teile entsprechend gewertet werden müßten.

Die wichtigste Aufgliederung würde hier den Süden der Mittel- und Ostalpen betreffen, den wir innerhalb der helveto-norischen Provinz als „insubrisch-karnische“ oder kürzer als „südalpine Unterprovinz“ herausheben; sie weist infolge ihrer geographischen Lage zwar manche verbindenden Momente mit den Südwestalpen auf, ist aber ihrem Gesamtflorenbild nach sicher besser dem Mittel- und Ostalpenbereich zuzuordnen.

Kleinere Bereiche, die eine gewisse pflanzengeographische Sonderstellung durch stärkeren Endemismus und größere Einheitlichkeit erkennen lassen, sollten in ebenso loser Form als „Bezirke“ angegliedert werden. So würde man im Mittel- und Ostalpenraum einen „ostnorischen Bezirk“ (das „Nordostareal“ unserer Arbeit, jedoch den entsprechenden zentralalpinen Anteil miteinbegreifend), einen „julischen Bezirk“ (Julische und Steiner Alpen, Karawanken) usf. abgliedern, ohne jedoch deswegen wie Engler und Vierhapper auch „westnorische“, „nordhelvetische“, „ostrhätische“ und andere Bezirke einzuführen. In den Südwestalpen kann keine den Südalpen gleichrangige Unterprovinz anerkannt werden; dagegen wären auch hier einige Bezirke („Seealpen-“, „kottisch-grajischer“, vielleicht auch „nordsavoyischer“) herauszuheben. Jedoch sollen Beweisführung und Herausarbeitung (als nicht in den Rahmen dieser Arbeit gehörig) einer späteren, zusammenfassenden Arbeit vorbehalten bleiben.

In dieser letzten Kategorie F wurde nun noch eine Anzahl von Arten zusammengefaßt, die den allgemeinsten Verbreitungstyp der von uns betrachteten Formen aufweisen; sie sind demgemäß in den Nordalpen vom Genfer See bis Niederösterreich, in den Südalpen vom Langensee bis Kärnten, Krain und Steiermark verbreitet, auch in den entsprechenden Zentralalpentteilen vielfach vertreten. Wir sehen in ihnen Arten mit stärkerem Ausbreitungsvermögen, die nicht nur vielfach an alpinen Einzellokalitäten die Eiszeiten zu überdauern vermochten, sondern auch das eingebüßte Gelände nahezu lückenlos wieder zu erobern verstanden.

Auffallend ist die westliche Arealbegrenzung dieser Arten (von denen nur eine kleine Auswahl vorgeführt wurde), die etwa vom Langen- zum Genfer See zieht, wobei diese Grenze im Süden bodenkundlich erklärbar ist (piemontesische Kalkklücke), im Nordwesten dagegen klimatisch (oder historisch) bedingt sein muß; sie fällt geographisch zusammen mit der Wendelinie des „Alpenknicks“. Da diese „Grenzlinie“ naturgemäß eine nicht unbeträchtliche Breitenerstreckung aufweist (Vierhapper nennt sie, etwas südlicher greifend, „Dora Baltea-Isère-Linie“), wird der Name „Penninisch-savoyischer Grenzstreifen“ in Vorschlag gebracht. Er trennt die nordsüdlich streichenden Südwestalpen von den ostwestlich verlaufenden Mittel- und Ostalpen und ist als eine der wichtigsten pflanzengeographischen Trennungslinien in den Alpen der bekannteren (geologisch-klimatisch bedingten) Draulinie mindestens gleichzustellen.

In Analogie zu der Staffelung der Westgrenzen im Nordostareal (ausführlich besprochen in Kategorie A) und in den mittleren Nordalpen findet sich auch in der Nordschweiz eine Reihe solcher Linien, die der Verbreitung weiterer Arten (von denen

wiederum einige typische Vertreter näher besprochen wurden) nach Westen hin bereits vor Erreichen des Alpenknicks eine Grenze setzen. Keine dieser Linien zeigt jedoch Vorrang vor den links oder rechts benachbarten; erst dem penninisch-savoyischen Grenzstreifen kann eine solche größere Bedeutung zugemessen werden.

Es erscheint daher einigermaßen problematisch, wenn seit langer Zeit die Konstruktion einer pflanzengeographischen Linie versucht wird, die Ost- und Westalpen von einander scheidet; sie wurde z. B. von K e r n e r (1871) grob durch Isar und Etsch, von P a m p a n i n i (1903) durch Bodensee und Comer See festgelegt. Solche Linien entstammen dem Vergleich einiger weniger zueinander passender Areale; bei größeren Zahlen ergibt sich dagegen die oben geschilderte Staffelung gleichwertiger Linien. Ein solches Verhalten ist verständlich, da Klima ^{*)}, Boden und Geschichte an keiner Stelle des alpinen Querzuges in Nordsüdrichtung einen derart schroffen Wechsel erleiden. Die Ausgangsareale der letzten Interglaziale, zufällige Erhaltung und postglaziales Ausbreitungsvermögen dürften also maßgebender die heutigen Westgrenzen der fraglichen Arten geformt haben; von ihnen kann aber keine Uniformität erwartet werden. Es macht den Eindruck, wie wenn die Begriffsbildung in der Frage eines pflanzengeographischen Ostalpenbereiches der Geologie entlehnt wäre, an deren sehr begründete Grenzziehung (etwa Bodensee — Splügen — Comersee, K r e b s 1928) sich auch die neuere pflanzengeographische Darstellung anschließt; aber eine Beziehung zwischen einer tektonischen Grenzlinie und der rezenten Pflanzenverbreitung ist in den Alpen abzulehnen.

