

Über echten und falschen Vikarismus.

Von Prof. Dr. F. Vierhapper (Wien).

Das Studium der vikarierenden Sippen hat in den letzten Jahrzehnten sowohl in der Pflanzengeographie als auch in der phylogenetischen Botanik eine große Rolle gespielt. Da nun hiebei, wie ich glaube, der Begriff des Vikarismus nicht immer in ganz einheitlichem Sinne verstanden wurde, halte ich es für angebracht, einmal etwas näher auf ihn einzugehen.

Man versteht im allgemeinen unter vikarierenden Sippen — Vikaristen — solche, die sich in ihrer Verbreitung ausschließen, miteinander zunächst verwandt und daher mutmaßlich gemeinsamer Abstammung sind. So äußert sich Diels (1): „Vikarierende Sippen sind wesensähnliche Sippen, die leichte Verschiedenheiten der Merkmale zeigen und in ihrer Verbreitung sich gegenseitig ausschließen. Man pflegt sie als Abkömmlinge einer gemeinsamen Grundform zu betrachten“; und Drude (2), nachdem er die Entstehung endemischer Formen aus einer gemeinsamen Stammform mit zusammenhängendem Areal in verschiedenen Teilen dieses Areales erläutert hat: „Die verschiedenen neu entstandenen Ableitungsformen weisen in ihren verschiedenen Ursprungs-orten auf einen gemeinsamen Anfang ihrer Bildung hin, sind „korrespondierende“ oder „vikarierende“ Formen, „Repräsentativformen“.

Die systematische Wertigkeit der vikarierenden Sippen ist eine sehr verschiedene. Sie umfaßt alle niederen Kategorien des Systemes. In erster Linie denkt man freilich nur an solche niedrigsten Ranges, Rassen und Arten, doch gibt es auch vikarierende Sektionen, Gattungen und, in gewissem Sinne, auch Tribus und Familien. Es nimmt jedoch die Erscheinung mit steigender Wertigkeit der Sippen an Häufigkeit und charakteristischem Gepräge ab.

Als vikarierende Familien seien die nahe verwandten¹⁾ *Cactaceae* und *Aizoaceae* genannt, von denen die ersteren in weitaus überwiegendem Formenreichtum in Amerika, die letzteren fast ausschließlich in der alten Welt, und zwar vornehmlich in Südafrika, verbreitet sind.

¹⁾ Nach Wettstein (41).

Die Familie der *Gramineae*¹⁾ wird in den Tropen hauptsächlich durch die Unterfamilien *Bambusoideae* und *Panicoideae*, in den gemäßigten und kalten Gebieten vorwiegend durch die *Poaceoideae*, die Unterfamilie *Taxoideae* der *Taxocupressaceae*²⁾ in den Tropen und extratropischen Gebieten der südlichen Hemisphäre nur durch die Tribus *Podocarpeae*, in den extratropischen Gebieten der nördlichen Hemisphäre fast nur durch die *Cephalotaxaceae* und *Taxaceae* vertreten.

Die Gattungen *Larix*, *Cedrus* und *Pseudolarix* sind vikarierende Vertreter der im borealen Florenreiche heimischen Subtribus *Laricinae* der Familie der *Abietaceae*²⁾; während nämlich *Larix* in den subarktischen und temperierten Gebieten Eurasiens und Nordamerikas in mehreren wiederum vikarierenden Arten eine weite Verbreitung besitzt, ist *Cedrus* in drei gleichfalls vikarierenden Arten auf das Mittelmeergebiet und den Himalaya und die monotypische *Pseudolarix* auf das nördliche und östliche China beschränkt. Ähnliche Beispiele ließen sich noch manche namhaft machen.

Viel größer ist die Zahl der Vikaristen unter den niedersten systematischen Kategorien, den Arten und Rassen. Von ihnen, die allein das Phänomen des Vikarismus in scharfer Ausprägung zeigen, soll im folgenden fast ausschließlich die Rede sein. Eine Fülle vikarierender Arten findet sich in Englers (5) „Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt“ verzeichnet. Es seien hier nur ein paar Beispiele herausgegriffen, durch die, nebst manchen anderen, Engler die bis auf die Tertiärzeit zurückreichenden Beziehungen der mittel- und südeuropäischen Flora zu der Asiens und Nordamerikas veranschaulicht. So finden sich *Ostrya carpinifolia* Scop. in Südeuropa, *O. virginica* W. in Nordamerika — als einzige Vertreter ihrer Gattung; *Eranthis hiemalis* Salisb. in West- und Mitteleuropa, *E. sibirica* D. C. und *uncinata* Turcz. in Sibirien, *E. stellata* Maxim. in den Amurländern, *E. Keiskei* Franch. et Sav. und *pinnatifida* Maxim in Japan; *Amelanchier vulgaris* Mch. in Süd- und Mitteleuropa, *A. cretica* Pers. auf Kreta und *A. canadensis* (L.) Torr. et Gray in Japan und Nordamerika; *Cercis siliquastum* L. im Mittelmeergebiet, *C. chinensis* Bunge in China und Japan und *C. canadensis* L., *occidentalis* Torr. und *reniformis* Engelm. in Nordamerika; *Lathraea squamaria* L. in Mittel- und Südeuropa, *L. clandestina* L. in Westeuropa, *L. rhodopea* Dingler im Rhodopegebirge und *L. Miqueliana* Franch. et Sav. und *L. japonica* Miqu. in Japan.

1) Nach Hackel (10).

2) Nach Vierhapper (32).

Mit sehr vielen vikarierenden Arten und insbesondere Rassen haben uns die in letzter Zeit entstandenen Monographien einer stattlichen Reihe von Gattungen und Sektionen bekannt gemacht. Wenn ich in diesem Sinne auf Kernalers (18) Studien über *Cytisus* Sectio *Tubocytisus* und (19) Monographia *Pulmonariarum*, Englers (4, 7) Monographie der Gattung *Saxifraga*, Wettsteins (36) Monographie der Gattung *Euphrasia* und (37) Studien über die europäischen Arten von *Gentiana* Sectio *Endotricha* sowie auf zahlreiche Veröffentlichungen der Schüler der Genannten hinweise, so ist dies nur ein Bruchteil dessen, was auf diesem Gebiete geleistet worden ist. In allen diesen Arbeiten wird festgestellt, daß bestimmte natürliche Formenkreise, „Typi polymorphi“ im Sinne Englers (6), in nächstverwandte Sippen gegliedert sind, die, je nachdem sie scharf geschieden oder durch nicht hybride Zwischenformen verbunden, als Arten oder — geographische — Rassen zu bezeichnen sind, und deren Areale sich gänzlich oder teilweise ausschließen und im ersteren Falle entweder getrennt sind oder aneinander grenzen, in letzterem sich zum Teil decken.

So ist, um ein einfaches Beispiel zu nennen, nach Jakowatz (16) die Sectio *Thylacites* der Gattung *Gentiana* eine natürliche Gruppe der mittel- und südeuropäischen Gebirge, die in sechs vikarierende Arten, oder vielleicht besser Unterarten, einer Gesamtart, *G. acaulis* L., zerfällt: *G. latifolia* G. et G. in den Uralpen, im Jura und den Pyrenäen, den östlichen und südlichen Karpathen und den nordbalkanischen Urgebirgen; *G. alpina* Vill. in der hochalpinen Stufe der Westalpen, Pyrenäen und der spanischen Sierra Nevada; *G. vulgaris* (Neilr.) in den nördlichen und südlichen Kalkalpen und über Kalk in den Zentralalpen, im Jura und in den nördlichen und östlichen Karpathen; *G. dinarica* Beck in den Dinarischen Alpen, südlichen Karpathen und Abruzzen; *G. angustifolia* Vill. über Kalk in den Westalpen und *G. occidentalis* Jak. über Kalk in den Pyrenäen, anscheinend vorwiegend in ihrem westlichen Teil. Die Areale der Sippen sind zum Teil disjunkt, zum Teil grenzen sie aneinander oder decken sich an ihren Rändern.

Die Gattung *Alectorolophus* umfaßt nach Sterneek (27) sechs Sektionen, von denen die *Inaequidentati* in acht, die *Minores* in fünf, die *Aequidentati* in vier vikarierende „Gesamtarten“ gegliedert sind, während die *Brevirostres* und *Primigenii* nur je zwei vikarierende Sippen umfassen und die *Anomali* anscheinend überhaupt nicht geographisch gegliedert sind. Die Areale der mutmaßlich jüngeren Sippen stoßen größtenteils aneinander, die der älteren sind getrennt.

