

Phytochorologie als Wissenschaft, am Beispiele der vorderasiatischen Flora.

Von

O. Schwarz.

(Mit Tafeln X — XV.)

Die floristische Erforschung Kleinasiens ist längst nicht so weit gediehen wie die der Balkanhalbinsel. Welche Überraschungen dieses an hohen Gebirgen überreiche Land noch bergen könnte, zeigt ein Blick auf die Entdeckungen der letzten Jahrzehnte: *Fagus orientalis*, *Picea orientalis* im Antitaurus und Amamus, *Pterocarya fraxinifolia* und *Rhododendron flavum* im kilikischen Taurus, *Pelargonium Endlicherianum* bei Artwin im Pontus und am Sultan-dag in Phrygien, *Pinus-Pinea*-Wälder bei Pergamon (Bergama) in Mysien und Milas in Karien, *Juglans-regia*-Schluchtwald und *Erica-arborea*-Macchie in Lydien, *Quercus trojana* (= *Q. macedonica*) in Mysien und Phrygien, weit disjunkt von ihrem nordwestbalkanischen Verbreitungsgebiet, *Quercus Bornmülleriana*, eine mit der hyrkanisch-kaukasischen *Q. macranthera* nächstverwandte stolze Eiche im zentralen Nordanatolien — so ließe sich Fall an Fall reihen. Doch schon diese wenigen, pflanzengeographisch besonders bemerkenswerten Beispiele genügen, um die Bedeutung Kleinasiens für die Biogeographie Eurasiens hervorzuheben und eine noch gründlichere Erforschung seiner Flora als eine der dringlichsten Aufgaben der speziellen Botanik nachzuweisen.

Es scheint bei solchem Stande der Dinge verfrüht, anzunehmen, daß für die speziell kleinasiatischen Florenprobleme ein wirklich ausreichendes Material vorläge; gerade die intensivere Detailforschung läßt noch viel zu wünschen übrig. Das südliche und westliche Karien, der Gebirgszug vom Madarasdag Mysiens über den phrygischen Muraddag bis zum Dorosdag Pisidiens, der westlichste und östlichste Teil des kilikischen Taurus, weite Strecken im Amanus und Antitaurus, der türkisch-persischen Grenzgebirge, selbst der pontischen Gebirge, wurden von Botanikern bisher nur gestreift oder überhaupt nicht betreten. Andererseits zeugen die Publikationen Bornmüllers (1909), Czeaczotts (1932) und meine eigenen (1934), ganz zu schweigen von den Ergebnissen gelegentlich der Bearbeitung kritischer Formenkreise, z. B. Matfeld (1925), Murbeck (1936), Bornmüller (1936), Schwarz (1936c), Rothmaler (1938), davon, daß selbst relativ kleine und gut bekannte Gebiete noch eine Fülle interessanter oder neuer Sippen

beherbergen können. Doch ist es nicht zu kühn, zu behaupten, es sei die botanische Erforschung Kleinasiens, d. h. Anatoliens einschließlich der angrenzenden Gebiete Transkaukasiens, Nord- und Westpersiens sowie Syriens, wenigstens so weit gefördert, daß seine floristischen Probleme nunmehr ausgerichtet werden können auf jenen umfassenderen Problemkreis, der aus der Verbreitung der eurasiatischen und mediterranen Pflanzenwelt resultiert, und daß ihrerseits wieder diese Ausrichtung auch zur Präzisierung und — soweit eine solche bereits möglich — Klärung der allgemeinen chorologischen Problemstellung beitragen könnte.

Alle floren genetische Fragenstellung, insofern sie die gegenwärtigen Floren betrifft, geht aus von der heutigen Verbreitung der Sippen. Man hat sich stillschweigend dazu verstanden, den Sippenwert einer Pflanze — ob Art, Unterart, Varietät etc. — nicht nur abhängig zu machen vom morphologischen Intervall, das sie auf der Stufenleiter des Systems von den Nächstverwandten trennt, sondern auch von der engeren oder weiteren Beziehung ihres Verbreitungsgebietes zu dem der vermeintlichen Verwandten; je geringer die morphologische Divergenz, d. h., je ähnlicher die Sippe einer anderen, desto wichtiger erscheint die Unabhängigkeit ihres Verbreitungsgebietes für die systematische Bewertung; je größer die Unterschiede, umso weniger ist das Verbreitungsgebiet von Bedeutung. Keinem erfahrenen Systematiker wird es einfallen, die schlitzblättrige Mutante von *Chelidonium maius* als „Art“ anzusprechen; nicht nur ihre geringe morphologische Abweichung vom Typus, noch mehr ihr nur gelegentliches und unbeständiges Auftreten in dessen Areal, also ihr gänzlicher Mangel eines eigenen Verbreitungsgebietes, sind entscheidend für die niedrige taxonomische Einstufung. Dagegen — die verschiedenen kleinasiatischen Formen von *Teucrium Chamaedrys* bewertet man mit Recht als Unterarten, trotz ihrer relativ schwachen Unterschiede, sowohl untereinander wie gegenüber den mitteleuropäischen Pflanzen, da sie alle eigene, vikariante, Areale besiedeln; bei *Liquidambar orientalis* oder *Castanea sativa* erkennt man sogar noch geringere morphologische Unterschiede gegenüber den nächstverwandten Arten als artwertbedingend an, weil ihr altweltliches Areal tausende von Kilometern vom Areal der Nächstverwandten entfernt ist. Aber ähnliche schwache Differenzen in anderen Formenkreisen, z. B. bei *Lamium amplexicaule*, *Arabis caucasica*, *Ranunculus muricatus*, *Peganum Harmala* etc., hält man deshalb nicht für tauglich zur systematischen Gliederung in Subspezies, weil die damit begabten Formen regellos durch das Areal der Arten auftreten, um ebenso schnell wieder zu verschwinden. Schließlich — man betrachtet so isoliert, d. h. nur an einem oder wenigen Punkten gefundene Typen wie *Dianthus erinaceus* (Sipylos), *Asperula daphneola* (Nifdag bei Smyrna),

Wendlandia Kotschyi (Gara, Kurdistan), *Wulfenia orientalis* (Antiochia), *Ramondia Heldreichii* (Thessal. Olymp) etc. mit vollem Rechte dann als gute Arten, wenn trotz ihres geringen Verbreitungsgebietes — bei den beiden erstgenannten sogar innerhalb der Areale von Arten der gleichen Gattung — der morphologische Abstand von den übrigen Arten der Gattung so beträchtlich ist, daß eine Ableitung der betreffenden Sippen aus irgend einem rezenten Formenkreise ausgeschlossen erscheint. Es hat sich im Gegenteil herausgestellt, daß die Mehrzahl derartig isoliert auftretender Typen auch im System relativ isoliert eingestuft werden muß, und man gebraucht für derartige, systematisch und geographisch isolierte Formen mit Vorliebe Ausdrücke wie „Tertiärrelikt“, „primitiv“, „altertümlich“ usw., ohne freilich stets einen Beweis für die damit ausgesprochene Behauptung erbringen zu können.

Aber mit diesen Ausdrücken deutet sich die grundsätzliche Orientierung der Systematik nach der Phylogenetik hin an. Ihre methodologisch doppelseitige Ausrichtung, einmal an der morphologischen Divergenz, zum anderen an der Arealbildung der Sippen, ist nichts anderes als eine historische Orientierung; die Summe der von den vergleichbaren Verwandten abweichenden Merkmale und das erworbene Areal werden aufgefaßt als durch die besondere Sippengeschichte kausal bedingt. So wie die Selektionstheorie Darwins (1859) oder die Migrationstheorie Wagners (1868) den historischen Antagonismus von Lebensform und Umwelt oder Ausbreitung und Isolierung verantwortlich machen für die Entstehung der Arten, so sind alle „natürlichen Systeme“ bestrebt, die Einstufung der Sippen nach ihrer „Abstammung“, d. h. ihrer entwicklungsgeschichtlichen Position, zu vollziehen. Die mittels dieser Methode in den letzten Jahrzehnten erzielten Fortschritte der botanischen Systematik sind so beträchtlich, daß man — wenn gleich das System noch längst nicht in allen Einzelheiten gleichmäßig durchgearbeitet ist — mit Recht wenigstens seine Grundzüge als gesichert betrachten kann.

Die Pflanzengeographie darf also bei ihrer florenogenetischen Fragestellung voraussetzen, daß die sippensystematische Einstufung ihrer Objekte bis zu einem relativ hohen Grade deren tatsächlichen verwandtschaftlichen Beziehungen entspricht. Ist damit aber die Heranziehung der Sippenareale als Maßstab für das Alter und die gegenseitigen historischen Beziehungen der Sippen gerechtfertigt, so darf die Florenogenetik den morphologischen Abstand der Sippen als Gradmesser benutzen für die Interpretierung ihrer chorologischen Probleme. Für die phylogenetisch eingestellte Systematik ist die Arealkunde, die Chorologie, nichts als eine Hilfswissenschaft mit rein methodologischem Vorzeichen: sie kann die chorologischen Befunde bei der definitiven Formulierung ihres Systems gänzlich eliminieren und ihnen dabei keine weitere Beachtung schenken. Umgekehrt hat auch für die Chorologie die Systematik vorwiegend methodologische Bedeutung; obschon aber auch hier einer Elimi-

nierung der systematischen Begriffe theoretisch nichts im Wege steht, — man vergleiche beispielsweise die Arbeit von Mathews (1880), die kaum mehr als ein Dutzend Pflanzennamen enthält —, kann die Chorologie sie aus praktischen Gründen nicht leicht entbehren.

Wie es aber eine Verwandtschaft von Sippen gibt und eine Sippensystematik, so muß es auch eine Verwandtschaft von Arealen geben und eine Florensystematik möglich sein zur Ordnung der geschichtlichen Beziehungen der Areale; und wie die Sippensystematik ihre eigene Methodologie besitzt, so muß auch die Chorologie ihre eigenen Methoden entwickeln. Die gleiche Forderung hat erst unlängst Reinig (1937, V) für die Zoologie erhoben, und wir können sie uns fast wortgetreu und gänzlich sinngemäß zur unsrigen machen: Systematik, Floristik, Ökologie, Physiologie, Genetik, und nicht zuletzt Paläontologie, Geologie und Klimatologie sind für die botanische Chorologie schlechterdings unentbehrlich. Alle diese Disziplinen, und unter Umständen auch noch andere, sind ebenfalls nur Hilfswissenschaften für die Phytochorologie; sie darf deren exakte Ergebnisse wohl heranziehen zur Verifizierung eigener, also biochorologischer, Theorien, aber nicht umgekehrt die Hilfswissenschaften so in den Vordergrund rücken, daß schließlich — vergl. z. B. Irmscher (1922) — eine chorologisch angelegte Arbeit auf den Versuch hinausläuft, eine biophysikalische Theorie zu verifizieren. Freilich läßt sich nicht immer die Chorologie ihren Hilfswissenschaften gegenüber scharf abgrenzen, weil in der Biologie mit den Organismen die gleichen Forschungsobjekte auch alle ihre Einzeldisziplinen einen.

Chorologie ist nicht die Wissenschaft von den Verbreitungsmitteln der Organismen, sondern Arealkunde. Gewiß muß eine Beziehung bestehen zwischen Pflanzenarealen und Verbreitungsmitteln; aber von anthropochoren Pflanzen und Neulandbesiedlern abgesehen, läßt sich unschwer nachweisen, daß diese Beziehung von der Chorologie weitgehend vernachlässigt werden kann. In einer kleinen Studie (1936a) habe ich kürzlich an den hochmontanen Pflanzen Thüringens gezeigt, wie deren Verbreitung vornehmlich für eine Wanderungsträgheit der Pflanzen spricht und nicht für jenes fast schrankenlose Wanderungsvermögen, mit dem in der Pflanzengeographie so gern operiert wird; an dieser Wanderungsträgheit, die auch bei der Mehrzahl der übrigen floristischen Besonderheiten Thüringens beobachtet werden kann, wird die geringe Effektivbedeutung der Verbreitungsmittel für die Arealgestaltung klar ersichtlich. Nicht minder deutlich tritt sie hervor an den paarweise homologen Arealen unserer Karte 1, bei denen die leichter verbreitbare Art das kleinere Areal einnimmt als ihr weniger begünstigter

Partner; daß es sich dabei nicht um Arten von wesentlich verschiedenem Alter handelt, wobei also die weniger weit verbreitete zur Verbreitung weniger Zeit zur Verfügung gehabt hätte als ihr Partner, geht nicht nur daraus hervor, daß mit Absicht Typen der erwähnten systematischen Isolierung, also relativ alte Arten, ausgewählt wurden, sondern auch daraus, daß die homologen Paare auch die gleiche Arealdisjunktion zeigen, Disjunktionen, für deren relativ hohes Alter später Beweismittel erbracht werden.