Der pflanzengeographische Ausdruck „Ostalpenraum“ stellt daher keine glückliche Begriffsbildung dar, sofern er in der angegebenen Weise begrenzt wird. Es wird vorgeschlagen, entsprechend der größeren Bedeutung des penninisch-savoyischen Grenzstreifens den gesamten Alpenraum ostwärts davon als Einheit zu betrachten. Dieser Bereich kann als „Mittel- und Ostalpenraum“ oder in Analogie zu der V i e r h a p p e r s c h e n Terminologie als „helveto-norische Provinz“ bezeichnet werden. Ihm steht gleichwertig der darauf senkrecht stehende, klimatisch und glazialgeschichtlich differente Südwestalpenraum, die „gallische Provinz“ V i e r h a p p e r s gegenüber. Der Bereich der südlichen Kalkalpen gehört trotz mannigfacher Analogien mit dem Südwesten zur helveto-norischen Provinz; er wird ihr am besten als „südalpine Unterprovinz“ subordiniert. Kleinere eigenständige Bereiche innerhalb der Provinzen können als „Bezirke“ (ostnorischer, julischer, Seetalbezirk) herausgehoben werden. Dagegen empfiehlt sich keine allgemeine Unterteilung, die unselbständigen oder indifferenten Bereichen ebenfalls eigene Namen verleiht.

^{*)} Die 50°-Isepire G a m s ' (1931/32), die gerne (vgl. S c h a r f e t t e r 1938) als klimatische Erklärung des „Zerfalls in Ost- und Westalpen“ angezogen wird, zeigt, getrennt durch einen schmalen Streifen geringerer Kontinentalität, gleiche Werte im Osten und Westen; es dürfte aber unzulässig sein, diese Gleichheit zur Erklärung eines pflanzengeographischen Unterschiedes zu verwenden.

Zusammenfassung

In dieser Arbeit wurde der Versuch unternommen, Fragen der alpinen Sippengliederung und Arealbildung durch die vergleichende Betrachtung einer größeren Anzahl von Verbreitungskarten zu klären. Aus einem Material von über 350 kartierten Sippen (das in der Botanischen Staatssammlung München niedergelegt ist) wurden für die vorliegende Untersuchung 90 Formenkreise und Arten ausgewählt, die vergleichbare alpine Gliederungen und bestimmte nordalpine Arealbildung aufweisen. Von den nordostalpinen Endemiten, die den eigenständigsten Verbreitungstyp des nordalpinen Bereiches darstellen, ausgehend wurden vor allem die mannigfachen süd-nordalpinen Disjunktionen betrachtet und durch ordnenden Vergleich der einzelnen Formtypen analysiert. Neben einer Reihe von Einzelergebnissen, die entweder, soweit sie einzelne Arten betreffen, in Kleindruck an diese angeschlossen oder, wenn sie allgemeineren Charakter tragen, in den Kapitelübersichten niedergelegt sind, wurden unter anderem folgende Tatsachen und Vorstellungen gewonnen:

1. Die Sippengliederung im Alpenraum ist zumindest in der Großzahl der Fälle prä- oder frühdiluvial anzusetzen. Sie ist nicht durch das heute von der Sippe eingenommene Areal bewirkt, sondern die (spät- und postdiluviale) Arealbildung folgt der Sippengliederung.

2. Die zeitliche Vorverlegung der Sippengliederung ermöglicht die Vorstellung, daß eine damalige ausgedehntere (jetzt erodierte) Kalkbedeckung der Alpen zusammenhängendere Areale der heute disjunkten Kalksippen schuf. Diese Sippen waren danach von Anfang an im Norden und im Süden vorhanden.

3. Die heute in den mittleren und östlichen Alpentteilen gleichartig verbreiteten Sippen wurden aus sehr verschiedenartigen Formenkreisen ausgegliedert. Aus ihrer übereinstimmenden Arealbildung kann nicht auf Grund und Art der Sippentrennung geschlossen werden.

4. Voneinander getrennte systematische Einheiten, gleichviel ob es sich um die Parallelsippen einer Sammelart oder die disjunkte Areale bewohnenden Glieder einer einheitlichen Art handelt, bilden ihre Areale bzw. Teilareale völlig unabhängig von ihren Partnern, nicht mehr nach gemeinsamen Gesetzmäßigkeiten aus.

5. Diese Eigenständigkeit der Sippen und disjunkten Artglieder in den Alpen ist auf das Vorwiegen des historischen Faktors bei der Arealbildung in diesem Raum zurückzuführen. Diese Tatsache engt, verbunden mit der Kleinräumigkeit des Gebietes, die Möglichkeiten einer vergleichenden Betrachtung (hinsichtlich der Sippen-, nicht der Arealbildung) ein.

6. Die nordalpine Arealbildung der (alpinen!) Sippen spricht gegen eine postglaziale Neubesiedlung dieses Raumes. Die heutigen Arealformen (besonders die Zusammenballung von Sippen an bestimmten Lokalitäten und die teilweise großen Disjunktionen zwischen diesen) lassen sich weit besser auf eine zumindest spätdiluviale Erhaltung in den Nordalpen zurückführen.