Vergleicht man die Vikaristen in bezug auf die Art ihres Auftretens, so kann man verschiedene Fälle auseinanderhalten, je nachdem sie sich in verschiedenen horizontal nebeneinander oder vertikal

übereinander liegenden Gebieten oder unter verschiedenen Standortverhältnissen in einem und demselben Gebiete vertreten. Neben diesem eigentlichen Vikarismus, der stets ein örtliches Phänomen ist, gibt es auch eine Art zeitlicher Vertretung zunächst verwandter Sippen gemeinsamer Herkunft innerhalb bestimmter Gebiete, den Saisonartdimorphismus im Sinne Wettsteins.

Der „örtliche“ Vikarismus ist nach dem Gesagten entweder ein regionaler oder ein intraregionaler, oder kürzer gesagt lokaler (standörtlicher). Ersterer, die Vertretung der Sippen in verschiedenen Gebieten, ist eine häufige Erscheinung, welche die meisten „geographischen“ Arten und Rassen umfaßt. Die horizontale Ausschließung ist häufiger als die vertikale, die naturgemäß nur in Gebirgländern anzutreffen ist. Die oben genannten Abhandlungen haben eine große Zahl sich horizontal ausschließender Arten und Rassen behandelt. Andere sehr treffende Belege bringen Heimerls (12) Studien über *Achillea* Sectio *Ptarmica*, Stapfs (26) Monographie von *Ephedra*, Fritschs (8) und Ginzbergers (9) Arbeiten über *Lathyrus*-Arten, Klinges (20, 21, 22) über *Orchis* Sectio *Dactylorchis*, Hayeks (11) monographische Bearbeitung von *Saxifraga* Sectio *Porphyryon*, Watzls (35) Studie über die Gruppe der *Veronica prostrata* usw.

Regionaler Vikarismus im vertikalen Sinne findet sich innerhalb der genannten Gruppen unter anderem in der Sectio *Endotricha* der Gattung *Gentiana*, wo mit einigen saisondimorph gegliederten Talrassen ungegliederte Hochgebirgsformen korrespondieren, und ist auch in der Sectio *Thylacites* der gleichen Gattung angedeutet, wo sich das Areal der *G. alpina* mehr minder über dem der angrenzenden Arten befindet. Innerhalb der von Janchen (17) studierten Gattung *Helianthemum* wird *H. hirsutum* (Thuill.) Mér. der niederen Lagen Mitteleuropas, in höheren durch *grandiflorum* (Scop.) Lam. et D. C. und *nitidum* Clem., ebenso *canum* (L.) Baumg. in ersteren durch *alpestre* (Jacq.) D. C. in letzteren ersetzt. Schließlich seien noch folgende Paare von vertikal vikarierenden Arten und Rassen aus dem Bereiche der europäischen Flora namhaft gemacht:

In tiefen Lagen:

Rumex acetosa L.
Dianthus deltoides L.
Myosotis silvatica (Ehrh.) Hoffm.
Solidago virga aurea L.
Senecio Fuchsii Gmel.
Centaurea pseudophrygia C.A.Mey.
Phleum pratense L.

In hohen Lagen:

R. arifolius All.
D. myrtinervius Gris.
M. alpestris Schm.
S. alpestris W. et K.
S. cacaliaster Lam.
C. plumosa (Lam.) Kern.
P. alpinum L.

| | |
|--|---------------------------------------|
| <i>Avenastrum pratense</i> (L.) Jess. s.l. | <i>A. versicolor</i> (Vill.) Fritsch. |
| <i>Trisetum flavescens</i> (L.) R. et Sch. | <i>T. alpestre</i> (Host) Beauv. |
| <i>Trifolium pratense</i> L. | <i>T. nivale</i> Sieb. |
| <i>Soldanella maior</i> (Neilr.) | <i>S. hungarica</i> Simk. |

Die Areale der regionalen Vikaristen schließen sich, wie schon hervorgehoben wurde, entweder gänzlich aus, wobei sie vollkommen getrennt sind oder aneinanderstoßen, oder greifen teilweise übereinander. Vollkommen getrennte Areale besitzen insbesondere höherwertige Arten, wie die eben nach Engler namhaft gemachten tertiären Typen, kleine Arten und Rassen meist nur dann, wenn sie Hochgebirge bewohnen; aneinander grenzende oder teilweise übereinandergreifende Areale, oft mit nicht hybriden Zwischenformen in den Grenzgebieten, sind hauptsächlich den letzteren eigen.

Unter lokalem (standörtlichem) Vikarismus verstehe ich die Vertretung nächstverwandter Sippen unter verschiedenen Standortsbedingungen in den durch diese bedingten verschiedenen Assoziationen und Fazies der Vegetation eines und desselben Gebietes. Vor allem spielt die Bodenbeschaffenheit eine hervorragende Rolle. Es sind da in erster Linie die vielen Arten und Rassen zu nennen, die sich, insbesondere in den Hochgebirgen, über Kalk und Urgestein ersetzen. Es seien nur folgende Paare aus den Alpen genannt:

Über Urgestein:

Dianthus glacialis Hänke.
Rhododendron ferrugineum L.
Soldanella pusilla Baumg.
Gentiana Kochiana Perr. et Song.
Achillea moschata Wulf.
Juncus trifidus L.
Poa laxa Hänke.
Silene acaulis L. f. *norica* Vierh.

Über Kalk:

D. alpinus L.
R. hirsutum L.
S. minima Hoppe und *austriaca*
 Vierh.
G. Clusii Perr. et Song.
A. atrata L.
J. monanthos Jacqu.
Poa minor Gaud.
S. acaulis L. f. *longiscapa* Kern.

Dadurch, daß gerade innerhalb der Alpen in großen geschlossenen Gebieten Urgestein, in anderen Kalk vorherrscht, täuscht hier diese Art des lokalen Vikarismus den regionalen vor, ja ist sogar, wenn man die Entstehung der Sippen als maßgebend ansieht, wie später noch erläutert werden soll, als solcher anzusprechen.

Auch alle anderen Vertretungen über verschieden beschaffenen Bodenarten gehören hierher; so zum großen Teil die Klingeschen Spezies der *Dactylorhiza*-Arten; so, wenn bestimmte Sippen über Serpentin — wie *Asplenium cuneifolium* Viv. — oder über Salzboden

— wie *Lotus corniculatus* L. f. *crassifolius* A. et G. usw. — mit den „Normal“-Formen über nicht spezifischer Unterlage — wie *Asplenium adiantum nigrum* L., beziehungsweise *Lotus corniculatus* f. *arvensis* Ser. — vikarieren; oder wenn die *Festuca rubra* L. der Wiesen, im leichten Dünensande an Meeresküsten durch die weithin kriechende Form *arenaria* Fries repräsentiert wird.

Ferner bilden auch Unterschiede in der Belichtung den Anlaß zum Auftreten lokal vikarierender Sippen. Es sei da zunächst auf *Poa nemoralis* L. hingewiesen, eine an und für sich gegen äußere Einflüsse sehr empfängliche Art, die im Schatten der Wälder und Gebüsch hauptsächlich durch die lockerwüchsige, schlaffe Form *vulgaris* Gaud., auf besonnten Felsen und Mauern durch die gedrungeenen, starren Abarten *coarctata* Gaud., *rigidula* M. et K., *glauca* Gaud., deren letztere sich habituell der *P. caesia* Sm. nähert, vertreten wird. Von verschiedenen *Galeopsis*-Arten unterscheidet Porsch (24) Sonnen- und Schatten- und zum Teil auch Holzschlagformen; so von *G. tetrahit* L. eine Sonnenform var. *arvensis* Schlecht., Schattenform var. *silvestris* Schlecht. und Holzschlagform var. *Reichenbachii* Rapin; von *G. pubescens* Bess. eine Sonnenform var. *aprica* Porsch und Schattenform var. *umbratica* Porsch usw. Inwieweit beim Zustandekommen mancher der genannten Formen neben Differenzen in der Belichtung auch noch andere, wie solche des Substrates, verantwortlich sind, muß dahingestellt bleiben.

In diesem Zusammenhange sind auch die von Drude (3) hervorgehobenen Sippenpaare zu erwähnen, die im Gebiete der sächsischen Flora getrennte Standorte innehaben, wie *Pulmonaria officinalis* — *obscura*, *Phyteuma spicatum* — *nigrum*, oder die Farbenspielarten von *Symphytum officinale* (weiß—violett oder rosa) und *Melampyrum pratense* (blaß schwefelgelb bis satt rotgelb).

