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

Der niederösterreichische Alpenostrand — ein Glazialrefugium montaner Pflanzensippen

Von *Harald Niklfeld*, Graz

Aus dem Institut für systematische Botanik der Universität Graz

Inhalt

Einleitung 43

I. Schneegrenzdepression und eiszeitliche Waldgrenze 45

II. Zu den periglazialen Erscheinungen im Wiener Raum 47

III. Paläozoologische Daten 47

IV. Paläobotanische Daten 49

V. Eiszeitlich geprägte Pflanzenareale 51

1. Allgemeiner Teil 51

2. Spezieller Teil 56

Pinus nigra — *Asplenium lepidum* — *Dianthus plumarius* agg. — *Aconitum anthora* — *Paeonia mascula* — *Sisymbrium austriacum* — *Cardaminopsis petraea* — *Arabis pauciflora* — *Draba lasiocarpa* — *Peltaria alliacea* — *Thlaspi* subsect. *Montana* — *Anthyllis montana* — *Euphorbia saxatilis* — *Peucedanum austriacum* — *Primula auricula* subsp. *balbisii* — *Melampyrum angustissimum* — *Galium austriacum* — *Campanula praesignis* — *Campanula baumgartenii* subsp. *beckiana* — *Carduus crassifolius* subsp. *glaucus* — *Ligularia sibirica* — *Senecia umbrosus* — *Senecio aurantiacus* — *Tanacetum subcorymbosum* — *Leucanthemum maximum* — Weiter nach Westen ausgreifende Sippen — Subalpine Sippen.

VI. Schluß 83

Zusammenfassung 85

Literatur 90

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

Einleitung

Seitdem Briquet (1891) und Chodat & Pampanini (1902) die Bindung gewisser alpiner Pflanzensippen an eiszeitlich nicht oder nur wenig vergletscherte Räume erkannt haben, ist die Konzeption von den „Massifs de refuge" zu einem festen Baustein der alpinen Pflanzen- und Tiergeographie geworden: Viele Sippen wurden durch die eiszeitlichen Vergletscherungen aus dem Alpeninneren verdrängt, konnten sich aber in randlich gelegenen Refugien halten. Bei den inter- und postglazialen Wiederbesiedlungen des Alpeninneren erwiesen sich manche dieser Sippen, an Biotypen verarmt, als nicht mehr genügend wanderungsfähig, so daß ihre glazial gestalteten Areale bis heute konserviert blieben. Zuletzt haben Merxmüller (1952—54) für die Alpenpflanzen, Holdhaus (1954) für die Alpentiere zahlreiche Beispiele solcher glazial geprägter Areale zusammengestellt. Gesetzmäßig wiederkehrende Disjunktionen und die Gleichartigkeit der Gestaltung der alpinen Areale bei Sippen sehr verschiedener Herkunft und Gesamtverbreitung sichern die historische Deutung dieser Arealbilder als Relikte eiszeitlicher Verhältnisse noch zusätzlich. Im ostalpinen Bereich liegen die bedeutendsten eiszeitlichen Refugien der Hochgebirgsflora und -fauna in den Südlichen Kalkalpen, weitere in den östlichen Teilen der Zentral- und Nordalpen. So besitzen zum Beispiel eine ganze Reihe kalkliebender Alpenpflanzen und -tiere endemische Areale oder disjunkte Teilareale in den Nordöstlichen Kalkalpen; die Westgrenzen staffeln sich etwa von der Traisen bis zur Salzach, scharen sich jedoch dichter im Gebiet des Toten Gebirges und der Dachsteingruppe („Traunlinie"), wo während der Glazialzeiten die geschlossen bis an den Alpennordrand vorstoßende Vergletscherung eingesetzt hat.

Während wir über die Glazialrefugien der alpinen und subalpinen Sippen aus den erwähnten und manch anderen chorologischen Arbeiten schon gut Bescheid wissen, sind die Ansätze, die sich aus den disjunkten oder endemischen Arealen montaner und submontaner Sippen für die Florengeschichte der Alpenländer gewinnen lassen, bisher recht wenig beachtet worden. Zu einer solchen Analyse drängt sich insbesondere die Flora des Alpenostrandes und hier wieder vor allem des nördlichen, niederösterreichischen Abschnittes auf.

Vergleichen wir die Tallagen des großen nordostalpinen Refugiums, unter eiszeitlichen Bedingungen Lebensraum alpiner und subalpiner Sippen, mit dem heute thermisch so begünstigten Ostabfall der Kalkalpen gegen das Wiener Becken! Buchen- und Buchen-

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

Tannen(-Fichten)-Wälder dort, Flaumeichen-Wälder und Felsfluren mit submediterran zentrierten Pflanzen und Tieren hier bezeugen den rezenten klimatischen Gegensatz. Sollte der warme, an geschützten Kleinstandorten reiche Randsaum nicht auch während der Glazialzeiten Sippen und Biozönosen Zuflucht geboten haben, die wegen ihrer zu hohen Wärmeansprüche im Gebirgsinneren, aber auch in den windexponierten, klimatisch kontinentalen Ebenen nicht gedeihen konnten — also Elementen der Waldstufe, vielleicht auch Baumgruppen oder Waldinseln? Und sollten darin nicht auch Analogien zu anderen Randlandschaften der Alpen oder des Pannonischen Beckens bestehen?

Diese Fragen von botanisch-chorologischer Seite aufklären zu helfen, ist das Ziel der vorliegenden Studie. Der Zeitpunkt dafür ist besonders deshalb gegeben, weil Forschungen aus sehr verschiedenen Fachrichtungen in den letzten Jahren eine Fülle neuer Daten erbracht haben, deren Synthese mit chorologischen Schlußfolgerungen äußerst lohnend erscheint. Im besonderen waren dies der mit cytologischen Methoden geführte Nachweis des Alpenostrandes als Ausgangsherd für postglaziale Sippenbildung durch EHRENDORFER (1958, 1962 u. a.), die cytotaxonomischen Beiträge zur Flora der Ostalpenländer von POLATSCHEK (1966), die Kennzeichnung der räumlich-standörtlichen Position der Schwarzföhre durch WENDELBERGER (1962, 1963 a, b) sowie die Pollenanalysen aus niederösterreichischen Lössen von FRENZEL (1964 a, b).

Um die Möglichkeit eiszeitlicher Überdauerung von Pflanzensippen oder Vegetationstypen abschätzen zu können, soll in den Abschnitten I—IV zunächst geprüft werden, was die Indizien aus Quartärgeologie und Geomorphologie, aus Paläozoologie und Paläobotanik über die Vegetationsverhältnisse am Alpenostrand während der kältesten Phase der letzten Eiszeit auszusagen vermögen. Es ist dies nach FINK (1960) die hochglaziale Periode zwischen Paudorfer Interstadial und spätglazialem Eisrückzug, etwa zwischen 25 000 und 15 000 v. Chr. (Würm-Hochglazial nach BÜDEL 1960, Jungwürm nach WOLDSTEDT 1962, [Würm-] Hochglazial B nach FRENZEL 1967: 63). Besonderes Augenmerk verdient dabei die Frage, ob die Annahme einer Erhaltung von Waldresten mit diesen Indizien im Einklang oder im Widerspruch steht. Anschließend folgen in Abschnitt V die chorologischen und ökosoziologischen Betrachtungen, die den Kern der vorliegenden Arbeit bilden.

Alle Schlußfolgerungen beschränken sich zunächst auf die Verhältnisse während der Würmeiszeit.

Für fruchtvolle Diskussionen und mannigfache Anregungen danke ich besonders Herrn Prof. Dr. FRIEDRICH EHRENDORFER (Graz). Auch Herrn Prof. Dr. GUSTAV WENDELBERGER (Wien) bin ich zu stetem Dank verpflichtet. Wertvolle Hinweise verdanke ich weiterhin den Herren Dipl.-Ing. Dr. K. BAUER, Prof. Dr. K. EHRENBERG, Prof. Dr. J. FINK, Prof. Dr. W. KLAUS und Prof. Dr. H. MAYER (sämtlich in Wien). Fundortsangaben haben außerdem A. KONETOPSKY (Brno), Prof. H. MELZER (Judenburg), Dr. A. POLATSCHEK (Wien), Dr. L. POLDINI (Trieste), Schulrat E. W. RICEK (St. Georgen im Attergau), Prof. J. SCHEFCZIK (Graz), Prof. H. SCHWEIGER (Mürzzuschlag), T. WRABER (Ljubljana) und A. ZIMMERMANN (Pernegg) in freundlicher Weise zur Verfügung gestellt. Besonderer Dank gilt schließlich dem ehrenamtlich tätigen geschäftsführenden Vorsitzenden des Vereins zum Schutze der Alpenpflanzen und -Tiere, Herrn Oberstleutnant a. D. PAUL SCHMIDT, der als langjähriger Schriftleiter des „Jahrbuch" die Drucklegung der Arbeit in so großzügiger Form ermöglicht hat.

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

I. Schneegrenzdepression und eiszeitliche Waldgrenze

Die klimatische Schneegrenze, ober der die Sommerwärme nicht mehr ausreicht, um den im Durchschnitt mehrerer Jahre in ebener Lage gefallenen Schnee abzuschmelzen, liegt heute in den Alpen etwa zwischen 2600 und 3100 m. Für die kälteste Phase der Würmeiszeit läßt sich aus Moränenablagerungen sowie glazigenen Aufschüttungs- und Erosionsformen im Durchschnitt eine Absenkung um 1200 m ablesen (KLEBELSBERG 1949). Der vertikale Abstand zwischen klimatischer Schneegrenze und natürlicher Waldgrenze beträgt in den Ostalpen heute etwa 1000 m (vgl. dazu die beiden Kärtchen bei ELLENBERG 1963 : 508); würde diese Beziehung auch unter hochglazialen Bedingungen geherrscht haben, so entspräche die Lage der eiszeitlichen Waldgrenze dem Wert

x = Lage der eiszeitlichen Schneegrenze minus 1000 m =
= Lage der rezenten Waldgrenze minus 1200 m.

Der kalttrockene, kontinentale Charakter des hochglazialen Klimas mußte indessen eine Zunahme des Vertikalabstandes zwischen Schneegrenze und Waldgrenze bewirkt haben: Während die Waldgrenze etwa parallel zur Abnahme der mittleren Sommertemperaturen gesunken war, hatten die geringeren Schneefallmengen einer gleich großen Depression der Schneegrenze entgegengewirkt. Da die eiszeitlichen Niederschlagsmengen alles andere als exakt bekannt sind (vgl. FRENZEL 1967), fällt es schwer, die Differenz zwischen Schneegrenz- und Waldgrenzdepression in Zahlen zu fassen. Nach vorsichtiger Erwägung sei für Mitteleuropa ein Wert von 250 ± 150 m, also ein Rahmenwert von 100—400 m, vorgeschlagen. Dieser Wert paßt zu den Karten der würmeiszeitlichen Schneegrenzhöhen und Vegetationszonen Eurosibiriens bei FRENZEL, und er steht auch im Einklang mit den Beispielen, die FIRBAS (1939 : 105) angeführt hat. Außerdem trägt er den als Modell für hochglaziale Bedingungen aufschlußreichen rezenten Verhältnissen in den kontinentalen Teilen Sibiriens Rechnung. Dort läßt sich der Abstand zwischen Waldgrenze und Schneegrenze aus einem Vergleich von FRENZELS Schneegrenzkarten (1959, 1967) und der geobotanischen Karte der Sowjetunion von LAVRENKO & SOČAVA (1954) auf 1100—1400 m festsetzen, d. i. um 100—400 m mehr als in den Alpen.

Nun zu den Verhältnissen am niederösterreichischen Alpenostrand! Die nächstgelegenen Berge, deren Gipfel über die rezente natürliche Waldgrenze aufragen, sind einerseits Schneeberg und Raxalpe, andererseits Wechsel und Stuhleck. Die natürliche klimatische Waldgrenze — an vielen Stellen wegen der Auswirkungen der Almwirtschaft nur noch mittelbar zu erschließen — liegt auf all diesen Bergen in etwa 1700 m Höhe. Es ist dies die Obergrenze der letzten krüppelhaften Fichtengruppen. Die Waldgrenze auf Schneeberg, Rax, Wechsel und Stuhleck liegt jedoch in der Plateau- bzw. Gipfelregion isolierter, stark windausgesetzter Berge von relativ geringer Massenerhebung. Mit zunehmender Massenerhebung des Gebirges steigt die natürliche Waldgrenze an. Schon in der Dachsteingruppe und in den östlichen Niederen Tauern liegt sie in etwa 1900 m Höhe. Die mittlere Überhöhung der natürlichen Waldgrenze durch die Bergkämme ist in diesen Gebirgsgruppen ungefähr gleich groß, wie sie es zur Würmeiszeit an den Berghängen des Alpenostrandes gewesen sein könnte. Deshalb ist für unsere

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

Schätzung anstelle des geländeklimatisch herabgedrückten Wertes von 1700 m für die rezente natürliche Waldgrenze ein Ausgangswert von etwa 1900 m heranzuziehen: $x = 1900\ m - 1200\ m = 700\ m$. Der korrigierte Wert, in dem die höhere Kontinentalität des hochglazialen Klimas berücksichtigt ist, lautet dann:

$$x_1 = x - 250 \pm 150\ m = 450 \pm 150\ m.$$

Wählt man die Lage der würmeiszeitlichen Schneegrenze als Ausgangspunkt der Überlegung, so muß beachtet werden, daß die teilweise sehr tiefen Schneegrenzwerte, wie sie für die Kare von Schneeberg und Rax geomorphologisch ermittelt wurden (vgl. bes. BAEDEKER 1922), offenbar orographischen Besonderheiten entspringen (große Ausdehnung der Gletschernährgebiete auf den weiten Plateauflächen, Lage der Gletscherzungen in engen, tiefen Talungen mit starker Schnee-Einwehung, zum Teil auch steile, einstrahlungsarme Nordflanken). Weiter scheinen Beobachtungen an Stuhleck und Wechsel zu führen: Am 1782 m hohen Stuhleck finden sich riß- und mindeleiszeitliche Karböden in etwa 1500 m Höhe; für die weniger extreme Würmeiszeit folgt daraus eine relativ hohe Schneegrenzlage von etwa 1700 m. Darauf weist auch der benachbarte 1743 m hohe Wechsel, der statt eindeutiger Gletscherkare nur eine schwach ausgeprägte karähnliche Mulde besitzt. Mit diesen Verhältnissen stimmt unser Wert für die würmeiszeitliche Waldgrenze ausgezeichnet überein: $x = 1700\ m - 1000\ m = 700\ m$; $x_1 = 450 \pm 150\ m$.

Dies würde bedeuten, daß am niederösterreichischen Alpenostrand in einer Höhenlage zwischen 300 und 600 m die klimatische Waldgrenze verlaufen wäre, von Relief und Lokalklima natürlich noch modifiziert. Die letzten krüppelhaften Waldgruppen wären ein kleines Stück in die Voralpentäler eingedrungen.

Die wesentlichste Unbekannte in der vorliegenden Ableitung ist die Art der hochglazialen Temperaturschichtung. MORTENSEN (1952, 1957) hat dieses Problem ausführlich behandelt; er verweist auf die Möglichkeit, daß die kaltzeitlichen Klimate durch ausgeprägte Temperaturinversionen gekennzeichnet gewesen sein könnten. Auch FRENZEL (1967: 146) hat die Schwierigkeiten bei der Abschätzung kaltzeitlicher Temperaturverhältnisse betont. Unsere Ableitung der Waldgrenze aus der Schneegrenze gilt jedenfalls nur unter der Voraussetzung, daß der vertikale Temperaturgradient zumindest im Sommer dem heutigen ± entsprochen hat. Auch mit der Möglichkeit extremer klimatischer Trockenheit (Niederschlagsarmut, Lößstürme) im angrenzenden Tiefland muß gerechnet werden. Beide Faktoren, Temperaturinversion und trockenes Klima, können — neben den edaphischen Bedingungen, vgl. Abschnitt II — die Ausbildung einer unteren klimatischen Waldgrenze gegen das Wiener Becken hin verständlich machen. Diese untere Waldgrenze könnte zeitweilig der oberen Waldgrenze bedenklich nahegerückt sein.

Ein zwingender Beweis für ein würmeiszeitliches Waldrefugium am niederösterreichischen Alpenostrand läßt sich somit aus den glazialmorphologischen Verhältnissen bzw. der Lage der Schneegrenze zwar nicht gewinnen, bei kritischer Beurteilung dieser Daten erscheint eine solche Möglichkeit aber doch durchaus denkbar.

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

II. Zu den periglazialen Erscheinungen im Wiener Raum

Die Annahme eines würm-hochglazialen Waldrefugiums am niederösterreichischen Alpenostrand scheint zunächst mit den im Wiener Raum verbreiteten periglazialen Erscheinungen im Widerspruch zu stehen, wie sie z. B. von FINK, GRILL & KÜPPER (1955) zusammenfassend dargestellt worden sind. Die solifluidal verformten Dellen und Täler der tertiären Hügelländer, die starken Kryoturbationen auf den Schotterterrassen der Donau sowie die mächtigen Lößablagerungen beweisen, daß während des Hochstandes der Würmeiszeit und übrigens auch schon vor dem Paudorfer Interstadial der größte Teil des Wiener Beckens, des Weinviertels und des angrenzenden Alpenvorlandes waldfrei waren. Auch die mächtigen Solifluktionsdecken des Flysch-Wienerwaldes können zur Zeit ihrer Bildung keinen Wald getragen haben.

Derartige Einwände gelten jedoch n i c h t für die Berghänge der Kalkvoralpen und des Kalk-Wienerwaldes. Während die wasserspeichernden Weichböden des Beckens und des tertiären Hügellandes starker Kryoturbation unterworfen waren, während gleichzeitig im Flyschbergland die Eigenart des Substrates zu ausgedehnter Solifluktion führte, waren die trockenen Hartböden der Kalkberge von den Erscheinungen des Dauerfrostes und des Bodenfließens kaum betroffen. Auf die Erhaltung von Waldresten konnte sich dies nur günstig auswirken.

III. Paläozoologische Daten

Unter den verschiedenen Fundstellen würmeiszeitlicher Tierreste im Wiener Raum hat sich für unsere Fragestellung die Merkensteiner Höhle am Südfuß des Hohen Lindkogels bei Bad Vöslau als bedeutsam erwiesen. Diese Höhle liegt in 450 m Höhe mitten im Kalk- und Dolomit-Gebiet. In ihrer weiteren Umgebung bezeugen reich entwickelte wärmeliebende Eichenwälder, vielfach mit Flaumeichen, das warme Lokalklima. Auch Schwarzföhrenwälder sind verbreitet; vgl. dazu die Vegetationskarte von JELEM (1961). Die Höhle befindet sich also mitten in dem Gebiet, in dem Waldreste die Würmeiszeit überdauert haben könnten.

Vom Jahre 1921 an haben Ausgrabungen unter der Leitung von F. MÜHLHOFER aus den quartären Sedimenten dieser Höhle zahlreiche Tierreste zutage gefördert. Besonders ergiebig war die „Merkensteiner Nagerschicht". Es ist dies eine räumlich eng begrenzte, aber überaus reiche Ansammlung von Kleintierresten, die zum überwiegenden Teil von Großeulen in der weiteren Umgebung erbeutet und in der Höhle ausgekröpft worden sind. Diese Lagerstätte ist nach WETTSTEIN & MÜHLHOFER (1938), HÜTTER (1955) und EHRENBERG (Brief vom 12. 2. 1966) auf Grund ihrer stratigraphischen Position, ihrer hochglazialen Fauna und ihrer Magdalénien-Artefakte sicher während der kältesten Phase der Würmeiszeit nach dem Paudorfer Interstadial entstanden. Die Fauna ist von O. v. WETTSTEIN bearbeitet worden (WETTSTEIN & MÜHLHOFER 1938). Dabei hat sich ergeben, daß neben den mengenmäßig vorherrschenden arktischen und hochalpinen Formen — am reichlichsten Schneehase und Schneehuhn, daneben u. a. *Alopex lagopus* (Eisfuchs), *Dicrostonyx* sp. div. (Lemming), *Pyrrhocorax graculus* (Alpendohle),

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

Plectrophenax nivalis (Schneeammer), *Nyctea scandiaca* (Schnee-Eule) — und zahlreichen Ubiquisten auch eine Anzahl von Steppentieren und Bewohnern der Waldregion vertreten waren.

Über die rezenten Areale und Lebensräume der europäischen Säugetiere und Vögel liegen gründliche Angaben vor (VAN DEN BRINK 1957, BOBRINSKIJ, KUZNECOV & KUZJAKIN 1965; PETERSON, MOUNTFORT & HOLLOM 1961). Nach diesen Quellen ließen sich aus der WETTSTEINschen Liste der Merkensteiner Funde

a) alle heute an die Waldzone gebundenen Arten, die also weder die arktische noch die alpine Waldgrenze übersteigen,

b) alle innerhalb der Waldzone an den Wald als Biotop gebundenen Arten

zusammenstellen.

a) An die Waldzone, aber nicht unbedingt an den Wald als Biotop sind folgende Arten gebunden: Vögel: *Coloeus monedula* (Dohle), *Lanius senator* (Rotkopfwürger), *Lanius collurio* (Dorndreher), *Turdus viscivorus* (Misteldrossel), *Turdus ericetorum* (Singdrossel), *Rallus aquaticus* (Wasserralle); Säugetiere: *Talpa europaea* (Maulwurf), *Sorex araneus* (Waldspitzmaus), *Meles meles* (Dachs), *Clethrionomys (= Evotomys) glareolus* (Rötelmaus), *Castor fiber* (Biber), *Sus scrofa* (Wildschwein), *Alces alces* (Elch) . . . zusammen 13 Arten.

b) An den Wald als Biotop sind folgende Arten gebunden: Vögel: *Nucifraga caryocatactes* (Tannenhäher), *Coccothraustes coccothraustes* (Kernbeißer), *Carduelis (= Chloris) chloris* (Grünling), *Pyrrhula pyrrhula* (Gimpel), *Loxia* sp. (Kreuzschnabel), *Parus major* (Kohlmeise; Bestimmung fraglich), *Dendrocopus (= Dryobates) major* (Großer Buntspecht), *Tetrao urogallus* (Auerhahn); Säugetiere: *Lynx lynx* (Luchs), *Sicista betulina* (Streifenmaus) . . . zusammen 9 bis 10 Arten.

Die vegetationsgeschichtlichen Folgerungen sind klar: Die Funde sind in ihrer Gesamtheit eine starke Stütze für die Annahme lokaler würm-hochglazialer Waldrefugien an den Abhängen des Alpenostrandes. Gleichzeitig mußten in nicht zu großer Entfernung ausgedehnte waldfreie Lebensräume von arktisch-alpinem Charakter bestanden haben.

Den aufgeführten Artengruppen steht eine Anzahl von kontinentalen Steppentieren gegenüber, die wohl in den Ebenen des Wiener Beckens beheimatet waren: *Ochotona pusilla fossilis* (Pfeifhase, aralokaspisch, fehlt heute in Mitteleuropa), *Cricetiscus songarus fossilis* (Zwerghamster), *Cricetus* aff. *cricetus* (Hamster), *Microtus gregalis* (heute in der Steppen- und Waldsteppenzone östlich des Ural), *Citellus* sp. (Ziesel), *Equus* aff. *przewalskii* (Wildpferd).

Bemerkenswert ist auch der Fund von *Myotis oxygnathus*, einer süd- und südosteuropäischen Fledermaus, die auch heute noch im Wiener Becken ihre nordwestliche Verbreitungsgrenze erreicht.

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

IV. Paläobotanische Daten

Bis vor kurzem sind aus der Umgebung des niederösterreichischen Alpenostrandes kaum irgendwelche Pflanzenreste vorgelegen, die sich mit Sicherheit als hochglazial datieren und somit zur Rekonstruktion der eiszeitlichen Vegetation auswerten hätten lassen. Die nächstgelegenen Hochmoore um Lunz am See sind zwar von GAMS (1927) pollenanalytisch untersucht worden, liegen aber schon ein gutes Stück westlich außerhalb des Gebietes, das als eiszeitliches Waldrefugium in Frage kommt. Die von HOFMANN (1928) mitgeteilten pleistozänen Holzkohlenfunde aus verschiedenen Höhlen sind in ihrer stratigraphischen Stellung zu unsicher, als daß sich darauf Schlußfolgerungen gründen ließen.