Quercus coccifera hat verhältnismäßig schwere Früchte von geringem Aktionsradius und schnell vergänglicher Keimfähigkeit; *Aceras longibracteata* besitzt, wie alle Orchideen, staubfeine, auf Windverbreitung eingestellte Samen von wahrscheinlich nicht unbeträchtlicher Lebensdauer; dennoch ist erstere weiter verbreitet als letztere. Das Areal von *Nerium Oleander*, einer Art mit sehr flugtüchtigen Samen, und noch zahlreicher anderer Pflanzen — vergl. Forsyth-Major (1883), der diesen Arealtyp als erster ausführlicher behandelte, und Markgraf (1934, 75) — mit Verbreitungsmitteln ganz verschiedenen Wirkungsgrades zeigt im Wesentlichen die gleiche Konfiguration. Auch das Areal von *Fagus orientalis* (Taf. X, 1), trotz der relativ schweren Früchte dieser Art, ist viel ausgedehnter als das des zoochoren, also relativ wirksam für eine weite Verbreitung eingerichteten *Trachystemon orientale* oder der anemochoren Arten *Picea orientalis*, *Pterocarya fraxinifolia*, *Rhododendron ponticum* etc., deren Areale alle innerhalb des *Fagus*-areales zu liegen kommen. Beide Arealtypen — und es läßt sich das verallgemeinern für die überwältigende Mehrzahl aller Arealtypen von Blütenpflanzen überhaupt — prägen sich rein aus oder zeigen Reduktionserscheinungen ohne ersichtlichen Zusammenhang mit den Verbreitungseinrichtungen; weder Arealgröße noch Arealkonfiguration sind also eine unmittelbare Funktion der Verbreitungsmittel.

Wirkungsgrad und Wirkungsweise der Verbreitungsmittel sind natürlich umweltbezogen und werden vom Milieu ausgelöst. Angenommen, daß es vollkommen windstille Gebiete gäbe, so hätte Anemochorie in diesen überhaupt keinen Nutzeffekt; das gleiche gälte für Zoochorie in praktisch tierleeren, für Hydrochorie in fließenden Wassers entbehrenden Gebieten usw. Damit gehören die Verbreitungsmittel zu jenem umfassenderen Faktorenkomplex, den wir als umweltbedingt zu betrachten gewohnt sind. De Candolle (1855, 1340) drückt sich über die Bedeutung der gegenwärtig herrschenden Umweltbedingungen für die Pflanzenverbreitung relativ skeptisch aus, und das in einer Zeit, die im Begriffe war, in Darwins umweltbedingtem „Kampf ums Dasein“ dem Milieu die Schlüsselstellung in der Phylogenetik einzuräumen; er meint: „Les phénomènes les plus nombreux . . . de la distribution actuelle des végétaux s'expliquent par . . . une combinaison de ces causes antérieures et de causes plus anciennes . . . Les causes physiques et géographiques de notre époque ne jouent qu'un rôle

très secondaire“¹⁾ — eine Formulierung, die leicht zu Mißverständnissen führen kann, weil ganz sicherlich Beziehungen zwischen Areal und Umweltbedingungen, und zwar oft recht enger Art, bestehen.

So ist das Areal von *Quercus coccifera* in Vorderasien, Nordwestafrika, auf der iberischen Halbinsel und in Südfrankreich, zum größten Teil auch auf der Balkanhalbinsel, in seiner jetzigen Ausdehnung bestimmt durch die klimatischen Verhältnisse, obgleich es im Einzelfalle schwierig sein kann, diese zuverlässig zu präzisieren; die Südgrenze in Nordwestafrika, die Ostgrenze in Palästina und Syrien, die Binnenlandgrenze in der Cyrenaika sind höchstwahrscheinlich bedingt durch die Abnahme der Niederschlagsmengen unter einen bestimmten Betrag, der freilich in jedem Falle ein anderer sein kann, wegen der möglichen Kompensation durch andere Faktoren; die Nordgrenze in Spanien, Frankreich und den Balkanländern sowie die Binnenlandgrenze in Anatolien sind hingegen vermutlich abhängig vom Temperaturminimum. Aber das Auftreten der Kermeseiche auf der Cyrenaika, in Sizilien, Sardinien und einigen norddalmatinischen Inseln, ebenso wie das kleine Areal in Südostitalien, auf bestimmte Milieueinflüsse zurückzuführen, ist unmöglich. *Pinus Pinca* ist in Westanatolien beschränkt auf zwei rund 200 km in Nordsüdrichtung voneinander entfernte Teilgebiete, so gut wie ausschließlich auf Granitboden; zwar geht daraus ein bestimmter Zusammenhang zwischen edaphisch-ökologischem Milieu und Arealkonfiguration hervor; aber weder das Auftreten der Pinie überhaupt, noch das Zustandekommen der Disjunktion können aus den gegenwärtigen Verhältnissen heraus verstanden werden. Gleiches gilt für das südostanatolische bzw. westsyrische Teilareal einer großen Anzahl von Pflanzen der kolchisch-pontischen Region, z. B. *Fagus orientalis*, *Pterocarya fraxinifolia*, *Rhododendron ponticum*, *Rh. flavum*, *Picea orientalis*, *Trachystemon orientale*, *Datisca cannabina*, *Alchemilla retinervis*, *Hedera colchica*, *Hypericum androsaemum*, *Danaë racemosa*, usw., dessen gegenwärtiges Bestehen wohl zu begreifen ist aus besonderen lokalklimatischen Begünstigungen, dessen Entstehen dagegen aus der jetzigen Klimakonstellation Kleinasien nicht erklärt werden kann, da zwischen dem nordanatolischen Hauptareal und den südkleinasiatischen Exklaven Striche von 300—600 km und mehr mit für diese mesophilen Typen unpassierbaren, klimabedingten, Steppen liegen.

Keine zwei Pflanzenarten haben die gleiche physiologisch-ökologische Konstitution, und das mag mit die Erklärung dafür sein, daß es auch keine zwei vollkommen kongruenten Areale gibt. So mögen die Unterschiede, die die Einzelareale innerhalb eines Areal-

¹⁾ „Die allermeisten Erscheinungen der gegenwärtigen Pflanzenverbreitung erklären sich aus dem Zusammenwirken alter und ältester Ursachen. . . Die gegenwärtigen physikalischen und geographischen Zustände spielen nur eine ganz sekundäre Rolle. . .“

typs zeigen, oft entspringen aus dem Gegenspiel der jeweiligen spezifischen Konstitution und der Umweltfaktoren, zu denen auch die Vegetationsverbände gehören, innerhalb deren die betreffende Art zu leben vermag. Nehmen wir einmal — rein hypothetisch — an, daß *Aceras longibracteata* (K. 1) nur im mediterranen Hartlaubbusch zu gedeihen vermöchte, dann hätte diese Art erst dann im Ostmediterraneum heimisch werden können, nachdem die Macchie, deren wichtigster Komponent dort die Kermeseiche ist, Fuß gefaßt hatte. Die Verbreitung der *Aceras* müßte notwendigerweise der von *Quercus coccifera* nachhinken, und so könnten tatsächlich gelegentliche Fälle, wie die unserer Karte 1, durch einen solchen Unterschied im Ausbreitungstempo zustandekommen. Analog könnte *Trachystemon orientale* ausgerichtet sein auf die besonderen Voraussetzungen des *Fagetum orientalis*, dessen Areal — solange es noch in Ausweitung begriffen ist — dann ebenfalls immer an Größe dem der abhängigen Begleitarten vorangehen müßte. Ich erinnere in diesem Zusammenhange an gewisse Feststellungen in der Entomologie, nach denen das Verbreitungsmaximum eines Insektes stets dem seiner Parasiten voranzugehen und monophage Insekten in den Randzonen des entsprechenden Wirtspflanzenareales zu fehlen pflegen.

Die meisten Pflanzen verbreiten sich nicht unabhängig voneinander, sondern bis zu einem gewissen Grade gesellschaftsgebunden und stets in Richtung des geringsten gesellschaftsbedingten Widerstandes. Die anatolischen *Acantholimon*-, *Scorzonera*-, *Consolida*-, *Gypsophila*-, *Cousinia*-, *Zygophyllum*-, *Astragalus*-Arten etc., als Glieder der vorderasiatischen Steppenassoziationen, vermögen in die benachbarten, vom mediterranen Busch und Wald oder kolchisch-pontischen Wald besetzten Randgebiete nur in den Lagen an oder oberhalb der Baumgrenze vorzudringen (Schwarz 1935, 432 ff.), weil ihnen ihr hohes Lichtbedürfnis eine Durchquerung der Strauch- und Waldgesellschaften nicht gestattet, sie daher zum Ausweichen in subalpine oder alpine Regionen gezwungen sind. Deshalb lassen sich in der Gebirgsflora der mediterranen Balkanhalbinsel immerhin noch einige wenige vorderasiatische Steppenpflanzen nachweisen; doch findet das Gros freilich am Waldgürtel Bithyniens und Ostthraziens ein erstes Sieb, erreicht so an Zahl relativ geschwächt gerade noch das Maritzagebiet, um im zweiten Sieb der nordgriechischen Waldregion und Macchienzone schließlich fast gänzlich hängen zu bleiben. Die *Juglans*- und *Platanus*-Schluchtwälder Westanatoliens sind dank ihrer Schattenbildung vollkommen frei von den Lichtpflanzen der Phrygana, setzen diesen also eine Verbreitungsschranke, die freilich, wegen ihrer geringen räumlichen Ausdehnung, für das Gesamtareal der Phryganaarten keine nennenswerte Bedeutung hat. Aber ganz entsprechend macht die Leitart der ostmediterranen Phrygana, *Quercus coccifera* (K. 1) am Bosphorus halt, an der Grenze des kolchisch-pontischen Waldes. Noch schärfer tritt die soziologisch bestimmte Areal-

grenze hervor an den Inseln mediterraner Pflanzen in Nordanatolien; *Quercus Ilex* bei Samsun, *Pinus Pinea* bei Trapezunt und Artwin, *Olea*, *Cupressus*, *Jasminum* usw. im Sefirudtale Südkaspiens, sie alle treten zu Gesellschaften zusammen innerhalb der kolchisch-hyrkanischen Waldformationen und haben unbeweglich das einmal von ihnen eingenommene Areal inne. Dabei heben sich aber weder ökologische noch klimatische Verhältnisse dieser mediterranen Inseln in dem Maße von der Umgebung ab, daß eine Ausdehnung verhindert oder ein Gedeihen der mesophilen Waldbäume an ihrer Stelle unmöglich wäre; nur ihre Vergesellschaftung schützt sie vor schneller Vernichtung durch die schattenspendenden kolchisch-pon-tischen Arten, aber die großen Lücken in ihrer Verbreitung scheinen mit Sicherheit zu verraten, daß sie als Reste einer einstmals zusammenhängenden Verbreitung dem Untergang geweiht sind.