Besondere Beachtung verdient überdies der Vikarismus, der Formen in den vom Menschen stark, und zwar direkt durch Sense und Düngung, indirekt durch Beweidung, beeinflussten Formationen der Wiesen und Weiden mit solchen natürlicher Bestände, wie Wälder, Auen, Gebüsch, Karfluren usw., verknüpft. So entspricht beispielsweise in den Lungauer Alpen der robusten, hochwüchsigen, reich verzweigten *Angelica montana* (DC.) Schl. der Schluchtwälder, Auen und Karfluren die schwächliche, niedrigere, wenig oder gar nicht verzweigte *A. silvestris* L. feuchter Mähwiesen; ähnlich in bezug auf gestaltliche Unterschiede und Art des Vorkommens verhält sich das *Heracleum elegans* (Cr.) Jacqu. der Karfluren zu *H. sphondylium* L., das für mit Jauche gedüngte Wiesen charakteristisch ist, ferner die hochwüchsige Form des *Seseli libanotis* (L.) Koch auf Felsen zu einer niederwüchsigen auf trockenen Wiesen und die *Molinia coerulea* (L.) Mnh. var. *arundinacea* (Schr.) Aschers.

buschiger Stellen zur var. *genuina* A. et G. sumpfiger Wiesen; ähnlich vielleicht auch, in anderen Gebieten, das in Gebüsch und auf felsigen Stellen auftretende typische *Hieracium umbellatum* L. zu der für feuchte Wiesen bezeichnenden Form *lactoris* Bert., deren Individuen durch die Sense geköpft werden und erst viel später zur Blüte gelangen. In Tirol wird *Carduus personata* (L.) Jacqu., der im Formationsanschluß mit *Angelica montana* übereinstimmt, auf Feldern und Kulturwiesen durch die Form *agrestis* Kern. vertreten. Es ist sehr wahrscheinlich, daß beim Zustandekommen der vikarierenden Sippen der Kulturformationen nebst deren im Vergleiche zu den ursprünglichen Beständen geänderten Boden-, Licht- und Konkurrenzverhältnissen auch die direkte Einwirkung des Menschen und der Weidetiere eine Rolle gespielt haben.

Hohes Interesse beansprucht schließlich noch das korrespondierende Auftreten vikarierender Sippen in zwei durch den Menschen geschaffenen Formationen, den künstlichen Grasfluren und Feldern. Ich nenne zwei prägnante Fälle:

Cirsium arvense (L.) Scop. f. *horridum* W. et G., bewehrte Form auf Weideflächen.

— *arvense* (L.) Scop. f. *mite* W. et G., unbewehrte Form in Feldern¹⁾.

Alectorolophus hirsutus (Lam.) All. f. *medius* Rehb., Form mit geflügelten Samen in Wiesen.

— *hirsutus* (Lam.) All. f. *subexalatus* Schultz, Form mit ungeflügelten Samen in Feldern.

Die Paare *Odontites serotina* (Lam.) Dum. — *verna* (Bell.) Dum. und *Orphantha lutea* (L.) Kern. — *lanccolata* (Rehb.) Wettst., von denen jeweils die erstgenannten Sippen stärkere Verzweigung, kürzere Stengelinternodien und spitze Blätter besitzen, im Spätsommer und Herbst blühen und auf Wiesen usw. auftreten, die letzteren dagegen mit schwächerer Verzweigung, längeren Internodien und stumpferen Blättern schon früher zur Blüte gelangen und Felder bewohnen, führen uns zum Phänomen des Saisondimorphismus. Man versteht darunter, wie schon gesagt, die zeitliche Vertretung zweier nächstverwandter, von einer gemeinsamen Grundform stammender Sippen in den vom Menschen abhängigen Formationen der Wiesen und Felder. Bei vollkommener Ausbildung der Erscheinung treten beide Formen in Wiesen, also in der gleichen Formation, auf, so daß sie gar nicht örtlich, sondern nur zeitlich getrennt sind, indem die eine vor, die andere nach der Mahd blüht und fruchtet. Die instruktivsten Beispiele liefern die Gattungen *Alectorolophus* — nach Sterneck (27) — und *Euphrasia* und *Gentiana* Sectio *Endotricha* — beide nach Wettstein (36, 37, 40), der die Erscheinung

¹⁾ Nach Vierhapper (31)

entdeckt, ausführlichst untersucht und erklärt hat (39). Die Unterschiede zwischen den früh- und spätblühenden Sippen sind ähnlich den oben für die analogen Formen von *Odontites* und *Orthantha* genannten. Zu den insgesamt in Gebieten mit intensiver Wiesenwirtschaft auftretenden saisondimorphen Sippenpaaren kommen bei *Alectorolophus* und *Gentiana* Sectio *Endotricha* vielfach noch saisondimorph ungegliederte Formen, die, aus Gebieten ohne Wiesenwirtschaft — Hochgebirgsstufe, hoher Norden — stammend, morphologisch und biologisch (in bezug auf Blütezeit) zwischen jenen bis zu einem gewissen Grade die Mitte halten und zu ihnen im Verhältnis eines regionalen Vikarismus stehen.

Die Sectio *Endotricha* der Gattung *Gentiana* ist nach Wettstein folgendermaßen gegliedert.

Gentiana Sectio *Endotricha* Froel.

| Gesamtarten (nicht vikarierend) ¹⁾ | Unterarten 1. Ranges = Arten (regional vikarierend) | Unterarten 2. Ranges = Unterarten (regional vikarierend) ¹⁾ | |
|--|---|---|--|
| | | ungegliederte Formen | saisondimorph ge- gliederte Formen |
| <i>G. crispata</i> Vis. s. l. | — | — | <i>amblyphylla</i> Borb. ²⁾ <i>crispata</i> Vis. ²⁾ |
| <i>G. campestris</i> L. ampl. | <i>G. hypericifolia</i> (Murb.) Wettst. | — | — |
| | <i>G. campestris</i> L. | <i>G. islandica</i> Murb. | <i>G. suecica</i> (Froel.) Murb. <i>G. germanica</i> (Froel.) Murb. |
| | <i>G. baltica</i> Murb. | — | — |
| <i>G. neapolitana</i> (Froel.) Wettst. | — | — | — |
| <i>G. polymorpha</i> Wettst. | <i>G. Biebersteinii</i> Bunge | — | — |
| | <i>G. calycina</i> (Koch) Wettst. ampl. | <i>G. calycina</i> (Koch) Wettst. | <i>G. antecedens</i> Wettst. <i>G. anisodonta</i> Borb. |
| | <i>G. pilosa</i> Wettst. | — | — |
| | <i>G. aspera</i> Heg. ampl. | <i>G. aspera</i> Heg. | <i>G. norica</i> Kern. <i>G. Sturmiana</i> Kern. |
| | <i>G. Wettsteinii</i> Murb. ampl. | <i>G. ?</i> | <i>G. solstitialis</i> Wettst. <i>G. Wettsteinii</i> Murb. |

¹⁾ Die Parenthesen in der zweiten Zeile stammen von mir. — ²⁾ Nachträglich beigelegt.

| Gesamtarten (nicht vikarierend) ¹⁾ | Unterarten 1. Ranges = Arten (regional vikarierend) | Unterarten 2. Ranges = Unterarten (regional vikarierend) ¹⁾ | |
|--|---|---|---|
| | | ungegliederte Formen | saisondimorph ge- gliederte Formen |
| <i>G. polymorpha</i> Wettst. | <i>G. rhaetica</i> Kern. ampl. | <i>G. Kernerii</i> Dörf. et Wettst. | <i>G. solstitialis</i> Wettst. <i>G. rhaetica</i> Kern. |
| | <i>G. Murbeckii</i> Wettst. | — | — |
| | <i>G. austriaca</i> Kern. ampl. | <i>G. Neibreichii</i> Dörf. et Wettst. | <i>G. lutescens</i> Vel. <i>G. austriaca</i> Kern. |
| | <i>G. praecox</i> Kern. ampl. | <i>G. ?</i> | <i>G. praecox</i> Kern. <i>G. carpatia</i> Wettst. |
| | <i>G. bulgarica</i> Vel. | — | — |
| <i>G. caucasica</i> Lodd. | — | — | — |
| <i>G. amarella</i> L. ampl. | <i>G. uliginosa</i> Willd. | — | — |
| | <i>G. amarella</i> L. | <i>G. subarctica</i> Murb. | <i>G. lingulata</i> Ag. <i>G. axillaris</i> Sehm. |
| | <i>G. acuta</i> Mx. ampl. | ? <i>G. Holmii</i> Wettst. | <i>G. plebeja</i> Cham. <i>G. acuta</i> Mx. |
| | <i>G. mexicana</i> Gris. ampl. | ? <i>G. Pringlei</i> Wett- stein | <i>G. Hartwegii</i> Benth. <i>G. mexicana</i> Gris. |
| <i>G. heterosepala</i> Engelm. ampl. | <i>G. heterosepala</i> Engelm. | <i>G. ?</i> | ? <i>G. heterosepala</i> Engelm. s. s. <i>G. ?</i> |
| <i>G. Wisliceni</i> En- gelm. ampl. | <i>G. Wisliceni</i> En- gelm. | <i>G. ?</i> | <i>G. ?</i> ? <i>G. Wisliceni</i> Engelm. s. s. |

¹⁾ Die Parenthesen in der zweiten Zeile stammen von mir.