Immerhin war es möglich, die pollenanalytischen, zum Teil auch xylotomischen Befunde aus entfernteren Gebieten miteinander zu vergleichen und daraus auch für den Alpenostrand Schlüsse zu ziehen (NIKLFELD, im Druck). Aus zahlreichen, von FIRBAS (1949—52) zusammengefaßten Untersuchungen wissen wir, daß Mitteleuropa nördlich der Alpen im Würm-Hochglazial im wesentlichen waldfrei war. Im Nördlichen Alpenvorland waren Lößtundren die vorherrschende Vegetationsformation. Für die eisfrei gebliebenen Gebiete der Nordalpen gilt ähnliches, wenn auch hier mit einem mannigfaltigeren Spektrum verschiedener Pflanzengemeinschaften gerechnet werden muß als im einförmigeren Vorland (MERXMÜLLER & POELT 1954).

Besondere Beachtung verdienen aber Daten aus östlichen und südlichen Nachbargebieten, namentlich aus Ungarn und aus Slowenien. Denn so wie sich das Wiener Becken mit seinen Randgebieten heute durch das Auftreten stärker wärmeliebender und stärker trockenresistenter Arten und Lebensgemeinschaften von den nördlich und westlich angrenzenden Teilen Mitteleuropas unterscheidet, aber mit dem Süden und Osten verknüpft ist, so wird das wohl auch unter eiszeitlichen Bedingungen der Fall gewesen sein. Schon die innere Struktur der Lösse des Wiener Raumes bezeugt gleiche Entstehungsbedingungen, wie sie im Pannonischen Becken, aber andere, als sie im niederösterreichischen Alpenvorland westlich von St. Pölten geherrscht haben (FINK 1956).

Aus Ungarn liegt eine größere Zahl von pollenanalytischen und xylotomischen Untersuchungen vor, deren Ergebnisse ZÓLYOMI (1953) ausführlich besprochen und (1959) in anschaulichen Diagrammen dargestellt hat. Besonders hinzuweisen ist dabei auf die Pollenfunde aus würmeiszeitlichen Sedimenten des Plattensees. In den pannonischen Ebenen herrschten im Würm-Hochglazial weite kalt-kontinentale Lößsteppen, nur an den Flüssen durch schüttere Galeriewälder von Zirbe und Lärche unterbrochen. An den Abhängen des Ungarischen Mittelgebirges wechselten auf engstem Raum je nach den lokalen Standortsverhältnissen alpine Pflanzengesellschaften mit Waldgruppen und wärmeliebenden Felsheiden; die obere Grenze dieser schütteren Waldzone schätzt ZÓLYOMI auf etwa 900—1000 m. An Baumarten sind Zirbe, Lärche und zweinadlige Kiefern sicher nachgewiesen. In der Jungmagdalénien-Station Pilisszántó NW Budapest

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

wurden sogar Holzkohlen von Eiche, Ulme, Esche und Wacholder gefunden; FRENZEL (1960: 295) gibt allerdings zu bedenken, daß es sich hierbei auch um spätglaziale Einwanderung handeln könnte.

In Slowenien hat die pollenanalytische Untersuchung des Laibacher Moores (Ljubljansko barje) durch FIRBAS (1923) und ŠERCELJ (1965) gezeigt, daß die kälteste Phase der Würmeiszeit von Kiefern-Birken-Wäldern beherrscht war.

Seit einigen Jahren liegen nun endlich auch aus dem Wiener Raum pollenanalytische Daten vor. Für unsere Fragestellung ist zunächst die Arbeit von KLAUS (1962: 22) wichtig, der im Wiener Stadtgebiet u. a. Pollen von zweinadeligen Kiefern, Zirbe und Lärche nachgewiesen hat; allerdings noch aus dem Würm-Frühglazial [1]), nicht aus dem Hochglazial. Auch aus der kältesten Phase der letzten Kaltzeit bringt dagegen FRENZEL (1964 a, b) Angaben, und zwar aus Lößprofilen bei Stillfried an der March, bei Paudorf S Krems und bei Großpetersdorf am Rand des Pinkatales im südlichen Burgenland. Danach war das Flachland während des Hochglazials B, also nach dem Paudorfer Interstadial, gehölzfrei und von gramineenreichen Kräutersteppen beherrscht. Gegen den Rand des Berglandes zu spielten an *Artemisia* reiche Kräutersteppen eine besondere Rolle; gleichzeitig bezeugt jedoch ein höherer Baumpollenanteil (besonders im Profil Paudorf 2) die Nähe von Nadelwaldgruppen mit zweinadeligen Kiefern, Zirbe und Fichte, aber auch mit Erlen und Birken.

Die Schlußfolgerungen aus dem Bisherigen stehen auch nicht mit der sicher berechtigten Kritik im Widerspruch, die jüngst von BEUG (1967), ŠERCELJ (1967) und LANG (1968) an der herkömmlichen Vorstellung großer zonaler Waldrefugien in Südeuropa geübt wurde. Die pollenanalytischen Befunde aus dem Mediterrangebiet und seiner unmittelbaren Nachbarschaft (z. T. waldfreie Artemisia-Chenopodiaceen-Steppen!), welche die Ausgangsbasis dieser Kritik bilden, beziehen sich vorerst nur auf gewisse Kleinräume. Viele Gebiete sind noch bar jeder Untersuchung. Im Gegensatz zu großräumigen, zonalen Waldrefugien können lokale Refugien an Sonderstandorten auf Grund der pollenanalytischen Daten keineswegs ausgeschlossen werden. So schreibt zum Beispiel BEUG (1967: 686): „In nördlichen Gebieten verschwand die zonale Waldvegetation unter dem Eindruck der raschen Klimaverschlechterung erwiesenermaßen vollständig. In südlichen Gebieten kann die zonale Vegetation zerschlagen worden sein und danach nur noch reliktartig an geländeklimatisch geeigneten Stellen in Form von Inseln und Inselchen existiert haben, von denen später die Ausbreitung und Rückwanderung in nördliche Gebiete erfolgte. Man kann vielleicht auch eine Häufung solcher Relikte in einem Gürtel zwischen den für Baumwuchs möglicherweise zu trockenen Tieflagen und den zu kalten Hochlagen erwarten." In dieses generelle Bild fügen sich unsere schon einmal (NIKLFELD 1967) kurz skizzierten Vorstellungen vom niederösterreichischen Alpenostrand ohne Schwierigkeit ein; vgl. dazu ZÓLYOMI (1959), und FRENZEL (1960: Karte 1, 1968: 215 und Tafel 10).

[1]) Diese zeitliche Einstufung danke ich der persönlichen Auskunft von Prof. Dr. W. KLAUS (Wien).

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

V. Eiszeitlich geprägte Pflanzenareale

1. Allgemeiner Teil

Nach den einschneidenden Arealreduktionen für die Pflanzen- und Tiersippen Mitteleuropas durch jede Kaltzeit waren die Interglaziale und das Postglazial Phasen erneuter Ausbreitung. Neben Sippen, die im Postglazial ihr gesamtes potentielles Areal wieder besetzt haben, stehen jedoch andere, die auf ihre eiszeitlichen Refugialräume beschränkt geblieben sind. Ihr reduziertes Wanderungsvermögen kann zumindest teilweise als Folge herabgesetzter genetischer und damit ökologischer Plastizität verständlich gemacht werden, da die Klimaschwankungen des Pleistozäns und der damit verbundene, zwischen konträren Extremen pendelnde Selektionsdruck den Genotypenvorrat vieler Sippen wesentlich vermindert hatten; vgl. dazu EHRENDORFER (1958, 1965).

Zur Kennzeichnung des unterschiedlichen Wanderungsverhaltens am Ende der (Würm-) Eiszeit eignen sich die von HOLDHAUS (1954) für die alpinen Insekten geprägten Begriffe:

a) Endemiten der Massifs de refuge — Arten, die weiterhin auf ihre Refugialgebiete beschränkt geblieben sind; sie sind im allgemeinen nach den Eiszeiten nur höher emporgestiegen, ohne die Fähigkeit oder Neigung zu weiterer horizontaler Ausbreitung zu besitzen;

b) Rückwanderer auf kurze Distanz — Arten, die aus ihren Refugialgebieten nur ein Stück weit in die neu besiedelbaren Räume vorgestoßen sind, ohne sie ganz zu besetzen;

c) Rückwanderer auf weite Distanz — Arten, die sich über das gesamte neu besiedelbare Gebiet ausgebreitet haben.

Haben nun am niederösterreichischen Alpenostrand montane Pflanzensippen die letzte Eiszeit überdauert, dann sollten wenigstens einige von ihnen auch später auf diesen Refugialraum mehr oder weniger beschränkt geblieben sein. Existieren solche Areale? Und wenn ja — mit welchen chorologischen, öko-soziologischen und phylogenetischen Argumenten läßt sich die These von ihrer Reliktnatur erhärten? Fassen wir die Antworten auf diese Fragen zunächst in knapper Form zusammen, um sie sodann im speziellen Teil näher zu belegen!

1. Über 25 montane Pflanzensippen besitzen am niederösterreichischen Alpenostrand und in den unmittelbar westlich anschließenden Kalkvoralpen isolierte Areale (vgl. Abb. 1). Das bekannteste Beispiel ist *Pinus nigra*, die Schwarzföhre. Nur die Nord-, Ost- und Südgrenzen dieser Areale gegen Flyschzone, Wiener Becken und Zentralalpen sind aus den rezenten orographischen, geologischen und klimatischen Bedingungen gut verständlich. Die Westgrenzen verlaufen dagegen quer durch die orographisch und geologisch einheitlichen Kalkvoralpen, besonders dicht geschart im Bereich des Oberlaufs der Traisen. Obwohl das Klima innerhalb der montanen Stufe der Nördlichen Kalkalpen gegen Westen allmählich niederschlagsreicher wird, lassen sich diese Areal-Westgrenzen aus dem gegenwärtigen Klimagradienten allein kaum ausreichend erklären: Edaphisch trockenere, dabei mehr oder minder konkurrenzfreie Sonderstandorte würden sicherlich auch weiter im Westen unseren Arten das Gedeihen erlauben, doch sind solche Standorte unter den dortigen humiden Klimabedingungen nicht so zusammenhängend und großflächig entwickelt, als daß über sie eine postglaziale Ausbreitung der in der Zwischenzeit offenbar stenök gewordenen Sippen erfolgen hätte

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

können. Mit diesem stenök-stenotopen Verhalten unserer Sippen wäre die Annahme postglazialer Zuwanderung — etwa vom Alpensüdrand oder aus dem illyrischen Gebiet — schwer zu vereinen.

2. Regelmäßig wiederkehrende Disjunktionen prägen die Gesamtverbreitung unserer Sippen. Fast alle Teilareale liegen im Bereich eiszeitlich wenig vergletscherter Bergländer. Neben den klassischen Refugialgebieten in den Gebirgen der Mittelmeerländer und der Balkanhalbinsel tritt dabei eine Reihe nördlich vorgeschobener Räume hervor, besonders Gebirgsrandlagen, die durch reich gegliedertes Relief mit Steilhängen wechselnder Exposition, Schluchten und Felsen ausgezeichnet sind. Die wärmsten Standorte tragen heute vielfach submediterran beeinflußte Vegetation. Solche Räume boten für montane Pflanzen bei Klimaschwankungen entsprechende Ausweichmöglichkeiten, auf ihren wenig entwickelten Böden spielt die Konkurrenz der jeweiligen klimatozonalen Vegetation eine geringe Rolle, und oft kommt noch die Wirkung der „warmen Substrate" Kalk, Dolomit oder auch Serpentin hinzu. Die Bindung unserer Artengruppe an derartige Räume ist so streng, daß sich die betreffenden Areale im östlichen Mitteleuropa durch einfache „Disjunktionsformeln" fast lückenlos beschreiben lassen (vgl. S. 16 und Abb. 1). Vielfach dürfen unsere Sippen in ihrem gesamten Areal als „Endemiten der Massifs de refuge" gelten.

3. Südwärts reichen manche Sippen des niederösterreichischen Alpenostrandes nicht bis ins südalpin-illyrische Gebiet, können also schon aus diesem Grund in postglazialer Zeit kaum von dort zugewandert sein. Dies gilt in erster Linie für die Endemiten *Euphorbia saxatilis, Melampyrum angustissimum* und *Campanula praesignis* wie auch für das mitteleuropäisch-montane *Thlaspi montanum,* das ebenfalls in Niederösterreich seine absolute Südgrenze erreicht. *Thlaspi goesingense* mit seiner Südgrenze im Grazer Bergland bzw. im südlichen Burgenland läßt sich hier anreihen. Selbst einige im südalpin-illyrischen Übergangsgebiet vertretene Sippen wie *Asplenium lepidum, Sisymbrium austriacum, Cardaminopsis petraea, Arabis pauciflora, Galium austriacum* oder *Campanula baumgartenii* subsp. *beckiana* sind dort im Gegensatz zu ihren gut entwickelten niederösterreichischen Arealen so sporadisch vertreten, daß es schwerfällt, an postglaziale Einwanderung von Süden zu glauben.

4. Beschränkung auf azonale Sondergesellschaften ist eine weitere Gemeinsamkeit unserer Sippen. Wenige gedeihen in Flachmooren (z. B. *Ligularia sibirica),* die meisten aber auf bodentrockenen Standorten — über Kalk und Dolomit in Steilhang-Föhrenwäldern, Gesteinsfluren und Felsspaltengesellschaften, somit in Gesellschaften, die den eiszeitlichen Klimaunbilden weit eher standhalten konnten als die klimatozonalen Laubwälder. Für die wenigen auch in Laubwäldern oder in Bergwiesen auftretenden Sippen mit vergleichbaren Arealen (z. B. *Peltaria alliacea, Senecio aurantiacus)* dürfen auf Grund ihres heutigen öko-soziologischen Verhaltens Refugialstandorte in Staudenfluren („Formation der Voralpenkräuter" nach Beck 1886) angenommen werden. Ansonsten ist die Flora der zonalen montanen Buchenwälder des niederösterreichischen Alpenostrandes jedoch frei von endemischen oder südeuropäisch-montan-disjunkten Sippen: Entsprechend dem eiszeitlichen Zurückweichen der Laubwälder bis in den

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

illyrischen Raum finden sich „Endemiten der Massifs de refuge" und „Rückwanderer auf kurze Distanz" unter den Buchenwaldsippen erst im illyrisch-südostalpinen Übergangsgebiet (z. B. *Dentaria trifolia, Aremonia agrimonioides, Hacquetia epipactis).* Wollte man für die disjunkten Sippen der azonalen Gesellschaften postglaziale Zuwanderung annehmen, dann wäre schwer zu verstehen, warum analoge Beispiele in den zonalen Gesellschaften fehlen.

5. Eine gleitende Reihe (vgl. den Endabschnitt von Kapitel V/2) vermittelt von den hier betrachteten Sippen zu den subalpin-alpinen Reliktsippen mit nordostalpinem Areal oder Teilareal. Für diese Areale ist seit den Studien MERXMÜLLERS (1952—54) die eiszeitliche Ausprägung eindeutig erwiesen. Der Mangel eines Hiatus zwischen montanen und alpinen Nordostalpenarealen ist nur unter der Annahme gleichartiger historischer Bedingtheit verständlich. Räumlich und höhenstufenmäßig gut abgegrenzt sind die montanen Reliktsippen dagegen von der überwiegend postglazial eingewanderten thermophilen Pflanzenwelt der warmen, submediterran beeinflußten Eichenstufe am Abfall der Voralpen und des Wienerwaldes zum Wiener Becken (vgl. dazu WENDELBERGER 1963a und NIKLFELD 1966).

6. Die endemischen unter unseren Reliktsippen sind großteils das Produkt phylogenetischer Differenzierungsprozesse, von denen die disjunkten Teilpopulationen südeuropäisch-montaner Ausgangssippen ergriffen worden waren. Beispiele: *Campanula* ser. *Saxicolae* → *C. praesignis, Euphorbia saxatilis* agg. → *E. saxatilis, Dianthus plumarius* sensu lato → *D. plumarius* subsp. *neilreichii.* Andere Refugialräume beherbergen vikariierende Sippen, z. B. das südostalpin-illyrische Übergangsgebiet *Campanula carnica* und *C. justiniana, Euphorbia kerneri* und *E. tricolor, Dianthus plumarius* subsp. *hoppei.* Das deutet auf hohes Alter der Isolierung und spricht gegen postglaziale Zuwanderung.

7. Cytotaxonomische Untersuchungen EHRENDORFERS (1949, 1962 u. a.), PODLECHS (1965) und POLATSCHEKS (1966) haben gezeigt, daß in zahlreichen Formenkreisen die inter- und postglazialen Besiedlungswellen des Alpeninneren von neu entstandenen hybridogen-polyploiden Typen getragen wurden, während die konservativen, niedrigploiden Ausgangssippen auf die Refugialräume beschränkt blieben. Die Häufung solcher „Basissippen" von Polyploidkomplexen („Patroendemiten" nach der Terminologie von FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS 1961; z. B. *Galium austriacum* subsp. *austriacum, Campanula praesignis, Tanacetum subcorymbosum; Thlaspi montanum)* ist ein entscheidendes Argument für den Refugialcharakter des niederösterreichischen Alpenostrandes im Hinblick auf montane Pflanzensippen.

8. Ein reliktäres Tierareal von analoger Ausprägung ist das des Schmetterlings *Solenobia manni* (MALICKY 1968, mit Arealkarte). Im Gegensatz zur weitverbreiteten, im Zusammenhang mit ihrer postglazialen Ausbreitung meist parthenogenetischen *S. triquetrella* hat *S. manni* zumindest in den niederösterreichischen Refugialgebieten (Schwarzföhren-Voralpen, Wachau) die bisexuelle Fortpflanzung bewahrt. Damit ist neben dem in Absatz 7 genannten Evolutionsmuster noch ein weiteres, ebenfalls für den Gegensatz zwischen glazialen Erhaltungs- und postglazialen Invasionsräumen charakteristisches Muster von Fortpflanzungssystemen aus Niederösterreich bekannt.

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

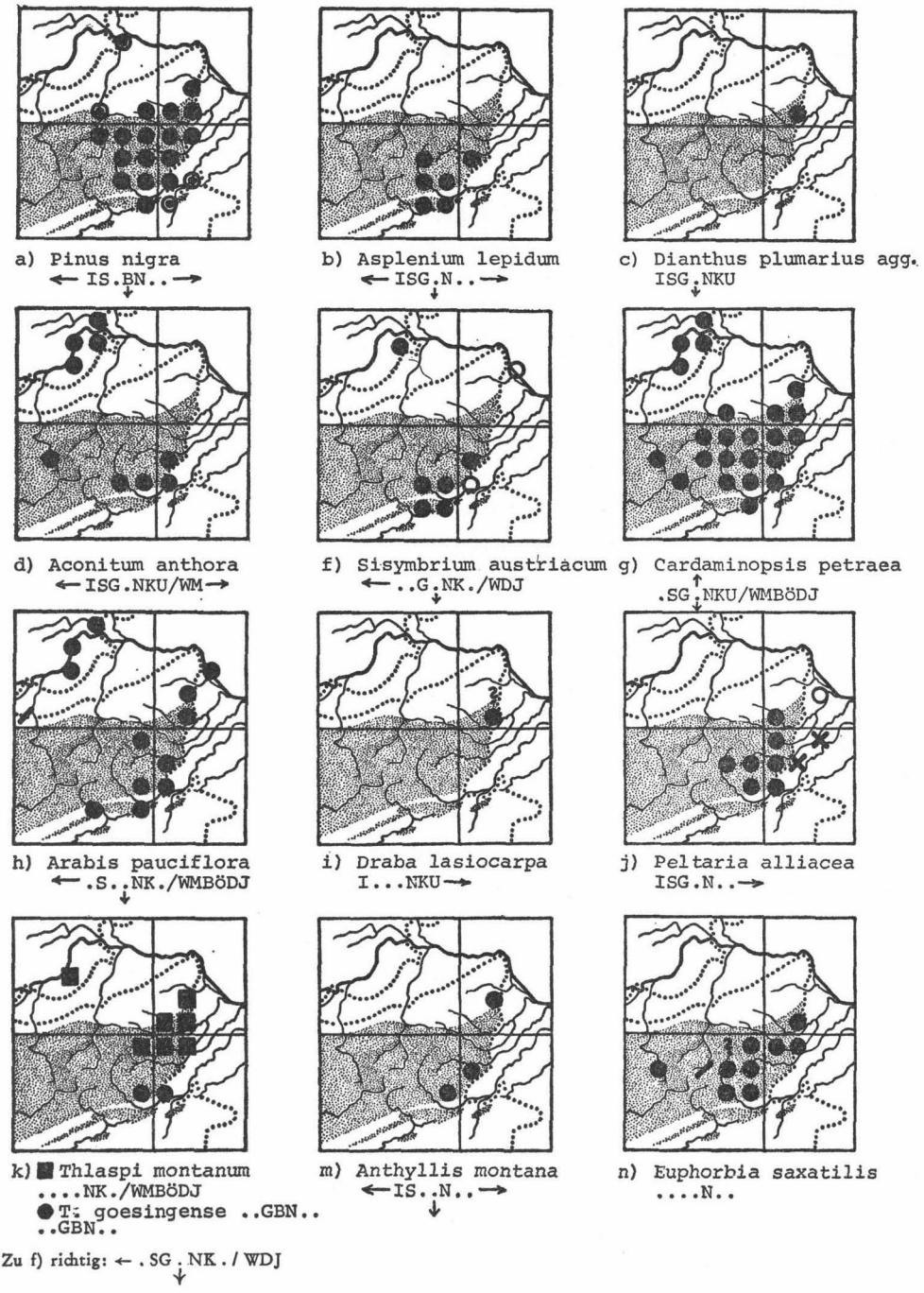
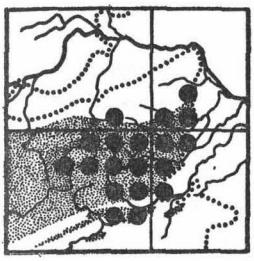
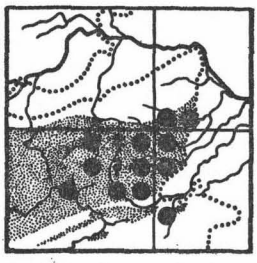


Abb. 1. Rasterkarten für disjunkte und endemische montane Pflanzensippen des niederösterreichischen Alpenostrandes. Jedes Vorkommen wird durch eine Signatur im Mittelpunkt des betreffenden „Grundfeldes" (10′ geogr. Länge × 6′ geogr. Breite) bezeichnet. Die Disjunktionsformeln (z. B. 'ISG.NKU') sind im Text erklärt.

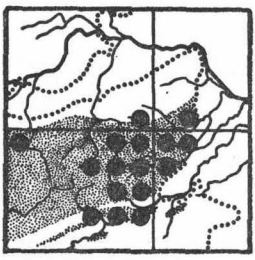
© Verein zum Schutz der Bergwelt e.V. download unter www.vzsb.de/publikationen.php und www.zobodat.at



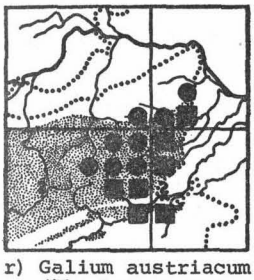
o) Peucedanum austriacum
IS..N..→
↓



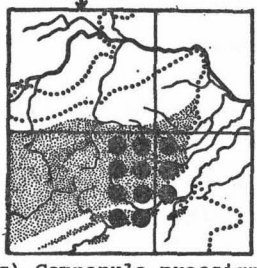
p) Primula auricula subsp. balbisii
.S..N..
↓



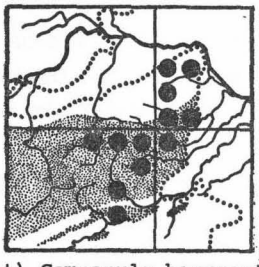
q) Melampyrum angustissimum
....N..



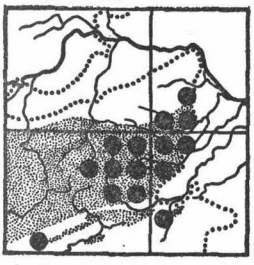
r) Galium austriacum (■ subsp. austriacum)
.S.BNKU



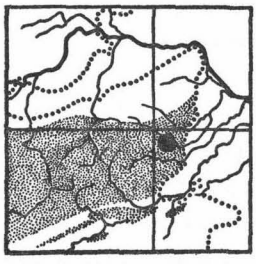
s) Campanula praesignis
....N..



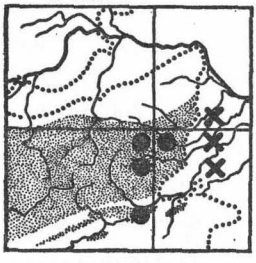
t) Campanula baumgartenii subsp. beckiana
.S..N..