Man begegnet im pflanzengeographischen Schrifttum nicht selten der Auffassung, daß gerade die Endemiten, d. h. also Sippen mit besonders eng begrenztem Areal, als Produkte einer „zweckmäßigen Anpassung“ entstanden seien durch den Einfluß besonders eigentümlicher und nur selten verwirklichter Umweltkonstellationen, infolgedessen sie eine besondere Häufung arealbeschränkender Spezialeinrichtungen besäßen. Das scheint zuweilen zuzutreffen, z. B. bei den endemischen Sippen unserer mitteleuropäischen Galmei- und Kupferschieferböden, höchstwahrscheinlich auch bei den Serpentinpflanzen (Novak, 1928), und es ist durchaus wahrscheinlich, daß eine detailliertere Erforschung der vorderasiatischen Flora den oder jenen Fall von lokalem Endemismus solcherart aufklärt. Aber die endemitenreichsten Gruppen der vorderasiatischen Pflanzenwelt, *Acantholimon*, *Achillea*, *Aethionema*, *Alkanna*, *Astragalus*, *Celsia*, *Cousinia*, *Echinophora*, *Eryngium*, *Ferula*, *Ferulago*, *Glau-cium*, *Hedysarum*, *Jurinea*, *Haplophyllum*, *Hypericum*, *Malabaila*, *Nepeta*, *Onobrychis*, *Onosma*, *Paracaryum*, *Peucedanum*, *Quercus*, *Rindera*, *Salvia*, *Scorzonera*, *Seseli*, *Teucrium*, *Trigonella*, *Verbascum*, *Zygophyllum*, um aufs Geratewohl eine Reihe zu nennen, entfalten ihren größten Reichtum gerade innerhalb eines zwar sehr ausgedehnten, doch ebenso gleichförmigen Lebensraumes, und zwar derart, daß ihr hochgradiger Endemismus nicht als Folge diffiziler Anpassungserscheinungen gedeutet werden kann. Zahlreiche vorderasiatische Endemiten dieser und anderer Gattungen von anscheinend sehr enger Anpassung an das streng kontinentale Steppenklima lassen sich im ganz abweichenden mitteleuropäischen Waldklima leichter kultivieren und beweisen dabei eine viel größere Widerstandsfähigkeit gegen alle möglichen „ungewohnten“, daher einer „Anpassung“ nicht zugänglich gewesenen, Einflüsse und Zufälle als so verbreitete heimische Pflanzen wie *Arnica montana*, *Pirola*-Arten, *Thlaspi montanum* oder *Th. alpestre*, *Linnaea borealis*, *Polygala amarella* und unsere häufigsten Erdorchideen. *Wulfenia carin-*

thiaca ist, trotz ihres beschränkten Vorkommens in Kärnten und Illyrien, eine viel häufigere und vor allem dauerhaftere Erscheinung in unseren Botanischen Gärten, als die am gleichen Orte, darüber hinaus aber viel weiter verbreitete *Gentiana verna* oder *Primula minima*, die beide, trotz aller Sorgfalt, ungleich ihrem Verhalten in der Natur, nur spärlich blühen und meist nach wenigen Jahren ganz eingehen.

Der finale Sinn, der für uns im Begriffe „Anpassung“ steckt, hat offenbar zu dieser falschen Fragestellung inbezug auf den Endemismus verleitet und eine aktive Beziehung zwischen Umwelt und Formengenese suggeriert, so als induziere das Milieu die „angepaßten“ Eigenschaften. Untersucht man aber die Sippenabstufung irgend einer für ein bestimmtes und umfangreiches Gebiet charakteristischen und endemitenreichen Gattung, so erscheint sie in den meisten Fällen gerade in den einheitlichsten und gleichförmigen Lebensräumen am vielfältigsten, gleichgültig ob es Gattungen des tropischen Regenwaldes sind — *Shorea* in Indomalaien, *Eugenia* in Brasilien —, der Savannen — *Eucalyptus* und *Acacia* in Australien, *Cereus* in Mittel- und Südamerika —, meeresnaher Heiden — *Erica* am Kap, *Ulex* in Spanien —, von Steppen und Wüsten — *Pelargonium* in Südafrika, *Salsola* in Zentralasien, *Agave* und *Yucca* in Mittelamerika —, der Hochgebirgsmatten — *Primula* in den Alpen und Ostasien, *Alchemilla* in Afrika und Westeurasien, *Phlox*, *Pentstemon*, *Dodecatheon* in Nordamerika —, oder der arktischen Tundra — *Draba*, *Papaver*, *Polemonium* —. Selbst in so kosmopolitischen Gattungen wie *Senecio* ist der Artenreichtum gut umschriebener Gruppen entfaltet in relativ beschränkten, klimatisch einheitlich charakterisierten Gebieten. Diese auffällige Endemitenhäufung ist auch deutlich in den vorderasiatischen Steppen und Gebirgen; für die letzteren verweise ich auf die instruktive Karte bei Rothmaler (1938) im vorliegenden Beihefte, die die Verteilung von eng (endemisch) und weit verbreiteten Arten einer *Alchemilla*-Gruppe über den gleichen Lebensraum wiedergibt. Ein besonders charakteristisches Bild bietet die Gattung *Scorzonera* im turko-iranischen Gebiete; deren Formengliederung durchmißt in diesem, wegen seiner einseitigen Kontinentalität sehr einförmigen Lebensraume dennoch die ganze Skala vom annuellen Therophyten über Hemikryptophyten, Bulbophyten, Chamaephyten, Polsterpflanzen, hochwüchsige kahle oder filzige Blattstauden bis zum fast ganz blattlosen Rutenstrauche. Der relativen Einheitlichkeit des Lebensraumes entspricht in allen diesen Fällen eine relative Vielseitigkeit der Lebensformen. Es handelt sich also dabei nicht um eine Anpassung an wechselnde Umweltbedingungen, sondern um eine wechselnde Formengestaltung gegenüber einem gleichbleibenden Milieu, d. h., die Pflanze antwortet auf das gleiche Problem je nach dem zur Verfügung stehenden genetischen Baumaterial und der Zufall entscheidet, ob diese Antwort Leben oder Tod bedeutet.

Der richtige Anschluß an die Bedingungen des Lebensraumes bewirkt aber für den so konstituierten spezifischen Typus eine spezifische Adaption, die zwar arealbezogen sein muß, einfach als Folge dieser Gleichrichtung von Lebensform und Umwelt, aber noch keineswegs entscheidet über die Größe und Konfiguration des Areals. Schon der extremste Fall spezifischer Adaption, der Parasitismus mit enger Wirtswahl, belegt das; ob *Ptilostyles Haussknechtii* auf dornigen *Astragalus*-Arten, *Loranthus europaeus* auf *Castanea* und *Quercus*, *Orobanche crenata* auf *Vicia* (Müller 1937; mit Karte des anatol. Areals), *O. hederæ* auf Epheu — ihr Areal ist stets kleiner als das ihrer Wirtspflanzen. Nicht nur, daß die Verbreitung von Parasiten der ihrer Wirtspflanze nachhinken muß, nicht nur, daß die Adaption des Schmarotzers außer auf den Wirt noch ausgerichtet ist an anderen Milieufaktoren — Licht, Wärme, Bodenfeuchtigkeit beim Keimen etc. —, so daß sein Lebensraum mit dem seiner wiederum aus zahlreichen Adaptionen aufgebauten Wirtspflanzen sich nicht decken kann, eine Diskrepanz, die aber nicht so tiefeinschneidend ist, daß sich nicht die Orobanchen und der *Loranthus* ohne sonderliche Schwierigkeiten in botanischen Gärten solcher Gebiete einbürgern ließen, die weit vom Spontanareal entfernt liegen; mag man nun, von den extremen Adaptionen des Parasitismus übergehend zu den nicht weniger auffallenden des Endemismus, schließlich ganz allgemein zur Beziehung zwischen Areal und Umwelt, eine jede Art ausgerichtet finden auf mehr oder weniger komplexe äußere Bedingungen, und das sowohl bei einem so ausgeprägten ostmediterranen Felsenstrauch wie *Cirsium Chamaepeuce*, einem so plastischen Sklerophyllen wie *Quercus Ilex*, dessen Verbreitung von den Hochgebirgen des marokkanischen Atlas bis zum niederschlagsreichen südpontischen Küstensaume reicht, oder einem so kosmopolitischen Unkraute wie *Chenopodium album* — stets ist diese Ausrichtung nicht die Folge des spezifischen Lebensraumes, sondern seine unumgängliche Voraussetzung.

Die Formengestaltung der Pflanze, die ihren Ausdruck findet in eben dieser Ausrichtung, den „Adaptionen“, geht also nicht unmittelbar auf die Umwelt zurück, sondern ist das Produkt innerer Faktoren, eines autonomen, von der Außenwelt an sich nicht abhängigen Prozesses. An den Phänomenen dieses Prozesses, der erreichten konstitutionellen Stufe, wird die Orientierung zur Umwelt gewonnen, und deshalb ist das Areal, der „spezifische Lebensraum“, letzten Endes und hauptsächlich bestimmt von Richtung und Folge der Formenbildung, von ihrer Genese im Raume und ihrer Phylogenese in der Zeit. Das Areal ist somit einmal der Ausdruck der geographischen Zuordnung genetischer Zusammenhänge, und zweitens, in seiner heutigen Gestalt und Lage, nichts als der augenblicklich sichtbare Querschnitt durch eine mehr oder weniger lange Entwicklungsgeschichte, nur das jüngste Stadium des Arealbildungsprozesses, das sowohl determiniert ist von dem herrschen-

den Gegenspiel aus gegenwärtigem Milieu und Konstitution, als auch den Stadien, die in der Vergangenheit durchlaufen werden mußten.

Es läge nun nahe, für das Ausmaß der — allerdings kontinuierlichen — Stadien unmittelbar die Arealgröße heranzuziehen und zu sagen: Je ausgedehnter das Areal, desto länger die verstrichene Zeit des Arealbildungsprozesses, desto älter die Sippe (d. h., desto höher ihr phylogenetisches Alter). Tatsächlich liegt diese Vorstellung der vieldiskutierten „Age- and Area-Theorie“ Willis' (1922) zugrunde, und sie entspricht sicherlich oft den Tatsachen; aber — solche Fälle sind sicherlich nicht wichtiger als jene „Ausnahmen“, die schon immer das Hauptkontingent der chorologischen Probleme gestellt haben, und es geht nicht an, die einen über die anderen zu vernachlässigen. Die Paläontologie hat eindeutig nachgewiesen, daß eine nicht geringe Zahl von Blütenpflanzen, die heute nur sehr kleine Areale besitzen, in der Kreidezeit und weit in das Tertiär, teilweise sogar bis in das Diluvium hinein, viel weiter, oft sogar holarktisch verbreitet waren. Man erinnere sich nur gewisser Gymnospermen, wie *Ginkgo*, *Araucaria*, *Chamaecyparis*, *Libocedrus*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Cephalotaxus*, *Torreya*, *Tsuga*, oder gewisser Dikotylengattungen, die aus morphologischen oder paläontologischen Gründen mit zu den ältesten gerechnet werden, z. B. *Magnolia*, *Platanus*, *Liriodendron*, *Liquidambar*, *Cinnamomum*, *Hamamelis*, *Myrica*, *Carya*, *Celtis*, *Abelicea* (= *Zelkova*), *Menispermum*, *Persea*, *Laurus*, *Cercis*, *Aesculus*, *Eucalyptus*, *Sassafras* usw., Namen, denen sich mit dem Fortschreiten der paläontologischen Forschung immer neue anreihen, um einzusehen, daß der Begriff „Zeit“ viel zu komplex ist, als daß die an sich richtige Aussage, das Areal sei eine Funktion der Zeit, in der Willis'schen Formulierung für viele gerade sehr wichtige Probleme der Biochorologie auch nur heuristischen Wert hätte. Selbst Arten können mit einem fossil viel ausgedehnterem Areal als rezent nachgewiesen werden. *Quercus groenlandica* Heer, eine Art der oberen Kreide und des älteren Tertiärs der Arktis, ist nach meinen unpublizierten Untersuchungen eines sehr reichlichen Materials spezifisch schwerlich zu trennen von *Q. pontica*, einem Endemiten der kolchischen Gebirge und der gleichzeitig wohl primitivsten lebenden Art der Gattung (Schwarz, 1936 b). *Parrotia persica*, heute nur im südkaspischen Waldgebiete, ist form- und wohl auch artidentisch in Pliozän Ost- und Mitteleuropas vertreten (Stefanoff und Jordanoff; 1935), kommt noch im ersten Interglazial bei Frankfurt a. M. vor (Baas; 1932) und dürfte wohl zurückgehen bis auf Hamamelidazeen, deren Blattabdrücke in der Kreide Westfalens und dem Eozän Spitzbergens seinerzeit als „Eichen“, *Quercus westfalica* Hos. u. v. d. Marck und *Q. platania* Heer, beschrieben wurden, aber kaum von manchen Blättern der rezenten *Parrotia* unterschieden werden können. *Pterocarya fraxinifolia*, *Alnus subcordata*,

Quercus castaneifolia, *Q. Hartwissiana*, *Abelicea carpinifolia* (= *Zelkova crenata*), *Gleditschia caspica*, *Pyracantha coccinea*, *Acer hyrcanum*, *A. laetum* usw., alles Arten, die heute beschränkt sind auf das kolchische oder südkaspische Waldgebiet, kommen nach Stefanoff und Jordanoff (1935) vor im Pliozän Ost- oder Westeuropas. Um die „Age- and- Area- Theorie“ damit in Einklang zu bringen, müßte man das paläontologische Areal, wie Willis selbst vorschlägt, zum rezenten addieren. Da aber die Kenntnis der fossilen Pflanzenverbreitung, besonders bei Kräutern und Bewohnern von Lokalitäten, die keine Fossilisierungschancen bieten, zum mindesten sehr mangelhaft ist, würde die Theorie in den meisten Fällen sich nicht verifizieren lassen; eine Theorie aber, die nicht verifizierbar ist, ist nicht viel besser als keine Theorie.