Eine ähnlich markante Gliederung in saisondimorphe Sippenpaare findet sich auch in den Gattungen *Alectorolophus*, *Melampyrum* und *Euphrasia*, wenn auch bei letzterer die korrespondierenden ungegliederten Sippen noch nicht mit Sicherheit bekannt sind. Überdies hat Wettstein noch auf folgende saisondimorphe Paare aufmerksam gemacht:

Frühblühend:

Ononis foetens All.
Galium praecox (Lange).
Campanula glomerata L. s. s.

Spätblühend:

O. spinosa L.
G. verum L.
C. serotina Wettst.

Hieran möchte ich noch einen anderen Fall vermutlichen Saisondimorphismus reihen, den ich im oberen Murtale beobachtet habe, und der Wettstein schon lange bekannt ist. Es handelt sich um *Centaurea jacea* L., welche dort in folgenden drei Formen auftritt:

a) *C. jacea* L. s. s. Hochwüchsig, mit verlängerten Internodien, oft verzweigt und mehrköpfig. In Gebüsch, an Zäunen, in Wiesen usw. Blüht den ganzen Sommer, in Wiesen nach der Heumahd.

b) *C. jacea* L. f. *majuscula* Rouy. Minder hochwüchsig, mit verlängerten Internodien, unverzweigt, meist einköpfig. In Wiesen. Blüht vor deren Mahd im Frühsommer. Hieher die Belege in Hayek, Fl. stir. exs. Nr. 593: Stiria sup.: In pratis udis ad vicum Katsch prope urbem Murau: solo calcareo, 730 m s. m. Junio 1907. leg. Fest.

c) *C. jacea* L. f. *pygmaea* Aschers. (= *C. humilis* Schrank). Sehr niederwüchsig, mit verkürzten unteren Internodien, unverzweigt, stets einköpfig. Auf Weideflächen. Blüht im Spätsommer bis in den Herbst. Exsikkaten aus Schweden: 1. Suecia. Bohus. Prope Öckerö. Augusto 1906. leg. Almquist (Dörfler, herb. norm. Nr. 5124); 2. Suecia. Prov. Göteborg. Bohus; in pascuis prope Tjällbacka. leg. Almquist. (Hayek, Centaur. exs. crit. Nr. 37.) Im oberen Murtale ist diese Sippe ebenso häufig wie die *C. jacea* s. s.

Ich halte es für wahrscheinlich, daß *majuscula* die frühblühende, *pygmaea* die spätblühende Form eines saisondimorphen Sippenpaares ist, dessen ungegliederte Form ich in *jacea* s. s. erblicke. Besteht diese Annahme, deren Richtigkeit erst durch Kulturversuche zu erweisen wäre, zu Recht, so wäre wohl letztere als die Stammform der beiden ersteren anzusehen, und es würde sich hier um einen Fall handeln, in welchem eine selbst ungegliederte Sippe zu ihren beiden saisondimorph gegliederten Abkömmlingen im Verhältnis des lokalen Vikarismus steht.

Von der mit *C. jacea* sehr nahe verwandten *subjacea* (Beck) beobachtete ich im Quellgebiete der Mur bisher nur eine hochwüchsige, verzweigte Form, die in Gebüsch und an Zäunen den ganzen Sommer und in Wiesen nach der Mahd blüht, und eine niederwüchsige, unverzweigte, herbstblütige auf Weideflächen. Erstere ist der *C. jacea* s. s., letztere deren Form *pygmaea* analog.

Die Ursache des Entstehens der saisondimorphen Sippenpaare liegt nach Wettstein (39) in der indirekten Auslese der mit günstigen morphologischen und biologischen Merkmalen — wie lange und kurze Internodien, frühe und späte Blütezeit — ausgestatteten Varianten durch die Mahd, welche wie Darwin's Kampf ums Dasein das Ungeeignete austilgt. Die mutmaßliche Stammform dürfte zumeist nicht, wie man erwarten sollte, mit der ungegliederten Form identisch sein. Zumeist dürfte

sie, gleich dieser, der Spätform näher kommen als der frühblühenden. Nur selten, wie bei *Campanula glomerata* und meines Erachtens auch bei *Centaurea jacea*, scheint es umgekehrt zu sein.

Im gleichen Sinne, wie es Wettstein für die saisondimorphen Sippen annimmt, dürfte auch beim Entstehen der früher genannten ungegliederten Wiesen- und Feldformen aus korrespondierenden Sippen ursprünglicher Formationen dem direkten oder indirekten Eingreifen des Menschen eine auslesende Rolle zufallen.

Was den Ursprung der übrigen Vikaristen anbelangt, so kommt natürlich eine Auslese durch den Menschen nicht in Betracht. Es handelt sich vielmehr zweifellos hauptsächlich um innige Wechselbeziehungen, Korrelationen, zwischen den Sippen und den sie beeinflussenden verschiedenen Faktoren oder Faktorenkomplexen der verschiedenen Standorte oder Gebiete. Beim lokalen Vikarismus sind diese entweder edaphischer Natur oder Lichtwirkungen, beim regionalen nur klimatischer, u. zw. Abstufungen der Wärme- und Luftfeuchtigkeitsverhältnisse. Indem nun das Wesen der Stammsippen durch die verschiedenen Faktoren verschieden alteriert wird, finden Umprägungen zu neuen, divergenten Formen statt.

Ob diese allmählich im Sinne des Neolamarckismus, zu dessen Hauptstützen ja die Erscheinung des Vikarismus gehört, oder, wie es sich beispielsweise Engler (6) vorstellt, sprungweise, durch Mutationen, wobei sich die mit den betreffenden klimatischen und Standortsbedingungen am besten harmonisierenden Mutanten erhalten, erfolgen, oder ob in einem Falle die eine, in einem anderen die zweite Möglichkeit gilt, muß ich dahingestellt sein lassen; doch erscheint mir die lamarckistische Auffassung im allgemeinen die Entstehung vikarierender Sippen besser zu erklären als die Mutationslehre, während für das Zustandekommen nicht vikarierender Sippen das Umgekehrte gelten dürfte. Auf jeden Fall aber herrscht zwischen dem Entstehen der Vikaristen und den äußeren Verhältnissen, unter denen dies geschieht, ein inniger Zusammenhang.

Das Alter der vikarierenden Sippen muß im allgemeinen um so höher eingeschätzt werden, je schärfer sie morphologisch und auch in ihrer Verbreitung voneinander getrennt sind. Die früher nach Engler angeführten Sippen, welche die weit zurückreichenden Beziehungen der europäischen zur asiatischen und nordamerikanischen Flora beleuchten sollen, werden danach wohl mit Recht allgemein als tertiär angesprochen. Wesentlich jünger sind zweifellos die vikarierenden Sippen von *Gentiana Sectio Endotricha*, von *Orchis Sectio Dactylorchis* und anderen Gruppen, denn sie sind viel schwächer morphologisch geschieden und bewohnen aneinanderstoßende Areale, an deren Grenzen sie zum Teil durch nicht hybride Zwischenformen verbunden sind. Nach Klinge (22) sind die

Subspezies seiner *Dactylorchis*-Arten als jüngste Glieder älterer, aus dem Tertiär stammender Arten entweder prä- oder postglazialer Entstehung. Noch jünger sind die saisondimorphen Sippenpaare, deren Ursprung ja sicherlich nur bis zum Beginne der Gras- und Felderwirtschaft zurückreicht. Am jüngsten schließlich jene Sonnen-, Schatten- und Holzschlagformen verschiedener *Galeopsis*-Arten und viele andere, die lediglich als Standortsvarietäten aufzufassen sind, schon im Verlaufe einer oder weniger Generationen in ihre Stammform zurückschlagen und ebenso rasch neuerlich entstehen. Wegen ihrer geringen Fixierung verlieren aber diese kleinsten und jüngsten Sippen keineswegs an Bedeutung für das Verständnis der Erscheinung des Vikarismus. Es ist im Gegenteil ihr Studium von besonderem Wert für dasselbe, denn sie geben uns ein Abbild für das Entstehen stärker gefestigter Rassen, die ja auch durch Kultur unter einheitlichen Bedingungen an „Charakter“ verlieren und einander ähnlicher werden.