7. Im Bereich der Mittel- und Ostalpen sind im Norden drei Arten von Erhaltungsgebieten zu unterscheiden:

a) Die Großrefugien der außerhalb der diluvialen Vereisung liegenden Alpentteile. Ihr wesentlicher pflanzengeographischer Charakter wird in der Erhaltung (nicht Ausbildung) konservativer Endemiten gesehen. Hierher rechnet das „Nordostareal“ zwischen Traun und Wienerwald; im Westen kommt ihm an Bedeutung der (hier nicht behandelte) Schweizer Jura gleich.

b) Begünstigte Lokalrefugien in größeren unvergletscherten Berggebieten nahe dem Eisrand, meist an den weit an den Alpenrand herangezogenen Nahtstellen der Vorlandgletscher gelegen. Ihre arealkundliche Bedeutung liegt in der Erhaltung südlicher, anspruchsvollerer Sippen, die im Osten vielfach subillyrischer, im Westen submediterranen Prägung sind. Hierher gehören die Berge des Ennsknie, von Traunstein und Reichenhall, um Tegern- und Achensee sowie Teile der Nordschweizer Préalpes.

c) Die zahlreichen Kleinrefugien der die Gletscher überragenden randlichen Ketten und der Nunatakgebiete der zentraleren Massive. Auf die Erhaltung trivialerer Alpenpflanzen an einer großen Zahl derartiger Lokalitäten ist die schnelle Wiederbesiedlung der Gesamtalpen im Postglazial zurückzuführen.

8. Rezente Arealbeschränkungen auf einzelne Erhaltungszentren (wie das Nordareal der Arten mit Süd-Nordost-Disjunktion) wie auch Disjunktionen innerhalb der Nordalpen (so die „Bayerische Lücke“) werden durch mangelhafte Rückwanderung und reduzierte Ausbreitungstendenz erklärt. Nur Arten mit überdurchschnittlichem Ausbreitungsvermögen nehmen heute wieder zusammenhängende Areale ein.

9. Die Westgrenzen der „ostalpinen“ Arten staffeln sich kontinuierlich durch den gesamten mittleren und östlichen Alpenraum. Da Klima, Boden und Glazialgeschichte an keiner dieser Linien einen schroffen Wechsel erfahren, ist keine derartige Grenze vor den anderen bevorzugt. Eine auf geographisch-geologischen Analogien beruhende Abgrenzung eines pflanzengeographischen Ostalpengebietes ist in dieser Form untunlich.

10. Es wird daher vorgeschlagen, den gesamten Queralpenzug als pflanzengeographische Einheit zu betrachten; er kann als Bereich der „Mittel- und Ostalpen“ oder als „helveto-norische Provinz“ bezeichnet werden. Seine Westgrenze bildet der „Penninisch-savoyische Grenzstreifen“, dessen überragende Bedeutung als Florengrenze an Sippengliederungen erläutert wird.

Literaturverzeichnis

- Aichinger, E.: Vegetationskunde der Karawanken. Pflanzensoziologie Bd. 2, Jena 1933.
Anderson, E. and Hubricht, L.: Hybridization in *Tradescantia*, III. The evidence for introgressive hybridization. *Am. Journ. Bot.* 25, 1 (1938).
Arietti, N.: La flora della Valle Camonica. *Atti Ser. V Vol. IV/1*. Pavia 1944.
Becherer, A.: Kleine Beiträge zur Flora der Schweiz. I. Über zwei kritische Arten der Walliser Flora. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 50, 239 (1940).
— Fortschritte in der Systematik und Floristik der Schweizerflora (Gefäßpflanzen). *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 41, 296 (1932); 43, 38 (1934); 46, 248 (1936); 48, 273 (1938); 50, 379 (1940); 52, 476 (1942); 54, 347 (1944); 56, 587 (1946); 58, 131 (1948); 60, 467 (1950).