Willis selbst schränkt freilich die Formulierung seiner Theorie dahin ein, daß sie nur für große Zahlen, und „so long as conditions remain reasonably constant“ (1922; 63), Geltung habe und nur verifizierbar sei an wenigstens 10—15 Arten der gleichen Verwandtschaftsgruppe. Doch schon die meisten Sektionen der Gattung *Quercus* würden dann unter die Ausnahmen fallen, und bei den anderen Fagazeengattungen sähe es nicht viel besser aus; unter den 20 Arten von *Quercus* sect. *Roburoides* ist die mit dem kleinsten Areal, *Q. pontica*, sicher älter als die weitestverbreitete, *Q. petraea* (= *Q. sessiliflora*), und nicht viel anders ist es bei den dreizehn Arten der sect. *Dascia* subsect. *Esculus*, von denen diejenige mit dem größten Areal, *Q. pubescens*, zu den jüngsten europäischen Eichen überhaupt gehört, während die fünf Arten, die dem Ausgangstyp dieser Gruppe noch am nächsten stehen, unter sich recht gut die von Willis geforderten Relationen zeigen; *Fagus silvatica* gilt nach der heute allgemein vertretenen Auffassung als relativ junge Bildung, besitzt aber unter den 10 Arten der Gattung das größte Areal.

Nehmen wir einmal an, eine Klimaverschiebung (Glazialzeit) habe den Anschluß eines ausgedehnten Lebensraumes (gemäßigtes Europa) an ein isoliertes Klimagebiet (Kaukasus), wenn auch nur für kurze Zeit, vermittelt, so könnte sich eine bisher indifferente Eigenschaft eines jungen Endemiten dieses Klimagebietes (*Quercus Robur*) als „Adaption“ erweisen, deren nunmehr vollzogene Ausrichtung auf den neu erschlossenen Lebensraum sich als gewaltiger Verbreitungsimpuls zur Geltung bringen würde. Es kann kein Zweifel sein, daß auf diese Weise sehr viele Arealgewinne erzielt worden sind; man denke nur an die nicht geringe Zahl südosteuropäisch-vorderasiatischer Steppenpflanzen, die so bis Mitteleuropa gelangten, an mediterrane Gebirgsbäume wie *Fagus silvatica*, *Abies alba* und *Quercus Cerris*, arktische Zuwanderer in europäischen Hochgebirgen, *Dryas octopetala*, *Salix herbacea* usw., die deshalb nicht älter sein müssen als ihre weniger weit verbreiteten nächsten Verwandten. Die „Bedingungen“ sind eben nicht so „vernünftig“, um solange konstant zu bleiben, bis jede Sippe ihre potentielle

Verbreitungsperipherie erreicht hat, sondern der Ausbreitungsprozeß wird von soviel verschiedenen Faktoren her gelenkt, sowohl der äußeren Umwelt als des genetischen Mutations- und Kombinationsvorganges, daß für fast jede Sippe das „Alter“, d. h. ihre spezifische Geschichte, einen anderen Inhalt hat. Die Arealgröße kann also nicht rein schematisch als direkter Maßstab für das Areal- oder Sippenalter dienen, sondern von Fall zu Fall, gemäß der genetischen und morphologischen Divergenz der Sippen, deren Beziehung zur geographischen Verbreitung ihrer Verwandten, schließlich aus der Zuordnung der Areale zu bestimmten erdgeschichtlichen Vorgängen, müssen die chorologischen Zusammenhänge ihrer Klärung zugeführt werden.

Die Sippenareale in einheitlichen Lebensräumen, für deren Häufung bereits eine ganze Anzahl Beispiele angeführt wurden, scheinen darum noch am ehesten einer einfachen Erklärung zugänglich zu sein, weil hier die Gleichförmigkeit des Lebensraumes Anlaß ist, die äußeren Faktoren, als für die Arealbildung nebensächlich, auszuschalten. In solchen Fällen einer kontinuierlichen Verbreitung innerhalb kontinuierlicher Klima- und Formationsgebiete besitzen aber die meisten Verwandtschaftsgruppen keine derartige Verteilung, daß das Areal einer „ältesten“ Art das der jüngeren umschlüsse und so eine bestimmte Arealgradation entstände, sondern ganz auffallenderweise ordnen sich die Areale, ohne Rücksicht auf ihre Größe, kettenförmig hintereinander, resp. mosaikartig nebeneinander (Taf. X, 2, XI), d. h. sie zeigen eine hochgradige Vikarianzenbildung. Mit vikariantenreichen Formenkreisen haben sich besonders eingehend Wettstein (1896 a, b; 1898) und seine Schüler (z. B. Sterneck, 1901; Soltoković, 1901) beschäftigt; sie vertreten dabei allgemein die Auffassung, es sei die Mosaik- und Kettenbildung der Areale verwandter Sippen zurückzuführen auf die Anpassung an klimatisch differente Bezirke im Laufe der Sippenausbreitung, eine Auffassung, gegen die hier bereits zur Genüge die grundsätzlichen Bedenken geäußert wurden.

Ist die Mosaikbildung keine sehr enge, sind also die Areale verwandter Sippen durch größere Zwischenräume voneinander getrennt, etwa so, daß sie über jeweils verschiedene Gebirge, Inseln, Kontinente usw. sich erstrecken, so ist es umso mehr wahrscheinlich, daß es sich um das aufgelöste Areal einer ursprünglich einheitlichen Sippe handelt, in dem, durch die Isolierung in getrennten Gebieten und infolge der dadurch verhinderten Kreuzung über das ganze Areal hin, in den verschiedenen Arealinseln jeweils andere Mutationen beim Aufbau des Artbildes Verwendung fanden. *Cedrus* (Taf. XII) *deodara* im Himalaya, *C. libani* in Vorderasien, *C. brevifolia* auf Zypern, *C. atlantica* im Atlas — *Fritillaria Sibthorpiana* auf Euboea, *F. pineticola* in Lydien, *F. Schliemannii* in der Troas, *F. Forbesii* in Lykien — *Astragalus graecus* in Attika, *A. Sintenisii* in der Troas, *A. papasianus* in Lydien, *A. cilicius* in

Kilikien, *A. macrocarpus* in Palästina — *Quercus pinnatiloba* in Armenien, *Q. cedrorum* im Taurus, *Q. atropatena*¹⁾ in Südkaspien — *Platanus orientalis* oder *Liquidambar orientalis* in Vorderasien, *P. occidentalis* und Verwandte oder *L. styraciflua* in Nordamerika — *Abelicea* (= *Zelkova*) *cretica* auf Kreta und Zypern, *A. carpinifolia* in Südkaspien, *A. hirta* in Ostasien — *Pelargonium Endlicherianum* in Vorderasien, *P. tetragonum* in Südafrika — *Pedicularis lalesarensis* in Südpersien, *P. sudetica* in der Arktis und den Sudeten, *P. scopulorum* in Nordamerika, und noch viele andere Arealvikarianzen strahlen von Vorderasien aus in allen möglichen Entfernungsstufen und Himmelsrichtungen, ohne daß deshalb die weitest voneinander entlegenen Sippen jedesmal auch morphologisch am stärksten unterschieden wären. Erdgeschichtliche Vorgänge müssen hier teils geringe, teils gewaltige Arealdezimierungen und -Vernichtungen im Gefolge gehabt haben; alle Stufen vom fast kohärenten bis zu stark disjunkten Arealen sind nachweisbar — aber warum ist, ohne Rücksicht auf das Ausmaß der Disjunktion, einmal eine beträchtliche, das andere Mal nur eine ganz geringfügige Sippendifferenzierung damit verbunden, ja, eine solche manchmal so gänzlich unterblieben, daß wir nur noch eine Disjunktion artidentischer Populationen vor uns haben — z. B. bei *Datisca cannabina* (Taf. XII), *Erica arborea* (Taf. XIII), *Styrax officinalis*, *Calluna vulgaris*?

Alle Pflanzenverbreitung geht so vor sich, daß die populationsgenealogisch jüngeren Individuen und Bestände nach dem Arealrande zu zu liegen kommen, daß also vom Ausgangspunkte der Sippenverbreitung zum Verbreitungsrand hin eine fortschreitende Verarmung an Erbinheiten und damit an Merkmalen eintreten muß; Ausbreitung ist also nicht möglich ohne Verlust an „genetischem Baustoff“, und schon darum sind überall ständige Ausgangspunkte für Sippendifferenzierungen gegeben, die besonders bei eintretender Isolierung in Erscheinung treten müssen. Gemäß einer stärkeren oder geringeren Mutabilität und infolge einer größeren oder kleineren Zufallschance bei der Kombination der mutierten Faktoren muß also die Isolierung zu beträchtlicher, schwächerer oder überhaupt keiner Sippendifferenzierung führen. So bleibt von den ganzen „Selektions“-Vorgängen oder der „direkten Bewirkung“ wiederum nichts übrig als der bloße Zufall, der keinerlei „Zuchtwahl“ und keinerlei „Förderung des am besten Angepaßten“ zuwege bringt, sondern einfach vernichtet oder erhält, indem er die im homozygoten oder dominant-heterozygoten Zustande auf das Milieu nicht ausgerichteten Individuen schonungslos ausmerzt, die anderen aber einer gänzlich wahllosen Kommiskuität zuführt. Daß unter diesen Umständen auch in einer der Arealinseln eine Population herrschend bleibt oder wird, die der ursprünglich einheitlichen, das gesamte Areal bewohnenden Sippe

¹⁾ Eine noch unbeschriebene Art, deren Veröffentlichung im „Notizb. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem“ bevorsteht.

noch sehr nahe steht oder von ihr überhaupt nicht wesentlich differiert, ist ebenso gut möglich, wie es selbstverständlich ist, daß diese dann keineswegs die größte Arealinsel besiedeln müßte; freilich wird noch öfter in allen Arealinseln eine Verschiebung des Artbildes eintreten.

Etwas derartiges, die Verschiebung des Artbildes selbst auf relativ kurze Strecken hin, ist auch bereits eindeutig festgestellt worden in Turessons „Oekotypen“ (1922, 1926). Die von Turesson untersuchten Wildpopulationen einer ganzen Anzahl von Arten verschiedenster systematischer Stellung zeigten sich zusammengesetzt aus schwach, aber konstant verschiedenen Genkombinationen, so daß sich je nachdem eine Strandrasse, eine Wiesenrasse, eine Felsenrasse usw. erkennen ließen; dabei aber war z. B. die Wiesenrasse Nordschwedens keineswegs identisch mit der Südschwedens, und bei *Geum rivale* ist die skandinavische Alpenrasse sehr verschieden von den Formen, die in den mitteleuropäischen Hochgebirgen auftreten und ihrerseits wieder in mehrere Rassen sich scheiden. Je größer der räumliche Abstand der Populationen einer Sippe untereinander ist, umso schwerer ist die Verteilung neu auftretender Faktorenmutationen über das ganze Sippenareal hin, umso größer ist die Chance, daß in den einzelnen Populationen sich differente Mutanten beim Aufbau des Sippencharakters durchsetzen, der sich schließlich in verschiedenen Teilen des Gesamtareales in so wechselnder Richtung verschieben kann, daß der Systematiker genötigt wird, anstatt einer einheitlichen Sippe deren mehrere zu unterscheiden.