Scheint so nach all dem Gesagten der Vikarismus ein vollkommen einheitliches Phänomen zu sein, so ergibt sich doch bei näherem Zusehen eine Komplikation, die bisher wenig Beachtung gefunden hat. Es gibt nämlich neben dem eigentlichen Vikarismus eine zweite Erscheinung, die, obwohl im Wesen grundverschieden, ihm äußerlich sehr nahe kommt und daher bei oberflächlicher Betrachtung leicht mit ihm verwechselt werden kann.

Ich selbst bin auf sie durch meine Studien über die *Erigeron*-Arten der Hochgebirge Europas und Vorderasiens (30) aufmerksam geworden. Nach ihnen zerfällt die Gattung *Erigeron* s. s. (exklusive *Trimorpha*) innerhalb des genannten Gebietes und der Arktis in zwei natürliche Gruppen, die *Pleiocephali* und *Monocephali*, deren jede in verschiedenen Teilen ihres Gesamtareales durch verschiedene vikarierende Sippen vertreten ist, u. zw. die *Pleiocephali* durch *E. amphibolus* Led. in den Kaukasusländern und armenischen Gebirgen, *Zederbaueri* Vierh. auf dem Erdschias-dagh, *polymorphus* Scop., zum Teil in verschiedenen vikarierenden Rassen, ebendort und in den Gebirgen der balkanischen und apenninischen Halbinsel, im Karst, den Alpen, im Jura und den Pyrenäen und *E. maior* (Boiss.) Vierh. in der spanischen Sierra Nevada; die *Monocephali* durch *E. unalaskensis* (DC.) Vierh. in der Arktis, *uniflorus* L. in verschiedenen Vikaristen ebendort, in den asiatischen Gebirgen, den Karpathen, Alpen, dem Apennin, in der Auvergne, in den Pyrenäen, auf Korsika, in den Gebirgen Skandinaviens und auf Island, *danaensis* Vierh. in Südpersien, *libanoticus* Vierh. im Libanon, *cilicicus* Boiss. im Taurus, *argaeus* Vierh. auf dem Erdschias-dagh, *hispidus* (Lag. et Rodr.) Vierh. in der spanischen Sierra Nevada und

aragonensis Vierh. in den Pyrenäen. In den Alpen finden sich nur zwei Vertreter, die, obwohl verschiedenen Gruppen angehörend, doch sehr nahe miteinander verwandt sind und sich in ihrer Verbreitung, insbesondere im östlichen Teile des Gebirges, vollkommen ausschließen, indem die eine, *polymorphus*, Kalkpflanze ist und weit nach abwärts reicht, die andere, *uniflorus*, dagegen kalkfeindlich und vollkommen an die Hochregion gebunden ist. Würde man nur diese beiden Sippen kennen, so würde man sie unzweifelhaft für echte Vikaristen halten in dem Sinne, daß sie direkte Abkömmlinge einer Stammform sind, die sich innerhalb der Alpen, entsprechend den genannten verschiedenen Verhältnissen, in jene Deszendenten gespalten hat. Ein genaues Studium des ganzen Formenkreises hat aber eben ergeben, daß dem nicht so ist, daß vielmehr die Verwandtschaft der beiden, wenn auch sehr nahe, doch nicht am allernächsten ist, daß vielmehr ihre Trennung weiter zurückreicht, als etwa die des *E. polymorphus* der Alpen und *maior* der spanischen Sierra Nevada oder des *uniflorus* der Alpen und des *unalaschkensis* der Arktis; *E. uniflorus* ist wahrscheinlich gar nicht in den Alpen entstanden, sondern vermutlich aus den asiatischen Gebirgen oder der Arktis bereits mit den Dispositionen einer kieselholden Art in jene eingewandert zu einer Zeit, da *polymorphus* schon daselbst vorhanden war, mit dem er sich dann mit dem bereits geschilderten Erfolge in das Gebiet geteilt hat. Es handelt sich also hier nicht um Vikarismus in des Wortes engster Bedeutung, die mir in der autochthonen Entstehung der Sippen aus gemeinsamer Stammform zu liegen scheint, sondern um eine nur ähnliche Erscheinung, eine Art falschen Vikarismus oder Pseudovikarismus.

Die hier geschilderte Form dieses Phänomens habe ich seinerzeit (30) Exklusion genannt, während Diels (1) sie als Exkludismus bezeichnet.

Einen noch instruktiveren Fall von Pseudovikarismus beobachtete ich (28) in der Gattung *Dianthus*. In den Gebirgen Mittel- und Südeuropas finden sich einige Angehörige der Sectio *Dentati* Will. dieses Genus, die eine sehr natürliche Untergruppe, die Subsectio *Alpini* Vierh., derselben bilden. Diese besteht aus mehreren zweifellos zunächst verwandten, sehr gut charakterisierten, vikarierenden Arten: *D. alpinus* L. in den nordöstlichen und südlichen Kalkalpen, *D. glacialis* Hänke in den östlichen Zentralalpen und Karpathen, *D. nitidus* W. et K. in den Nordkarpathen, *Freyunii* Vand. in den illyrischen, *scardicus* Wettst. (= *sursumscaber* [Borb.]) in den albanischen und *microlepis* Boiss. in den bulgarisch-mazedonischen Gebirgen. *D. alpinus*, *nitidus*, *Freyunii* und vermutlich auch *scardicus* wachsen über Kalk, *glacialis* und *microlepis* über Urgestein. Nach meinen Studien sind die *Alpini* ein alter Formenkreis, für den ein

direkter Zusammenhang mit Arten der Ebene nicht mehr gut nachweisbar ist. Anders verhält sich nun die Sache mit *D. neglectus* Lois., einer gleichfalls zu den *Dentati* gehörigen, mit den *Alpini* sicherlich nahe verwandten Nelke der Westalpen. Man würde diesen Typus auf den ersten Blick für einen echten Vikaristen der *Alpini* halten, u. zw. scheinbar mit umso mehr Recht, als diese sonst in den Westalpen keinen Vertreter haben, und er wurde denn auch von Kerner, der mir seinerzeit das Studium dieser Gruppe empfohlen hat, für einen solchen angesehen. Eine eingehendere Untersuchung hat aber ergeben, daß *D. neglectus* nicht den *Alpini* zunächst steht, sondern dem *D. Seguerii* Chaix, einer in den tieferen Lagen der Westalpen auftretenden Sippe, mit der er ohne Frage im Verhältnis eines vertikal-regionalen Vikarismus steht, während seine Substitution der *Alpini* auf Pseudovikarismus beruht.

Ein ganz ähnliches Beispiel findet sich auch in der die Gebirge Mittel- und Südeuropas bewohnenden Gattung *Soldanella* (29). Diese ist in zwei natürliche Sektionen gegliedert: die *Tubiflori* Borb. und *Crateriflori* Borb. Die erstere besteht aus drei Sippen, von denen *austriaca* Vierh. in den nördlichen Kalkalpen, *minima* Hoppe in den südlichen Kalkalpen, im Karst und in den Abruzzen und *pusilla* Baumg. in den Zentralalpen, den Südkarpathen und den östlichen Gebirgen der Balkanhalbinsel vorkommt, während sie in der Hochregion der Rodnaer Karpathen, wo die Sectio *Tubiflori* fehlt, durch *S. hungarica* Sink. vertreten wird, die ihr habituell sehr nahe kommt und im Formationsanschlusse, indem sie besonders für Schneetälchen charakteristisch ist, vollkommen gleicht. Diese *S. hungarica* ist aber nichts anderes als eine Hochgebirgsform der in den dortigen Wäldern verbreiteten, zu den *Crateriflori* gehörigen *S. maior* (Neilr.) Zu dieser steht sie im Verhältnis eines echten, zu *pusilla* aber in dem eines falschen Vikarismus.