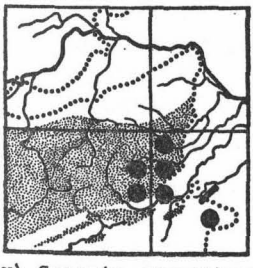
u) Carduus crassifolius subsp. glaucus
.SG.NKU→



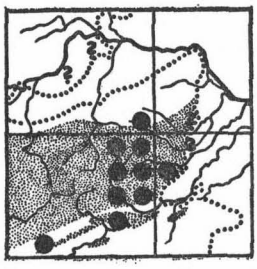
v) Ligularia sibirica
←....NK./Bö→



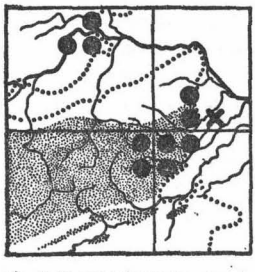
w) Senecio umbrosus
I...NK→



x) Senecio aurantiacus
.SGBNK./.MBö



y) Tanacetum subcorymbosum
ISG.NK./W?



z) Leucanthemum maximum
←.SG.NKU/W

Besondere Zeichen: ⊙ Spontaneität unsicher; ○ adventiv; × Vorkommen in Auen und Flachmooren des Wiener Beckens; / nicht genau lokalisierbare Angabe, vielleicht in einem der angrenzenden Grundfelder. Die grob punktierten Linien bezeichnen Gebirgsränder, die fein punktierten Flächen Kalk- und Dolomitgebiete.

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

2. Spezieller Teil

Zur Illustration des eben Dargelegten wollen wir nun das chorologische und ökosoziologische Verhalten der montanen Reliktsippen im einzelnen betrachten. Fallweise wird dabei auch auf verwandtschaftliche Stellung und systematische Differenzierung einzugehen sein. Anschließend sollen noch einige weiter westwärts ausgreifende oder subalpine Sippen ähnlichen Charakters erwähnt werden.

Zum Zweck, Arealbeschreibungen mit einem Blick überschauen und vergleichen zu können, werden „Disjunktionsformeln" eingeführt, in denen die Refugialräume durch Buchstabensymbole bezeichnet werden:

I Illyrische Gebirge südlich der Linie Görz (Gorizia)—Postojna—Laibach (Ljubljana)—Agram (Zagreb)
S Südliche Kalkalpen von den insubrischen Seen bis Slowenien und Ostkärnten
G Grazer Kalkbergland
B Serpentin- und Kalkstandorte des mittleren und südlichen Burgenlandes
N Niederösterreichischer Alpenostrand und angrenzende Kalkvoralpen
K Westkarpaten
U Ungarisches Mittelgebirge

Das Fehlen einer Art wird durch Punkte bezeichnet, z. B. 'IS . . N . . '. Zusätzliche Symbole bei einigen Arten bedeuten:

W Wachau
M Manhartsberglinie vom unteren Kamptal bis Südwestmähren
Bö Innerböhmen, sporadische Vorkommen
D Deutsche Mittelgebirgszone, sporadische Vorkommen
J Fränkischer Jura, sporadische Vorkommen

Tritt eine Sippe auch außerhalb dieser „Standardgebiete" auf, so wird auf die weiteren Vorkommen im Text hingewiesen.

Zur Übersicht werden in Abb. 1 für die niederösterreichische Schwarzföhrenlandschaft und die angrenzenden Gebiete Rasterkärtchen der besprochenen Sippen vorgelegt; als Grundlage dient das von EHRENDORFER & HAMANN (1965) vorgeschlagene Netz von Grundfeldern mit einer Seitenlänge von 10′ geogr. Länge × 6′ geogr. Breite (d. i. ca. 12,4 × 11,1 km). Diese Darstellungsweise wurde gewählt, weil dadurch der mangelhafte Erforschungsgrad einzelner Teilgebiete weniger störend hervortritt, als es bei Punktkarten vielfach der Fall wäre. Auch den Kärtchen sind die oben erklärten Disjunktionsformeln beigefügt, ergänzt um Hinweissymbole für die Gesamtverbreitung:

↑ Nordeuropa, Arktis
← Westalpen, Französisch-Schweizerischer Jura, Pyrenäen, iberisch-nordwestafrikanischer Raum
↓ Apenninen, tyrrhenischer Raum
→ Ost- und Südkarpaten, Ostbalkan und östlich anschließende Gebiete

Pinus nigra wird wegen ihrer besonderen Bedeutung für unser Thema vorangestellt. Die übrigen Sippen folgen annähernd in der Reihenfolge des ENGLERschen Systems (MELCHIOR 1964).

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

Pinus nigra Arnold *(Pinaceae)*

Das natürliche Areal der Schwarzföhre erstreckt sich von Marokko und Spanien bis Kleinasien, zur Halbinsel Krim und an den Rand des Kaukasus, ist aber in zahlreiche inselartige Teilareale zerstückelt, zwischen denen breite Lücken klaffen. Alle Teilareale liegen in Gebirgen und Bergländern, entweder im Bereich des Mittelländischen Meeres oder in den Ketten, die dieses Meer von den Pyrenäen über die Cevennen, die Süd- und Ostalpen, die Dinarischen Gebirge und die Südkarpaten bis zur Balkanhalbinsel und nach Kleinasien nördlich umrahmen (Abb. 2). Das niederösterreichische Teilareal ist von allen am weitesten nach Norden vorgeschoben.

Das Schwergewicht der natürlichen Schwarzföhrenvorkommen liegt über ihr gesamtes Verbreitungsgebiet hin in der montanen Höhenstufe, ob diese nun von Buchen- und Buchen-Tannen-Wäldern oder im südmediterranen Raum von reinen Tannen- und Tannen-Zedern-Wäldern gebildet wird. Aus dieser Höhenstufe strahlen die Vorkommen gelegentlich noch randlich in die darunterliegende colline Eichenwaldstufe aus, bleiben aber dabei immer an die Bergländer räumlich gebunden. In der Affinität zu montanen und z. T. auch meeresnahen Lagen drückt sich eine deutliche ozeanische Ausbreitungstendenz im Sinn von MEUSEL (1943) aus.

Der starken Zerstückelung des Areals entspricht eine gewisse morphologische Differenzierung. Heute werden meist 6 Unterarten unterschieden: subsp. *mauretanica* (Maire et Peyer.) Heywood, subsp. *salzmannii (Dunal)* Franco, subsp. *laricio* (Poiret) Maire, subsp. *nigra*, subsp. *dalmatica* (Vis.) Franco und subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe.

Die in den Ostalpenländern allein vertretene subsp. *nigra* folgt hinsichtlich ihrer Verbreitung der Disjunktionsformel 'IS.BN . ./W'; dazu kommen noch Vorkommen in den Abruzzen, nach GIACOBBE (1933) in einer abweichenden, zu subsp. *laricio* vermittelnden Rasse. Die natürlichen Vorkommen im östlichen Alpenraum lassen sich zu zwei Gruppen ordnen, die durch einen Zwischenraum von etwa 160 km voneinander getrennt sind. Die eine Gruppe hat ihren Kernraum in den niederösterreichischen Kalkvoralpen zwischen Wien-Kalksburg im Norden und der Raxalpe im Süden, die andere in den Südostalpen an der Fella und der unteren Gail, an der oberen Save und in den Karawanken. Beide Gruppen besitzen eine Reihe versprengter Außenposten, die zweite steht mit dem großen Schwarzföhrenareal auf der Balkanhalbinsel in lockerer Verbindung. Im folgenden sind alle bisher bekannten natürlichen Schwarzföhrenvorkommen der Ostalpenländer angeführt (Abb. 3).

A. Nordostalpine Gruppe:

1. Niederösterreichische Kalkvoralpen: Geschlossenes Areal innerhalb der Grenzlinien Wien-Kalksburg — Thermenlinie (Mödling — Baden — Enzesfeld — Bad Fischau — Würflach — Ternitz — Gloggnitz) — Schottwien — Hirschwang — Höllental einschließlich des Abhanges der Raxalpe — Voistal — Rohrersattel — Kleinzell — Höhenberg — Ramsau bei Hainfeld — Hocheck — Altenmarkt a. d. Triesting — Alland — Kaltenleutgeben — Wien-Kalksburg. Einzelvorkommen strahlen aus dem Unterberggebiet gegen Westen aus. Isoliert noch an der Kandlhofmauer bei Hohenberg (Traisental) und — nach ZUKRIGL & KILIAN (1966: 62) vielleicht ebenfalls natürlich — auf dem Lorenzi-Pechkogel bei Eschenau a. d. Traisen.

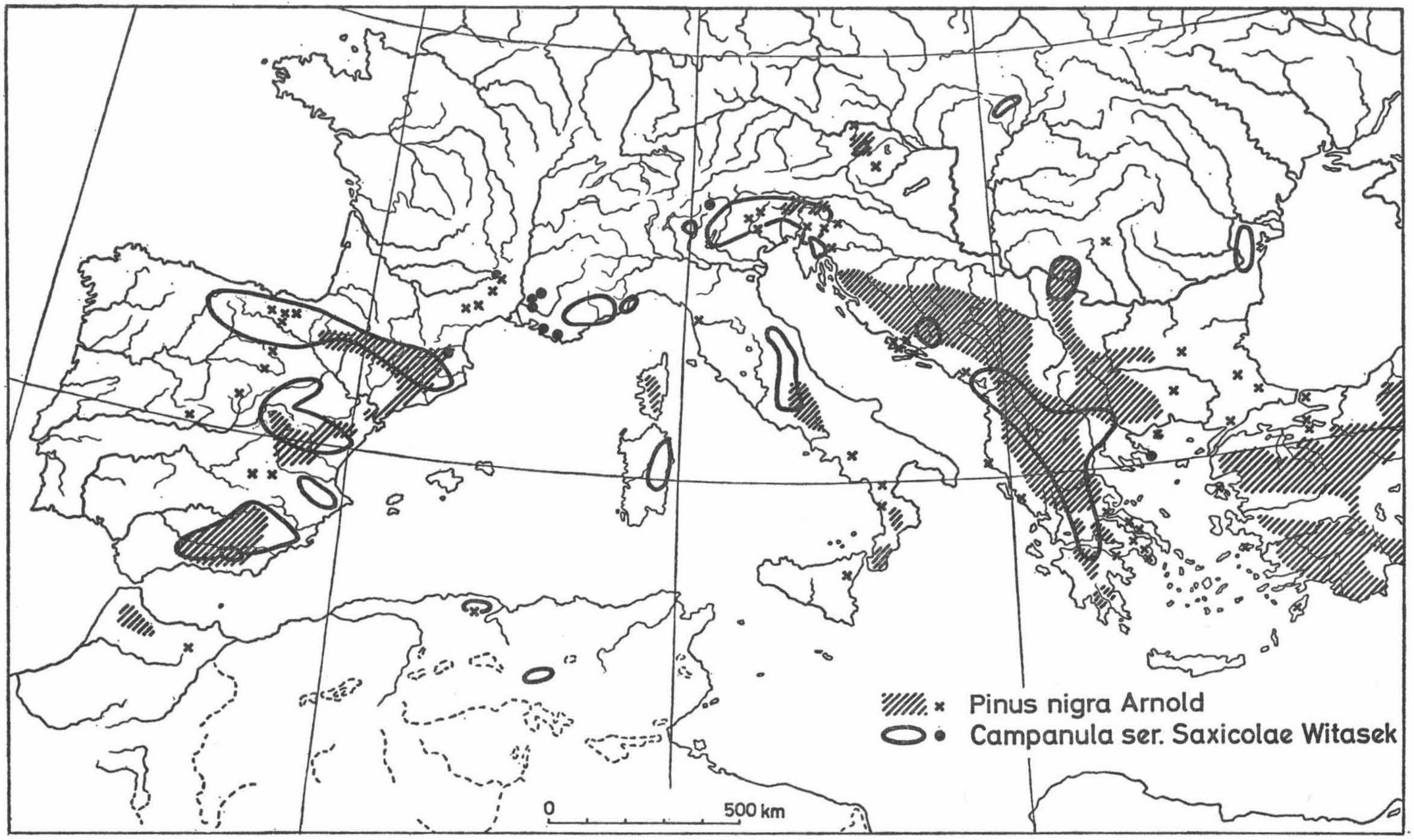


Abb. 2. Gegenüberstellung der Areale von *Pinus nigra* Arnold (nach FUKAREK 1958, MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965: Karte 22b, CRITCHFIELD & LITTLE 1966: Karte 27 und anderen) und *Campanula* series *Saxicolae* Witasek (nach PODLECH 1965 und KOVANDA 1966).

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

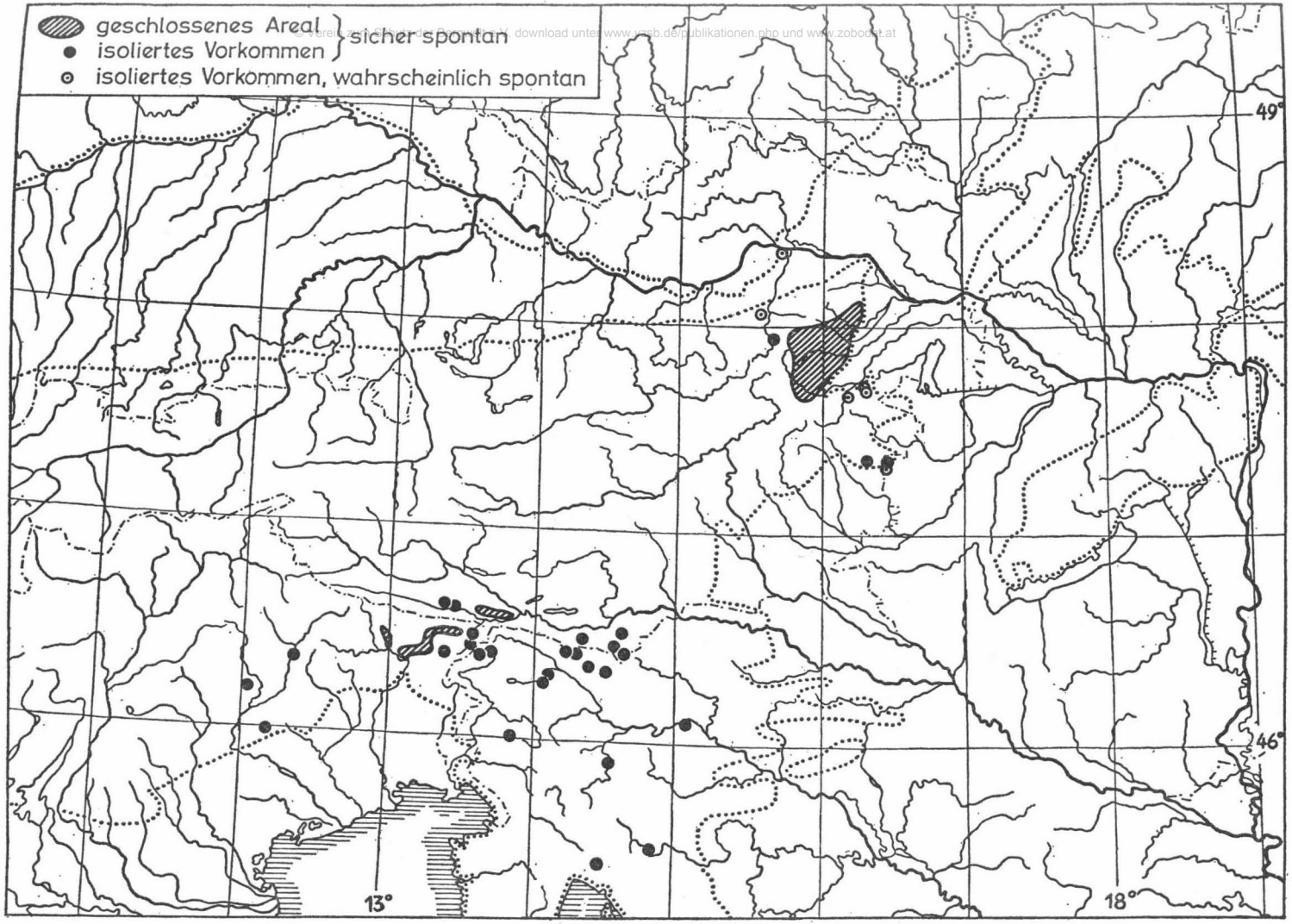


Abb. 3. Die natürliche Verbreitung von *Pinus nigra* Arnold in den östlichen Alpenländern.
(Poldini [1969a: 10—17] führt im Piave-Livenza- und im Tagliamento-Gebiet noch weitere Vorkommen an.)

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

2. Nahe dem Wetterkreuz bei Hollenburg a. d. Donau, über pliozäner Kalkbrekzie der Traisen (ROSENKRANZ 1924).

3. Im Rosaliengebirge im oberen Teil des Schergengrabens (von J. GRASEL in NEUMAYER 1930: 344 für sicher wild angesehen) sowie bei Forchtenau. Die Ursprünglichkeit des Forchtenauer Vorkommens war lange bezweifelt worden, wird aber von O. GUGLIA (Wien) neuerdings auf Grund der Begleitvegetation für sehr wahrscheinlich gehalten.

4. Am Türkensturz bei Seebenstein in der Buckligen Welt wie auch zerstreut in der weiteren Umgebung.

5. Auf Kalkfelsen bei Oberkohlstetten im burgenländischen Teil des Günser (= Rechnitzer) Gebirges (BORBAS, in GAYER 1929: 162; NEUMAYER 1930: 344).

6. Auf dem Táborhegy und vielleicht auch bei Velem im ungarischen Teil des Günser Gebirges (SOO 1964: 559).

B. Südostalpine Gruppe (Untergruppen 1—3 in Italien; 4 und 8—9 in Jugoslawien[1]); 5—7 in Österreich):

1. Piave-Livenza-Gebiet: Detaillierte Angaben bei POLDINI 1969a: 10—17, mit Punktverbreitungskarte; dies gilt auch für

2. Tagliamento-Gebiet. Besonders ausgedehnte Bestände finden sich hier am M. Amariana und im Fella-Tal von der Einmündung in den Tagliamento aufwärts bis Saifnitz im Kanaltal (Camporosso in Valcanale).

3. Gailitz-(Silizza-)Tal von Raibl (Cave del Predil) bis Tarvis (Tarvisio).

4. Oberstes Soča-(Isonzo-)Tal (Koritnica-Tal, Trenta).

5. Südabfall der Egelberge in den Gailtaler Alpen bei Hermagor: selten in der Breiten Riese am Golz (NEUMAYER 1909: 152; nach BENZ 1915: 24 vielleicht ehemals aufgeforstet), Kühnburg (PROHASKA 1922: 35), Fuß der Gradlitzen (= Graslitzen) oberhalb des Zuchenwasserfalles (BENZ 1915: 24). Nach PROHASKA (1925: 47) auch im Eggforst bei Mellweg.

6. Südabfall der Villacher Alpe (Dobratsch) von Nötsch bis Federaun.

7. Karawanken, österreichische Seite: Loibltal, Trögernklamm, Rechberg, Vellacher Kotschna. Zahlreiche Einzelfundorte sind bei MARTIN (1961) bzw. MARTIN-BOSSE (1967) genannt.

8. Karawanken, jugoslawische Seite: Kokra-Tal (Javorjev vrh — Škrbina, 900—1300 m), Kriška gora bei Tržič, Begunjščica, Stol.

9. Tal der Sava Bohinjka (Wocheiner Save) zwischen Nomenj und Bohinjska Bela.

C. Die nordwestlichsten natürlichen Vorkommen der Schwarzföhre im Dinarischen Gebirgssystem sind von den nächsten alpenländischen Vorkommen (B 4, B 8, B 9) etwa 30—40 km getrennt:

1. Govci am Abhang des Trnovski gozd (Ternowaner Wald) gegen das Trebuša-Tal.

2. Iška-Tal S Ljubljana.

3. Dobovec nördlich des Berges Kum in Unterkrain.

4. Kolpa-(Kupa-, Kulpa-)Tal NW Kuželj.

5. Berg Obruč im Gorski Kotar NE Rijeka.

[1]) Die jugoslawischen Vorkommen wurden von T. WRABER (Ljubljana) brieflich mitgeteilt.

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

Die nordostalpinen und die dinarischen Vorkommen liegen zur Gänze in eiszeitlich unvergletscherten Räumen. Die südostalpinen Vorkommen liegen zwar teilweise im eiszeitlich vergletscherten Gebiet, können jedoch mit „Rückwanderung auf kurze Distanz" von den Refugien des nahen Alpensüdrandes zwanglos erklärt werden. Im übrigen sind derartige postglaziale Arealerweiterungen auf kurze Distanz, die im Vergleich zur Gesamtverbreitung durchwegs geringfügig bleiben, in den Südlichen Kalkalpen auch bei einer Reihe anderer Sippen festzustellen. Bei den folgenden Arten wird darauf nicht mehr eigens verwiesen; wir halten es vielmehr für erlaubt, das Gebiet der Südlichen Kalkalpen bei großräumiger Betrachtung im ganzen als e i n e n Refugialraum aufzufassen.

Über S t a n d o r t und V e r g e s e l l s c h a f t u n g von *Pinus nigra* in den Ostalpenländern liegt umfangreiche Literatur vor.

Eine monographische Darstellung der niederösterreichischen Schwarzföhrenwälder nach forstlichen Gesichtspunkten hat SECKENDORFF schon im Jahre 1881 veröffentlicht, und bald darauf (1886) folgte BECKS botanische Schilderung. Waldbauliche Angaben stammen von SCHMIED (1929), historische Daten hat TSCHERMAK (1932) gesammelt. H. SCHWARZ (1933, 1934) und B. FISCHER (1933) haben vor allem zur ökologischen Kennzeichnung des Schwarzföhren-Wuchsgebietes beigetragen. Aus jüngerer Zeit sind für Niederösterreich vor allem die Studien von WAGNER (1941) und WENDELBERGER (1962, 1963 a, b) sowie eine Reihe von Arbeiten aus der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Mariabrunn (JELEM 1961, 1967, JELEM, KILIAN & ZUKRIGL 1962, JELEM & ZUKRIGL 1962) zu nennen, für die Südostalpen nach den klassischen Vegetationsstudien von BECK v. MANNAGETTA (1907, 1908, 1913) die pflanzensoziologischen Arbeiten von AICHINGER (1933), TOMAŽIČ (1940), MARTIN (1961) bzw. MARTIN-BOSSE (1967), POLDINI (1969a) und H. MAYER (1969: 132—134, Tab. 7). Danach können wir heute unsere Kenntnisse wie folgt zusammenfassen:

Überall in den Ostalpenländern stockt die Schwarzföhre über kalkreichem Substrat, und zwar ganz vorwiegend an flachgründigen, edaphisch trockenen Standorten wie Steilhängen und Gratrippen, wo sie als Lichtholzart nicht von den stärker schattenden, aber anspruchsvolleren Laubhölzern verdrängt werden kann. Ausgedehnte Schwarzföhrenwälder sind über Dolomit entwickelt, der mit seinen ungünstigen Verwitterungseigenschaften über größere Strecken hin zur Bildung gleichmäßig flachgründiger Böden Anlaß gibt. Über kompaktem Kalk gewähren nur Extremstandorte, besonders Felspartien, der Schwarzföhre Zuflucht vor den andrängenden Laubbäumen, soweit nicht die Wettbewerbsbedingungen durch forstliche Eingriffe künstlich zugunsten der Schwarzföhre verschoben werden.

Die natürlichen Vorkommen der Schwarzföhre konzentrieren sich in den Ostalpenländern im unteren Teil der hier durch Buchenwälder als Klimaxvegetation gekennzeichneten montanen Höhenstufe, das ist zwischen 400 und 1000 m. Die tiefsten Vorkommen dringen lokal, nach WENDELBERGER an relativ luftfeuchten, aber bodentrockenen Stellen, noch in die Stufe der Eichenmischwälder ein und treten hier mit Flaumeichen-Buschwäldern und xerothermen Felsrasen in allerdings nur randlichen Kontakt. Die höchsten Vorkommen liegen bei 1500 m im Fella-Tal (GORTANI 1906: 56) und bei 1430 m am Wiener Schneeberg (B. FISCHER 1933), somit nur 250—300 m unter der natürlichen Waldgrenze. Dieses beachtlich hohe Aufsteigen der Schwarzföhre zeugt von ihrer Fähigkeit, relativ kurze Vegetationsperioden und tiefe Temperaturen zu ertragen; zur Beurteilung der eiszeitlichen Überdauerungsmöglichkeit ist damit ein weiteres Kriterium gewonnen.