Die moderne genetische Mutationsforschung hat ermittelt, daß der Mutationsprozeß ein relativ stetig, wenn auch nur bei einer relativ geringen Zahl von Geschlechtszellen verlaufender Prozeß ist, hat aber noch keine sicheren Unterlagen darüber gewinnen können, ob das Ausmaß dieses Prozesses bei den verschiedenen Sippen annähernd gleich oder sehr wechselnd ist, etwa derart, daß irgend eine Gymnosperme oder Ranunculazee so gut wie nicht, eine Dikotyle oder Composite dagegen zu stärkerem Mutieren neigt. Daß sie aber ganz allgemein von günstigen und ungünstigen Objekten spricht, scheint — trotz aller Schwierigkeiten, die sich der exakten Feststellung der Mutationsrate irgend eines Organismus entgegenstellen — ein deutlicher Hinweis darauf zu sein, daß hier genau so beträchtliche spezifische Unterschiede vorliegen, wie bei der Mutationsrate einzelner Gene. Der Florist und Systematiker hat auf jeden Fall Grund zu einer solchen Annahme, da er neben Arten, deren Populationen in der Natur jeglicher übersichtlichen Systematisierung spotten — z. B. *Quercus Robur* —, genügend andere kennt, von oft relativ naher Verwandtschaft, bei denen eine Variabilität nicht zur Beobachtung gelangt — z. B. *Quercus pontica*. Wenn es gleich sehr angebracht ist, bei allen Aussagen über das „Alter“ irgend einer Sippe größte Vorsicht walten zu lassen, schei-

nen doch gerade bei jenen Pflanzengruppen, deren Auftreten sich am weitesten in der geologischen Vergangenheit zurückverfolgen läßt — wenn wir einmal von dem ganzen Kreis der sogenannten „Kryptogamen“ absehen —, morphologisch gut erfaßbare Mutationen am seltensten zu sein, und zwar gleicherweise bei Gymnospermen gegenüber den Angiospermen, bei Familien, Magnoliazeen gegenüber Ranunculaceen, bei Gattungen, *Forsythia* gegenüber *Syringa*, wie bei Arten, *Quercus pontica* und *Q. Frainetto* gegenüber *Q. petraea* (= *Q. sessiliflora*) und *Q. pubescens*. Freilich wissen wir, „daß bei Polyploiden und in allen Sippen, wo ein Teil des Genoms doppelt vorhanden ist . . . eine Reihe von rezessiven Mutationen wegen des Vorhandenseins überzähliger, sie unterdrückender Allele“ im allgemeinen nicht in Erscheinung tritt, d. h. wenn wir einen zufälligen Zerfall des Genoms infolge Störung der Reduktionsteilung unberücksichtigt lassen wegen seiner relativen Seltenheit; auch können „solche karyotypischen Maskierungen“, „zusammen mit „genotypischen Maskierungen“ durch spezifische Unterdrückungs- und Förderungsfaktoren für bestimmte Mutationen und „phänotypischen Maskierungen“, die in durch entwicklungsphysiologische Unterschiede bedingten Manifestationsunterschieden einzelner Mutationen bestehen, . . . den allgemeinen Charakter . . . der Mutationen stark beeinflussen“ (Timoféeff-Ressovsky; 1937, 40).

Gleichwohl aber ist die Systematik, dank der ihr zur Verfügung stehenden Orientierungsmöglichkeiten an der vergleichenden Morphologie, Ontologie, Paläontologie, Geologie usw. im allgemeinen instande, über den phylogenetischen Zusammenhang ihrer Sippen einigermaßen zutreffende Schlüsse zu ziehen, so daß über deren relatives Alter im großen Ganzen verläßliche Feststellungen getroffen werden können. Tatsächlich ist ja jeder Mutationsschritt nicht nur das Auftreten irgend einer neuen Eigenschaft, sondern er steht in einer direkten Relation zu einer bereits vorhandenen; um inbezug auf Blütengröße zu mutieren, müssen Blüten vorhanden sein, um in Richtung auf die Entstehung von Blüten zu mutieren, müssen Sporophylle, um in Richtung auf letztere zu mutieren, Blattorgane, für diese wiederum Stelen usw. usw. vorhanden sein, und so ist nicht nur der Streit um die „Orthogenese“ ein Streit um des Kaisers Bart, sondern alle Phylogenese muß sich orientieren am Gegebenen und führt automatisch zu fortschreitender Spezialisierung, damit aber auch entweder zur Differenzierung oder zur Reduzierung. Das gilt aber nicht nur für die gröberen oder feineren morphologischen Eigenschaften, sondern ebensogut für die physiologischen, die oft gar keine Beziehung zur Gestalt, dafür aber umso wichtigere zur Vitalität des betreffenden Organismus besitzen; Timoféeff-Ressovsky konnte experimentell neben zahlreichen vitalitätsherabsetzenden Mutationen auch vitalitätssteigernde erzeugen, die keinerlei sichtbare Merkmale beeinflussten (1935), so daß nunmehr von seiten der induktiven Forschung sich immer deut-

licher der Rahmen vorzeichnet, in dem die Begriffe „Adaption“, „Anpassung“, „Selektion“ usw. allein noch Verwendung finden können.

Aber das eine ist sicher, es vergeht eine lange Zeit, oder, mit anderen Worten, es ist im allgemeinen ein langwieriger geschichtlicher Vorgang, ehe sich aus den verschiedensten Mutationen durch Genkombination, Hybridisierung, über mendelistische typische oder atypische Spaltungen, oft auch Polyploidisierung usw. eine so einheitliche Population aufbaut, daß sie mit genügender Konstanz von den ihr ähnlichen abweicht, um den Rang einer höheren systematischen Kategorie zu verdienen. Infolgedessen bietet die rezente Flora alle möglichen Übergangsstufen von vergänglichen Kombinationen, Biotypen im Sinne des Genetikers, Formen im Sinne des Systematikers, über noch „ungefestigte“, relativ labile „Rassen“, den Varietäten und Subspezies des Systematikers, bis zur „schlechten“ oder hochgradig konstanten „Art“ oder jenem Komplex von Arten, den wir als Serien, Sektionen, Gattungen, Familien usw. zu bezeichnen gewohnt sind; überall in der Natur stehen also beginnende Arten und Gattungen neben mehr oder weniger fertigen, junge neben alten, expansive neben „aussterbenden“ oder längst vergangenen, die wir nur aus den paläontologischen Funden zu rekonstruieren vermögen, und es wird immer offensichtlicher, daß die Systematik, trotz aller zeitgebundenen Formulierung im Einzelnen, die sich oft genug als mehr oder weniger phantastische, romantische, idealistische, materialistische, lamarckistische usw. Einkleidungen äußerten, im Ganzen betrachtet, keineswegs den Anschluß an die „objektiven“ Disziplinen verloren hat.

Hat die induktive Vererbungsforschung erwiesen, daß die stärksten Ausschläge beim Mutieren — jene, deren „abnorme“ oder „pathologische“ Erscheinung Anlaß gegeben hat zu dem sachlich ganz unzutreffenden Einwurf, die Mutationen der Genetiker seien nur Kunstprodukte ohne jegliche Bedeutung für eine phylogenetisch eingestellte Systematik — sich wegen der dabei erzeugten Störung des konstitutionellen Gleichgewichts am schwierigsten in den Aufbau irgend einer Sippe eingliedern lassen, und daß infolgedessen die geringen Ausschläge, die „kleinen“ Mutationen, die größere Chance zum Überdauern besitzen, so wird daran noch klarer, welche Zeit notwendig ist, um aus so vielen Kleinmutationen so gewaltige morphologische Differenzen zu kombinieren, wie sie beispielsweise in Gattungen wie *Quercus*, *Orchis*, *Senecio* usw. vertreten sind. Damit wird aber aufgedeckt, wie begründet jene Methode der Systematik ist, die auf Grund beträchtlicher morphologischer Unterschiede alte und junge, primitive und progressive, altertümliche und moderne Typen zu unterscheiden unternimmt. Damit wird aber auch der Pflanzengeographie erneut das Recht bestätigt, vom Grade der morphologischen Abweichung vikarianter Sippen auf das relative Alter der Vikarianzen zu schließen, allerdings nur unter gründlicher Berücksichtigung des ganzen nähe-

ren Verwandtschaftsbereiches und unter Vermeidung der genetisch nicht stichhaltigen Meinung, es seien die ähnlichsten Typen stets die am unmittelbarsten verwandten.

Die Chorologie darf also Gattungsvikarianzen, z. B. *Parrotia* (Südkaspien), *Parrotiopsis* (Westhimalaya) oder *Chamaerops* (westliches Mediterrangebiet), *Nannorrhops* (Westhimalaya), unter gewöhnlichen Umständen als älter in ihre Rechnung einsetzen als Artvikarianzen, z. B. *Wulfenia orientalis* (Syrien), *W. carinthiaca* (Kärnten, Illyrien), *W. Baldaccii* (Albanien), *W. Amherstiana* (Himalaya) oder *Aesculus Hippocastanum* (Balkan, Imeretien), *Ae. indica* (Himalaya), und diese wieder als älter denn einfache Artdisjunktionen, z. B. bei *Albizzia Julibrissin* (Abessinien, Arabien [?], Himalaya bis Ostasien). Wenn aber die ähnliche Arealdisjunktion von *Datisca cannabina* (Kleinasien, Himalaya, Ostturkestan) einen offenbar sehr alten, morphologisch derart „erstarrten“ Typ trifft, daß man seinen Nächstverwandten, *D. glomerata* (Kalifornien) sogar als eigene Gattung abzutrennen versucht hat, so hat man allen Grund zur Vorsicht bei Schlüssen auf die Arealgeschichte; denn die Arealdisjunktion bei dieser *Datisca* kann sehr wohl älter sein als die der genannten *Albizzia*, die zu einer noch im vollen Evolutionsprozeß befindlichen Verwandtschaftsgruppe gehört. Darum könnte auch die Vikarianz der Zederarten, also Gliedern eines sehr alten und heute wenig entwicklungsfähigen Stammes, älter sein als die von Arten wie *Aesculus Hippocastanum* und *Ae. indica* oder der Wulfenien. So muß jeder starre Schematismus vermieden werden, und jeder Fall von Vikarianz und Disjunktion ist zu überprüfen nicht nur an den vielleicht irreführenden Arealhomologien, sondern obendrein an der systematischen Divergenz innerhalb der vergleichbaren Verwandtschaftsgruppen und deren aus ihrem Formenreichtum zu folgender Variationsbereitschaft, die, wenn auch nur relativ allgemein, einen Anhalt gibt für die Mutabilitätspotenz der betreffenden Sippen.

Vikarianzen sind natürlich nicht ohne weiteres identisch mit Disjunktionen; aber wenn von Artvikarianzen die Rede ist, so ist das, von der höheren systematischen Einheit, z. B. der Serie, Sektion, Unterart usw., her gesehen, wiederum nur die Disjunktion einer Sippe, d. h., die Besiedlung verschiedener Gebiete durch die gleiche systematische Einheit, und so führt von der einfachen Disjunktion zur echten Vikarianz eine gleitende Reihe von Übergängen, die es berechtigt erscheinen lassen, die beiden Begriffe im Zusammenhang zu behandeln. Einen prinzipiellen Unterschied zwischen Vikariismus, Pseudovikariismus, Exkludismus usw. zu machen, wie Vierhapper (1918) und andere wollen, hat dagegen wenig methodologische Bedeutung, da alle diese Erscheinungsformen von gegenseitiger Ausschließung verwandter Sippen sich in gleicher Weise manifestieren und immer zurückgeführt werden müssen auf Biotypendivergenz in isolierten Populationen. Von diesem Standpunkte aus gehören selbst die nur habituell unterschiedenen „saisonpolymorphen“ Sippen von *Euphrasia*, *Rhinanthus*, *Melampyrum*,

Gentiana usw., die ganz offensichtlich aus „Oekotypen“ im Sinne Turressons entstanden sind, zu den vikariierenden Sippen, da sie entweder edaphisch oder ökologisch unterschiedene Standorte besetzen, oder aber, mit ihrer Vegetationszeit verschiedene Jahresabschnitte ausfüllend, sozusagen in der Zeit vikariieren.