Schließlich sei noch die von mir erst kürzlich (34) untersuchte Sectio *Lupinaster* der Gattung *Trifolium* hervorgehoben. Ihre Subsectio *Eulupinaster* wird in Eurasien, wo sie heimisch ist, durch die Arten *T. lupinaster* L., das in drei vikarierenden Sippen von den Karpathen im Westen durch das südliche europäische Rußland und gemäßigte Ostasien verbreitet ist, *T. eximium* Steph. im östlichen und baikalischen, *T. altaicum* Vierh. im altaischen Sibirien und *T. Pilczii* Adam. im Balkan vertreten. Die drei letzteren Arten sind regionale Vikaristen der ersteren. In den vorderasiatischen und mitteleuropäischen Gebirgen findet sich nun auch je ein Repräsentant der Sectio *Lupinaster*, *T. polyphyllum* C. A. Mey., bzw. *alpinum* L., welche man prima vista als mit ersteren echt vikarierende Arten ansehen könnte. In Wirklichkeit handelt es sich aber auch hier um Pseudovikarismus. Denn beide Arten sind

anderen Ursprunges als jene, indem sie in die nordamerikanische Sectio *Macropus* der Sectio *Lupinaster* gehören, als deren echt vikarierende Vertreter sie gemeinsam mit einer amerikanischen Art, *T. nanum* Torr., die Subsectio *Glyzyrrhizum* bilden. Ihr vikaristisches Verhältnis zu den *Eulupinaster*-Formen ist in Wirklichkeit ein falsches.

Das den vier angeführten Beispielen Gemeinsame besteht darin, daß sich in verschiedenen Gebieten Sippen vertreten, die miteinander sehr nahe, aber, indem sie sich nicht direkt von einer gemeinsamen Stammform herleiten, nicht zunächst verwandt sind. Und dieses Verhalten ist charakteristisch für die Erscheinung des falschen Vikarismus oder Pseudovikarismus im Gegensatze zum echten Vikarismus, bei dem es sich, wie schon gesagt, um eine Vertretung zu allernächst verwandter Sippen handelt, die in den Gebieten oder Formationen, in denen sie sich ersetzen, autochthon entstanden sind. Im Falle des Vikarismus vertreten zwei zunächst verwandte Sippen einen Typus in verschiedenen Gebieten, in dem des Pseudovikarismus schließen sich zwei zwar sehr nahe verwandte, aber doch verschiedenen Typen angehörige Sippen in verschiedenen Gebieten aus. Wesentlich für den Begriff des Pseudovikarismus ist auch der Umstand, daß die Vertretung der Sippen in Ermangelung echter Vikaristen erfolgt. Beim echten Vikarismus war, um mit meinen ehemaligen Worten zu sprechen, „die Besiedelung verschiedener Gebiete durch eine Stammform das primäre und die Sondernung derselben in getrennte, den diversen Bedingungen angepaßte Rassen das sekundäre“, beim Pseudovikarismus dagegen ist das Vorhandensein verschiedener, allerdings sehr nahe verwandter Rassen das Primäre, die Okkupierung getrennter Gebiete aber das Sekundäre. Im letzteren Falle können, wie ich seinerzeit schon hervorhob, von zwei Sippen beide als fertige Arten oder Rassen in die betreffenden Gebiete gelangt sein, oder aber es kann, was ich damals nicht betonte, die eine dort entstanden und nur die andere zugewandert sein. Während der echte Vikarismus zweier oder mehrerer Sippen eine direkte Folgeerscheinung der gemeinsamen Abstammung derselben ist, gilt dies für den Pseudovikarismus auf keinen Fall. Dieser erscheint vielmehr zunächst, bei oberflächlicher Betrachtung, als ein zufälliges Phänomen, ohne es jedoch, wie später noch dargelegt werden soll, in Wirklichkeit immer zu sein.

Gleich dem Vikarismus findet sich auch der Pseudovikarismus bei verschiedenen systematischen Kategorien, bei allen von mindestens der Gattung an abwärts. Auch er ist entweder ein regionaler oder ein lokaler. In ersterem Falle ist die Ausschließung eine horizontale oder vertikale. Das Alter der Pseudovikaristen ist nicht wie das der Vikaristen durch die Zeit ihrer Entstehung, sondern durch die ihres Zusammentreffens

nach erfolgter Einwanderung einer Sippe festzustellen. Im folgenden einige Beispiele für Pseudovikaristen verschiedener Art.

Unter regionalen Pseudovikaristen versteht man solche, die sich in verschiedenen Gebieten ausschließen. Horizontale Pseudovikaristen sind z. B. von den früher Genannten folgende Paare: *Dianthus neglectus* Lois., Westalpen, Pyrenäen — Subsectio *Alpini* Vierh., Ostalpen, Karpathen, Balkan; *Soldanella pusilla* Baumg., Transilvanische Alpen etc. — *hungarica* Simk., Rodnaer Alpen etc.; *Trifolium alpinum* L., Westalpen etc. — *Pilczii* Adam., Balkanhalbinsel; *Erigeron polymorphus* Scop., nördliche und südliche Kalkalpen etc. — *uniflorus* L., Zentralalpen etc. Von der Gattung *Phlomis* werden nach eigenen Beobachtungen (33) die hauptsächlich im östlichen Teile des Mediterrangebietes auftretenden Sektionen *Angustebracteatae* und *Latebracteatae* auf den Balearen und im mittleren und südlichen Teile der iberischen Halbinsel durch die wohl nicht zunächst verwandten *Purpureae* völlig ersetzt.

Vertikale Pseudovikaristen sind beispielsweise die Arten

| der Waldstufe: | der Übergangs- und Hochgebirgsstufe: |
|---|--|
| <i>Athyrium filix femina</i> (L.) Roth. | <i>A. alpestre</i> (Hoppe) Rylands. |
| <i>Pinus silvestris</i> L. | <i>P. mughus</i> Scop. (nach Drude [3]). |
| <i>Chrysanthemum leucanthemum</i> L. | <i>C. atratum</i> Jacq. |

Leucojum vernum L. steht in Mitteleuropa zu *L. aestivum* L. im Verhältnis eines echten, zu *Galanthus nivalis* L. in dem eines falschen vertikalen Vikarismus; ersteres wächst in höheren, die beiden letzteren in tieferen Lagen — ein Beispiel, auf das mich R. Wettstein aufmerksam machte.

Lokale Pseudovikaristen sind solche, die sich in einem und demselben Gebiete unter verschiedenen Standortsbedingungen ausschließen. So bei verschiedener chemischer Beschaffenheit des Bodens, wie

| über Urgestein: | über Kalk: |
|------------------------------------|--------------------------------|
| <i>Rumex acetosella</i> L. | <i>R. scutatus</i> L. |
| <i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull. | <i>Erica carnea</i> L. |
| <i>Pimpinella saxifraga</i> L. | <i>P. maior</i> (L.) Huds. |
| <i>Campanula rotundifolia</i> L. | <i>C. cochleariifolia</i> Lam. |
| <i>Erigeron uniflorus</i> L. | <i>E. polymorphus</i> Scop. |
| <i>Chrysanthemum alpinum</i> L. | <i>C. atratum</i> Jacq. |

In verschiedenen natürlichen Formationen: in Trockenwiesen: *Ranunculus bulbosus* L., in Fettwiesen: *R. acer* L., in feuchten Wiesen:

R. auricomus L., in Sümpfen: *R. repens* L., in Schluchtwäldern: *R. lanuginosus* L., auf Ruderalstellen: *R. sardous* Cr. und in Feldern: *R. arvensis* L.; in natürlichen und künstlichen Formationen: *Knautia drymeia* Heuff. und *dispacifolia* (Host) G. et G. in Wäldern, *K. arvensis* (L.) Coult. in Wiesen, ebenso *Dactylis Aschersoniana* Gr. in ersteren, *D. glomerata* L. in letzteren.

Derartige Beispiele ließen sich noch manche anführen. Es ist wahrscheinlich, daß auch einige von den früher als Vikaristen bezeichneten Sippen in Wahrheit zu den Pseudovikaristen gehören, insbesondere von solchen Paaren, deren eine Sippe Wiesen bewohnt; so von vertikal korrespondierenden Formen: *Rumex acetosa* L. und *arifolius* All., *Phleum pratense* L. und *alpinum* L., *Trisetum flavescens* (L.) R. et Sch. und *alpestre* (Host) Beauv. und *Trifolium pratense* L. und *nivale* Sieb.; von lokalen vielleicht *Angelica montana* (DC.) Schl. und *silvestris* L. sowie *Heracleum elegans* (Cr.) Jacq. und *sphondylium* L. In allen diesen Fällen wäre erst durch monographische Untersuchung der betreffenden Gesamtgruppe festzustellen, ob die Rassen des fraglichen Sippenpaares zunächst verwandt und gemeinsamer autochthoner Abstammung sind. Ließe sich dies in einem einzelnen Falle nicht beweisen, sondern dartun, daß die betreffende Wiesensippe erst durch den graswirtschaftenden Menschen in das Gebiet gelangt ist, in dem die andere Heimatsrecht hat, so würde es sich nicht um Vikarismus, sondern um Pseudovikarismus handeln. Und diese Untersuchung würde, wie ich glaube, in einigen der genannten Fälle zu letzterem Resultate führen. So halte ich beispielsweise in den Lungauer Alpen, wo ich die Verhältnisse näher kenne, die Arten der unteren Waldstufe *Phleum pratense*, *Trisetum flavescens* und *Trifolium pratense* für eingeführt, bzw. für eingeschleppt, während die korrespondierenden der oberen Wald- und Hochgebirgsstufe, *Phleum alpinum* und *Trifolium nivale* — *Trisetum alpestre* kommt nicht vor —, zweifellos spontan sind. Auch von *Rumex acetosa* ist das Indigenat fraglich, das des *arifolius* dagegen unzweifelhaft.