- Beck, G.: Über die Bedeutung der Karstflora in der Entwicklung der Flora der Ostalpen. Résultats scientifiques du Congrès international de Botanique, Wien 1905, 174.
- Die Vegetation der letzten Interglazialperiode in den Osterreichischen Alpen. Lotos 56, 60 (1908).
 - *Pinguicula norica*, eine neue Art aus den Ostalpen, Österr. Bot. Zeitschr. 62, 41 (1912).
 - Über die postglaziale Wärmeperiode in den Ostalpen. Lotos 63, 37 (1915).
- Beck, P.: Eine Karte der letzten Vergletscherung der Schweizer Alpen. 1. Mitt. Naturh. Ges. Thun (1926).
- Bertsch, K.: Der Einfluß der Würmvergletscherung auf die Verbreitung der Hochmoorpflanzen im deutschen Alpenvorland. Mitt. Bayer. Bot. Ges. 4, 1 (1921).
- Beurlen, K.: Erd- und Lebensgeschichte, Leipzig 1939.
- Braun, J.: Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rhätisch-Lepontinischen Alpen. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 48 (1913).
- Braun-Blanquet, J.: Die xerothermen Pflanzenkolonien der Föhrenregion Graubündens. Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich 62, 275 (1916).
- Über die Genesis der Alpenflora. Verh. Naturf. Ges. Basel 35, I. Teil, 243 (1923).
 - Notes critiques sur la Flora des Pyrénées orientales. Commun. SIGMA Montpellier Nr. 87, 219 (1945).
- Braun-Blanquet, J. und Jenny, H.: Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 63, Abh. 2 (1926).
- Binz, A.: Schul- und Exkursionsflora der Schweiz. 6. Aufl. Basel 1949.
- Briquet, J.: Recherches sur la flore du district savoisien et du district jurassique franco-suisse. Engl. Bot. Jahrb. 13, 47 (1891).
- Les colonies xéothermiques des Alpes lémaniennes. Bull. Soc. Murith. 37/38 (1900).
 - Le développement des Flores dans les Alpes occidentales avec aperçu sur les Alpes en général. Résultats scientifiques du Congrès International de Botanique. Wien 1905, 130.
- Brockmann-Jerosch H.: Über die an seltenen alpinen Arten reichen Gebiete der Schweizer Alpen. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 1906.
- Der Einfluß des Klimacharakters auf die Grenzen der Pflanzenareale. Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich 58, Sitzungsberichte IV (1913).
 - Der Einfluß des Klimacharakters auf die Verbreitung der Pflanzen und Pflanzengesellschaften. Engl. Bot. Jahrb. 49, Beibl. 109, 19 (1913).
- Brockmann-Jerosch, H. und M.: Die Geschichte der schweizerischen Alpenflora. In „Schroeter, Das Pflanzenleben der Alpen“, 2. Aufl., 1110. Zürich 1926.
- Buchenau, Fr.: Juncaceae. Das Pflanzenreich IV, 36. Leipzig 1906.
- Cavillier, Fr.: Nouvelles études sur le genre *Doronicum*. Ann. Conserv. et Jard. Bot. Genève 13, 195 (1909).
- Chenevard, P.: Catalogue des plantes vasculaires du Tessin. Mém. Inst. Nat. Genevois t. 21 (1910).
- Contributions à la flore des Préalpes Bergamasques. Ann. Conserv. et Jard. Bot. Genève 18, 129 (1914).
- Chodat, R.: L'endémisme alpin et les réimmigrations postglaciaires. Verh. Naturf. Ges. Basel 35, 1. Teil, 69 (1923).
- Christ, H.: Über die Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der europäischen Alpenkette. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 22 (1867).
- Das Pflanzenleben der Schweiz. Zürich 1879.
- Cufodontis, G.: Kritische Revision von *Senecio Tephrosensis*. Fedde Repert. Beih. 70 (1933).
- Deyl, M.: Study of the genus *Sesleria*. Op. bot. Čech. 3, 1946.
- Diels, L.: Genetische Elemente in der Flora der Alpen. Engl. Bot. Jahrb. 44, Beibl. 102, 7 (1910).

- Du Rietz, G. E.: Studien über die Vegetation der Alpen, mit derjenigen Skandinaviens verglichen. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Heft 1, 31 (1924).
- Eberl, B.: Die Eiszeitenfolge im nördlichen Alpenvorlande. Augsburg 1930.
- Engler, Ad.: Versuch einer Entwicklungsgeschichte des extratropischen Florengebietes der nördlichen Hemisphäre. Leipzig 1879.
- Die Pflanzenformationen und die pflanzengeographische Gliederung der Alpenkette. Notizbl. Bot. Gart. u. Mus. Berlin App. VII (1901).
 - Grundzüge der Entwicklung der Flora Europas seit der Tertiärzeit. Wiss. Erg. Int. Bot. Kongr., Wien 1905, 25.
 - Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hochgebirgsfloren, erläutert an der Verbreitung der Saxifragen. Abh. Preuß. Akad. Wiss. 1916 Nr. 1.
 - Saxifragaceae. Das Pflanzenreich IV, 117 (1919).
- Fedde, Fr.: Papaveraceae. Das Pflanzenreich IV, 104 (1909).
- Fenaroli, L.: Flora delle Alpi e degli altri Monti d'Italia. Milano 1932.
- Floderus, B.: Two Linnean Species of Salix and their allies. Ark. Bot. 29 A/18, 1 (1940).
- Firbas, F.: Die Vegetationsentwicklung des mitteleuropäischen Spätglazials. Bibl. Bot. 112 (1935).
- Vegetationsentwicklung und Klimawandel in der mitteleuropäischen Spät- und Nacheiszeit. Die Naturwissenschaften 27, 81 (1939).
- Fischer, Fr.: *Lamium Orvala* L. im Salzburgischen. Ber. Bayer. Bot. Ges. 28, 294 (1950).
- Fries, T.: Botanische Untersuchungen im nördlichsten Schweden. Vetenskapliga och praktiska undersökningar i Lappland. Flora och Fauna 2 (1913).
- Gams, H.: Von den Follatères zur Dent de Morcles. Beitr. Geobot. Landesaufnahme der Schweiz. 15 (1927).
- Über Reliktöhrenwälder und das Dolomitphänomen. Veröff. Geob. Inst. Rübel 6 (1928).
 - Das ozeanische Element in der Flora der Alpen. Jahrb. Ver. z. Schutz d. Alpenpfl. u. -tiere 3, 7 (1931).
 - Die klimatische Begrenzung von Pflanzenarealen und die Verteilung der hygrischen Kontinentalität in den Alpen. Zeitschr. Ges. f. Erdkunde, Berlin 1931/32.
 - Das Alter des alpinen Endemismus. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 42, 467 (1933).
 - Der tertiäre Grundstock der Alpenflora. Jahrb. Ver. z. Schutz d. Alpenpfl. u. -tiere 5, 7 (1933).
 - Der Einfluß der Eiszeit auf die Lebewelt der Alpen. Jahrb. Ver. z. Schutz d. Alpenpfl. u. -tiere 8, 7 (1936).
 - Die Vegetation des Großglocknergebietes. Abh. Zool. Bot. Ges. Wien 16, Heft 2 (1936).
 - Die nacheiszeitliche Geschichte der Alpenflora. Jahrb. Ver. z. Schutz d. Alpenpfl. u. -tiere 10, 9 (1938).
- Gams, H. und Nordhagen, R.: Postglaziale Klimaänderungen und Erdkrustenbewegungen in Mitteleuropa. Landeskundl. Forsch., hgg. v. d. Geogr. Ges. München, Heft 25 (1923).
- Gauckler, K.: Das Leberblümchen (*Anemone hepatica*) in Franken und in der Bayerischen Ostmark. Fränkische Heimat 1939.
- Die Federgräser Bayerns. Ber. Bayer. Bot. Ges. 27, 139 (1947).
- Geilinger, G.: Die Grignagruppe am Comersee. Beih. Bot. Centr. Bl. 24, Abt. II, Heft 2 (1908).
- Gentner, G.: Botanische Wanderungen in den östlichen Alpen. Jahrb. Ver. z. Schutz der Alpenpfl. u. -tiere 2, 7 (1930).
- Gerstlauer, L.: Vorschläge zur Systematik der einheimischen Veilchen. Ber. Bayer. Bot. Ges. 26, 12 (1943).
- Gilli, A.: Die Ursachen des Reliktcharakters von *Wulfenia carinthiaca*. Engl. Bot. Jahrb. 66, 71 (1934).