Natürlich bereitet der Vikariantenreichtum einheitlicher Lebensräume mit seinem engen Arealmosaik (s. Taf. X, 2, XI) einem Verständnis größere Schwierigkeiten als der ausgeprägt disjunktive Vikarismus. Trotzdem scheint eine andere Erklärung für ihn kaum möglich, als daß auch er zurückgeführt werden muß auf Isolierung von Biotypen im Laufe der Ausbreitung der primären Sippen, die ja des stetig verlaufenden Mutationsprozesses wegen in einem ständigen, mehr oder weniger deutlichen Umbau begriffen sind. Sehr wahrscheinlich ist, daß dabei nicht nur eine rein örtliche Isolierung eine Rolle spielt, sondern daß auch eine genetische Isolierung — durch den mutativen Erwerb von sterilitätsbedingenden, unterdrückenden, subletalen, hemmenden usw. Allelen, durch Vervielfältigung eines Teiles oder des gesamten Genoms usw. — sehr häufig ist; auch Biotypen können gebildet werden, die Früh- oder Spätblütigkeit mit irgend welchen anderen Mutationsschritten kombinieren, und so sind der Schranken viele, die sich zwischen die immer stärker divergierenden phylogenetischen Zweige einschieben und zu deren Isolierung führen.

Freilich ist der Biotypenreichtum in ungestörten Arealen eine direkte Funktion der Zeit, da er resultiert aus den im Wesentlichen stetig entstehenden Mutanten; mit Recht wird man daher den Entstehungsherd einer Sippe da vermuten können, wo sie den größten Formenreichtum besitzt, die Art die meisten Rassen, die Gattung die meisten Arten. Aber — das kann nur Geltung haben, solange die Areale im wesentlichen ungestört, d. h., der Lebensraum der Sippen keine größeren Verschiebungen erlitten hat. Der theoretische Idealfall einer von einem Punkte aus sich gleichmäßig nach allen Seiten hin ausbreitenden Sippe, nach dem in der Arealmitte eine Biotypenanreicherung, nach dem Rande zu eine Biotypenverarmung eintreten muß (und der die faktisch einzige Voraussetzung der „Age- and -Area“-Theorie ist!), findet aber nur bei ganz jungen Sippen seine Verwirklichung. Der „Ährenweg“ von Westasien nach Europa wird von Land zu Land schmaler und schmaler; ob Weizen, Gerste, ob Hirse oder Roggen, immer einförmiger werden ihre Sorten mit der zunehmenden Entfernung von der Heimat dieser als Kulturpflanzen so jungen Arten, und alle moderne Züchterkunst hat dieses Phänomen nicht rückgängig machen, sondern höchstens noch beschleunigen können. Fällt es dem Systematiker schwer, ja, scheint es ihm fast unmöglich, die Formenkreise des anatolischen *Acantholimon* „*Echinus*“ oder der ostasiatischen *Albizia* „*Juli-*

brissin“ klar zu gliedern, so bunt ist die Fülle der Erscheinungsformen in diesen ihren Heimatgebieten — weder in Griechenland vermag das *Acantholimon*, noch in Südkaspien die *Albizzia* Zweifel zu erwecken, so monoton, d. h. biotypenarm, treten sie uns hier entgegen.

Wie aber, wenn eine häufige Verschiebung der Areale oder — was im Endeffekt das gleiche bedeutet — eine mehrfache klimatische Änderung eines Lebensraumes eintritt? Müßte hier nicht der Zwang zu ständig erneuter „Anpassung“ eine ebenso ständige Neubildung von Kombinationen und damit eine fortschreitende Biotypen-anreicherung hervorrufen, und müßte nicht aus diesem Grunde gerade der Arealrand, also der fremden Einflüssen am ehesten zugängliche Arealteil, einen besonderen Formenreichtum besitzen? Müßten also schließlich gerade die Sippen jener Florengebiete, die dem stärksten Wechsel ihrer klimatischen und edaphischen Zustände ausgeliefert gewesen sind, nicht den größten Formenreichtum entfalten? — Nein, das Gegenteil ist der Fall; nicht nur verrät das die Formenfülle der Tropen, also jener Zone, die, im Ganzen gesehen, die geringsten klimatischen Veränderungen erlitten hat, nicht nur wird das deutlich an der Artenarmut solcher Länder, die den glazialen und interglazialen Schwankungen am meisten unterworfen waren, oder am schon wiederholt diskutierten Beispiele der Endemitenhäufung in einförmigen Lebensräumen, sondern auch eine einfache Überlegung mag das klar machen.

Nehmen wir einmal an, eine Glazialzeit würde über Kleinasien hereinbrechen, und wir könnten dabei das Schicksal einer so polymorphen Sippe wie *Quercus Cerris* verfolgen, die hier in einer Fülle von Formen von fast mediterranen bis zu ausgeprägt subalpinen Verhältnissen verbreitet ist, d. h., über einen fast ungewöhnlichen Biotypenreichtum verfügt. Die erste Folge des Kälteeinbruches wäre die Vernichtung aller auf mediterrane Bedingungen ausgerichteten Formen, also eine Verarmung an Biotypen und damit eine Verengerung des ökologischen und geographischen Aktionsbereichs der Art. Eine erneute Klimaschwenkung in Richtung auf erhöhte Wärme würde die subalpinen Biotypen gewaltig dezimieren, schließlich ganz ausmerzen, d. h., die artspezifische Variationsbreite weiter vermindern. Träte nun eine Zeit ein mit reichlichen Sommerniederschlägen, würde schließlich auch der verbliebene Rest aufs äußerste in Mitleidenschaft gezogen und das Artbild zu umso größerer Einförmigkeit schrumpfen, je öfter sich eine Änderung im Lebensraume vollzöge. Daß dieser Vorgang ganz gleichsinnig ablaufen muß, wenn wir anstelle von Klimaverschiebungen Arealverschiebungen in differente Klimabezirke setzen, braucht keines besonderen Nachweises. Jedenfalls kann aber nach allem bisher Gesagten diese Biotypenschrumpfung nur sehr langsam, oder für den Fall, daß die betreffenden Sippen an sich schon nur über eine geringe Mutabilitätspotenz verfügen, so gut wie überhaupt nicht mehr wettgemacht werden, und sie wird nun zur unmittelbaren Ursache der Areal-

beschränkung, Sippenisolierung und Endemitenbildung, die also in vielen Fällen tatsächlich der Ausdruck von Alter und drohendem Sippentode sind. Gerade in dieser Biotypenschrumpfung liegt also die Erklärung dafür, warum so zahlreiche, systematisch isolierte, einst aber weit verbreitete und formenreiche Sippen wie *Taxodium*, *Sequoia*, *Welwitschia*, die Hamamelidazeengattungen, *Pterocarya*, *Quercus pontica*, *Rhododendrum ponticum*, die Wulfenien, Zedern usw. heute nur noch in kleinen Gebieten als Endemiten mit nur geringem oder ganz fehlendem Expansionsvermögen vorkommen, und es ist sicher — wenn in irgend einem Bezirke systematisch isolierte Typen, „Relikte“ ohne nennenswerte Variabilität sich häufen, ist das der beste Beweis dafür, daß dieses Gebiet einem ganz beträchtlichen und wiederholten Wechsel seiner klimatischen Zustände ausgesetzt gewesen sein muß, oder aber, was auf dasselbe hinauskommt, diese „reliktären“ Sippen bis zur Erreichung ihres jetzigen Areals einen weiten und langen Weg zurückgelegt haben, in Verfolg dessen sie die gewaltige Biotypenschrumpfung erlitten. Wenn daher z. B. Melchior (1937, 60) vom südkaspischen Waldgebiete behauptet, das „auffällige Zusammentreffen so vieler und vielfach isoliert stehender Typen“ sei „nur so zu erklären, daß in diesem Gebiet auch während der Eiszeit ein äußerst günstiges und von dem heutigen nur wenig abweichendes Klima geherrscht haben muß“, so ist das gerade Gegenteil richtig. Wie ein solcher relativ ungestört gebliebener Lebensraum aussehen muß, das zeigt ein auch nur flüchtiger Blick auf das turko-iranische Steppengebiet oder das südostasiatische Gebirgsland mit ihrer Fülle vikarianter oder sich überdeckender Sippenareale einander nahestehender Arten und vielfältiger Verknüpfung selbst der Gattungen.

Aber schon an diesem Beispiele deutet sich jene scharfe Scheidung an, auf die später noch einzugehen sein wird, und die es unternimmt, von den „Refugialgebieten“, die zustandekommen durch ausgedehnte Sippenarealverschiebungen verbunden mit mehr oder weniger großer Einbuße an Plastizität, die echten „Erhaltungsgebiete“ zu trennen, die nichts anderes sind als mehr oder weniger große Bruchstücke des ursprünglichen Verbreitungszentrums. Nehmen wir einmal an, um beim Beispiel unserer *Quercus Cerris* zu bleiben, die Glazialzeit habe in Vorderasien weiter keinen Einfluß gehabt, als daß sie das nordanatolische Regengebiet stark verbreiterte, so würden im Südteile des Areales die mediterranen Biotypen im wesentlichen erhalten bleiben, im Norden aber die subalpinen Biotypen zu ausgiebigster Vermehrung gelangen, während das verschärfte Klimagefälle den intermediären nur geringen Verbreitungsraum belassen würde; besäße dieses Klimagefälle zwar geringe, so doch merkbliche Oszillationen, die das Gebiet der intermediären Biotypen in den Bereich einmal des mehr nördlichen, dann des mehr südlichen Klimas einbezögen, so würden die „Zwischenformen“ endlich vernichtet und eine Sippentrennung eintreten. Die damit erzielte Ausbildung vikarianter Rassen könnte sich nach den

obigen Ausführungen schließlich zur Artdifferenzierung steigern. Weil nun aber auch der einförmigste Lebensraum, wenn er nur groß genug ist, stets ein bestimmtes Klimagefälle besitzt, so muß sich an ihm das mögliche Mutantenkombinat einer Sippe, ihre Biotypenverteilung, orientieren, und da dieses Klimagefälle nie für lange Zeiträume gänzlich konstant ist, sondern stets, wenn auch im ganzen geringfügig, hin und her pendelt, gerade aber die kleinen, besonders auch physiologischen, Mutanten die größte Chance zum Sichdurchsetzen besitzen, werden schließlich die im ganzen beständigen Lebensräume durch die stetige Ausmerzungen bestimmter Biotypenkombinationen den größten Reichtum verwandter, aber relativ gut getrennter Sippen besitzen. Damit aber erklärt sich die Existenz des engen Arealmosaiks verwandter Sippen in einförmigen Lebensräumen als Niederschlag der Pulsationen einer alten, aber immer vital gebliebenen Organismengemeinschaft; darum aber auch müssen die echten „Erhaltungsgebiete“ einer einstmals ausgedehnten Flora stets annähernd zusammenfallen mit deren ursprünglichem Entwicklungszentrum, weil andernfalls sie besiedelt sein müßten von relativ isolierten, biotypenarmen Sippen, „erstarrten Relikten“ mit heterogensten Areal- und Verwandtschaftsbeziehungen, wie sie charakteristisch sind für die „Refugialgebiete“.