Was die oben als lokale Vikaristen angeführten, auf Urgestein und Kalk einander vertretenden Sippen der Alpen wie *Rhododendron ferrugineum* und *hirsutum* anbelangt, so sind sie ihrer Entstehung nach sicherlich als regionale aufzufassen, indem sie sich offenbar in den großen einander ausschließenden Urgestein- und Kalkgebieten der Alpen aus den Stammformen ausgegliedert haben, und dann erst, als schon fertige, gefestigte Formen, die Urgesteinsippen auf kalkarme Böden in den Kalkgebieten und umgekehrt die Kalksippen auf Kalkinseln im Urgebirge gelangten, wo sie demnach nur Pseudovikaristen sind. Eine gewissermaßen polytopische Entstehung der betreffenden Repräsentativsippen

auf jeder dieser Inseln ist in Aubetracht der relativ großen morphologischen Verschiedenheiten und starken Fixierung derselben sehr unwahrscheinlich, da bei so einem engen Nebeneinander auf oft kleinem Raum die durch Korrelation, die wir als Ursache ihrer Entstehung annehmen müßten, erworbenen morphologischen Differenzen immer wieder durch Rückkreuzung rückgängig gemacht worden wären. Aus diesem Grunde sind überhaupt lokale Vikaristen höheren systematischen Ranges selten und nur dann gut möglich, wenn Selektion, z. B. durch den Menschen, die untauglichen Rückkreuzungen austilgt.

Ein an Saisondimorphismus erinnernder Fall von Pseudovikarismus mit zeitlichen Unterschieden in der Blütenentfaltung und Fruchtreife ist der von Wettstein (39) hervorgehobene der in gewissen Teilen der Alpen zusammen auftretenden Rassen *Melampyrum silvaticum* L. und *laricetorum* Kern. Diese beiden sind zumeist regionale Vikaristen, denn sie sind untereinander zunächst verwandt und schließen sich vertikal aus, indem ersteres hauptsächlich in Wäldern der Berg- und Voralpenregion, letzteres in Wiesen der Hochgebirgstufe auftritt. *M. silvaticum* hat die morphologischen Eigenschaften und späte Blütezeit einer Spätform, während sich *laricetorum* in beiderlei Hinsicht wie eine Frühform verhält. Wenn nun dieses, wie es gelegentlich vorkommt, in die Stufe von jenem herabsteigt und seine morphologischen Eigenschaften, die frühe Blütezeit und das Vorkommen in Grasfluren, beibehält, erweckt es den Eindruck eines saisondimorphen Vikaristen desselben, ist aber, da es sich um keine Vertretung infolge autochthoner Entstehung handelt, kein solcher, sondern steht mit ihm lediglich im Verhältnis des Pseudovikarismus.

Während der Vikarismus eine naturnotwendige Folgeerscheinung des Ausbreitungstriebes der Sippen ist, verbunden mit ihrer Fähigkeit, sich in Korrelation zu äußeren Faktoren oder aus inneren Gründen allmählich oder sprungweise zu verändern und zu neuen Sippen umzuprägen und als solche eventuell auch neue Standorte oder Gebiete zu erobern, soweit es die Hemmungen gestatten, die sie durch den Kampf ums Dasein oder andere auslesende Faktoren erfahren, erscheint der Pseudovikarismus bei oberflächlichem Zusehen als ein zufälliges Phänomen, das keiner näheren Erklärung bedarf. Bei genauerer Betrachtung erweist sich aber auch er als eine gesetzmäßige Erscheinung, die durch zwei schon genannte gewichtige Momente bedingt ist: den Ausbreitungstrieb und die Konkurrenz. Um dies entsprechend würdigen zu können, darf man im Pseudovikarismus nicht lediglich an die Ausschließung zweier nahe, aber nicht zunächst verwandter Sippen schlechtweg denken, sondern an eine solche bei gleichzeitigem Fehlen eines echten Vikaristen der einen dieser Sippen. Infolge der mangelnden Konkurrenz tritt eben eine

andere nahe, aber nicht zunächst verwandte Sippe mit gleicher ökologischer Veranlagung an die gewissermaßen jenem gebührende Stelle und kommt so zu der anderen in das Verhältnis des Pseudovikarismus. Wäre der Vikarist vorhanden, so würde dessen Konkurrenz den Pseudovikaristen fernhalten. Diesen Eindruck erhält man, wenn man eines der früher angeführten Beispiele genauer analysiert. Wenn, wie oben gesagt wurde, die *Soldanella pusilla* der Südkarpathen in den Schneetälchen der nördlicher gelegenen Rodnaer Alpen durch *S. hungarica*, eine Hochgebirgsform der in einen anderen Verwandtschaftskreis gehörenden *S. maior* der Waldstufe, vollkommen ersetzt wird, so ist dies meiner Meinung nach nur deshalb möglich, weil *S. pusilla* dort aus irgendeinem Grunde fehlt. Würde sie dort vorkommen, so würde *S. maior* diese eigenartige Form gar nicht ausgebildet haben, wie sie es auch in den östlichen Zentralalpen, wo *S. pusilla* in den Hochregionen sehr häufig ist, nicht getan hat, obwohl sie dort in der Waldstufe vorkommt. Und auf ähnliche Weise dürften auch die früher erwähnten Fälle von Pseudovikarismus innerhalb *Erigeron*, *Dianthus* usw. und von Pseudosaisondimorphismus bei *Melampyrum* zu erklären sein. Es ist auch denkbar, daß unter Umständen das Verhältnis zwischen der zuerst vorhandenen Sippe und dem Pseudovikaristen dergestalt ist, daß jene durch dessen frühzeitiges Auftreten in Nachbargebieten verhindert wird, eine vikarierende Sippe zu bilden.

Es ist gewiß schwierig, die Wirkung der Konkurrenz richtig einzuschätzen, daß sie aber existiert, erscheint mir nicht zweifelhaft. Hat doch schon Naegeli (23b) die interessante Tatsache, daß sich *Achillea atrata* und *moschata* innerhalb der Alpen in Gebieten, wo beide vorkommen, auf Kalk und Urgestein — offenbar als echte Vikaristen — vollkommen ersetzen, während dort, wo nur eine wächst, diese sich auf beiderlei Gesteinen breit macht, auf den Konkurrenzfaktor zurückgeführt. Dabei darf allerdings nicht verschwiegen werden, daß Naegeli's Ansicht in letzter Zeit mehrfach, z. B. von Seiten Schroeter's (25, p. 526). Widerspruch gefunden hat. Analog wie die beiden Achilleen auf Kalk- und Urgestein verhalten sich nach Naegeli *Primula veris* und *elatior* auf trockenem und feuchtem Boden u. a. m. Sehr eingehend hat Naegeli in den unter 23a und c zitierten Abhandlungen die Bedeutung des Konkurrenzfaktors auseinander gesetzt.

Vor allem sind in diesem Sinne auch Jaccard's (13, 14, 15) klassische Untersuchungen über die Pflanzenverteilung in der alpinen Region zu erwähnen, die den Verfasser zur Aufstellung der bedeutsamen Gesetze des Artenreichtums, der Gemeinschaftskoeffizienten und des generischen Koeffizienten, womit übrigens die Erscheinung des Pseudovikarismus aufs innigste zusammenhängt, geführt haben, und in denen

dem Konkurrenzkampfe eine sehr große Bedeutung beigemessen wird. „Die lokale Verteilung der großen Mehrzahl der alpinen Arten ist das Resultat eines Konkurrenzkampfes zwischen denselben, bei dem die jetzigen ökologischen Verhältnisse den Ausschlag geben. Jede Lokalität besitzt in Tat und Wahrheit nur eine kleine Zahl derjenigen Arten, welche sie ‚beherbergen‘ könnte“.