- Grintzescu, J.: Monographie du genre *Astrantia*. Ann. Conserv. et Jard. Bot. Genève 13, 66 (1909).
- Handel-Mazzetti, Hermann Frhr. v.: Zur floristischen Erforschung des ehemaligen Landes Tirol und Vorarlberg. Ber. Bayer. Bot. Ges. 26, 56 (1943).
- Zur floristischen Erforschung von Tirol und Vorarlberg (Nachtrag). Ber. Bayer. Bot. Ges. 27, 175 (1947).
 - Zur floristischen Erforschung von Tirol und Vorarlberg. Österr. Bot. Zeitschr. 96, 83 (1949).
 - Südtiroler Florenkinder in den Nordtiroler, Salzburger und Bayerischen Alpen. Jahrb. Ver. z. Schutz d. Alpenpfl. u. -tiere 10, 55 (1938).
- Hayek, A.: Beiträge zur Flora von Steiermark III. Österr. Bot. Zeitschr. 53, 406 (1903).
- Monographische Studien über die Gattung *Saxifraga*. I. Die Sektion *Porphyron* Tausch. Denkschr. Akad. Wiss. Wien 78 (1905).
 - Die Sanntaler Alpen. Abh. Zool. Bot. Ges. Wien 4, Heft 2 (1907).
 - Die pflanzengeographische Gliederung Österreich-Ungarns (Vortragsreferat). Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 57, 223 (1907).
 - Die xerothermen Pflanzenrelikte in den Ostalpen. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 58, 302 (1908).
 - *Veronica Bonarota* L. in den nördlichen Kalkalpen. Österr. Bot. Zeitschr. 69, 37 (1920).
 - Pflanzengeographie von Steiermark. Mitt. Naturw. Ver. f. Steiermark 59 (1923).
- Heer, O.: Die Föhrenarten der Schweiz (Vortragsreferat). Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Basel 1862, 177.
- Hegi, G.: Das obere Tößtal und die angrenzenden Gebiete, floristisch und pflanzengeographisch dargestellt. Bull. Herb. Boiss. 2. Sér., 2, 49 (1902).
- Beiträge zur Pflanzengeographie der bayerischen Alpenflora. Ber. Bayer. Bot. Ges. 10, 1 (1905).
- Hegnauer, I.: Über zwei Florenelemente in den Alpen. Diss. Univ. München 1944.
- Heim, A.: Geologie der Schweiz. Band II: Die Schweizer Alpen. Leipzig 1921/22.
- Heim, A. und Schmidt, C.: Geologische Karte der Schweiz 1 : 500 000. Bern 1927.
- Heimerl, A.: Monographia sectionis „*Parmica*“ *Achilleae* generis. Denkschr. Akad. Wiss. Wien 48 (1884).
- Hultén, E.: Atlas of the Distribution of Vascular Plants in NW. Europe. Stockholm 1950.
- Jaccard, P.: Catalogue de la Flore valaisanne. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 34 (1895).
- Jakowatz, A.: Die Arten der Gattung *Gentiana* Sect. *Thylacites* Ren. und ihr entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhang. Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien 108 (1899).
- Janchen, E.: Beiträge zur Benennung, Verbreitung und Anordnung der Farn- und Blütenpflanzen Österreichs I. *Phyton* 2, 57 (1950).
- Jerosch, M.: Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora. Leipzig 1903.
- Karl, J.: Die Vegetation der Kreuzspitzgruppe in den Ammergauer Alpen. Diss. Univ. München 1950.
- Über eine Reliktflora in den Ammergauer Alpen. Ber. Bayer. Bot. Ges. 29 (1952). Im Druck.
- Keller, G. und Schlechter, R.: Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Fedde Repert. Sonder-Beiheft A (1928).
- Kerner, A.: Die natürlichen Floren im Gelände der deutschen Alpen. In Schaubach „Die deutschen Alpen“ I. Teil, 2. Aufl. Jena 1871.
- Kiss, M.: Az Eszaki Kárpátok endemikus növényfajai. (Die endemischen Pflanzenarten der Nordkarpaten.) Acta Geobot. Hung. 2, 234 (1938/39).
- Klebensberg, R. v.: Geologie von Tirol. Berlin 1935. Mit Karte „Die eiszeitliche Vergletscherung Tirols und der nördlichen und südlichen Anschlußgebiete“.