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

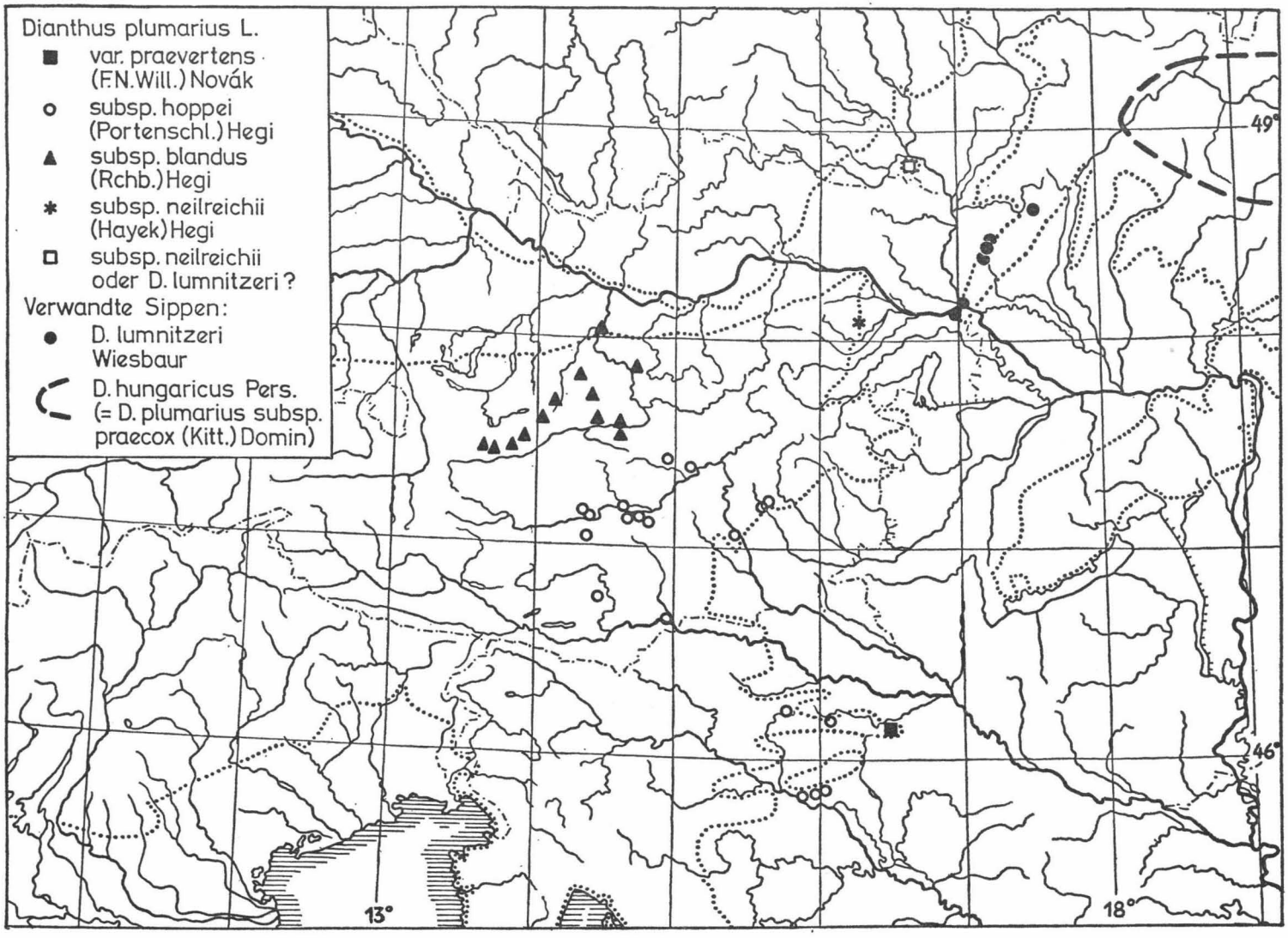


Abb. 4 Der Formenkreis von *Dianthus plumarius* L. in den östlichen Alpenländern (Sippengliederung provisorisch, im Anschluß an Novak 1923).

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

Asplenium lepidum K. B. Presl *(Aspleniaceae)*

Das äußerst disjunkte, submediterran-montane Areal erstreckt sich von den französischen Südwestalpen und von Süditalien bis zu den Ostkarpaten und in den ägäischen Raum (vgl. CHRIST 1910: Karte III); auch in Persien wurde die Art gefunden. Die Verbreitung in den östlichen Alpenländern und den angrenzenden Gebieten läßt sich durch die Disjunktionsformel 'ISG . N . .' beschreiben. Doch sind die südalpinen Vorkommen recht wenige (vgl. REICHSTEIN & HAUSER 1962), und der Nordrand des illyrischen Areals wird nur durch sehr vereinzelte Fundorte im Isonzotal (Sv. Gabrijel NE Nova Gorica) und in Schluchten des Triestiner Karstes (in der Val Rosandra [= Glinščica-Tal; 1965 HAUSER] sowie bei Osp) markiert. Im Verhältnis dazu erscheinen die beiden Areale im Grazer Bergland und in Niederösterreich recht gut entwickelt. Vgl. MELZER (1956, 1962, 1964); Arealkarte: MELZER, in EHRENDORFER & NIKLFELD (1967: C1).

In Niederösterreich besiedelt *A. lepidum* ausschließlich den südlichen, also stärker gebirgigen Teil der Schwarzföhrenlandschaft. Zwar dringt der Farn an den Südostabstürzen der Hohen Wand auch in den Randbereich der submediterran-pannonisch getönten thermophilen Vegetation ein. Das Fehlen in deren Zentrum auf den Kalk- und Dolomitbergen des Südlichen Wienerwaldes und das weite Vordringen ins Innere der Voralpen (Schwarzatal, Semmeringgebiet) sowie die Höhenverbreitung bis über 900 m erlauben indessen einwandfrei die Zuordnung zur hier behandelten Artengruppe. Auch das Vorkommen an nahezu konkurrenzfreien Standorten, vornehmlich in geschützten Felsnischen und an Überhängen, paßt ausgezeichnet zu den Vorstellungen vom Verhalten einer alten Reliktsippe.

Dianthus plumarius agg. *(Caryophyllaceae)*

Dieser in mehrere kritische Teilsippen gegliederte, disjunkt verbreitete Formenkreis ist in den Kalk- und Dolomit-Felsfluren der westlichen und nördlichen Umrahmung des Pannonischen Beckens zentriert. Von den italienischen Angaben dürften sich nur die aus dem nördlichen Apennin hierher beziehen. Für die collin-montanen Glieder des Formenkreises läßt sich die Disjunktionsformel 'ISG . NKU' aufstellen. Allerdings strahlen einzelne Populationen des *D. plumarius* L. subsp. *hoppei* (Portenschl.) Hegi vom mittleren Alpenostrand westwärts bis ins kärntnerisch-steirische Zentralalpengebiet aus (Rückwanderung auf kurze Distanz oder Überdauerung an Ort und Stelle?), und die subsp. *blandus* (Rchb.) Hegi der Nördlichen Kalkalpen Oberösterreichs und Steiermarks steigt (unter introgressiver Beeinflussung durch *D. monspessulanus* L. subsp. *sternbergii* [Sieber] Hegi?) bis in die subalpine Stufe auf. Die übrigen Populationen sind jedoch mehr oder weniger streng auf den Alpenostrand und die südöstlichen Ausläufer der Ostalpen beschränkt (Abb. 4).

Am ausgedehntesten ist das sehr zerstückelte Areal von subsp. *hoppei*. Eine Fundortsgruppe liegt im nordkroatisch-untersteirischen Bergland zwischen Save und Drau: z. B. Medvednica-Gebirge bei Zagreb, Kalnik-Gebirge (var. *praevertens* [F. N. Will.]

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

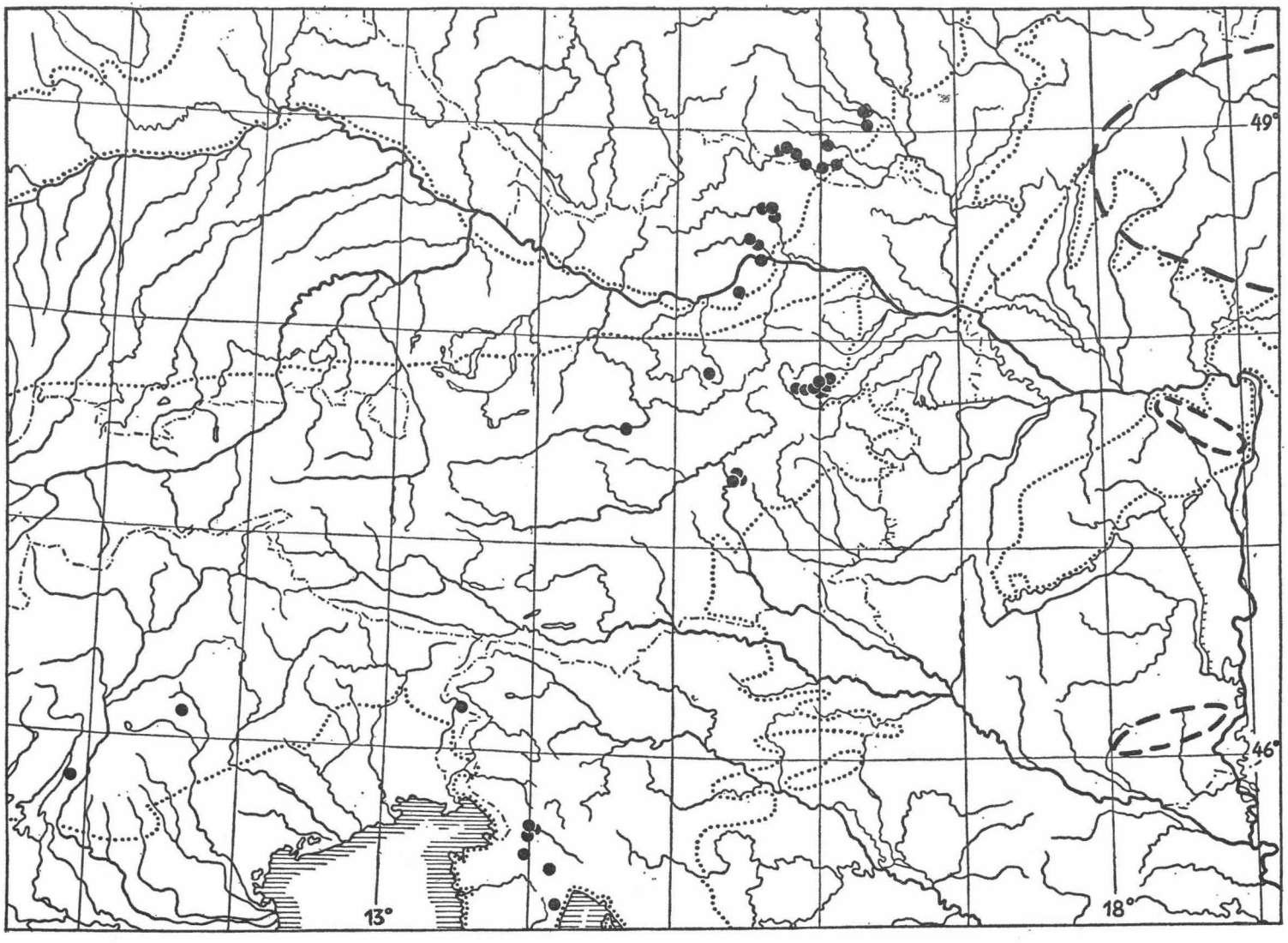


Abb 5. *Aconitum anthora* L. in den östlichen Alpenländern (mährische Fundorte nach ŠMARDA 1963: Karte 5).

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

Novák), Lijepoglava im Ivanšćica-Gebirge, Donačka gora bei Rogatec. Eine Lücke von 80 km klafft bis zur Kärntner Fundortsgruppe: Rabenstein in den St. Pauler Bergen (nicht „Rabenstein bei Wolfsberg im Lavanttal", wie NOVAK 1923 schreibt), Hochosterwitz, Buchberg N Launsdorf (EHRENDORFER, mündl. Mitteilung). (Die Angabe NOVAKS vom Gmeineck bei Spittal an der Drau aus 1900—2400 m Höhe ist nach einem Beleg im Herbarium GZU auf *D. superbus* L. zu beziehen.) In der Steiermark liegen drei Fundorte an typischen Reliktstandorten des Grazer Berglandes: Jungfernsprung bei Gösting, Raabklamm bei Gutenberg, Weizklamm bei Weiz. Andere Fundpunkte streuen alpeneinwärts bis ins obere Murtal und zur Krebenzen bei St. Lambrecht. Ein Teil dieser Vorkommen läßt sich übrigens morphologisch kaum von subsp. *blandus* trennen.

In der niederösterreichischen Schwarzföhrenlandschaft tritt *D. plumarius* nur in den Felsfluren der Mödlinger Klause auf, und zwar in der subsp. *neilreichii* (Hayek) Hegi. Standorte sind vor allem nordseitige Dolomitfelsen in etwa 300 m Höhe, auf denen auch *Draba lasiocarpa* ihr einziges ostalpines Vorkommen besitzt *(Dianthus neilreichii-Draba lasiocarpa-Ass.* NIKLFELD 1966). Zum selben Vegetationskomplex gehören auch Schwarzföhrenwälder mit dominierender *Sesleria varia* in der Krautschicht (Seslerio-Pinetum nigrae WAGNER 1941).

Bis vor kurzem hat *D. plumarius* subsp. *neilreichii* als absoluter Endemit der Mödlinger Klause gegolten. (Die Angabe aus Slowenien: Untersteiermark, Socka bei Dobrna [= Sotzka bei Neuhaus] durch NOVAK ist äußerst fragwürdig; bei MAYER [1952] scheint sie nicht mehr auf.) Neuerdings zieht allerdings JANCHEN (1956—60: 920) auf Grund der ihm brieflich mitgeteilten Meinung von H. METLESICS (Wien) den bisher als *D. lumnitzeri* Wiesbaur var. *palaviensis* Novák bezeichneten Typ der Pollauer Berge (Pavlovské vrchy) in Südmähren ebenfalls zu *D. plumarius* subsp. *neilreichii*. Jedenfalls vermittelt die Pollauer Population ebenso wie die des *D. lumnitzeri* in den Hainburger Bergen geographisch zu den Federnelkenvorkommen der Westkarpaten, die, teils durch *D. lumnitzeri*, teils durch *D. hungaricus* Pers. gebildet, ostwärts bis zum Slowakischen Karst und zum Bükkgebirge reichen.

Aconitum anthora L. *(Ranunculaceae)*

Südeuropäische Gebirge von den Pyrenäen über die Corbières, die französischen Südalpen und Norditalien bis zur Balkanhalbinsel und zu den Karpaten; nahe verwandte Sippen auf der Krim und im Kaukasus, in Rußland, Zentral- und Ostasien (vgl. Karte 156 d bei MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965). Disjunkte Teilareale liegen im Westen im Französischen und Schweizer Jura. Im weiteren Umkreis des Pannonischen Beckens stehen sporadischen südlichen Vorkommen (von den Südlichen Kalkalpen über das Slowenische Küstenland und Istrien bis in die Dinarischen Gebirge Kroatiens) einige nördlich vorgeschobene Fundortsgruppen gegenüber ('ISG.NKU/WM', Abb. 5): Grazer Kalkbergland (Hochlantsch und Umgebung); Südteil der niederösterreichischen Schwarzföhrenlandschaft (Hohe Wand — Würflacher Klause — Gösing — Stixenstein — Puchberg — Kuhschneeberg); vereinzelte, bestätigungsbedürftige Funde vom

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

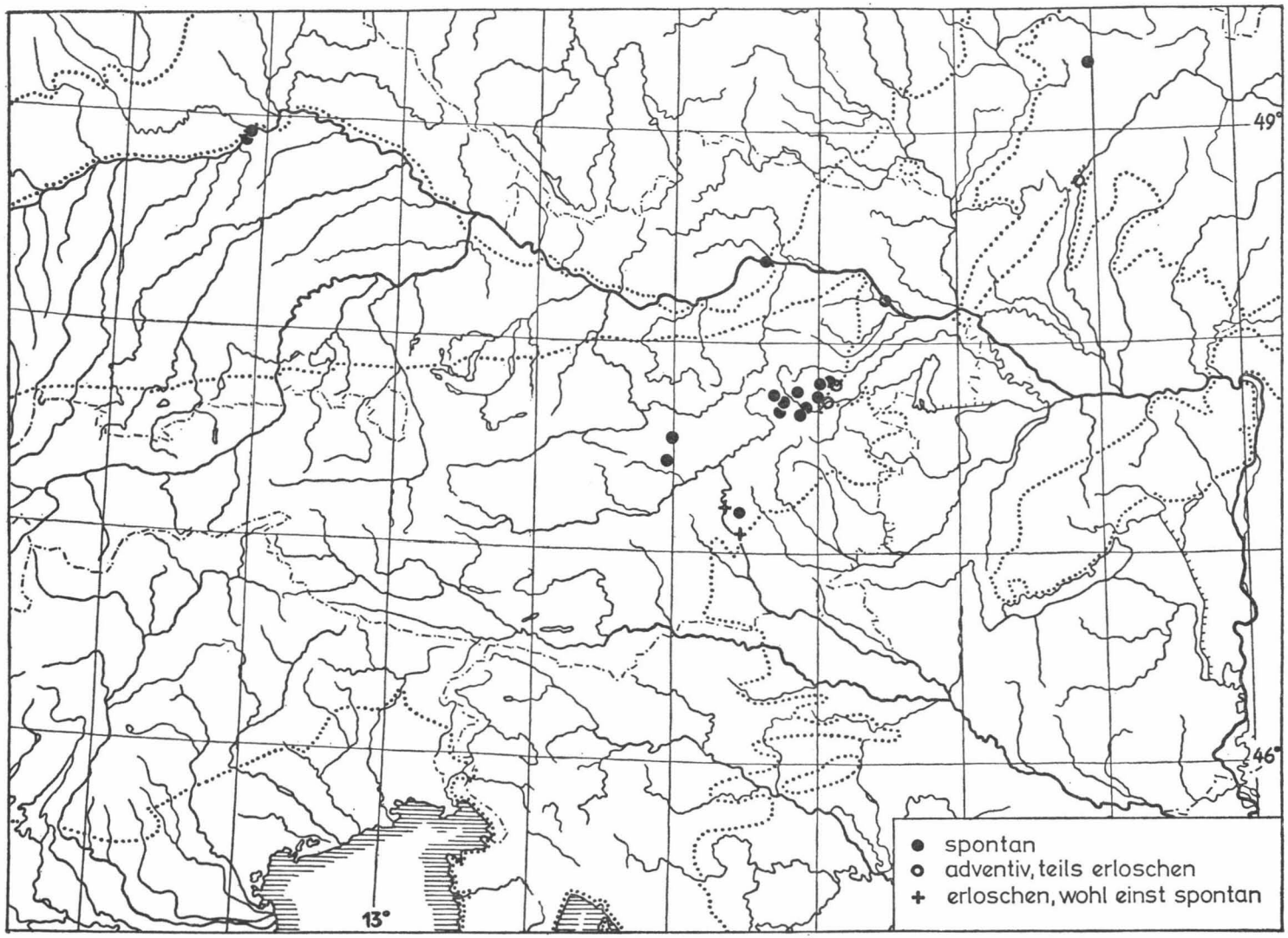


Abb. 6. *Sisymbrium austriacum* Jacq. in den östlichen Alpenländern. (Auch in den Karawanken: Freiberg/Setiče bei Zell Pfarre [MELZER 1970].)

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

Ötscher (1851 GREVE, ex herb. NUNNENMACHER, GZU) und aus dem Gesäuse bei Admont (RIGLER, ex herb. KRAŠAN, GZU); Südwestrand der Böhmischen Masse von der Melker Umgebung bis Moravský Krumlov (Wachau, Kremstal, Kamptal, Thayatal, Täler der Jevišovka, Rokytná und Jihlava); Karpaten (in der Slowakei nach DOSTAL 1950: 157 besonders auf den südlichen Randbergen); Ungarisches Mittelgebirge (Gerecse und Budaer Hügelland; Sátor-Gebirge); Mecsekgebirge — Tolna.

Aconitum anthora besiedelt meist felsige oder steinige Abhänge, ist aber keine Felsspaltenpflanze, sondern gedeiht vielfach an Gebüschrändern oder in Staudenfluren. Es sind das etwa die Pflanzengemeinschaften, die BECK (1886) als „Formation der Voralpenkräuter" bezeichnet hat; sie dürfen als das montane Äquivalent zu den pannonisch-collinen „Waldsteppensäumen" WENDELBERGERS (1954) gelten.

Paeonia mascula (L.) Mill. *(Paeoniaceae)*

Für diese südosteuropäisch-montane Pflanze, deren Areal nordwärts noch das Slowenische Küstenland und Krain erreicht, werden seit NEILREICH (1866: 79—80) auch zwei Fundorte in den Niederösterreichischen Kalkvoralpen genannt, und zwar im oberen Traisental: Südlicher Abhang der hinteren Lilienfelder Alpe gegen das Hohenbergertal an einer abgetriebenen Waldstelle; oberhalb der Schindleralpe auf der Nordseite des Göller. An einem dritten ehemaligen Fundort, nämlich auf dem Schloßberg von Wartenstein nächst Gloggnitz, hat laut NEILREICH schon der Entdecker, KRZISCH, die Pflanze für einen Gartenflüchtling gehalten. Auch das Indigenat der Pflanze im Traisental wird von NEILREICH bezweifelt, obwohl er bemerkt, daß sie nicht wie *P. officinalis* L. in Haus- und Ziergärten kultiviert wird. Eine von NEUMAYER (1930: 354) veröffentlichte Notiz J. KERNERS aus dem Jahre 1860 lautet: „Mitteilungen des SEYWALD: ... *Paeonia corallina* von einem Holzknecht aus einer Schlucht des Göller herabgebracht und einer Wirthin von Aegyd gebracht, die sie in ihren Garten pflanzte, woher sie SEYWALD erhielt ..." Seit über hundert Jahren scheint *P. mascula* in Niederösterreich nicht mehr gefunden worden zu sein. Falls sie hier wirklich heimisch war oder vielleicht sogar noch ist, ergäbe sich ein durchaus „sinnvolles" Reliktareal gemäß der Disjunktionsformel 'IS..N..'.

Sisymbrium austriacum Jacq. *(Brassicaceae)*

Nach BALL (1964, in Flora Europaea 1: 265) sind vier Unterarten zu unterscheiden. Drei kommen in Spanien und den Pyrenäen vor, die vierte — subsp. *austriacum* — besitzt ein typisches mitteleuropäisch-montan-disjunktes Areal. Die natürlichen Standorte dieser Sippe sind Felsbalmen und Höhleneingänge, in denen sich unter Überhängen reichlich Nitrate ansammeln (Vogelmist!). Daneben gibt es allerdings auch ruderal-adventive Vorkommen, was bei der Arealausdeutung beachtet werden muß. Nur im Wallis hat *S. austriacum* eiszeitlich vergletscherte Räume neu besetzt. Ansonsten umfaßt eine westliche Fundortsgruppe zerstreute Vorkommen im Französischen, Schweizerischen und Schwäbischen Jura sowie im Rheinland (MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965: Karte 192c), während sich die östlicheren Vorkommen durch die Disjunktionsformel

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

'. SG . NK . / WDJ' umschreiben lassen (Abb. 6). Über die österreichischen Fundorte hat zuletzt MELZER (1963: 281—282) geschrieben; er betont ihre Ursprünglichkeit. Die steirischen Fundorte strahlen vom Grazer Kalkbergland bis in die Eisenerzer Alpen aus, die niederösterreichischen liegen im Raum Hohe Wand — Schneeberg — Semmering, also im südlichen Teil des Schwarzföhrenareals. Auch aus Mautern bei Krems wird die Art angegeben.

Cardaminopsis petraea (L.) Hiit. *(Brassicaceae)*

Die Felsen-Schaumkresse bewohnt zwei getrennte Areale von grundverschiedenem Charakter (vgl. MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965: Karte 188 a): Das eine liegt in Nordeuropa und erstreckt sich von Island über die Färöer-, die Britischen Inseln und Skandinavien bis ins arktische Rußland; nahe verwandte, wenn nicht identische Sippen schließen im arktischen und borealen Sibirien und Nordamerika an. Ganz im Gegensatz zu diesem borealen Areal, das von starker postglazialer Expansion zeugt, steht das mitteleuropäische, das in getreuer Weise dem Verbreitungsmuster anderer montandisjunkter Pflanzensippen entspricht. Zwar wurden die mitteleuropäischen Populationen früher als *C. hispida* (Mygind) Hayek abgetrennt, doch wird die Berechtigung dieser Abtrennung von JONES (1964, in Flora Europaea 1: 290) und von POLATSCHEK 1966: 7—10) bestritten.

Am Alpenostrand hat POLATSCHEK diploide und tetraploide Lokalpopulationen festgestellt; für die diploiden vermutet er Beteiligung an der hybridogenen Entstehung der tetraploiden *C. arenosa* (L.) Hay. Trifft dies zu, so vermehrt sich die Reihe niedrigploider „Basissippen" von Polyploidkomplexen unter unseren Reliktsippen um ein weiteres Beispiel.