Jedenfalls ist der falsche Vikarismus eine höchst beachtenswerte Parallelerscheinung des echten und es wird, wie ich glaube, allen künftigen Monographien zum Vorteile gereichen, wenn sie bestrebt sind, diese Phänomene auseinander zu halten, wie auch andererseits von solchen Monographien eine fortschreitende Klärung der beiden Begriffe zu erwarten ist.

Zum Schlusse seien zum Zwecke einer einheitlichen Terminologie folgende Bezeichnungen vorgeschlagen:

Vertretung wesensähnlicher Sippen in verschiedenen Gebieten oder Formationen schlechtweg Substitution.

A) Die Sippen sind in den betreffenden Gebieten oder Formationen aus gemeinsamen Stammformen entstanden Vikarismus.

B) Eine dieser beiden Voraussetzungen oder auch beide treffen nicht zu Pseudovikarismus.

Spezialfall von B) Von den miteinander sehr nahe verwandten Sippen ist mindestens eine aus einem anderen Gebiete, wo sie entstanden ist, eingewandert Exklusion.

Literaturverzeichnis.

1. Diels L. in Schneider, Ill. Handwb. d. Bot., 2. Aufl., 1917.
2. Drude O. Handbuch der Pflanzengeographie, 1890.
3. — — Die Ökologie der Pflanzen, 1913.
4. Engler A. Monographie der Gattung *Saxifraga*, 1872.
5. — — Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, I, 1879; II, 1882.
6. — — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hochgebirgsfloren. In Abh. d. preuß. Ak. d. Wiss., 1916.
7. — — u. Irmischer E. *Saxifragaceae. Saxifraga*, I. In Engler, Pflanzenreich, H. 67; 1916.
8. Fritsch K. Über einige *Orobus*-Arten und ihre geographische Verbreitung, Series I. *Lutei*. In Sitzber. d. Ak. d. Wiss., Wien, math.-naturw. Kl., CIV, 1895.
9. Ginzberger A. Über einige *Lathyrus*-Arten aus der Sektion *Eulathyrus* und ihre geographische Verbreitung. In Sitzber. d. Akad. d. Wiss., Wien, math.-naturw. Kl., CV, 1896.

10. Hackel E. *Gramineae* in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzfam., II, 2; 1887.
11. Hayek A. Monographische Studien über die Gattung *Saxifraga*, I. Die Sektion *Porphyrium* Tausch in Denkschr. d. Ak. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., LXXVII, 1905.
12. Heimerl A. Monographia sectionis „*Ptarmica*“ *Achilleae generis* in Denkschr. d. Ak. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., XLVIII., 1884.
13. Jaccard P. Gesetze der Pflanzenverteilung in der alpinen Region. In Flora, XC, 1902.
14. — — La distribution de la flore dans la zone alp. In Rev. gén. Sc. pur. et appl., XVIII, 1907.
15. — — Nouvelles recherches sur la distribution florale. In Bull. Soc. Vaud. Sc. nat., XLIV, 1908.
16. Jakowatz A. Die Arten der Gattung *Gentiana* Sect. *Thylacites* Ren. und ihr entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhang. In Sitzber. d. Ak. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., CVIII, 1899.
17. Janchen E. Die Cistaceen Österreich-Ungarns. In Mitt. naturw. Ver. a. d. Un. Wien, VII, 1909.
18. Kerner A. Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden. In Festschr. z. 43. Vers. D. Naturf. u. Ärzte, 1869.
19. — — Monographia *Pulmonariarum*, 1878.
20. Klinge J. *Dactylorchidis* Monographiae Prodomus. In Act. hort. Petr., XVII, 1; 1898.
21. — — Die homo- und polyphyletischen Formenkreise der *Dactylorchis*-Arten. Ebendort, XVII, 2, Nr. 6, 1899.
22. — — Geographische Verbreitung und Entstehung der *Dactylorchis*-Arten. Ebendort, XVII, 2, Nr. 7, 1899.
23. Naegeli C. Botanische Mitteilungen. In Sitzber. d. Ak. d. Wiss., München. a) 18. Über den Einfluß der äußeren Verhältnisse auf die Varietätenbildung im Pflanzenreiche, 1866. b) 19. Über die Bedingungen des Vorkommens von Arten und Varietäten innerhalb ihres Verbreitungsbezirkes, 1866. c) Verdrängung der Pflanzenformen durch ihre Mitbewerber, 1874.
24. Porsch O. Die österreichischen *Galeopsis*-Arten der Untergattung *Tetrahit* Rehb. In Abh. d. zool.-bot. Ges., Wien, II, 2; 1903.
25. Schröter C. Das Pflanzenleben der Alpen, 1908.
26. Stapf O. Die Arten der Gattung *Ephedra*. In Denkschr. d. Ak. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., LVI, 1889.
27. Sterneck J. Monographie der Gattung *Alectorolophus* in Abh. d. zool.-bot. Ges., I, 2; 1901.
28. Vierhapper F. Zur Systematik und geographischen Verbreitung einer alpinen *Dianthus*-Gruppe. In Sitzber. d. Ak. d. Wiss. Wien, CVII, 1898.
29. — — Übersicht über die Arten und Hybriden der Gattung *Soldanella*. In Ascherson-Festschr., 1904.
30. — — Monographie der alpinen *Erigeron*-Arten Europas und Vorderasiens. In Beih. z. bot. Zentralbl., XIX, II; 1905.
31. — — Versuch einer natürlichen Systematik des *Cirsium arvense* (L.) Scop. In Öst. bot. Zeitschr., LVII, 1907.

32. Vierhapper F. Entwurf eines neuen Systemes der Koniferen. In Abh. d. zool.-bot. Ges., V, 4; 1910.
33. — — Beiträge zur Kenntnis der Flora Kretas. In Öst. bot. Zeitschr., LXIV—LXVI, 1914—1916.
34. — — Was ist *Trifolium Pilczii* Adam.? Ebendort, LXVII, 1918.
35. Watzl B. *Veronica prostrata* L., *teucrium* L. und *austriaca* L. In Abh. d. zool.-bot. Ges., Wien, V, 5; 1910.
36. Wettstein R. Monographie der Gattung *Euphrasia*, 1896.
37. — — Die europäischen Arten der Gattung *Gentiana* aus der Sektion *Endotricha* Froel. und ihr entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhang. In Denkschr. d. Ak. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., LXIV, 1896.
38. — — Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik, 1898.
39. — — Deszendenztheoretische Untersuchungen. I. Untersuchungen über den Saisondimorphismus im Pflanzenreich. Denkschr. d. Ak. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., LXX, 1908.
40. — — Die nordamerikanischen Arten der Gattung *Gentiana* Sectio *Endotricha*. In Öst. bot. Zeitschr., LX, 1900.
41. — — Handbuch der systematischen Botanik, 2. Auflage, 1911.

Vegetationsstudien im südöstlichen Kärnten.

Von Franz Pehr (Wolfsberg).

Nach langjährigen Begehungen des Lavanttales und der umgebenden Gebirge (Koralpe, Saualpe, St. Pauler Kalkberge), die der Durchforschung der Vegetationsverhältnisse in diesem Gebiete galten, war in mir der Wunsch rege geworden, meine Studien auf die südlich anschließenden Täler und Berge auszudehnen, um solcherart, wenn möglich, der Lösung einiger pflanzengeographischer Probleme, die sich mir bei meinen Begehungen im Lavanttale aufgedrängt hatten, näher zu kommen. So betrat ich zunächst den Bereich der diluvialen Drauterrassen in Unterkärnten, über deren Vegetationsverhältnisse ich dann in der Österr. Botan. Zeitschrift. Jahrgang 1916¹⁾, ausführlich berichtet habe. Weiterhin wendete ich meine Aufmerksamkeit dem niederen Gebirgslande zu, das den Raum zwischen der Drau und den östlichen Karawanken erfüllt, und nunmehr erlaube ich mir, das Ergebnis meiner durch die Kriegsverhältnisse allerdings ungünstig beeinflussten botanischen

¹⁾ Die Bezugswerte verweisen auf die am Schlusse genannten literarischen Behelfe, die mir außer D. Pacher und M. Jabornegg, Flora von Kärnten, bei meiner Arbeit zur Verfügung standen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution](#)

Jahr/Year: 1919

Band/Volume: [068](#)

Autor(en)/Author(s): Vierhapper Friedrich sen.

Artikel/Article: [Über echten und falschen Vikarismus. 1-22](#)