- Koch, W.: Über zwei ostalpine Arten der St. Gallerflora. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 48, 610 (1938).
- *Stipa Joannis* Cel. und *Polygonum Brittingeri* Opiz, für die Schweiz neue Blütenpflanzen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 44, 335 (1935).
- Krebs, N.: Die Ostalpen und das heutige Österreich. Stuttgart 1928.
- Kunz, H.: *Cerastium austroalpinum* Kunz, spec. nov., eine bislang verkannte Sippe der südöstlichen Kalkalpen. Phytion 2, 98 (1950).
- Leitmeier, H.: Die Österreichischen Alpen. Leipzig und Wien 1928.
- Limpricht, W.: Studien über die Gattung *Pedicularis*. Fedde Repert. 20, 161 (1924).
- Losch, I.: Alpenpflanzen und Gesteinsunterlage in den Bayerischen Alpen. Diss. Univ. München 1944.
- Lüdi, W.: Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentals und ihre Sukzession. Beitr. Geobot. Landesaufnahme 9 (1921).
- Die Vegetationsverhältnisse der Südostalpen zwischen Comersee und Piave. Mitt. Naturf. Ges. Bern 1922/23.
 - Die Alpenpflanzenkolonien des Napfgebietes und die Geschichte ihrer Entstehung. Mitt. Naturf. Ges. Bern 1927/28.
- Magnus, K.: Die Vegetationsverhältnisse des Pflanzschonbezirkes bei Berchtesgaden. Ber. Bayer. Bot. Ges. 15, 300 (1915).
- Mansfeld, R.: Verzeichnis der Farn- und Blütenpflanzen des Deutschen Reiches. Jena 1940.
- Mattfeld, J.: Geographisch-genetische Untersuchungen über die Gattung *Minuartia* (L.) Hiern. Fedde Repert. Beih. 15 (1922).
- Mayer, E.: Kritični prispevki k flori Slovenskega ozemlja. Slov. Akad., Razprave I, Ljubljana 1951.
- Melchior, H.: Zur Verbreitung der *Valeriana celtica* L. Fedde Repert. Beih. 56, 213 (1929).
- Die Verbreitung der *Saxifraga cernua* L. in den Alpen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 52, 221 (1934).
 - Das Vorkommen von *Crepis pygmaea* L. und *Valeriana salunca* All. in den Brenta-Alpen. Fedde Beih. 100, 173 (1938).
- Merxmüller, H.: Fragen des Artbegriffes in der Botanik. Naturw. Rundschau 1949/2, 68.
- Untersuchungen über eine alpine Cerastiengruppe. Ber. Bayer. Bot. Ges. 28, 219 (1950).
 - Zur Revision einiger Verbreitungsangaben. Ber. Bayer. Bot. Ges. 28, 240 (1950).
 - 9. Aufl. von Hegi, *Alpenflora*, München 1950.
 - *Veronica lutea* und *Asplenium seelosii* in den Salzburger Kalkalpen. Ber. Bayer. Bot. Ges. 29 (1952). Im Druck.
- Meusel, H.: Die Vegetationsverhältnisse der Gipsberge im Kyffhäuser und im südlichen Harzvorland. Hercynia 2 (1939).
- Die Grasheiden Mitteleuropas. Versuch einer vergleichend pflanzengeographischen Gliederung. Bot. Arch. 41, 419 (1940).
 - Vergleichende Arealkunde. Berlin 1943.
- Murr, J.: Pflanzengeographische Studien aus Tirol. Die thermophilen Elemente der Innsbrucker Flora (1903). Thermophile Relikte in mittlerer und oberer Höhenzone (1906). Allg. Bot. Zeitschr. 1903 Nr. 7/8 und 1906 Nr. 7/8.
- Neue Übersicht über die Farn- und Blütenpflanzen von Vorarlberg und Liechtenstein mit Hervorhebung der geobotanischen Verhältnisse und mit Berücksichtigung der Nachbargebiete. 4 Hefte. Bregenz 1923—1926.
 - Der dreifache Reliktgürtel der österr. Ostalpen. Mag. Bot. Lap. 1931, 33.
- Neumayer, H.: Floristisches aus Österreich einschließlich einiger angrenzender Gebiete. I. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 79, 336 (1929).