Die Rolle der Biotypenkombination und -eliminierung im intraspezifischen Bereiche wird bei den höheren systematischen Einheiten fortgeführt durch die interspezifische, in seltenen Fällen schließlich sogar intergenerische Kreuzung und deren verwickelte Folgen. Einigermmaßen dauerhafte Artdifferenzierung und -stabilisierung kann nur erreicht werden durch strukturelle (phylogenetische), räumliche (chorogenetische) oder zeitliche (ontogenetische) Isolierung. Eine Kreuzung, d. h. ein von artfremden Sippen beeinflusster Biotypenumbau als additives Element der autonomen Phylogenese, kann erst stattfinden nach Aufhebung der zeitlichen, dann der räumlichen, schließlich der am schwierigsten zu überwindenden strukturellen Schranken. Arten, deren Blütezeiten stark differieren, sei es, daß die eine im Frühling, die andere im Herbst oder auch am Tage, bzw. in der Nacht, blühen, oder deren Befruchtung durch jeweils andere Insekten vermittelt wird usw., können in der Natur nur unter ganz besonderen Umständen miteinander hybridisieren; so blühen z. B. *Quercus Robur* und *Q. petraea* im Norden ihres Areales, wegen der verkürzten Vegetationszeit, annähernd gleichzeitig, so daß die ständige Kreuzungsmöglichkeit im nördlichen Großbritannien und in Skandinavien bereits dahin geführt hat, daß hier der Charakter beider Arten vollständig in der Auflösung begriffen ist, während, je weiter nach Süden oder Osten man die Populationen verfolgt, ihr Artbild immer schärfer hervortritt. Vikariante Arten können erst dann miteinander bastardieren, wenn ihre Areale mit einander in Kontakt gekommen sind; in die-

sem Falle aber können selbst relativ entfernt verwandte Arten anstatt scharfer Arealränder „Hybridensäume“ entwickeln, z. B. die Eichen gleicher Untergattungen (Taf. X, 2). Auch ökologisch verschiedene Standorte besiedelnde Arten kommen nicht allzu häufig miteinander in Berührung, besonders nicht, solange die natürliche Sukzession der adäquaten Gesellschaften ungestört bleibt. Die weite Verbreitung partieller oder totaler Sterilität bei Artbastarden zeigt aber, daß die Überwindung der ontogenetischen und chorogenetischen Schranken noch längst nicht in jedem Falle die Voraussetzungen schafft, auf denen eine neue Sippe sich aufbauen kann. Es ist hier nicht der Ort, die äußerst verwickelten Vorgänge im Einzelnen auseinanderzusetzen, die sich an die Kreuzung verschiedener Arten, d. h. von Individuen mit relativ stark verschiedenem Gensatz, anschließen können — man vergleiche darüber Renner (1929). Nur soviel sei zu sagen gestattet, daß die erwähnten komplizierten Vorgänge beim Aufbau einigermaßen ausgeglichener Populationen aus allen möglichen Biotypen hier, wo es sich um die Ausbalancierung noch viel stärker differierender Genome handelt, in wesentlich gesteigertem Maße sich wiederholen müssen, daß demnach im allgemeinen wohl die Bildung neuer Sippen aus Artkreuzungen noch mehr Zeit in Anspruch nehmen muß als dort oder, vielleicht noch öfter, überhaupt unmöglich ist. Die Bedeutung der Artbastardierung für die Phylogenie darf also nicht überschätzt werden; da verwandte Arten letzten Endes stets vom selben genetischen Grundstock ausgegangen sind, muß oft die in ihrer schließlich erreichten Differenzierung sich ausdrückende Komplizierung der genomatischen Apparatur erst schwersten Erschütterungen ausgesetzt werden, ehe sie soweit aufgelockert ist, daß sie wieder zu erneuter harmonischer Funktion fähig wird; diese Erschütterungen haben aber gewöhnlich beträchtliche Störung der Vitalität zur Folge.

Am häufigsten wird daher der Fall sein, daß Artkreuzungen so vergänglich sind, daß sie keine dauerhaften Spuren in der Pflanzenwelt hinterlassen. Nächst dem wird man noch am ehesten erwarten können, daß schließlich von dem ganzen, bei der Einkreuzung einer Sippe hinzukommenden Gensatz, nach soundsovielen Spaltungen und Rückkreuzungen, nur ein oder wenige Allele dem Genom der herrschenden Population eingegliedert werden. Noch seltener aber wird die Artkreuzung zu einer Auflösung der ursprünglichen Arten und zur — zeitlich nachfolgenden — allmählichen Ausdifferenzierung neuer Sippen führen.

Für den ersten Fall gibt ein Blick in fast jede Lokalflorea genügend Beispiele. Freilich wird auch hier die Sachlage unter Umständen gründlich verschoben, nämlich, wenn vegetative Vermehrung — z. B. bei *Circaea intermedia*, *Anemone intermedia* (*A. nemorosa* × *ranunculoides*) —, Apomixis — z. B. *Hieracium*, *Alchemilla* — oder Polyploidisierung eintreten; aber die Zahl der immer wieder nur in einzelnen Individuen gefundenen, bald wieder gänzlich ver-

schwundenen Bastarde ist Legion, so sehr, daß die Namen *Cirsium*, *Carduus*, *Verbascum*, *Orchis* in dieser Hinsicht fast symbolischen Klang angenommen haben.

Fälle der zweiten Kategorie entziehen sich wohl grundsätzlich einer direkten Beobachtung; für ihren indirekten Nachweis dürfte jedoch in der „vergleichenden Merkmalsgeographie“ (Schwarz; 1936c, 12) und deren weiterem Ausbau eine ausreichende Grundlage gewonnen sein. Verfolgt man beispielsweise die geographische Verbreitung des Merkmales „Filzbehaarung an Blatt und Zweigen“ bei ostmediterranen Arten von *Quercus* Untergattg. *Lepidobalanus*, das sich auf der Balkanhalbinsel und in der Ägäis stets kombiniert mit „Fiederlappung des Blattes“, so sehen wir es in Westanatolien in Verbindung treten mit dem Merkmal „klein-gezähntes Blatt“, das von hier an über Südanatolien bis Palästina und Westpersien verbreitet ist, vorwiegend gepaart mit dem Merkmale „Kahlheit“; das Merkmal „Fiederlappung“ dagegen findet seine Verbreitungsgrenze etwa am Bosphorus. Die Kombination der Merkmale „Filzbehaarung“ und „klein-gezähnt“ kann nur zustande gekommen sein durch Kreuzung der Art *Quercus infectoria* (*glabra*) mit den westlich angrenzenden Eichen *Q. brachyphylla* und *Q. pubescens* (*lanuginosa*) (s. Taf. X, 2; Areal von *Q. infectoria puberula*); sie hat gewissen, besonders den mehr kontinental verbreiteten, Populationen der *Q. infectoria* bereits einen so beständigen und eigenen Charakter verschafft, daß der Systematiker allen Anlaß hat, diese als eigene Sippe, *Q. infectoria* ssp. *puberula* neben den Typus, ssp. *glabra*, einzustufen.

Eine derartige „Transgression der Merkmale“, der natürlich eine entsprechende geographische Transgression von Allelen entspricht, ist bei Eichen der gleichen Untergattung gang und gäbe und ist die Ursache, daß die Gattung *Quercus* einer systematischen Gliederung so große Schwierigkeiten entgegensetzt. Sie dürfte auch sonst viel häufiger sein, als gemeinlich vermutet wird. So transgredieren in Mitteldeutschland die Merkmale „behaart“ der nordostdeutschen *Euphrasia parviflora* (= *E. curta*) oder der süddeutschen *Gentiana Sturmiana* über die sonst kahlen Arten *Euphrasia nitidula* (= *E. nemorosa*) bzw. *Gentiana germanica*, im südlicheren Mitteleuropa die Merkmale „graufilzig“ und „großblütig“ der südeuropäischen *Primula Columnae* über die schwachbehaarte und relativ kleinblütige *Primula veris*, gleichfalls Anlaß zu Rassenbildungen gebend, und die Annahme liegt nahe, daß die beliebten „nichthybriden Übergangsformen“ mancher Systematiker meist auf das gleiche Phänomen zurückzuführen sind und nur deshalb nicht die richtige Deutung finden, weil jene der Meinung sind, es müßten „hybride“ Übergangsformen stets intermediär sein, so als ob nur primäre (und als solche gewöhnlich nur vereinzelt auftretende) Bastarde entstünden und zur Beobachtung gelangen könnten, nicht aber, wie es die Regel sein muß, die mannigfaltigen Aufspaltungen und Rückkreuzungen viel häufiger vorkämen.

Die heteronomen Merkmale, bzw. die ihnen zugrundeliegenden Allele, haben natürlich innerhalb der Biotypenkombinate, bei denen eine Eingliederung glückte, kein anderes Schicksal als die durch Mutation entstandenen, können also ebenso bei Biotypen-anreicherung beträchtlichen Einfluß auf das Artbild gewinnen, wie bei Biotypenschrumpfung eliminiert werden, schließlich aber, wenn sie erhalten bleiben, den Grundstock zu allen möglichen Differenzierungsstufen mutativen Charakters abgeben, so daß sie als Anzeichen einer ursprünglichen Verwandtschaft noch nachweisbar sind, wenn die Art, von der sie ursprünglich übernommen wurden, und ihr ganzer Verwandtschaftskreis längst ausgestorben sind. Eine „Phylogenetik der Merkmale“, für die neuerdings Z i m m e r m a n n (1931, 984) plädiert, ist demnach grundsätzlich berechtigt; auch ist von hier aus die „Stammbaum“-Interpretation der Systematiker wenigstens bis zu einem gewissen Maße begründet.

Daß auch die dritte Möglichkeit, die Auflösung von Arten als Folge der Speziesbastardierung möglich ist und durch Isolierung und Kombinateeliminierung den Hebel zur Entstehung neuer Sippen abgeben kann, dafür sind die Verhältnisse in gewissen Teilen der Areale von *Salix*, *Betula*, *Orchis* subgen. *Dactylorchis*, *Rosa*, *Rubus*, *Hieracium*, kurz, jener Gattungen, die ihrer fast schrankenlosen Merkmalstransgressionen halber seit jeher als „crux botanicorum“ je nachdem gemieden oder geliebt wurden, Beweis genug. Die ostasiatischen Eichen *Quercus grosseserrata*, *Q. crispula* und *Q. mongolica* sind morphologisch nicht zu unterscheiden von gewissen Formen der nur in Gärten möglichen Kreuzung *Q. pontica* $\times$ *Robur*. Nun ist es freilich so gut wie ausgeschlossen, daß die junge europäische *Q. Robur* irgend einen Anteil an der Entstehung genannter Ostasiaten hat; aber es ist sicher, daß die heute in der Kolchis endemische *Q. pontica* noch im frühen Tertiär bis hoch in die jetzige Arktis hinauf vorkam, daher wohl in Nordasien durch Kreuzung mit einer oder mehreren heute ausgestorbenen (wahrscheinlich aber der Auflösung infolge eben dieser Bastardierung verfallenen) Eichen das Ausgangsmaterial für jene drei Arten geliefert haben kann. Baur (1933) ist der Überzeugung, daß der Schwarm der *Anthirrhinum*-arten Iberiens aus ganz wenigen Sippen künstlich rekonstruiert werden kann, und H. Nilsson (1931) hat aus ganz heterogenen *Salix*-arten bereits systematisch wohl unterschiedene spontane Spezies gezüchtet; Lang, Berlin-Dahlem, zeigte mir hochgradig konstante Produkte einer züchterischen Synthese von *Stachys lanata* und *St. alpina*, die kein Systematiker von spontaner *St. germanica* hätte unterscheiden können. In den Entwicklungszentren artenreicher Formenkreise, z. B. der turkoiranischen Steppenflora oder der ostasiatischen Wald- und Gebirgsflora, mag daher zur Biotypen- und Sippenbildung, und in diese wesentlich eingreifend, die kreuzungsbedingte Artauflösung einen nicht zu unterschätzenden

Beitrag geliefert haben, noch häufiger aber da, wo längere Zeit voneinander getrennt gewesene Floren miteinander erneut in Berührung traten; freilich dürfte ein direkter Beweis dafür nur selten zu erbringen sein, umsoweniger, als auch hier totale oder auch nur partielle Verdoppelung der Genome die Sachlage gründlich verdecken kann.