Das mitteleuropäische Areal folgt der Disjunktionsformel '. SG . NKU/WMBöDJ'; weitere Vorkommen liegen in den Apenninen (POLATSCHEK 1966: 9). Die Angaben aus den Süd- und Ostkarpaten, von MEUSEL, JÄGER & WEINERT übernommen, sind nach NYARADY (1955, in Flora R. P. R. 3: 285) zweifelhaft. Auch sonst sind die Literaturangaben über Vorkommen von *C. petraea* nicht immer verläßlich, da die Art vielfach mit *C. arenosa* (L.) Hay. verwechselt wurde. Die auf Grund von Herbarbelegen gesicherten Funde in den Ostalpenländern hat POLATSCHEK (1966: 10) kartographisch dargestellt. Daraus ergibt sich für die Nordöstlichen Kalkvoralpen weitgehende Deckung mit dem Areal von *Pinus nigra.* Die Schwarza-Traisen-Linie wird geringfügig überschritten (Türnitz); zwei weiter westlich gelegene Fundorte sind Lassingfall/Ötschergräben (wie bei *Euphorbia saxatilis!)* und Totes Weib bei Mürzsteg (ähnlich wie bei *Arabis pauciflora:* Neuberg an der Mürz!). Kleine Karpaten und Südwestliches Ungarisches Mittelgebirge sind weiter östlich gelegene Teilareale, Wachau, südwestmährische Granittäler (vgl. ŠMARDA 1963: Karte 48), Innerböhmen und einzelne Stellen der Deutschen Mittelgebirge (mit Jura) weiter nordwestliche. Ein isolierter Fundort liegt in Nordmähren (Bystřice-Tal bei Olomouc [= Olmütz]), einer im Krakauer Jura (Dabrowa bei Bedzin).

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

In Niederösterreich bewohnt *Cardaminopsis petraea* Felsspalten, aber auch Felsgrus und Felsschutt, oft im unmittelbaren Bereich von Schwarzföhrenwäldern. In der Mödlinger Klause gedeiht sie zusammen mit *Dianthus plumarius* subsp. *neilreichii* und *Draba lasiocarpa.*

Arabis pauciflora (Grimm) Garcke *(Brassicaceae)*

Diese Art bildet innerhalb der Gattung *Arabis* die monotypische Sektion *Brassicoturritis* (O. E. Schulz 1936: 544) und weicht nach Polatschek (1966: 4) auch durch ihre Chromosomengrundzahl (x = 7) von allen anderen europäischen *Arabis*-Arten (x = 8) ab. Das Areal ist gegenüber anderen Beispielen weniger leicht zu deuten, da das typische Bild eines glazial geprägten Disjunktionsareals durch postglaziale Arealerweiterungen vor allem in Ostfrankreich, den Deutschen Mittelgebirgen und den Westalpen verwischt ist. Diese Arealerweiterungen haben indessen keineswegs zu einer geschlossenen Wiederbesiedlung Mitteleuropas geführt („Rückwanderung auf kurze Distanz"). Parallel mit dem chorologischen geht auch das ökologisch-soziologische Verhalten der Art, die in reich reliefierten Bergländern ähnlich wie *Aconitum anthora* Felsgebüsche und Staudenfluren — in den Westalpen bis 2000 m Höhe! —, daneben aber teilweise auch postglazial eingewanderte wärmeliebende Laubwälder besiedelt.

Die Gesamtverbreitung ist bei Meusel, Jäger & Weinert (1965: Karte 188 d) dargestellt: Teilareale liegen in der montanen Stufe der Pyrenäen, Corbières und Cevennen, des Apennins, der West- und Südalpen. Zwei Ketten von Vorkommen zweigen aus den südeuropäischen Gebirgen nordwärts ab: Die eine, westliche, verläuft über Ostfrankreich und erreicht von hier die Ardennen und das Rheinische Schiefergebirge, die andere, östliche, folgt der Disjunktionsformel '. S . . NK . / WMBöDJ', reicht also ebenfalls bis in die Deutschen Mittelgebirge. Zwischenvorkommen liegen auch im Schweizerischen und Schwäbischen Jura.

Was die östlichen, hier besonders interessierenden Vorkommen (Abb. 7) betrifft, so ist ihre Kenntnis durch mancherlei Irrtümer in der Literatur getrübt. In den Dinarischen Gebirgen, also im eigentlichen illyrischen Gebiet, wo die Art von Hayek (1927—33, I: 402—403) angegeben wurde, fehlt sie höchstwahrscheinlich (vgl. Meusel, Jäger & Weinert 1965, Text, S. 109). Die Angabe aus Bosnien („Crno Ježero in 1400 m") bei Polatschek (1966: 5) entspringt einem Mißverständnis; gemeint ist der von T. Wraber (1960: 377) mitgeteilte Fundort in den Südöstlichen Kalkalpen: Slowenien, Julische Alpen, Črno jezero, in 1400 m Höhe. In Slowenien liegt auch noch ein weiterer, bei Hegi (1908—31, IV/1) übergangener Fundort, nämlich bei Miren im Wippachtal (Vipavska dolina) (Pospichal 1897, I: 479), sowie eine erst kürzlich entdeckte Fundortsgruppe bei Breginj nahe der jugoslawisch-italienischen Grenze (Wraber 1967: 116). Die slowenischen Fundorte sind die östlichen Eckpunkte des großen, aber lückenhaften südalpinen Teilareals. Nach Norden zu tritt *A. pauciflora* dann wieder in den Nordöstlichen Kalkvoralpen auf, was zwar seit Neilreich (1859: 710) bekannt ist, von Hegi aber ebenso wie in der 2. Auflage von Hegis Flora durch Markgraf (1958—63) nicht beachtet wurde. Da auch in der Verbreitungskarte von Polatschek

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

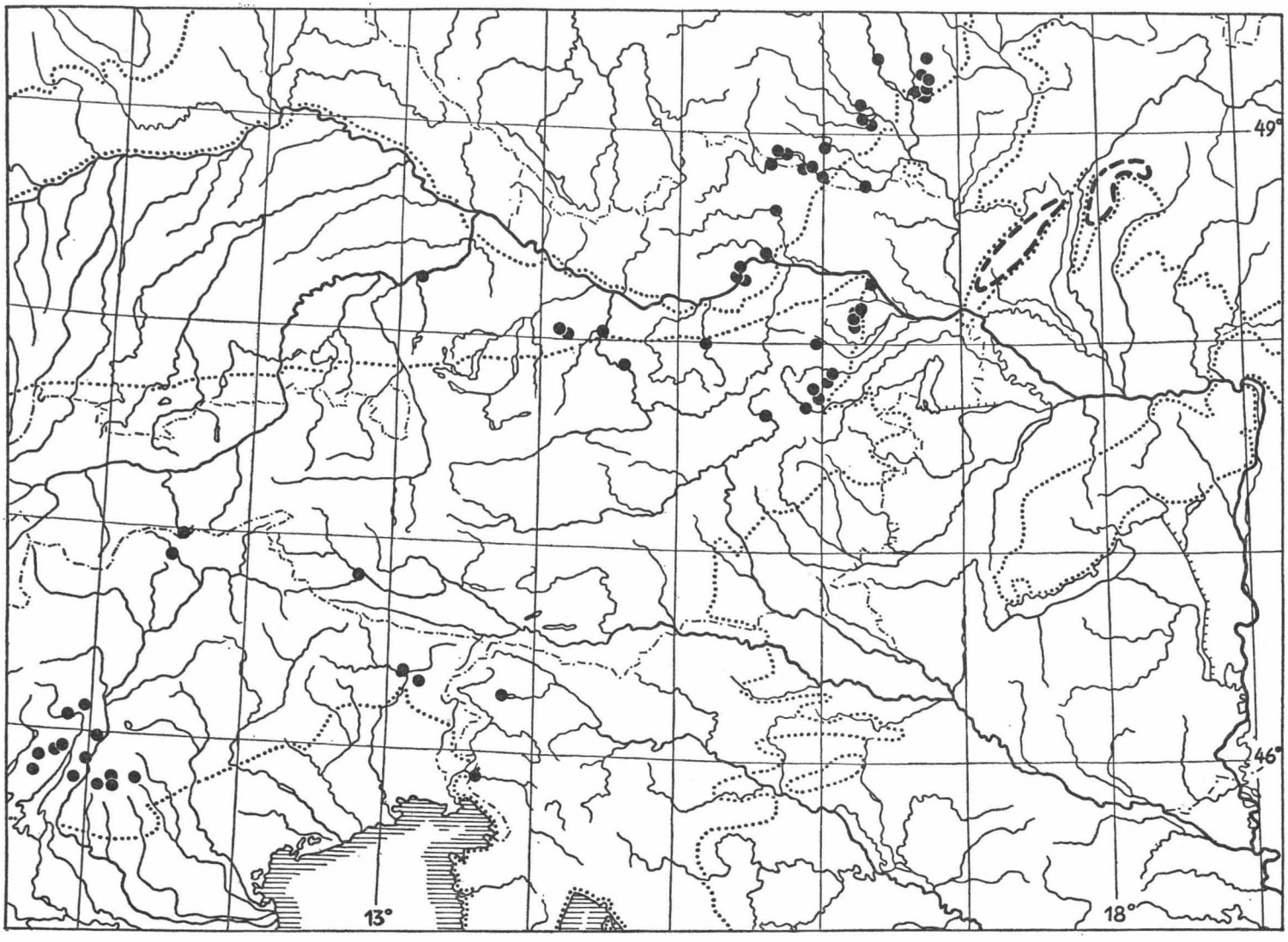


Abb. 7. *Arabis pauciflora* (Grimm) Garcke in den östlichen Alpenländern (unter Verwendung der Karte von POLATSCHEK 1966: 5; mährische Fundorte nach ŠMARDA 1963: Karte 19). (Außerdem in den Julischen Voralpen bei Breginj [siehe Text!].)

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

(1966: 5) nur ein Teil der Literaturangaben berücksichtigt ist und die Arealkarte von MEUSEL, JÄGER & WEINERT wegen ihres kleinen Maßstabes keine genaue Auskunft geben kann, seien die Fundorte am nordöstlichen Alpenrand an dieser Stelle zusammengefaßt:

Nördlicher Wienerwald: Leopoldsberg (NEILREICH 1859: 710). Südlicher Wienerwald: Maurer Wald (POLATSCHEK 1966: 4); im Tal von Kalksburg zum Roten Stadel (NEILREICH 1859: 710); Eichkogel bei Kaltenleutgeben (HAYEK, in NEUMAYER 1921: (186); auf den Abfällen des Geißberges (=Föhrenberge der heutigen Landkarten) und des Großen Flössel sowohl gegen Gießhübel als gegen Kaltenleutgeben zu (NEILREICH 1846: 478); Weißenbach bei Mödling (HALACSY 1896: 48). Niederösterreichische Kalkvoralpen: Gipfel des Hocheck (NEUMAYER 1930: 358); Südhang des Hohen Mandling (1966 ZIMMERMANN ined.); unterhalb der Ruine Starhemberg bei Oberpiesting (O. PORSCH, in NEUMAYER 1930: 358): bei der Ruine Emmerberg in den Fischauer Bergen (BECK 1886: 371); am Kettenliß oberhalb Grünbach (HALACSY & BRAUN 1882: 154); Gösing bei Ternitz (HALACSY 1896: 48); bei Stixenstein (BILIMEK, in NEILREICH 1851: 259); Kuhberg NW Stixenstein (ZIMMERMANN ined.); zwischen Gloggnitz und Reichenau (NEILREICH 1851: 259). Oberes Mürztal (Steiermark): Neuberg a. d. Mürz (RIGLER, in HAYEK 1908—56, I: 468).

Die Analogie dieses Verbreitungsbildes zu den übrigen hier besprochen niederösterreichischen Teilarealen ist klar. Offen bleiben muß dagegen die Entscheidung ob praeoder postglazial für die längs des Alpennordrandes nach Westen vorgeschobenen Einzelfunde (Scheibbs in Niederösterreich, Umgebungen von Großraming, Steyr und Kremsmünster in Oberösterreich), obwohl auch hier hohes Alter gut denkbar ist. Sehr merkwürdig und wohl jünger ist das Vorkommen bei Braunau am Inn, das POLATSCHEK (1966: 5) nach einem von VIERHAPPER pater stammenden Beleg aus dem Herbarium WU mitteilt. Schwer zu beurteilen ist das Alter der Vorkommen im Brennergebiet, wo die Art bis 1550 m ansteigt (SCHAEFTLEIN, GZU).

Die nächstnördliche Fundortsgruppe zieht — ganz wie bei *Aconitum anthora* — von der Wachau in das untere Kamptal und setzt sich vom Thayatal bei Drosendorf und Hardegg über die südwestmährischen Granittäler bis zum Mährischen Karst nördlich von Brünn fort. Sie ist durch die Arealkarten von POLATSCHEK (1966: 5) im österreichischen und von ŠMARDA (1963: Karte 19) im tschechoslowakischen Teil gut bekannt, wurde aber von MEUSEL, JÄGER & WEINERT (1965: Karte 188 d) irrtümlich ausgelassen. Dort sind erst wieder das westkarpatische, nach DOSTAL (1950: 301) von den Kleinen Karpaten bis zum Kňažný Stôl im oberen Neutratal reichende, und das innerböhmische Teilareal eingezeichnet. In den pannonischen Tiefländern fehlt die Art.

Draba lasiocarpa Roch. (= *D. aizoon* Wahlenb., *Brassicaceae)*

Die Hauptverbreitung liegt in den Gebirgen der Balkanhalbinsel. Von dort greift das Areal nordwestwärts bis ins Ungarische Mittelgebirge, in die Karpaten und an den Alpenostrand aus: 'I...NKU' (MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965: Karte 184 d). Am gesamten Alpenostrand kommt die Art nur im Südlichen Wienerwald vor: Mödlinger Klause (zusammen mit *Dianthus plumarius* subsp. *neilreichii),* Teufelstein bei Kaltenleutgeben (hier aber nach mündlicher Überlieferung der Wiener Botaniker vielleicht ehedem angepflanzt). An beiden Stellen bewohnt die Art Dolomitfelsen und grus-

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

bedeckte Absätze im Bereich natürlicher Schwarzföhrenwälder; sie fehlt den vom Flaumeichen-Buschwald beherrschten Vegetationskomplexen der wärmsten Lagen. Dieser demontane, nicht aber colline Charakter kommt auch darin zum Ausdruck, daß die Art vom niederösterreichischen Alpenostrand ohne Zwischenvorkommen in den niedrigeren und daher stärker kontinental-xerothermen Hainburger Bergen direkt bis in die Kleinen Karpaten überspringt. Ebenso verhält sich eine Reihe anderer montaner oder demontaner Arten, wie z. B. *Amelanchier ovalis, Leontodon incanus* oder auch *Globularia cordifolia,* die in den Karpaten sogar erst wieder in der Großen Fatra auftritt.

Peltaria alliacea Jacq. *(Brassicaceae)*

Diese südosteuropäisch-montane Staude gedeiht primär in Felsgebüschen und Staudenfluren, neigt aber zur sekundären Ausbreitung in Waldverlichtungen und Holzschlägen wie auch in Flußauen (Leitha, Mur, Raab). Längs des Alpenostrandes nördlich vorgeschobene, disjunkte Teilareale: 'ISG . N . .' (Arealkarte bei POLATSCHEK 1966: 25). Das niederösterreichische Teilareal liegt fast zur Gänze im Verbreitungsgebiet von *Pinus nigra,* erstreckt sich aber weniger weit nach Norden und Westen als dieses. Es ist dies die gleiche merkwürdige Beschränkung auf den südlichen, in den höheren Voralpen gelegenen Teil des Schwarzföhrenareals, wie sie auch bei *Aconitum anthora,* bei *Sisymbrium austriacum,* beim diploiden *Galium austriacum* subsp. *austriacum* oder bei *Campanula praesignis* besteht.

Bei *Peltaria alliacea* kommen diploide (2n = 14) und tetraploide (2n = 28) Populationen vor. Die Zählungen POLATSCHEKS (1966: 24—25) haben vom Alpenostrand diploide, aus dem illyrischen Raum aber tetraploide Zahlen ergeben — ebenfalls ein Indiz gegen jüngere Zuwanderung der Alpenostrand-Populationen aus Süden.

Thlaspi subsect. **Montana** Janchen *(Brassicaceae)*

Auf die innere Struktur dieses Formenkreises der süd- bis mitteleuropäischen Gebirge haben die cytotaxonomischen Untersuchungen POLATSCHEKS (1966: 33—38, mit Arealkarte) viel Licht geworfen. Neben subalpinen bis alpinen Sippen der Nordöstlichen und Südöstlichen Kalkalpen steht eine Anzahl montan-disjunkter Sippen Südosteuropas. Am niederösterreichischen Alpenostrand sind zwei hybridogen-polyploide Arten der Gruppe vertreten, nämlich das mitteleuropäisch-montan-disjunkte *T. montanum* L. (4 x, nach POLATSCHEK aus der 2 x-Sippe der nordostalpinen *T. alpinum* Crantz und dem illyrisch-südostalpinen *T. praecox* Wulf. [2 x] entstanden) sowie der in drei disjunkten Teilarealen auftretende Endemit des Alpenostrandes *T. goesingense* Halácsy (8 x, aus *T. montanum* und dem illyrisch-pannonischen *T. jankae* Kern. [2 x] hervorgegangen).

Alle Sippen der Subsektion *Montana* besiedeln Gesteinsfluren, Schuttböden oder flachgründige *Pinus*-Wälder, und nur ausnahmsweise wechseln sie auf tiefgründige Standorte über, wie es MELZER (1964: 184) für *T. goesingense* aus dem südlichen Burgenland berichtet hat. Die gemeinsame Disjunktionsformel lautet 'ISGBNKU/WMBöD': Das heißt, daß Angehörige dieses Formenkreises in allen süd- und ost-

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

mitteleuropäischen Refugialräumen vertreten sind, außerhalb dieser Räume aber im ganzen Gebiet nicht vorkommen! Einzelne etwas herausfallende Vorkommen, wie das von *T. montanum* auf der Forsthaide bei Amstetten, dürfen wohl mit Rückwanderung auf kurze Distanz erklärt werden: Im erwähnten Fall liegt zum Beispiel das Reliktgebiet des Donautales mit der Wachau nicht allzu weit entfernt.

Was die am Alpenostrand vertretenen Sippen betrifft, so schließen die Areale von *T. montanum* und *T. goesingense* einander aus. *T. montanum:* '.... NK . / WMBöDJ', in der niederösterreichischen Schwarzföhrenlandschaft nur nördlich der Linie Furth—Gainfarn, außerdem bei Gutenstein; *T. goesingense:* '.. GBN . .', in der niederösterreichischen Schwarzföhrenlandschaft nur im südlichen Abschnitt: Gösing und Flatzer Wand bei Ternitz. Im Sprung des *T. montanum* vom Alpenostrand zum Südwestrand der Böhmischen Masse (Wachau, Kamptal, Hardegg, Südwestmähren) wiederholt sich das Verhalten von *Aconitum anthora, Sisymbrium austriacum, Arabis pauciflora, Cardaminopsis petraea* und des später besprochenen *Leucanthemum maximum* sowie einer Reihe in den Alpen weiter verbreiteter dealpin-präalpiner Kalkpflanzen *(Sesleria varia, Thesium alpinum, Biscutella laevigata* u. a.; vgl. SUZA 1936: 455—458).

T. montanum ist am Alpenostrand Charakterart für die grasigen Schwarzföhrenwälder tieferer Lagen (Seslerio-Pinetum nigrae). *T. goesingense* gedeiht in Niederösterreich in mittelmontanen Schwarzföhrenwäldern (Euphorbio saxatilis-Pinetum nigrae), in Gesteinsfluren und im Kalkschutt.

Anthyllis montana L. *(Fabaceae)*

Über das auffallend disjunkte submediterran-montane Areal dieser Art — es reicht mit vielen Lücken von den Gebirgen Spaniens bis zur Balkanhalbinsel und zu den Ostkarpaten, vgl. MEUSEL, JÄGER & WEINERT (1965: Karte 239 d) — findet sich schon bei HEGI (1908—31, IV/3: 1355) die Deutung, es sei wohl hauptsächlich durch die Eiszeiten zerstückelt worden. Nicht nur das allgemeine Verbreitungsbild, auch das von MERXMÜLLER (1952—54, I: 119—120, mit Karte B 5) genauer dargestellte Alpenareal, in den Westalpen durch subsp. *montana,* weiter östlich durch subsp. *jacquinii* (Rchb.) Hayek gebildet, spricht eindeutig dafür. Disjunktionsformel: 'IS . . N . .'. In den Ostalpen stehen einer Kette von Vorkommen am Alpensüdrand, vom Comosee bis Slowenien und Südkärnten, vier Fundorte in der montanen Stufe des niederösterreichischen Alpenostrandes gegenüber (Abb. 8): Ht. Föhrenberg bei Perchtoldsdorf (ca. 570 m, vereinzelt bis 300 m herabsteigend), Große Kanzel der Hohen Wand (ca. 1040 m), Gösing bei Ternitz (ca. 860 m) und Gahns oberhalb Prigglitz bei Gloggnitz (ca. 700 m, SCHEFCZIK ined.). Standorte sind meist offene Felsfluren, die mit Schwarzföhrenwäldern im Komplex stehen.

Euphorbia saxatilis Jacq. *(Euphorbiaceae)*

Die Felsen-Wolfsmilch besiedet in den Niederösterreichischen Kalkvoralpen vor allem flachgründige, steinige oder grusige Kleinstandorte in Schwarzföhrenwäldern, wobei sie die tiefsten und wärmsten Schwarzföhrenwälder im Kontaktbereich zum collinen

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

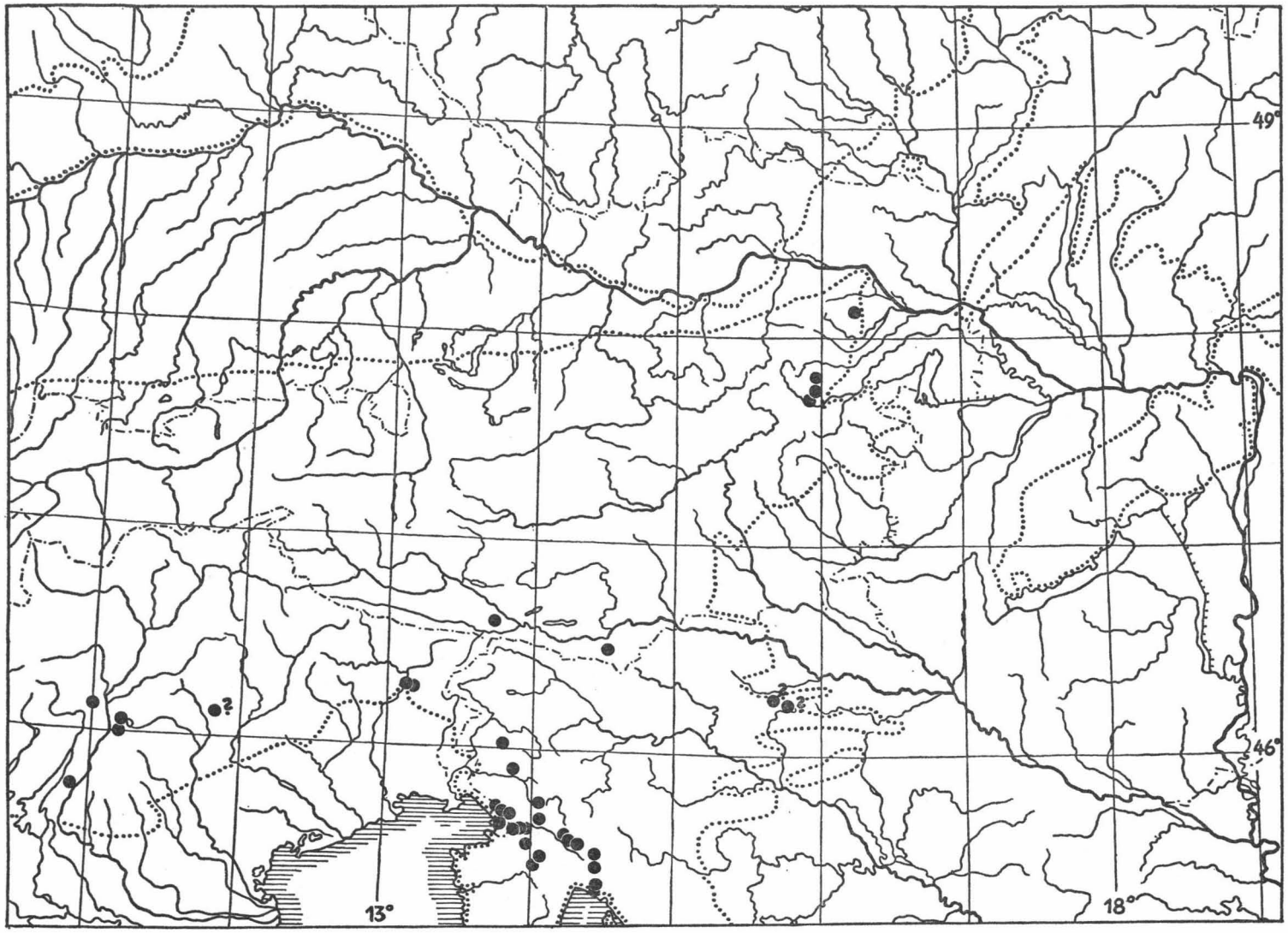


Abb. 8. *Anthyllis montana* L. in den östlichen Alpenländern (unter Verwendung der Karte von MERXMÜLLER 1952—54: 119; slowenische Fundorte nach brieflicher Mitteilung von T. WRABER [Ljubljana]).