- Nevole, J.: Vegetationsverhältnisse des Ötscher- und Dürrensteingebietes in Niederösterreich. Abh. Zool. Bot. Ges. Wien III/1 (1905).
- Hochschwabgebiet. Abh. Zool. Bot. Ges. Wien IV/4 (1908).
- Noack, M.: Über die seltenen nordischen Pflanzen in den Alpen. Diss. Zürich. Berlin 1922.
- Nyarady, A.: Magyarország vadontermő Papaver fajai. (Die Papaverarten Ungarns.) Act. Geobot. Hung. 5/1, 3 (1942).
- Palmgren, A.: Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor. Act. Soc. Fauna et Flora Fenn. 49, 1 (1921).
- Pampolini, R.: Essai sur la Géographie botanique des Alpes et en particulier des Alpes sudorientales. Mém. Soc. Fribourg Scienc. nat. Sér. Géol. et Géogr. 3/1 (1903).
- Paul, H.: Androsace Hausmanni Leyb. in den Bayerischen Alpen. Mitt. Bayer. Bot. Ges. 4, 181 (1930).
- Euphrasia cuspidata Host in den Bayerischen Alpen. Mitt. Bayer. Bot. Ges. 4, 226 (1933).
 - Galium baldense Spreng. in den Bayerischen Alpen. Mitt. Bayer. Bot. Ges. 4, 235 (1934).
 - Die Verbreitung südlicher Pflanzen in den Bayerischen Alpen. Jahrb. Ver. z. Schutz d. Alpenpfl. u. -tiere 11, 9 (1939).
 - Nachträge und Bemerkungen zur Moosflora Bayerns. Ber. Bayer. Bot. Ges. 26, 118 (1943).
 - Ein neuer Fundort von Woodsia glabella R. Br. und die Auffindung von Mnium hymenophylloides Hüb. in den Allgäuer Alpen. Ber. Bayer. Bot. Ges. 29 (1952). Im Druck.
- Pax, F. und Knuth, R.: Primulaceae. Das Pflanzenreich IV, 237 (1905).
- Penck, A.: Vortrag auf der Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Innsbruck 1924, zitiert nach Scharfetter 1938, 298.
- Penck, A. und Brückner, E.: Die Alpen im Eiszeitalter. Leipzig 1905—1909.
- Pettersson, B.: Orchis Spitzelii Sauter var. gotlandica n. var. Act. Phyt. Suec. 13, 162 (1940).
- Rechinger, K. H.: Zur Kenntnis der Flora der Sanntaler Alpen. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 85, 53 (1935).
- Reinig, F. W.: Die Holarktis. Jena 1937.
- Elimination und Selektion. Eine Untersuchung über Merkmalsprogressionen bei Tieren und Pflanzen auf genetischer und historisch-chorologischer Grundlage. Jena 1938.
- Rohrbach, P.: Monographie der Gattung Silene. Leipzig 1868.
- Ronniger, K.: Über Gentiana Burseri auct. gall. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 50, 33 (1900).
- Rübel, E.: Pflanzengeographische Monographie des Bernina-Gebietes. Engl. Bot. Jahrb. 47, 4 (1912).
- Rytz, W.: Über Interglazialflora und Interglazialklimate, mit besonderer Berücksichtigung der Pflanzenreste von Gondiswil-Zell und Pianico-Sellere. Veröff. Geobot. Inst. Rübel, Heft 3 (1925).
- Neue Standorte von Gentianen aus der Schweiz. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 42, 123 (1933).
- Scharfetter, R.: Die Verbreitung der Alpenpflanzen Kärntens. Österr. Bot. Zeitschr. 57, 293 (1907).
- Über die Artenarmut der ostalpinen Ausläufer der Zentralalpen. Österr. Bot. Zeitschr. 59, 215 (1909).
 - Über die Entstehung der Alpenflora. Engl. Bot. Jahrb. 62, 524 (1929).
 - Das Pflanzenleben der Ostalpen. Wien 1938.
- Schmidt, A.: Zur Kenntnis der Endemismen der Alpen. Diss. Univ. München 1944.
- Schmid, E.: Die Reliktföhrenwälder der Alpen. Beitr. Geobot. Landesaufnahme der Schweiz 21 (1936).
- Schroeter, C.: Das Pflanzenleben der Alpen. 2. Aufl. Zürich 1926.
- Genetische Pflanzengeographie. Handwörterb. d. Naturw., 2. Aufl., IV, 1002 (1934).

- Schulz, O. E.: *Cruciferae: Draba et Erophila*. Das Pflanzenreich IV, 105 (1927).
- Schulz, R.: Monographische Bearbeitung der Gattung *Phyteuma*. Geisenheim 1904.
- Schwarz, O.: Beiträge zur Nomenklatur und Systematik der mitteleuropäischen Flora. Mitt. Thür. Bot. Ges. I/1, 82 (1949).
- Sendtner, O.: Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns nach den Grundsätzen der Pflanzengeographie und mit Bezugnahme auf Landeskultur. München 1854.
- Simon, W.: Zeitmarken der Erde. Braunschweig 1948.
- Soltkowitz, M.: Die perennen Arten der Gattung *Gentiana* aus der Section *Cyclostigma*. Österr. Bot. Zeitschr. 51, 161 (1901).
- Staub, R.: Tektonische Karte der Alpen 1 : 1 000 000. Beitr. Geol. Karte Schweiz, N. F. Lief. 52 (1923)
- Steiniger, H.: Beschreibung der europäischen Arten des Genus *Pedicularis*. Bot. Centr. Bl. 28, 215 (1886).
- Suessenguth, K.: *Rhamnaceae* in Engler und Prantl, Nat. Pfl. Fam. 2. Aufl., Bd. 20 d (im Druck).
- Tschermak, L.: Die natürliche Verbreitung der Lärche in den Ostalpen. Mitt. forstl. Versuchsw. Österr. 43, Wien 1935.
- Tubeuf, C. v.: Vegetationsbilder. Naturw. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtschaft 11, Heft 4 (1913).
- Vetters, H.: Geologische Karte der Republik Österreich und der Nachbargebiete 1 : 750 000. Wien 1930.
- Vierhapper, Fr.: 3. Beitrag zur Flora der Gefäßpflanzen des Lungau. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 51, 547 (1901).
- Übersicht über die Arten und Hybriden der Gattung *Soldanella*. Festschr. P. Ascherson, 500. Leipzig 1904.
 - *Conioselinum tataricum*, neu für die Flora der Alpen. Österr. Bot. Zeitschr. 61, 1 (1911).
 - Zur Kenntnis der Verbreitung der Bergkiefer (*Pinus montana*) in den östlichen Zentralalpen. Österr. Bot. Zeitschr. 64, 369 (1914).
 - Über echten und falschen Vikarismus. Österr. Bot. Zeitschr. 68, 1 (1919).
 - *Allium strictum* Schrad. im Lungau. Österr. Bot. Zeitschr. 68, 124 (1919).
 - Die Kalkschieferflora in den Ostalpen. Österr. Bot. Zeitschr. 70, 261 (1921).
 - Beitrag zur Kenntnis der Flora der Schweiz nebst vergleichenden pflanzengeographischen Betrachtungen über die Schweizer und Ostalpen. Veröff. Geobot. Inst. Rübel, Heft 1, 311 (1924).
 - Über endemische Alpenpflanzen. Der Alpenfreund 1924 (Heft 10 und 12), 1925 (Heft 1, 3, 4 und 5). München 1924/25.
 - Vegetation und Flora des Lungau (Salzburg). Abh. Zool. Bot. Ges. Wien 16, Heft 1 (1935).
- Vogler, F.: Über die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen. Flora 89, 1 (1901).
- Vollmann, Fr.: Die Vegetationsverhältnisse der Allgäuer Alpen. Mitt. Bayer. Bot. Ges. 2, 437 (1912).
- Walther, E.: *Valeriana-Studien*. I. *Valeriana montana* L. und *V. tripteris* L. Mitt. Thür. Bot. Ges. I/1, 144 (1949).
- Wangerin, W.: Florenelemente und Arealtypen. Beih. Bot. Centr. Bl. 49, Erg. Bd., 515 (1932).
- Wettstein, R. v.: Die fossile Flora der Höttinger Breccie. Denkschr. Akad. Wiss. Wien 59 (1892).
- Monographie der Gattung *Euphrasia*. Leipzig 1896.
 - Die Geschichte unserer Alpenflora. Schr. Ver. Verbr. naturw. Kenntn. Wien 1896.
 - Die europäischen Arten der Gattung *Gentiana* aus der Section *Endotricha* Froel. Wien 1896.

- Wettstein, R. v.: Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena 1898.
- Widder, F. J.: Der „gelb“blühende Alpenmohn der nordöstlichen Kalkalpen. Österr. Bot. Zeitschr. 81, 56 (1932).
- Widmer, E.: Die europäischen Arten der Gattung *Primula*. München 1891.
- Willkomm, M.: Beiträge zur Forstbotanik. I. Versuch einer Monographie der europäischen Krummholzkiefern. Jahrb. Kgl. sächs. Akad. f. Forst- und Landwirth zu Tharand 14, 166 (1861).
- Witasek, J.: Die Arten der Gattung *Callianthemum*. Verh. Zool. Bot. Ges. 49, 316 (1899).
- Wolf, Th.: Monographie der Gattung *Potentilla*. Bibl. Bot. 16, 1 (1908).
- Zöttl, H.: Die Vegetationsentwicklung auf Felschutt in der alpinen und subalpinen Stufe des Wettersteingebirges. Diss. Univ. München 1950.

Mein aufrichtiger Dank gilt vor allem meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. K. Suessenguth, der mir stets in verständnisvoller Weise mit Rat und Tat zur Seite stand. Freundliche Belehrung und vielfache Anregung verdanke ich weiterhin den Herren Professoren Dr. H. Gams-Innsbruck, Dr. H. Meusel-Halle, Dr. H. Paul-München und Herrn Direktor Dr. W. Lüdi-Zürich. In Einzelfragen erfuhr ich gütige Auskunft bei den Herren Professoren Dr. J. Braun-Blanquet-Montpellier, Dr. Fr. Markgraf-München, Dr. F. Widder-Graz und Herrn Dr. A. Becherer-Genf, auf geologischer Seite von den Herren Professoren Dr. A. Maucher-München und Dr. J. Schröder-München. Bei der Anfertigung der Arealkarten unterstützten mich in geologisch-geographischer Hinsicht Herr Dr. Herbert Hagn, in technischer die Herren Verm.-Insp. Fr. Veit und cand. rer. nat. H.-Chr. Friedrich. Ihnen allen sei auch hier mein verbindlichster Dank zum Ausdruck gebracht.

Besonders zu Dank verpflichtet bin ich außerdem dem Verein zum Schutze der Alpenpflanzen und -tiere, besonders Herrn Prof. Frhr. v. Pechmann-Tegernsee und Herrn Oberstl. a. D. P. Schmidt-München, die mir die Veröffentlichung dieser Arbeit ermöglichten.

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: 1954

Band/Volume: [19_1954](#)

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

Artikel/Article: [Untersuchungen zur Sipplgliederung und Arealbildung in den Alpen 97-139](#)