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

Flaumeichen-Gebiet der Thermenlinie meidet. Deshalb hat WENDELBERGER (1963 a) die optimalen, meist *Erica carnea*-reichen Schwarzföhrenwälder der kühleren und luftfeuchteren Lagen als Assoziation Euphorbio-Pinetum nigrae benannt. Allerdings gedeiht *Euphorbia saxatilis* auch in Kalk- oder Dolomit-Felsspalten. Das Areal deckt sich weitgehend mit dem von *Pinus nigra:* Nördlichster Fundort ist das Kiental an der Nordseite des Anningers bei Mödling, südwestlichster die Raxalpe (Abstürze gegen das Höllental). Nach Westen vorgeschobene Fundorte liegen am Fuß des Göllers (POLATSCHEK, mündliche Mitteilung) und des Ötschers (Hintere Tormäuer, ca. 650 m, J. BAUMGARTNER in NEUMAYER 1930: 350), wo Dolomitschluchten geeignete Standorte bieten. *Euphorbia saxatilis* wurde schon von MERXMÜLLER (1952—54, I: 117—118, mit Arealkarte B 1) unter den Alpenpflanzen mit nordostalpinem Teilareal genannt. Ihrer Höhenstufenzugehörigkeit nach ist sie indessen ganz eindeutig eine montane Art.

Die Sippe ist ein Endemit der niederösterreichischen Kalkvoralpen: '. . . . N . .'. Nah verwandte, bisher meist ebenfalls als *E. saxatilis* bezeichnete Formen gedeihen im Slowenischen Küstenland (Berg Čaven am Südrand des Trnovski gozd) und in den Dinarischen Gebirgen Kroatiens (*E. triflora* Schott, Nym. et K.; vgl. TRINAJSTIĆ 1968 und POLDINI 1969b). Zum gleichen Formenkreis gehört auch *E. kerneri* Huter, die in den südlichen Kalkalpen vom Kanaltal bis zu den Dolomiten gedeiht. Für den ganzen Formenkreis gilt also die Disjunktionsformel 'IS . . N . .'; von allen Teilarealen ist das niederösterreichische das größte und geschlossenste.

Peucedanum austriacum (Jacq.) Koch *(Apiaceae)*

Das submediterran-montan-disjunkte Areal dieser Art reicht vom Apennin über die westlichen und südlichen Alpenländer, die nördlichen Balkanländer und die Ostkarpaten bis zur Krim. Disjunktionsformel: 'IS . . N . . '. Das nordostalpine Teilareal erstreckt sich längs der Thermenlinie von Wien—Kalksburg bis zum Semmering und zur Raxalpe; aus den Voralpen liegen zahlreiche Funde von A. ZIMMERMANN (unveröff.) vor, westwärts etwa bis zum Hallbach- und Schwarzatal. Ein isolierter, noch weiter nach Westen vorgeschobener Fundort ist die Kalte Kuchel bei Annaberg (EHRENDORFER, in POLATSCHEK 1966: 42); nach BRITTINGER 1862: 1077 soll die Art aber auch bei Maria Neustift an der oberösterreichisch-niederösterreichischen Grenze gefunden worden sein. Obwohl nicht nur die Verbreitung, sondern auch die Gesellschaftsbildung der Art erst ungenügend bekannt ist, läßt sie sich doch den übrigen hier besprochenen Sippen recht gut anschließen.

Primula auricula L. subsp. **balbisii** (Lehm.) Arcang. (= *P. ciliata* Moretti) *(Primulaceae)*

Pflanzen, die dieser hauptsächlich südalpinen, besonders in Südtirol verbreiteten Sippe zumindest nahestehen, treten in montanen Lagen der niederösterreichischen Voralpen immer wieder auf. BECK-MANNAGETTA (1890—93: 917) nennt folgende Fundorte: Ebelthal bei Furth a. d. Triesting, Geyer bei Pottenstein, Steinapiesting, in der Miesleiten des Schneeberges, auf dem Grünschacher der Raxalpe, Lilienfelder Alpen, bei St. Aegid am Göller, Terz; Türkensturz bei Seebenstein; als var. *obristii* (Stein) Beck

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

bezeichnete Übergangsformen zu subsp. *auricula* auch in der Mödlinger Klause und anderwärts. Auch die *P. auricula*-Vorkommen auf dem Peilstein und bei Öd im Piestingtal dürften hierhergehören. Disjunktionsformel: '.S..N..'. Allerdings bedürfen die nordostalpinen Typen noch der endgültigen systematischen Klärung. Es ließe sich vermuten, daß *balbisii*-Typen so wie in den Südlichen Kalkalpen, so auch am Alpenostrand die letzte oder schon frühere Kaltzeiten überdauert hätten, dann aber von *auricula*-Typen infiltriert und in höheren Lagen völlig aufgesogen wurden.

Melampyrum angustissimum Beck *(Scrophulariaceae)*

Diese auffallende Sippe aus der *M. nemorosum*-Verwandtschaft ist ein Endemit unseres Alpenostrand-Abschnittes: '....N..'. Das Areal vom Lindkogel bei Baden durch die Voralpen bis ins Semmering-Rax-Gebiet und westwärts bis zur Reisalpe (JANCHEN 1956—60: 512) sowie die Höhenverbreitung bis mindestens 900 m passen ausgezeichnet zu den übrigen hier besprochenen Sippen. Ein vereinzelter, bisher nicht beachteter Fundort aus dem Erlauftal (Buchberg ad Scheibbs prope domum Fürteben, 1879 PRZYBYLSKI, GZU) erinnert an das analoge Auftreten von *Arabis pauciflora* (vgl. Abb. 7) sowie an die Vorkommen von *Aconitum anthora* und *Euphorbia saxatilis* in den nahen Ötschergräben bzw. den Tormäuern. Zwar ist die Systematik von *Melampyrum angustissimum* noch recht klärungsbedürftig; besonders gilt dies für die Abgrenzung gegen *M. subalpinum* (Juratzka) Kern. Da jedoch auch die gewöhnlich als *M. subalpinum* bezeichneten Pflanzen in Niederösterreich auf die Schwarzföhrenlandschaft beschränkt sind, wird eine künftige Neufassung der Systematik unserer Gruppe am chorologischen Bild nichts Wesentliches ändern können.

Galium austriacum Jacq. *(Rubiaceae)*

An dieser Art hat EHRENDORFER schon 1949 die Bindung niedrig-ploider Glieder teilweise hochpolyploider Formenkreise an eiszeitlich wenig beeinflußte Räume demonstriert; vgl. dazu auch die Verbreitungskarte des oktoploiden *G. pumilum* und seiner vorwiegend diploiden und tetraploiden Ausgangssippen bei EHRENDORFER (1962: 144). *G. austriacum* besitzt zwei Fundpunkte in den Ostkarawanken — Uršlja gora (EHRENDORFER 1949: 119) und Südhang der Petzen (Peca; M. WRABER [det. F. EHRENDORFER], in T. WRABER 1967: 121)[1]) —, ein isoliertes Vorkommen im burgenländischen Serpentingebiet bei Bernstein, dann aber geschlossene Areale am niederösterreichischen Abschnitt des Alpenostrandes, in den Westkarpaten und im Ungarischen Mittelgebirge (Disjunktionsformel: '.S.BNKU'); beachtenswert das Übergewicht der nördlichen Teilareale gegenüber den äußerst spärlichen Vorkommen im Süden. Das niederösterreichische Teilareal reicht von den Föhrenbergen bei Perchtoldsdorf durch die gesamte Schwarzföhrenlandschaft bis ins Höllental und westwärts ins Traisental. Die Übereinstimmung mit dem niederösterreichischen *Pinus nigra*-Areal ist nahezu vollkommen; sogar der Außenposten bei Seebenstein ist beiden Arten gemeinsam. Ein isoliertes Vorkommen im Gesäuse (EHRENDORFER, mündl. Mitteilung) erinnert an das Verhalten von *Aconitum anthora.*

[1]) Die reiche Pflanzenwelt der österreichischen Seite der Petzen hat MELZER (1968) den Lesern unseres Jahrbuches anschaulich geschildert.

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

G. austriacum umfaßt sowohl diploide als auch tetraploide Teilsippen. Diploide Typen treten nach EHRENDORFER (1949, mit Arealkarte, und unveröff.) in Slowenien, im Südteil des niederösterreichischen Teilareals und in den Westkarpaten auf. In Niederösterreich ist das diploide *G. austriacum* subsp. *austriacum* (vgl. JANCHEN 1956—60: 571) streng an Schwarzföhren- und vereinzelt auch Rotföhrenwälder der montanen Stufe gebunden, während die tetraploiden Typen weniger stenök sind. Analog verhalten sich auch die Areale: Während die diploide Unterart auf den unmittelbaren Alpenostrandbereich beschränkt ist und hier wiederum den südlichen Abschnitt (Badener Helenental bis Höllental) bevorzugt, findet sich die jüngere Unterart nicht mehr im Zentrum, sondern vornehmlich im westlich und nördlich anschließenden Randbereich unseres Refugialraumes (vgl. Abb. 1 r). Im Inneren der Voralpen und gegen höhere Lagen steht sie übrigens in engem Kontakt mit dem ebenfalls tetraploiden *G. anisophyllum* Vill. subsp. *alpino-balcanicum* Ehrendf., das seinerseits ebenfalls als ± reliktäre Basissippe am Aufbau eines hybridogen-polyploiden, ganz offenbar vom Wechsel der Glaziale und Interglaziale geformten Verwandtschaftskreises beteiligt ist (EHRENDORFER 1958).

Campanula praesignis Beck *(Campanulaceae)*

Klassische Beispiele für (sub-)mediterran-montan-disjunkte Reliktareale hat PODLECHS Studie (1965) über die Subsektion *Heterophylla* der Gattung *Campanula* erschlossen. Die Gegenüberstellung von Arealkarten der Schwarzföhre und der mit knorrigen Rhizomen ausgestatteten, felsbewohnenden Glockenblumen aus der WITASEKschen Serie *Saxicolae* (Abb. 2) bedarf kaum mehr eines Kommentars. Wie das niederösterreichische Teilareal von *Pinus nigra,* so ist auch das Areal von *C. praesignis* das nördlichste des ganzen Formenkreises, sieht man von der erst kürzlich (KOVANDA 1966) beschriebenen karpatischen *C. xylocarpa* ab. Während aber die geographischen Rassen der Schwarzföhre durch mannigfache Übergänge verbunden sind, so daß nur von subspezifischer Differenzierung gesprochen werden kann, haben wir bei *Campanula* ser. *Saxicolae* morphologisch eindeutig differente Arten vor uns, ein zusätzliches Indiz für das beträchtliche Alter der Arealzerstückelung.

Wie alle *Saxicolae,* ist *C. praesignis* eine stenöke Felsspaltenpflanze der montanen Stufe. Das Areal reicht vom Triestingtal über die Hohe Wand, Gutenstein und das Schneeberg-Rax-Massiv bis zum Semmering; detaillierte Arealkarte und Fundortsliste bei PODLECH (1965). Disjunktionsformel für *C. praesignis:* '....N..', für die *Saxicolae* insgesamt: 'IS.. NK.' (+ mediterrane Gebirge). Schließt man introgressiv von *Saxicolae*-Sippen *(C. carnica, C. praesignis)* beeinflußte *C. rotundifolia*-Typen („*C. racemosa* [Krašan] Witasek" p. p.) in die Betrachtung ein, so erweitert sich die Disjunktionsformel auf 'ISG . NK .', da solche Typen nicht nur in den heutigen *Saxicolae*-Arealen, sondern z. B. auch im Grazer Kalkbergland auftreten.

Campanula baumgartenii J. Becker subsp. **beckiana** (Hayek) Podlech *(Campanulaceae)*

Zwar fällt diese Sippe des Westlichen und Südlichen Wienerwaldes und der östlichen Niederösterreichischen Kalkvoralpen (südwärts bis zum Semmering und ins Höllental,

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

westwärts ins Traisental) etwas aus der Reihe der übrigen hier diskutierten Arten heraus: Sie wächst nicht nur in verschiedenen mesophilen Staudenfluren, sondern vor allem auch in Wiesen, und sie scheint nach PODLECH (1965: 121) ebenso wie die sehr nahestehende subsp. *baumgartenii* des Oberrheingebietes phylogenetisch abgeleitet zu sein (4 x, wahrscheinlich allotetraploid aus bestimmten *C. rotundifolia*-Typen × *C. serrata*). Doch haben wir schon in *Thlaspi montanum* und *Thlaspi goesingense* allopolyploide Sippen kennengelernt, deren Entstehung auf Grund ihrer eiszeitlich überprägten Areale noch vor der Würmeiszeit anzusetzen ist. Ähnliches mag auch für *C. baumgartenii* gelten. Nicht nur das mit so vielen anderen kongruente niederösterreichische Areal (vgl. PODLECH 1965: 123—124 und 179, mit Karte, sowie NEUMAYER 1930: 390), auch die überaus markante Disjunktion ins Slowenische Küstenland spricht dafür. Dort besteht ein einziger Fundort: Mala Lazna im Trnovski gozd (FILIPIČ 1959: 219). Die Disjunktionsformel lautet also: '. S . . N . .'. Der Gedanke liegt nahe, daß das im Vergleich zu anderen Alpenostrandrelikten auffallende Ausgreifen in Wiesen und in den Flysch-Wienerwald mit größerem Biotypenreichtum der mutmaßlich allotetraploiden Art zu erklären ist. Die beiden Hauptareale der Gesamtart *C. baumgartenii* wiederholen in auffallender Weise die Ost-West-Disjunktion der diploiden *C. serrata:* Das Alpenostrandareal von *C. baumgartenii* subsp. *beckiana* läßt sich zum karpatischen von *C. serrata* subsp. *serrata* in Beziehung setzen, und das oberrheinische Areal von *C. baumgartenii* subsp. *baumgartenii* zum pyrenäisch-zentralfranzösischen von *C. serrata* subsp. *recta* (vgl. PODLECH 1965: 187, Karte 33).

Carduus crassifolius Willd. subsp. **glaucus** (Baumg.) Kazmi *(Asteraceae)*

Diese früher meist als *Cardus glaucus* Baumg. bezeichnete Sippe bewohnt ein typisches, von den Venetianer Alpen bis zu den Ostkarpaten reichendes Disjunktionsareal: '. SG . NKU'. Arealkarte: KAZMI (1964: 524, ohne die ostkarpatischen Fundorte). In Niederösterreich gedeiht die Seegrüne Distel auf den Kalkvoralpen von Wien-Kalksburg bis zum Gahns bei Payerbach und westwärts etwa bis zum Hohenberger Gscheid (ZIMMERMANN, unveröff.). Ein Außenposten befindet sich auf dem Türkensturz bei Seebenstein (1932 KORB, W), wie es auch für *Pinus nigra, Primula auricula* subsp. *balbisii* und *Galium austriacum* subsp. *austriacum* gilt. Westwärts vorgeschobene, isolierte Fundorte liegen auf der Aflenzer Bürgeralpe in 1000—1700 m Höhe (1896 KRAŠAN, GZU; vgl. *Tanacetum subcorymbosum!)* und nach der Karte von KAZMI auch im Gesäuse (vgl. *Aconitum anthora* und *Galium austriacum!*).

Die Sippe ist eine Charakterpflanze montaner Felsfluren und *Sesleria*-Rasen, die vielfach mit Schwarzföhrenwäldern zu Vegetationskomplexen verknüpft sind. Ähnlichen Charakter haben die Vorkommen im Grazer Bergland. Die Angabe von KAZMI (1964: 389—390), daß unsere Sippe in den Alpen in großer Höhe, subsp. *crassifolius* aber in niederen Lagen verbreitet sei, beruht offenbar auf einem Irrtum, in Wirklichkeit bewohnt die in den Alpen weiter verbreitete, morphologisch wie chorologisch zu *C. defloratus* L. überleitende subsp. *crassifolius* eher höhere Lagen als subsp. *glaucus*.

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

Ligularia sibirica (L.) Cass. *(Asteraceae)*

Erst im Jahr 1957 hat A. NEUMANN (Wien) den bisher einzigen alpenländischen Fundort dieser eurasisch-kontinentalen Flachmoor-Hochstaude entdeckt: Grillenberger Tal bei Berndorf, also inmitten der niederösterreichischen Schwarzföhrenlandschaft (JANCHEN 1956—60: 685). R. FISCHER (1963) hat den Standort geschildert: eine Flachmoorwiese, in der auch *Seneco umbrosus* häufig ist. Die nächsten Vorkommen liegen in Böhmen und in den Westkarpaten; die Disjunktionsformel für die mitteleuropäischen Fundorte lautet also '.... NK . / Bö'. Westliche Außenposten finden sich im französischen Zentralplateau und in den Pyrenäen. Die chorologische und florengeschichtliche Stellung von *Ligularia sibirica* ist freilich eine andere als die der übrigen hier besprochenen Sippen. Sie gehört nicht zum mehr-minder autochthonen süd-mitteleuropäischen, sondern zum zentralasiatischen, wohl erst im Pleistozän zugewanderten Element. Vielleicht geht die heute so disjunkte Verbreitung auf Einwanderung in einem früheren Abschnitt der Pleistozäns und Arealreduktion in darauffolgenden Interglazial- und Glazialperioden zurück.

Senecio umbrosus W. et K. *(Asteraceae)*

Im wesentlichen eine Pflanze der Karpaten und der nordbalkanischen Gebirge, besitzt diese Art auch am Alpenostrand einige Vorkommen, so daß sich eine Disjunktion 'I .... NK .' ergibt. Neben einem Teilareal in den Kalkvoralpen zwischen Triesting- und Piestingtal und einem Fundort bei Kranichberg südlich von Gloggnitz stehen Vorkommen in der Feuchten Ebene des Wiener Beckens und in den Leithaauen. Zwar liegen die Vorkommen im Bergland teilweise in klimaxnahen Buchenwäldern. Daneben findet sich die Art aber auch in Pflanzengesellschaften, die für glaziale Überdauerung durchaus in Frage kommen: in Schwarzföhrenwäldern (Etiketten im Herbarium W: „in sylvis saxosis *Pini nigricantis* ad Pottenstein, solo calcareo"; „Grabenwegtal bei Pottenstein; in pinetis apertis, solo calc.") und in Flachmoorwiesen (im Grillenberger Tal zusammen mit *Ligularia sibirica!).* Auch in der Ebene gedeiht *Senecio umbrosus* in Flachmoorwiesen und Auen, ähnlich wie es beim nächst verwandten *S. doria* L. der pannonischen Niederungen die Regel ist. Ob die Tieflandsvorkommen von *S. umbrosus,* wie meist vermutet, auf Herabschwemmung aus dem Bergland zurückgehen oder größere Eigenständigkeit besitzen (glaziale Überdauerung in Flachmoorgesellschaften?), ist schwer zu beurteilen. Das Areal in den Voralpen ist jedenfalls mit den übrigen hier besprochenen Beispielen nächst verwandt.

Senecio aurantiacus (Hoppe) Less. *(Asteraceae)*

Der vielgestaltige Formenkreis von *Senecio integrifolius* umfaßt in Mitteleuropa neben der eurasisch-kontinentalen Trockenrasenpflanze *S. integrifolius* (L.) Clairv. auch einige ± montane Sippen von wesentlich engerer Verbreitung. Unter diesen zeigt *S. aurantiacus* die charakteristische Disjunktion '. SGBNK . / .MBö'; vgl. Abb. 9. Das niederösterreichische Teilareal reicht von Pottenstein an der Triesting über die Piestingtaler Berge bis zum Schneeberg; einzelne Vorkommen strahlen ostwärts ins nördliche

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

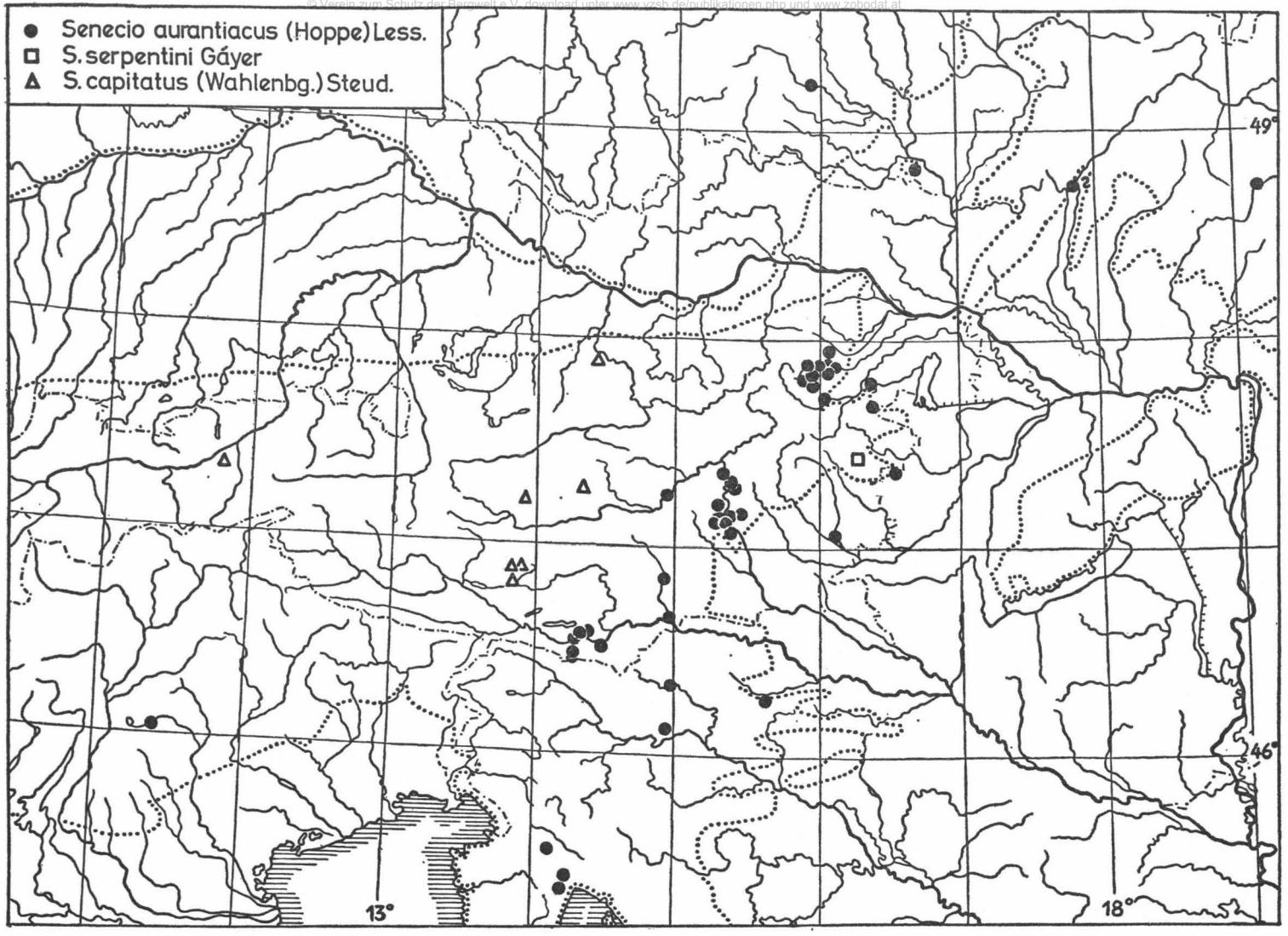


Abb. 9. Gebirgssippen aus der *Senecio integrifolius*-Gruppe in den östlichen Alpenländern. *(S. aurantiacus* außerdem im Südburgenland: Hochcsaterberg bei Kohfidisch [MELZER ined.].)

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

Burgenland aus (Sauerbrunn am Rosaliengebirge; Fuß des Dachsriegels im Ödenburger Gebirge). Die Art gedeiht sowohl in trockenen, lichten Wäldern als auch in gelegentlich etwas feuchteren Bergwiesen. Nah verwandt sind noch *S. serpentini* Gáyer, ein Endemit des Bernsteiner Serpentinberglandes, und der ebenfalls reliktär-disjunkte *S. capitatus* (Wahlenbg.) Steud., eine südeuropäische Gebirgspflanze mit Vorkommen in den Pyrenäen, den Abruzzen, den Südwestalpen, vereinzelten Fundpunkten in den mittleren und östlichen Alpen und weiteren Teilarealen im Balkan-Karpaten-Raum.

Abb. 9 enthält außer den von CUFODONTIS (1933: 27—32 und 37—40) zitierten noch folgende weiteren Fundorte:

S. aurantiacus: Niederösterreich: An Waldrändern bei Pottenstein, 1848 ETTINGSHAUSEN (GZU). Burgenland: Am Fuß des Dachsriegels im Ödenburger Gebirge (TRAXLER 1963: 11). Steiermark: Birkach bei Knittelfeld, 1910 ARBESSER (GZU); Kirchkogel bei Pernegg, 1926 ARBESSER (GZU); Wiesen bei Mixnitz, 1904 NEVOLE (GZU); Hang des Größkogels („Kreßberges") im Heuberggraben bei Mixnitz, 1928 EGGLER (GZU); Wartenkogel bei Übelbach, 1926 SALZMANN (GZU und FRITSCH 1929 b: 88), Tallak („Dalakberg") bei Gratwein, 1924 TONCOURT (GZU); Eggenberg N Gratkorn, über der „Zenzerlwand", 1950 W. RÖSSLER (GZU); auf der Leber N Graz, 1921 SALZMANN (GZU und FRITSCH 1929 a: 65). Kärnten: St. Pauler Berge, nahe dem Johannisberg, 1959 MELZER (GZU); Freibach, 1870, ex herb. MULLEY (GZU).

S. capitatus: Oberösterreich: Schoberstein nächst Steyr, ex herb. ETTINGSHAUSEN (GZU). Etwas unsicher, da aus unserem Jahrhundert keine Bestätigung vorliegt!

Unsichere Literaturangaben wurden nicht berücksichtigt. Der von GUGLIA (in JANCHEN 1963: 91) genannte Fundort des *S. serpentini* am Satzenriegel N Rechnitz gehört laut MELZER (mündl. Mitteilung) zu *S. ovirensis* (Koch) DC.

Tanacetum subcorymbosum *(Schur)* C. H. Schultz (= *Chrysanthemum clusii* [Fisch.] Kreutz.) *(Asteraceae)*

Ähnlich wie im Fall der *Senecio integrifolius*-Gruppe steht auch im *Tanacetum corymbosum*-Aggregat einer weitverbreiteten thermophilen Sippe *(T. corymbosum* [L.] C. H. Schultz s. str.) eine montane Art mit enger begrenztem und zerstückeltem Areal gegenüber: *T. subcorymbosum* besitzt die Disjunktionsformel 'ISG . NK . / W '. Hinzu kommen noch einige Vorkommen in den Norischen Alpen (Gurktaler Alpen, Seetaler Alpen, oberes Murtal; vgl. *Senecio capitatus* [Abb. 9] und die Angaben über endemische und disjunkte Pflanzen der östlichsten Zentralalpen bei WIDDER 1955 sowie in der dort zitierten Literatur!). Das nordostalpine Teilareal reicht vom Triestingtal bis ins Rax-Schneeberg-Schneealpen-Gebiet, wo die Pflanze bis etwa 1400 m aufsteigt; westliche Außenposten nennt HAYEK (1908—56, 2, 1: 540) von Aflenz und Vordernberg. In Niederösterreich wächst die Art am häufigsten in montanen Staudenfluren und Gebüschen. Wichtig sind die Ergebnisse von BIJOK (1955), wonach *T. subcorymbosum* diploid (2n = 18) ist, während für *T. corymbosum* die Chromosomenzahl 2n = 36 bestätigt und auf Grund des Meioseverhaltens als allotetraploid gedeutet wird.

Leucanthemum maximum (Ramond) DC. *(Asteraceae)*

Der submediterran-montane Formenkreis von *Leucanthemum maximum* ist von den Pyrenäen über die Alpenländer (besonders West- und Südalpen) bis zur Balkanhalb-

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

insel und zu den Karpaten verbreitet. Nach POLATSCHEK (1966: 136—138, Arealkarte S. 141) stimmen die Populationen des Alpenostrandes mit denen der Karpaten und des Ungarischen Mittelgebirges cytologisch und morphologisch überein („Pannonische Sippe"); disjunkte Verbreitung: 'ISG . NKU / W'. Die niederösterreichischen Vorkommen reichen von den Föhrenbergen bei Perchtoldsdorf südwärts bis zum Piestingtal, südwestwärts bis in den Raum von Gutenstein; bevorzugter Standort sind Schwarzföhrenwälder bis etwa 800 m Seehöhe. Im südlichen Abschnitt der Schwarzföhrenlandschaft (Hohe Wand — Puchberg — Schneeberg — Höllental) wurde die Art dagegen nicht festgestellt. Eine weitere Fundortsgruppe liegt in der Wachau. Damit gleichen die lokalen Verbreitungsverhältnisse in Niederösterreich weitgehend denen von *Thlaspi montanum*.

Es ist schon erwähnt worden, daß die montanen Reliktsippen der niederösterreichischen Schwarzföhrenlandschaft durch eine gleitende Reihe mit den Alpenpflanzen des Nordostareals im Sinn von MERXMÜLLER verbunden sind. Die folgenden Sippen haben zwar ihren Schwerpunkt wie die vorigen in Felsspalten, Gesteinsfluren, Staudenfluren und Föhrenwäldern der montanen Stufe, ihre nordostalpinen Areale erstrecken sich aber ein gutes Stück westwärts über die Schwarzföhrenlandschaft hinaus. Die Traunlinie wird dennoch nur ausnahmsweise überschritten (Tabelle 1):

	Westgrenze in den Nordöstl. Kalkalpen	Gesamtverbreitung
Callianthemum anemonoides (J. Zahlbr.) Endl. (Arealkarten: MERXMÜLLER 1952—54, I: 106; EHRENDORFER, in EHRENDORFER & NIKLFELD 1967: A 4)	Almsee (nach H. JOSEPH, in NEUMAYER 1924: [213])	. . G . N . ., im Gardaseegebiet eine Parallelsippe
Jovibarba hirta (L.) Opiz (= *Sempervivum hirtum* L.) (Karte: MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965: Karte 199 b)	Traun	ISG . NKU
Daphne cneorum L.	Traun	ISGBNKU/WMBöJD, teilweise aber auch im pannonischen Tiefland
Euphrasia stiriaca Wettst. (Karte: MERXMÜLLER 1952—54, I: 104)	Südostrand der Dachsteingruppe bei Öblarn	. . . . N . .
Asplenium sleelosii Leybold (Karte: MERXMÜLLER 1952: 43)	Reichenhall	. S . . N . ., eine nah verwandte Sippe in Marokko und den Pyrenäen

Tabelle 1. Montane Reliktsippen der Nordöstlichen Kalkalpen mit weiter westwärts ausgreifenden Arealen.

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

Von dieser Gruppe zu den eigentlich alpinen Sippen mit Nordostareal vermitteln schließlich einige Arten mit ähnlichem Areal, aber nicht mehr montaner, sondern vorwiegend subalpiner Stufenzugehörigkeit: *Galium meliodorum* (Beck) Fritsch ('. . . . N . .', Westgrenze: Hochschwab; Karte: KRENDL 1967: 535), *Minuartia kitaibelii* (Nym.) Pawl. ('. . G . NK .', Westgrenze: etwa an der Enns; Karte: MERXMÜLLER 1952—54, I: 106), *Campanula caespitosa* Scop. ('IS . . N . .', Westgrenze: Hinterstoder; Karte: PODLECH 1965: 179), *Asperula neilreichii* Beck ('. . . . NK .', Westgrenze: Höllengebirge; Karte: EHRENDORFER, in EHRENDORFER & NIKLFELD 1967: A 3), *Euphorbia austriaca* Kern. ('. . . N . .', Westgrenze: Burgauklamm am Südende des Attersees (RICEK, im Druck); nach SOJAK 1960 auch in den Waldkarpaten), *Galium truniacum* Ronn. ('. . . . N . .', Westgrenze: Reichenhall; Karte: KRENDL 1967: 535).

Auch die diploiden Typen von *Biscutella laevigata* L. (subsp. *austriaca* [Jord.] Mach.-Laur., subsp. *kerneri* Mach.-Laur. u. a.) sind noch zu erwähnen ('. SG . N . U / WMBöD' und andere südeuropäische Gebirge). Sie steigen von den xerothermen Rasen des Alpenostrandes bis in die alpine Stufe der Nordöstlichen Kalkalpen auf. Die Westgrenze ihrer geschlossenen Verbreitung dürfte am Ostrand des Toten Gebirges liegen; einzelne Populationen treten allerdings auch im westlichen und inneren Alpenraum auf.

VI. Schluß

Wir gelangen zur Vorstellung einer würm-hochglazialen Landschaft, die großräumig von Kältesteppen in den Ebenen und alpin-subalpinen Pflanzengesellschaften im Bergland beherrscht war, in der aber die Thermenlinie von Wien-Kalksburg bis an den Fuß des Schneeberges eine ausgesprochene Gunstlage mit Nadelwaldgruppen, montanen Staudenfluren, Fels- und Rasengesellschaften, Anmooren und Bachauen war. Die Beteiligung der Schwarzföhre an diesen Vegetationskomplexen erscheint zumindest für die wärmsten Lagen an steilen, felsigen Sonnenhängen sehr wahrscheinlich. Da die höchsten Schwarzföhren heute einen Höhenabstand von etwa 250—300 m zur oberen klimatischen Waldgrenze einhalten, müssen wir jenseits der eiszeitlichen Kältegrenze der Schwarzföhre den subalpin-subarktischen Waldtypen aus Rotföhre, Fichte, Lärche und vielleicht auch Zirbe noch einen angemessenen Spielraum bis zur Waldgrenze einräumen. Das Ausmaß der Bewaldung unseres Alpenostrandabschnittes mag daraus schon etwas konkreter abgeschätzt werden. Legföhrenkrummholz dürfte ebenfalls eine beträchtliche Rolle gespielt haben.

Ob die Westgrenzen der behandelten Sippen wirklich seit der letzten Eiszeit unverändert, gleichsam „eingefroren" geblieben sind und sich somit an ihnen die eiszeitlichen Verhältnisse unmittelbar ablesen lassen, oder ob nicht eher auch postglaziale „Rückwanderung auf kurze Distanz" von der Thermenlinie ins Innere der Voralpentäler mitwirkt, läßt sich im einzelnen kaum entscheiden. Wesentlich scheint die besondere Häufung montaner Reliktsippen im südlichen Teil unseres Refugialraumes, etwa von der Hohen Wand über Gösing und Gahns bis ins Höllental zwischen Schneeberg und

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

Rax (vgl. Abb. 10). Diese Häufung widerspricht dem rezenten Schwerpunkt der submediterran-pannonischen thermophilen Flora und Vegetation im Raum Mödling—Baden—Bad Vöslau. Vielleicht war unter eiszeitlichen Bedingungen, somit im waldgrenznahen Bereich, die stärkere Überhöhung der Tieflagen durch hohe Berge im Süden von größerer Bedeutung (Schutz der tiefeingeschnittenen Täler vor Witterungsunbilden, Wirkung der Massenerhebung!), während heute die im Nordteil des Wiener Beckens um 150—250 m tiefer liegende Basis der Berghänge den Ausschlag für das Eintauchen in den warmen Flaumeichenbereich gibt.

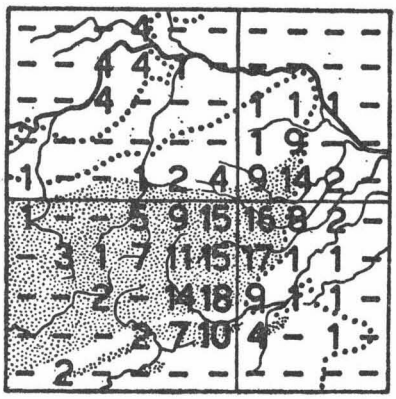


Abb. 10. Die Häufungszentren montaner Reliktsippen in der niederösterreichischen Schwarzföhrenlandschaft und in der Wachau. Die Zahlen geben an, wieviele der Sippen a—z (vgl. Abb. 1) in den einzelnen „Grundfeldern" (10′ geogr. Länge × 6′ geogr. Breite) vertreten sind. Adventive und fragliche Vorkommen sind nicht gezählt.

Großräumig gesehen, fügt sich das Refugium an der niederösterreichischen Thermenlinie in die Gesamtheit südeuropäisch-montaner Refugialräume ein. In erster Linie sind dies die Gebirge des Mediterrangebietes; von ihnen lösen sich nordwärts einige Ketten von Refugialräumen ab. Eine westliche wurzelt in den Seealpen und reicht über den Westalpenrand zum Französischen und Schweizerischen Jura und, stark abgeschwächt, ins Rheinland, eine östliche greift aus der Balkanhalbinsel über die Süd- und Ostkarpaten und die siebenbürgischen Gebirge nach Norden. Unsere niederösterreichische Schwarzföhrenlandschaft ist Glied einer mittleren Kette, die, im südostalpin-illyrischen Übergangsgebiet (Horvat 1929, Mayer 1960 a, b) wurzelnd, längs des Alpenostrandes über schwächere Zwischenglieder im Grazer Kalkbergland und den burgenländischen Serpentin- und Kalkvorkommen nordwärts greift, um sich aus dem Wiener Raum einerseits längs des Südsaumes der slowakischen Westkarpaten nach Osten, andererseits über die Wachau und längs des Manhartsberges zu den Flußtälern im Granit Südwestmährens (vgl. Suza 1935) fortzusetzen. Im Inneren des Pannonischen Beckens sind Ungarisches Mittelgebirge, Mecsek und Fruška gora Bergländer mit ausgeprägtem Refugialcharakter. Abgeschwächte Vorposten gegen Nordwesten liegen im Inneren Böhmens sowie vereinzelt in der Deutschen Mittelgebirgszone und im Fränkischen Jura.

Merxmüller & Poelt (1954: 97) haben am Beispiel der alpinen Refugien zur Genüge dargetan, daß solche Räume nicht nur von den selten gewordenen „Endemiten der Massifs de refuge", sondern gleichzeitig auch von einer um so größeren Zahl heute weithin verbreiteter Pflanzen bewohnt gewesen sein mußten. Je weiter wir dabei nach

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

Norden gehen, um so mehr beschränkt sich der Refugialcharakter auf klimaxferne (azonale) Sippen und Pflanzengesellschaften: Montane Laubwälder haben bestenfalls im nordillyrischen Raum die letzte Eiszeit überdauert, Schwarzföhrenwälder am niederösterreichischen Alpenostrand, fragmentarische Nadelwaldgruppen wohl noch in der Wachau (FRENZEL 1964) und anderwärts, montane Felsrasen und ähnliche Gesellschaften schließlich noch in Böhmen, in Mitteldeutschland und im Jura (vgl. die Vorkommen diploider Rassen von *Biscutella laevigata* nach MANTON, zusammengefaßt bei MARKGRAF (1958—63: 399—401).

Die Bedeutung der Refugien für die Genese und Ausbreitung der postglazialen Flora und Vegetation ist schon vielfach unterstrichen worden. Diese Rolle gilt nicht nur gegenüber dem eiszeitlich stärker betroffenen Gebirgsinneren und den nördlicheren Teilen Mitteleuropas, sie gilt wohl auch gegenüber den pannonischen Ebenen, wie es seit KERNER, KORŽINSKIJ und BORBAS (Ösmátra-Theorie) nicht nur für den postglazialen Klima- und Vegetationswandel, sondern auch für wesentlich frühere Vorgänge vermutet wird. Indessen ist die Beteiligung einer in Gebirgsrandrefugien erhaltenen Felsflur- und Trockenrasenflora am Entstehen der Steppenvegetation des Tieflandes ein Fragenkomplex, der der Klärung mit zeitgemäßen Methoden noch weithin bedürftig ist.

Zusammenfassung

Ausgehend von der Bedeutung der eiszeitlich nur lokal vergletscherten Nordöstlichen Kalkalpen als Glazialrefugium alpiner Pflanzen- und Tiersippen, wird die besondere floren- und vegetationsgeschichtliche Rolle des klimatisch begünstigen Ostabfalls der Kalkalpen gegen das Wiener Becken geprüft. Die These, daß an diesem Gebirgsrand während der letzten Eiszeit Sippen der montanen Felsfluren, *Sesleria*-Felsrasen, Staudenfluren und Nadelwälder Zuflucht gefunden haben könnten, darunter auch *Pinus nigra*, wird durch eine Reihe voneinander unabhängiger Argumente gestützt.

A) Eine kritische Sichtung quartärgeologischer, geomorphologischer, paläozoologischer und pollenanalytischer Daten ergibt:

1. Aus der Lage der rezenten und der würmeiszeitlichen klimatischen Schneegrenze und der Lage der rezenten natürlichen Waldgrenze läßt sich — mit gewissen Vorbehalten — für den Alpenostrand eine letzteiszeitliche obere Waldgrenze zwischen 300 und 600 m Höhe ableiten. In diesem Rahmenwert sind auch verschiedene geländeklimatische Faktoren und die höhere Kontinentalität des hochglazialen Klimas berücksichtigt.

2. Die Solifluktionsformen und Lößdecken des Wiener Raumes weisen glaziale Waldfreiheit nur für die von tertiären und quartären Sedimenten erfüllten Beckenlagen sowie für den Flysch-Wienerwald nach. Die „hartbödigen" Alpenrandstandorte waren dagegen vom Bodenfließen, aber auch von der klimatischen Trockenheit der Beckenlagen weniger betroffen. So mochte es gegen das Wiener Becken zur Ausbildung einer unteren Waldgrenze gekommen sein.

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

3. Die würmeiszeitliche Tierreste aus der Merkensteiner Höhle bei Bad Vöslau umfassen neben arktischen und hochalpinen Formen sowie Ubiquisten auch eine Anzahl von Steppentieren und mindestens 22 Säuger und Vögel der Waldregion, unter ihnen 9—10 an den Wald als Biotop unmittelbar gebundene Arten.

4. Für das Ungarische Mittelgebirge und für Slowenien sind glaziale Nadelwaldrefugien durch Holzfunde und Pollenanalysen gut gesichert. Der Analogieschluß auf die Verhältnisse am Alpenostrand, schon auf Grund der rezenten klima- und vegetationsgeographischen Beziehungen naheliegend, findet durch FRENZELS Pollenanalysen aus niederösterreichischen Lössen seine Bestätigung: Nur das Flachland war während der kältesten Phase der Würmeiszeit völlig gehölzfrei; gegen den Rand des Berglandes zu ist die Nähe von Nadelwaldgruppen bezeugt.

B) Arealkundliche Analysen, verbunden mit einer Revision mancher Verbreitungsangaben, zeigen im Verein mit öko-soziologischen und phylogenetischen Daten darüberhinaus folgendes:

1. Die Flora des niederösterreichischen Alpenostrandes und der angrenzenden Kalkvoralpen („Schwarzföhrenlandschaft") enthält mindestens 25 absolut oder relativ endemische montane Pflanzensippen, deren Areale sich kaum anders denn als eiszeitlich geprägt erklären lassen. Eine Zusammenstellung von lokalen Verbreitungskärtchen nach der Rastermethode (Abb. 1) zeigt die aus dem gegenwärtigen Klimagradienten allein nicht ausreichend deutbaren Westgrenzen, die mitten durch das orographisch einheitliche Voralpenland laufen.

2. Die genannten Sippen zeigen derart übereinstimmende Disjunktionen von den illyrischen Gebirgen und den Südlichen Kalkalpen über das Grazer Bergland und einzelne burgenländische Serpentin- und Kalkvorkommen zur niederösterreichischen Schwarzföhrenlandschaft, zu den Westkarpaten und zum Ungarischen Mittelgebirge, bei gleichzeitigem Fehlen in allen dazwischenliegenden Gebieten, daß sich die Verbreitung durch einfache „Disjunktionsformeln" beschreiben läßt (vgl. Seite 16; Arealkarten: Abb. 2—9). Die angeführten Bergländer waren eiszeitlich nicht oder nur lokal vergletschert, ihr Relief weist reiche Gliederung mit Steilhängen wechselnder Exposition, Schluchten und Felsen auf, und ihre tieferen Lagen sind vielfach so warm, daß sie heute submediterran beeinflußte Vegetation tragen. Für montane Pflanzen bestanden also bei Klimaverschlechterungen gute Ausweichmöglichkeiten. In solchen Landschaften finden sich sogar noch weiter nördlich Häufungen disjunkter montaner Reliktsippen (z. B. Südostabfall der Böhmischen Masse von der Wachau bis Südwestmähren, bestimmte Stellen der Mittelgebirge im Innern Böhmens und in Mitteldeutschland, Fränkischer Jura).

3. Die absoluten Südgrenzen einiger Sippen in Niederösterreich *(Thlaspi montanum, Euphorbia saxatilis* s. str., *Melampyrum angustissimum, Campanula praesignis, Ligularia sibirica)* oder im Grazer Bergland *(Thlaspi goesingense)* sowie die im Vergleich zum niederösterreichischen Areal sehr sporadischen Vorkommen im südalpin-illyrischen

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

Übergangsgebiet bei *Asplenium lepidum, Sisymbrium austriacum, Cardaminopsis petraea, Arabis pauciflora, Galium austriacum* und *Campanula baumgartenii* subsp. *beckiana* sind mit postglazialer Zuwanderung von Süden schwer vereinbar.

4. Beschränkung auf azonale, meist edaphisch trockene Sonderstandorte, deren Vegetation dem eiszeitlichen Klima eher standhalten konnte als die klimatozonalen Laubwälder, ist eine weitere Gemeinsamkeit unserer Sippen. So gedeihen außer *Pinus nigra* in den Schwarzföhrenwäldern noch *Thlaspi montanum, Galium austriacum* und *Leucanthemum maximum,* an felsigen Stellen auch *Euphorbia saxatilis.* Felspflanzen sind u. a. *Asplenium lepidum, Dianthus plumarius* subsp. *neilreichii, Cardaminopsis petraea* und *Campanula praesignis.* Die übrigen Arten besiedeln verschiedene Gesteinsfluren, Felsrasen, montane Staudenfluren, Felsgebüsche und — ausnahmsweise — Flachmoore; vgl. dazu die öko-soziologischen Angaben im Speziellen Teil. Die Flora der eiszeitlich weit nach Süden abgedrängten zonalen montanen Buchenwälder des niederösterreichischen Alpenostrandes ist dagegen frei von endemischen oder südeuropäisch-montan-disjunkten Sippen.

5. Während von unseren montanen Reliktsippen zu den subalpin-alpinen Sippen mit glazial geprägtem Nordostalpenareal im Sinn MERXMÜLLERS eine gleitende Übergangsreihe vermittelt (vgl. den Endabschnitt von Kapitel V/2), besteht gegenüber der postglazial eingewanderten thermophilen Pflanzenwelt der submediterran beeinflußten Eichenstufe gute räumliche und höhenstufenmäßige Abgrenzung.

6. Die morphologische Differenzierung von *Euphorbia saxatilis, Campanula praesignis* und *Dianthus plumarius* subsp. *neilreichii* gegenüber ihren südlichen Parallelsippen (vgl. die entsprechenden Abschnitte im Speziellen Teil!) deutet auf hohes Alter der Isolierung und spricht gegen postglaziale Zuwanderung.

7. Ein entscheidendes Argument für den Refugialcharakter des niederösterreichischen Alpenostrandes ergibt sich aus den cytotaxonomischen Untersuchungen EHRENDORFERS, PODLECHS und POLATSCHEKS: nämlich die Konzentration niedrig-ploider „Basissippen", die am inter- und postglazialen Aufbau junger hybridogen-polyploider Formenkreise beteiligt waren. Unter den montanen Reliktsippen sind hier *Galium austriacum* subsp. *austriacum, Campanula praesignis, Tanacetum subcorymbosum, Thlaspi montanum* und wahrscheinlich auch *Cardaminopsis petraea* zu nennen, unter den bis zur Traunlinie westwärts ausgreifenden und auch in die alpine Stufe aufsteigenden Sippen diploide Typen von *Biscutella laevigata.*

8. Der jüngst von MALICKY mitgeteilte Befund an *Solenobia manni* (vgl. S. 13) läßt erwarten, daß bei fortschreitender Kenntnis der Areale stenotoper Kleintiere auch von zoogeographischer Seite analoge Verhältnisse aufgedeckt werden.

9. Auffallend ist die Häufung montaner Reliktsippen im höheren Südteil unseres Refugialraumes (Hohe Wand—Gösing—Gahns—Höllental; vgl. Abb. 10). Als Deutung kann die stärkere Überhöhung der Tieflagen durch hohe Berge herangezogen werden (Schutz der Täler vor Witterungsunbilden, Massenerhebung).

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

Eine Rekonstruktion der würm-hochglazialen Landschaft ergibt zwar das Vorherrschen von Kältesteppen in den Ebenen und von alpin-subalpinen Pflanzengesellschaften im höheren Bergland. Die Thermenlinie von Wien-Kalksburg bis an den Fuß des Schneeberges war jedoch eine Gunstlage mit subalpin-subarktischen Nadelwaldgruppen, in die an den wärmsten Standorten höchstwahrscheinlich auch die Schwarzföhre eingefügt war, des weiteren mit montanen Staudenfluren, Fels- und Rasengesellschaften, Anmooren und Bachauen.

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

Literatur

AICHINGER, E., 1933: Vegetationskunde der Karawanken. Pflanzensoziologie 2. Jena.

BAEDEKER, D., 1922: Beiträge zur Morphologie der Gruppe der Schneebergalpen. Geogr. Jahresber. aus Österr. 12: 5—100.

BECK, G., 1886: Flora des Gebietes. In: M. A. BECKER (Hrsg.): Hernstein in Niederösterreich, sein Gutsgebiet und das Land im weiteren Umkreise. I. Band: 175—464. Wien.

BECK von MANNAGETTA, G., 1890—93: Flora von Niederösterreich. Wien.

— 1907, 1908, 1913: Vegetationsstudien in den Ostalpen I—III. Sitzungsber. math.-nat. Kl. Akad. Wiss. (Wien) 116, I: 1439—1534; 117, I: 453—511; 122, I: 631—841.

BENZ, R., 1915: *Pinus nigra* in den Gailtaler Alpen. Carinthia II, 105: 24—25.

BEUG, H.-J., 1967: Probleme der Vegetationsgeschichte in Südeuropa. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 80: 682—689.

BIJOK, K., 1955: Studia nad kariologia krytycznego gatunku *Chrysanthemum subcorymbosum* (Schur) Beck. Karyological studies in the critical species *Chrysanthemum subcorymbosum* (Schur) Beck. Acta Soc. Bot. Polon. 24: 571—581.

BOBRINSKIJ, N. A., KUZNECOV, B. A. & KUZJAKIN, A. P., 1965: Opreditel' mlekopitajuščich SSSR. [Systematische Darstellung der Säugetiere der UdSSR.] Moskva 1965.

BRIQUET, J., 1891: Recherches sur la Flore du district savoisien et du district jurassique franco-suisse. Bot. Jahrb. f. Syst., Pflanzengesch. und Pflanzengeogr. 13: 47—105.

BRITTINGER, C., 1862: Flora von Ober-Oesterreich. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 12: 997—1140.

BÜDEL, J., 1960: Die Gliederung der Würmkaltzeit. Würzburger geogr. Arb. 8.

CHODAT, R. & PAMPANINI, R., 1902: Sur la distribution des plantes des Alpes Austro-Orientales, et plus particulièrement d'un choix de plantes des Alpes cadoriques et vénitiennes. Le Globe (Genève) 41.

CHRIST, H., 1910: Die Geographie der Farne. Jena.

CRITCHFIELD, W. B. & LITTLE, E. L., jr., 1966: Geographic distribution of the Pines of the World. US. Dept. of Agriculture, Forest Service, Misc. Publ. 991.

CUFODONTIS, G., 1933: Kritische Revision von *Senecio* sectio *Tephroseris*. Rep. spec. nov., Beih. 70: 1—266.

DOSTAL, J., 1950: Květena ČSR. [Flora der ČSR.] Praha 1950.

EHRENDORFER, F., 1949: Zur Phylogenie der Gattung *Galium*. I. Polyploidie und geographisch-ökologische Einheiten in der Gruppe des *Galium pumilum* MURRAY (Sekt. *Leptogalium* LANGE sensu ROUY) im österreichischen Alpenraum. Österr. bot. Z. 96: 109—138.

— 1958: Die geographische und ökologische Entfaltung des europäisch-alpinen Polyploidkomplexes *Galium anisophyllum* Vill. seit Beginn des Quartärs. Uppsala Univ. Årsskr. 1958, 6: 176—181.

— 1962: Cytotaxonomische Beiträge zur Genese der mitteleuropäischen Flora und Vegetation. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 75: 137—152.

— 1965: Dispersal mechanismus, genetic systems, and colonizing abilities in some flowering plant families. In: BAKER, H. G. & STEBBINS, G. L. (Hrsg.): The genetics of colonizing species. New York.

— & HAMANN, U., 1965: Vorschläge zu einer floristischen Kartierung von Mitteleuropa. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 78: 35—50.

— & NIKLFELD, H. (Red.), 1967: Areale charakteristischer Gefäßpflanzen der Steiermark (I, II). In: Atlas der Steiermark. Graz 1953—1970.

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

ELLENBERG, H., 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Einführung in die Phytologie, IV/2. Stuttgart.

FAVARGER, C. & CONTANDRIOPOULOS, J., 1961: Essai sur l'endémisme. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 71: 384—408.

FILIPIČ, A., 1959: Mala Lazna — botanični vrt Trnovskega gozda. [Mala Lazna — ein botanischer Garten des Ternowaner Waldes.] Proteus (Ljubljana) 21: 218—221.

FINK, J., 1956: Zur Korrelation der Terrassen und Lösse in Österreich. Eiszeitalter und Gegenwart 7: 49—77.

— 1960: Leitlinien einer österreichischen Quartärstratigraphie. Mitt. Geol. Ges. Wien 53: 249—266.

—, GRILL, R. & KÜPPER, H., 1955: Beiträge zur Pleistozänforschung in Österreich. Exkursionen zwischen Salzach und March. Verh. Geol. Bundesanst. (Wien), Sonderheft D.

FIRBAS, F., 1923: Pollenanalytische Untersuchungen einiger Moore der Ostalpen. Lotos (Prag) 71: 187—242.

— 1939: Vegetationsentwicklung und Klimawandel in der mitteleuropäischen Spät- und Nacheiszeit. Naturwiss. 27: 81—89, 104—108.

— 1949—52: Waldgeschichte Mitteleuropas. Jena.

FISCHER, B., 1933: Höhengrenzen der Vegetation im Schneeberg-Raxgebiet. Geogr. Jahresber. aus Österr. 16: 106—131.

FISCHER, R., 1963: Der Sibirische Goldkolben. Ein für Österreich neues Tertiärrelikt. Kosmos (Stuttgart) 59: 348—352.

FRENZEL, B., 1959, 1960: Die Vegetations- und Landschaftszonen Nord-Eurasiens während der letzten Eiszeit und während der postglazialen Wärmezeit. I, II. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Abh. math.-nat. Kl., 1959, Nr. 13; 1960, Nr. 6.

— 1964 a: Zur Pollenanalyse von Lössen. Eiszeitalter und Gegenwart 15: 5—39.

— 1964 b: Über die offene Vegetation der letzten Eiszeit am Ostrande der Alpen. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 103—104: 110—143.

— 1967: Die Klimaschwankungen des Eiszeitalters. Die Wissenschaft 129. Braunschweig.

— 1968: Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. Erdwiss. Forsch. 1. Wiesbaden.

FRITSCH, K., 1929 a: Siebenter Beitrag zur Flora von Steiermark. Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark 64—65: 29—78.

— 1929 b: Achter Beitrag zur Flora von Steiermark. Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark 66: 72—95.

FUKAREK, P., 1958: Prilog poznavanja crnog bora (*Pinus nigra* Arn. s. lat.). Beitrag zur Kenntnis der systematischen Stellung, Gliederung und der rezenten Verbreitung der Schwarzkiefer. Rad. Poljopr.-šum. fak. Univ. u Sarajevu, B: Šumarstvo, 3, 3: 3—91.

GAMS, H., 1927: Die Geschichte der Lunzer Seen, Moore und Wälder. Internat. Rev. gesamt. Hydrobiol. Hydrograph. 18: 305—387.

GAYER, J., 1929: Die Pflanzenwelt der Nachbargebiete von Oststeiermark. Mitt. Naturw. Ver. Steiermark 64—65: 150—177.

GIACOBBE, A., 1933: Sul „*Pinus austriaca* Hoess" di Villetta Barrea. Arch. Bot. (Forlì) 9: 1—18.

GORTANI, L. & M., 1906: Flora Friulana 2. Udine.

HALACSY, E. v., 1896: Flora von Niederösterreich. Wien.

— & BRAUN, H., 1882: Nachträge zur Flora von Nieder-Österreich. Wien.

HAYEK, A. v., 1908—56: Flora von Steiermark. Berlin und Graz.

— 1927—33: Prodromus Florae peninsulae Balcanicae. Repert. spec. nov. 30.

HEGI, G., 1908—31: Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Wien.

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

HOFMANN, E., 1928: Urgeschichtliche Pflanzenreste aus niederösterreichischen Höhlen und Tumulis. Österr. bot. Z. 77: 135—146.

HOLDHAUS, K., 1954: Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien 18.

HORVAT, I., 1929: Rasprostranjenje i prošlost mediteranskih, ilirskih i pontskih elemenata u flori sjeverne Hrvatske i Slovenije. Die Verbreitung und Geschichte der mediterranen, illyrischen und pontischen Florenelemente in Nordkroatien und Slovenien. Acta bot. Inst. Bot. Univ. Zagrebensis 4: 1—34.

HÜTTER, E., 1955: Der Höhlenbär von Merkenstein. Ann. Naturhist. Mus. Wien 60: 122—168.

JANCHEN, E., 1956—60; 1963: Catalogus florae Austriae. I. Teil: Pteridophyten und Anthophyten (Farne und Blütenpflanzen). Heft 1—4; Ergänzungsheft. Wien.

JELEM, H., 1961: Standortserkundung „Hoher Lindkogel", Schwarzföhren-Voralpen, Revier Merkenstein. Forstl. Bundesversuchsanst., Abt. Standortserkundung und Standortskartierung, Heft 4. Wien.

— 1967: Böden und Waldgesellschaften im Revier Merkenstein. Schwarzföhren-Kalkvoralpen (Kalkwienerwald). Forstl. Bundesversuchsanst., Inst. f. Standort, Heft 21. Wien.

—, KILIAN, W. & ZUKRIGL, K., 1962: Standortserkundung im Wuchsbezirk Schwarzföhren-Voralpen, Mittlerer Teilbezirk. Reviere Grabenweg, Schärftal und Wurzen des Bundes-Lehr- und Versuchsforstes Merkenstein. Forstl. Bundesversuchsanst., Abt. f. Standortserkundung und -kartierung, Heft 8. Wien.

— & ZUKRIGL, K., 1962: Standortserkundung im Wuchsbezirk Schwarzföhren-Voralpen, Humider Teilbezirk. Reviere Muggendorf, Almesbrunn und Staff des Bundes-Lehr- und Versuchsforstes Merkenstein. Forstl. Bundesversuchsanst., Abt. f. Standortserkundung und -kartierung, Heft 9. Wien.

KAZMI, S. M. A., 1964: Revision der Gattung *Carduus (Compositae).* Teil II. Mitt. Bot. Staatssamml. München 5: 279—550.

KLAUS, W., 1962: Zur pollenanalytischen Datierung von Quartärsedimenten im Stadtgebiet von Wien, südlichen Wiener Becken und Burgenland. Verh. Geol. Bundesanstalt 1962: 20—38.

KLEBELSBERG, R., 1949: Handbuch der Gletscherkunde und Glazialgeologie. Wien.

KOVANDA, M., 1966: *Campanula xylocarpa* — a new species of the series *Saxicolae* WITASEK. Fol. geobot. phytotaxon. bohemoslov. 1: 176—185.

KRENDL, F., 1967: Cytotaxonomie der *Galium mollugo*-Gruppe in Mitteleuropa. (Zur Phylogenie der Gattung *Galium,* VIII.) Österr. bot. Z. 114: 508—549.

LANG, G., 1968: Florengeschichte und mediterran-mitteleuropäische Florenbeziehungen. Vortrag, gehalten beim Internat. Symposium über Probleme der mediterran-mitteleuropäischen Florenbeziehungen in Halle (Saale).

LAVRENKO, M., SOČAVA, V. B. & coll., 1954: Geobotaničeskaja karta SSSR [Geobotanische Karte der UdSSR], 1 : 4 000 000. Akad. Nauk SSSR, Bot. inst. im. V. L. Komarova.

MALICKY, H., 1968: Untersuchungen über die Tendenz zur parthenogenetischen Fortpflanzung bei *Solenobia manni* Z. *(Lepidoptera, Psychidae).* Rev. suisse Zool. 75: 999—1004.

MARKGRAF, F., 1958—63: Illustrierte Flora von Mittel-Europa von Dr. Gustav HEGI, IV/1, ed. 2. München.

MARTIN, H., 1961: Schwarzföhrenwälder in den südöstlichen Kalkalpen mit besonderer Rücksicht auf Kärnten. Diss. Phil. Fak. Univ. Graz.

MARTIN-BOSSE, H., 1967: Schwarzföhrenwälder in Kärnten, Angew. Pflanzensoz. (Wien) 20.

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

MAYER, E., 1952: Seznam praprotnic in cvetnic slovenskega ozemlja. Verzeichnis der Farn- und Blütenpflanzen des slowenischen Gebietes. Slov. akad. znan. umetn., razr. prir.-med. vede, delo 5.

— 1960 a: Endemične cvetnice območja jugovzhodnih apneniških Alp, njihovega predgorja in ilirskega prehodnega ozemlja. Endemische Blütenpflanzen der südöstlichen Kalkalpen, ihres Voralpen- und illyrischen Übergangsgebietes. In: Ad annum Horti Botanici Labacensis solemnem CL: 25—48. Ljubljana.

— 1960 b: Südöstliches Alpenvorland — ein pflanzengeographisches Prachtgebiet. Jahrb. Ver. z. Schutze d. Alpenpflanzen und -Tiere 25: 136—144.

MAYER, H., 1969: Tannenreiche Wälder am Südabfall der mittleren Ostalpen. München—Basel—Wien.

MELCHIOR, H., 1964: A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien 2, ed. 12. Berlin-Nikolassee.

MELZER, H., 1956: Notizen zur Flora von Steiermark. Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark 86: 80—83.

— 1962: Neues zur Flora von Steiermark, V. Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark 92: 77—100.

— 1963: Neues zur Flora von Steiermark, VI. Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark 93: 274—290.

— 1964: Neues zur Flora von Niederösterreich und dem Burgenlande (V). Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 103—104: 182—190.

— 1968: Botanisches von der Petzen, einem wenig bekannten Berg in den Karawanken. Jahrb. Ver. z. Schutze d. Alpenpflanzen und -Tiere 33: 69—74.

— 1970: Neues zur Flora von Kärnten. Carinthia II, 159.

MERXMÜLLER, H., 1952: *Veronica lutea* und *Asplenium seelosii* in den Salzburger Kalkalpen. Ber. Bayer. Bot. Ges. 29: 42—47.

— 1952—54: Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. Jahrb. Ver. z. Schutze d. Alpenpflanzen und -Tiere. I—III. 17: 96—133; 18: 135—158; 19: 97—139.

— & POELT, J., 1954: Beiträge zur Florengeschichte der Alpen. Ber. Bayer. Bot. Ges. 30: 91—101.

MEUSEL, H., 1943: Vergleichende Arealkunde. Berlin-Zehlendorf.

—, JÄGER, E. & WEINERT, E., 1965: Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Text, Karten. Jena.

MORTENSEN, H., 1952: Heutiger Firnrückgang und Eiszeitklima. Erdkunde 6.

— 1957: Temperaturgradient und Eizeitklima am Beispiel der pleistozänen Schneegrenzdepression in den Rand- und Subtropen. Z. f. Geomorph., N. F. 1: 44—56.

NEILREICH, A., 1846: Flora von Wien. Wien.

— 1851: Nachträge zur Flora von Wien. Wien.

— 1859: Flora von Nieder-Österreich. Wien.

— 1866: Nachträge zur Flora von Nieder-Österreich. Wien.

NEUMAYER, H., 1909: Über einen neuen natürlichen Standort von *Pinus nigra* in Kärnten. Mitt. Naturwiss. Ver. Univ. Wien 7: 152—153.

— 1921: Floristisches aus Niederösterreich II. Verh. Zool.-bot. Ges. (Wien) 70: (184)—(194).

— 1924: Floristisches aus den Nordostalpen und deren Vorlanden I. Verh. Zool.-Bot. Ges. (Wien) 73: (211)—(222).

— 1930: Floristisches aus Österreich einschließlich einiger angrenzender Gebiete I. Verh. Zool.-Bot. Ges. (Wien) 79: 336—411.

NIKLFELD, H., 1966: Zur Vegetationsverteilung am Alpen-Ostrand bei Wien. Angew. Pflanzensoz. (Wien) 18—19: 211—219.

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

— 1967: Das Alter der submediterranen und illyrischen Flora und Vegetation am niederösterreichischen Alpen-Ostrand. Mitt. Ostalpin-dinar. pflanzensoz. Arbeitsgem. 7: 153—162.

NIKLFELD, H., im Druck: Pflanzensippen und ihre Verbreitung im Wandel der Zeit. In: STARMÜHLNER, F. & EHRENDORFER, F. (Hrsg.): Naturgeschichte Wiens. Band 2. Wien.

NOVAK, F. A., 1923: Monografická studie o *Dianthus plumarius* (L.). A monographical study of *Dianthus plumarius* (L.). Věstn. Král. česk. spol. nauk, tř. 2, 1923.

PETERSON, R., MOUNTFORT, G. & HOLLOM, P. A. D., 1961: Die Vögel Europas. Ed. 4. Hamburg und Berlin.

PODLECH, D., 1965: Revision der europäischen und nordafrikanischen Vertreter der Subsect. *Heterophylla* (WIT.) FED. der Gattung *Campanula* L. Feddes Repert. 71: 50—187.

POLATSCHEK, A., 1966: Cytotaxonomische Beiträge zur Flora der Ostalpenländer. I., II. Österr. bot. Z. 113: 1—46, 101—147.

POLDINI, L., 1969a: Le pinete di Pino austriaco nelle Alpi Carniche. Boll. Soc. Adriat. Sc. 57.

— 1969b: Kritische Bemerkungen über die *Euphorbia saxatilis-triflora-kerneri*-Verwandtschaft. Acta bot. Croat. 28: 317—328.

POSPICHAL, E., 1897—99: Flora des österreichischen Küstenlandes. Leipzig—Wien.

PROHASKA, K., 1922: Notizen zur Flora des Gailtales. Carinthia II, 111: 35—36.

— 1925: Notizen zur Flora von Kärnten. Carinthia II, 114—115: 47—48.

REICHSTEIN, T. & HAUSER, E., 1962: Ein neuer Standort von *Asplenium lepidum* Presl in Norditalien. Bauhinia (Basel) 2: 92—94.

RICEK, E. W., im Druck: Floristische Beiträge aus dem Attergau und dem Hausruckwald. Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark 100.

ROSENKRANZ, F., 1924: Über ein eigenartiges Vorkommen der Schwarzföhre *(Pinus nigra)* in Niederösterreich. Österr. bot. Z. 73: 110—116.

SCHMIED [H.], 1929: Über die österreichische Schwarzkiefer. Herkunft des Namens und waldbauliche Eigenschaften. Centralbl. ges. Forstwesen 55: 189—199.

SCHULZ, O. E., 1936: *Cruciferae*. In: Die natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 2, Band 17 b. Leipzig.

SCHWARZ, H., 1933: Mischholzarten und Bestandesverhältnisse der österreichischen Schwarzföhre in Niederösterreich. Allg. Forst- und Jagdz. 109: 186—191.

— 1934: Die klimatischen Bedingungen des besten Gedeihens der österreichischen Schwarzföhre in Niederösterreich. Z. Weltforstwirtschaft 1: 369—379.

SECKENDORFF, A. v., 1881: Beiträge zur Kenntnis der Schwarzföhre *(Pinus austriaca* Höss.). I. Mitth. forstl. Versuchswesen Österr. 7.

ŠERCELJ, A., 1965: Paleobotanične raziskave in zgodovina Ljubljanskega barja. Paleobotanical examinations and the development of Ljubljana moor. Geologija. Razprave in poročila (Ljubljana) 8: 5—27.

— 1967: Die Waldentwicklungsdynamik im Südostalpenraum in palynologischer Sicht. Hektograph. vervielfält. Vortrag, Symposion über Syndynamik, Rinteln (Weser).

ŠMARDA, J., 1963: Rozšíření xerothermních rostlin na Moravě a ve Slezsku. [Die Verbreitung xerothermer Pflanzen in Mähren und Schlesien.] ČSAV, Geogr. úst. v Brně, Zprávy věd. činn. 1.

SOJAK, J., 1960: Poznámky k našim vychodokarpatským pryščům. Bemerkungen zu unseren Wolfsmilchgewächsen in den Ostkarpaten. Biológia (Bratislava) 15: 921—925.

SOÓ, R., 1964: A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve 1. Synopsis systematico-geobotanica florae vegetationisque Hungariae 1. Budapest.

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

Suza, J., 1935: Das xerotherme Florengebiet Südwestmährens (ČSR.). Beih. Bot. Centralbl. 53, B: 440—484.

Tomažič, G., 1940: Asociacije borovih gozdov v Sloveniji. I. Bazifilni borovi gozdi. Les associations des pineraies en Slovénie. I. Les pineraies basiphiles. Razpr. mat.-prir. razr. Akad. znan. umetn. v Ljubljani, knjiga 1: 77—120.

Traxler, G., 1963: Die Flora des Leithagebirges und am Neusiedlersee. 6. Ergänzung zum gleichnamigen Buch von Karl Pill. Burgenländ. Heimatbl. 25: 1—15.

Trinajstić, I., 1968: Une nouvelle localité d'*Euphorbia saxatilis* s. l. en Croatie. Acta bot. Croat. 26—27: 261—262.

Tschermak, L., 1932: Die Schwarzkiefer in Niederösterreich. Die Landwirtschaft 1932: 110—112.

Van den Brink, F. H., 1957: Die Säugetiere Europas westlich des 30. Längengrades. Hamburg—Berlin.

Wagner H., 1941: Die Trockenrasengesellschaften am Alpenostrand. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 104, 1.

Wendelberger, G., 1954: Steppen, Trockenrasen und Wälder des pannonischen Raumes. Angew. Pflanzensoz. (Wien), Festschr. Aichinger, 1: 573—634.

— 1962: Das Reliktvorkommen der Schwarzföhre (*Pinus nigra* Arnold) am Alpenostrand. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 75: 378—386.

— 1963 a: Die Relikt-Schwarzföhrenwälder des Alpenostrandes. Vegetatio 11: 265—287.

— 1963 b: Über das Vorkommen der Schwarzföhre in Niederösterreich. Allg. Forstz. 74, Folge 7—8.

Wettstein, O. v. & Mühlhofer, F., 1938: Die Fauna der Höhle von Merkenstein in N.-Ö. Arch. f. Naturgesch., N. F. 7: 514—558.

Widder, F., 1955: Veränderungen in der Pflanzendecke der Koralpe innerhalb eines Vierteljahrhunderts. Jahrb. Ver. z. Schutze d. Alpenpflanzen u. -Tiere 20: 77—88.

Woldstedt, P., 1962: Über die Gliederung des Quartärs und Pleistozäns. Eiszeitalter und Gegenwart 13: 115—124.

Wraber, T., 1960: Nekatere nove ali redke vrste v flori Julijskih Alp. Quelques nouvelles ou rares espèces dans la flore des Alpes Juliennes. Varstvo spomenikov 7: 377—379.

— 1967: Floristika v Sloveniji v letu 1967. Fortschritte der slowenischen Floristik im Jahre 1967. Biol. vestn. (Ljubljana) 15: 111—126.

Zólyomi, B., 1953: Die Entwicklungsgeschichte der Vegetation Ungarns seit dem letzten Interglazial. Acta Biol. Acad. Scient. Hung. 4: 367—430.

— 1958: Budapest és környékének természetes növénytakarója. [Budapest und die natürliche Pflanzendecke seiner Umgebungen]. In: Budapesti természeti képe. Budapest.

Zukrigl, K. & Kilian, W., 1966: Standortserkundung an der Grenze Kalkvoralpen—Flyschzone in Niederöstereich (Gemeinde Eschenau a. d. Traisen). Forstl. Bundesversuchsanst., Inst. f. Standort, Heft 18. Wien.

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: 1972

Band/Volume: 37_1972

Autor(en)/Author(s): Niklfeld Harald

Artikel/Article: Der niederösterreichische Alpenostrand - ein Glazialrefugium montaner Pflanzensippen 42-94