Indes gibt die geschilderte „Transgression der Merkmale“ wenigstens einen ungefähren Anhalt über die Vorgänge, die sich bei kreuzungsbedingter Artauflösung abspielen; denn sie ist eine Erscheinung, die nicht beschränkt bleibt auf ein einzelnes Merkmal, sondern meist bei mehreren und auf ganz verschiedene Entfernungen hin auftritt und demnach, soweit die verschiedenen Transgressionen das Areal mehrerer Sippen überdecken, in diesem Gebiete das Spiegelbild einer wenigstens partiellen Sippenverschmelzung ist. Die hochgradige Festigkeit struktureller und ontogenetischer Schranken bringt es mit sich, daß Merkmalstransgressionen praktisch fast nur bei Arten mit im wesentlichen chorogenetischer Stabilisierung vorkommen, die im Begriffe sind, ihre räumliche Isolierung zu überwinden, indem ihre Areale sich soweit ausdehnen bzw. verschoben, daß sie miteinander in Kontakt gerieten. Besonders günstige Fälle zur Untersuchung bieten natürlich solche anemophilen Holzgewächse, die annähernd gleichzeitig blühen und sich mit relativ hoher Fruchtbarkeit kreuzen, bei denen also in der Natur außer chorogenetischer Isolierung, Vikariantenbildung im weitesten Wortsinne, keine nennenswerten anderen Hemmungen störend eingreifen. Einmal besitzen diese in ihrer gewaltigen Pollenproduktion einen beträchtlichen Wirkungsradius ihrer Gameten; zweitens aber, dank der großen Lebensdauer des einzelnen Individuums und seiner damit verbundenen Ortsstetigkeit, garantiert die jährlich sich erneuernde Gametenerzeugung eine zeitlich fast unbeschränkte Wiederholung des Kreuzungsprozesses, oder, wenn bereits Bastarde bestehen, der Aufspaltungs- und Rückkreuzungsvorgänge; schließlich aber verfügen diese Typen meist über Einrichtungen, die eine Selbstbestäubung verhüten, sei es Selbststerilität, sei es verschiedene Reifezeit der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen.

Alle diese Voraussetzungen treffen in hohem Maße auf die Kuppuliferen zu, die obendrein den Vorteil bieten, daß sie in neuerer Zeit zu Objekten eingehender systematischer und chorologischer Studien dienen. Auch ihre Verbreitung ist gesellschaftsgebunden und tendiert in Richtung des geringsten gesellschaftsbedingten Widerstandes, d. h., ihr Auftreten ist immer erst dann möglich, wenn die Sukzession der Pflanzenverbände jenes Stadium erreicht hat, das die Voraussetzung ihres Gedeihens ist; ebenso ist es selbstverständlich, daß dieses Stadium gewöhnlich nur nach und nach seine volle Höhe erreicht, daher denn die ihm zugeordneten Buchen und Eichen anfangs auch nur in relativ spärlichen Individuen aufzutreten vermögen. Geschieht das nun in der hier zu diskutierenden Form, in-

dem also zwei bisher chorogenetisch isolierte Arten miteinander Kontakt erhalten, so wird eine gegenseitige Pollenüberschüttung eintreten und ein hoher Prozentsatz der zur Reife gelangenden Früchte hybridisierte Samen besitzen. Im Endeffekt muß sich die Kontaktzone besiedeln mit einem Schwarm hybrider Populationen, der gleich einem Saume das Areal der ursprünglichen Sippen begleitet und dessen weiterer Ausdehnung eine, wenigstens vorläufige, Schranke setzt. Die arealrandnahen hybriden Populationen werden durch ständige Einkreuzung der ursprünglichen Arten mehr oder weniger allmählich in letztere „verstreichen“ und so ihrerseits wieder an einer schnellen Ausbreitung gehindert. Die Ausbreitung der ursprünglichen Arten, genauer der diese representierenden Phänotypen, wird also durch den Arealkontakt gestoppt, und an ihre Stelle tritt ein jeglicher Systematisierung spottendes Biotypengemisch, das sich aufbaut aus der Kombination aller möglichen miteinander paarungsfähigen Allele und je nach den Zufälligkeiten das eine oder andere von ihnen übertreten läßt in das Areal der Stammarten. So wirkt schließlich der Arealsaum als eine Art „Genfilter“, dessen „Filtrate“ die wenigen transgredierenden Merkmale bezw. Gene sind, und dessen Absatz sein heterogenes Biotypengemisch ist, das im Falle der Isolierung, sei es durch die Steuerung der Umweltbedingungen, sei es durch zusätzlich auftretende, als Kreuzungsschranken wirkende Genmutationen, sei es durch teilweise oder gänzliche Genomverdoppelung, auf dem Wege von Biotypenanreicherung und -schrumpfung zum Entwicklungsherd neuer Sippen werden kann. Ob indes etwas derartiges eintritt, ob nun das „Genfilter“ immer weiter um sich greift und endlich die ursprünglichen Arten gänzlich aufsaugt und auflöst, ob es vielleicht durch Umweltsveränderungen zertrümmert, Teile von ihm abgesprengt und isoliert werden, ob schließlich irgendwelche „Kombinationsneuheiten“ den Anschluß an neue Lebensräume finden, für die sie sich adaptiv ausgerichtet erweisen, und was der vielen Möglichkeiten noch sind, das hängt von im Einzelnen nicht absehbaren Zufälligkeiten ab und ist letztlich eine Frage der Zeit, des Ganges der geschichtlichen Entwicklung.

Cockayne und Atkinson (1926) haben derartige Verhältnisse, die sich gelegentlich bis zur vollständigen Auflösung der betroffenen Sippen steigerten, nachgewiesen bei neuseeländischen *Nothofagus*-arten. In der Krim existiert eine Buchensippe, *Fagus taurica*, die aus der Verschmelzung der dort ursprünglich heimischen und noch bisweilen annähernd typisch herausspaltenden *F. silvatica* und *F. orientalis* entstanden sein muß (Wulff; 1932). Das Vordringen von *Fagus orientalis* nach dem westlichen Balkan wird auf das gründlichste abgebremst durch die hier heimische *F. silvatica*; als Folge erscheint eine nicht geringe Zahl hybrider Mischpopulationen (Mattfeld; 1936), darüber hinaus hat die Transgression einzelner Merkmale bereits eine neue, freilich noch recht labile, Sippe, *F. moesiaca*, erzeugt (Czezzott; 1933). Ahn-

lich erlöschen die Areale von *Quercus pubescens* ssp. *lanuginosa* und *Q. brachyphylla* in Thrazien bzw. Westanatolien, beim Vordringen in das Areal von *Q. infectoria* ssp. *glabra* (s. Taf. X, 2), wobei einmal ein Gebiet bunter Mischung der sonst keineswegs nahe verwandten Arten entsteht, zweitens aber auch durch Merkmalstransgression bereits der Aufbau neuer Sippen, *Q. pubescens* ssp. *anatolica* und *Q. infectoria* ssp. *puberula*, gelungen ist. Bei den griechischen *Abies*arten ist aus dem beträchtlichen Arealkontakt bereits der Aufbau einer, allerdings ebenfalls noch sehr labilen, Art, *A. Borisii-regis*, zustandegekommen, die ihrerseits wieder, infolge vielfacher chorogenetischer Isolierung, im Begriffe ist, in verschiedene lokale Sippen zu zerfallen (Mattfeld; 1930). Nicht anders steht es bei den Eichen Spaniens (Schwarz; 1936), und auch *Larix decidua* var. *polonica* in Polen und den Karpathen erweckt den Eindruck, als sei sie das relativ junge Produkt eines „Genfilters“, das in irgend einer der Interglazialzeiten sich an der Kontaktzone der europäischen und sibirischen Lärche ausbildete. Aber auch bei entomophilen Pflanzen ist wiederholt der Verdacht hybrider Abstammung geäußert oder sogar in einzelnen Fällen mehr oder weniger wahrscheinlich gemacht worden, so bei *Pulsatilla*arten, *Aconitum*arten der sect. *Lycoctonum*, *Cardamine bulbifera*; es handelt sich dabei wohl häufiger um Folgeerscheinungen der Merkmalstransgression, indes könnte z. B. *Pulsatilla styriaca* sehr wohl im Raume eines ehemaligen „Genfilters“ entstanden sein (Beauverd; 1923).

Die kreuzungsbedingte Auflösung von Sippen mit nachträglichem Zerfall des dabei zustandegekommenen „Genfilters“ kann sich also schließlich in der Genese neuer, vikarianter Sippen geradezu umkehren, wobei einmal die ursprünglichen Sippen kaum jemals wieder zum Vorschein kommen, zweitens aber derartige Vikarianten im allgemeinen wohl beträchtlichere Differenzen morphologischer Natur besitzen dürften als solche, deren Entstehung auf rein mutativ gesteuerter Biotypenbildung und -isolierung beruht, da die Kreuzung als additives Element zum relativ langsam ablaufenden Mutationsprozeß die Formengenese nicht nur beschleunigen, sondern auch wesentlich bereichern kann. Die ganze Vikariantenkette von *Quercus macrolepis* bis *Q. persica* (s. Taf. XI) kann höchstwahrscheinlich aufgebaut werden aus diesen beiden genannten Arten, die noch heute die Enden der Kette bilden, so daß es nahe liegt, die Mittelglieder als Produkte eines ehemaligen „Genfilters“ anzusprechen. Auch bei der Bildung der Vikarianten von *Acantholimon* (z. B. der Artengruppe der Taf. XI), *Abies* (Taf. XI) oder *Gentiana* sect. *Endotricha* (Wettstein; 1896, Taf. X—XII) und noch in vielen anderen Fällen mag eine eingehende morphologische Analyse wenigstens noch Hinweise auf ehemalige „Genfilterbürtigkeit“ ergeben. Schließlich kann auch vieles, was man heute als „homologe Reihen“ (Duval-Jouve; 1865. Vavilov; 1922) zusammenfaßt, derart auf uralte Kreuzungen zurückgehen,

wenngleich sicherlich ein gewisser Mutationsparallelismus bei verwandten Sippen existiert.

Die im Vorstehenden nachgewiesene Zweiphasigkeit des Evolutionsprozesses, seine progressive und seine regressive Richtung, nötigt zu einer scharfen Unterscheidung von Progressions- und Regressionsfloren, oder — um die von Reinig begonnene, außerordentlich wertvolle Begriffsbildung, die aber leider noch nicht zu dieser klaren Trennung gelangte (vergl. Reinig; 1937, 52), fortzuführen — von „Refugialgebieten“ und „Entwicklungszentren“ der Organismen. „Refugialgebiete“ sind ausgezeichnet durch „Reliktfloren“, d. h., durch eine Häufung von geographisch und systematisch isolierten Typen als Ausdruck dafür, daß die betreffenden Gebiete resp. Floren sehr beträchtlichen Klimapassagen ausgesetzt gewesen sind, die den betroffenen Organismen keine Zeit gelassen haben, der Formenverarmung mittels Kombinierung der — stetig und richtungslos erzeugten! — Mutanten zu begegnen; Refugialfloren sind also in bezug auf ihre jetzige Umweltsetzung relativ jungen Datums, wenngleich zum guten Teile zusammengesetzt aus relativ alten Sippen und sind — wenigstens im extratropischen Eurasien — hauptsächlich das Produkt der gewaltigen diluvialen Klimaschwankungen, in deren Verlauf die nicht auf die jeweils herrschenden Klimazustände ausgerichteten Biotypen, Formen, Sippen usw. der Vernichtung anheimfielen. Ob die Klimaschwankungen direkt oder über den Umweg der den Pflanzen aufgezwungenen Arealverschiebungen, die, wie bereits gezeigt, nicht möglich sind ohne beträchtliche Verluste an Erbsubstanz, zur relikitären Erstarung geführt haben, dies läßt sich aus dem gegenwärtigen Zustande der Reliktgebiete kaum sicher ablesen. Die Biotypenarmut ihrer charakteristischen Glieder läßt diese im Falle ihres fossilen Nachweises als gänzlich ungeeignet erscheinen zur Indikation von Klimazuständen und Standortverhältnissen der geologischen Vergangenheit.¹⁾

„Primäre Entwicklungsgebiete“ sind charakterisiert durch Häufung verwandter aber gut geschiedener Arten und von Bindegliedern zwischen den in den Refugialgebieten isolierten Sippen. Ihre Entstehung ist zurückzuführen auf wechselnde Formgestaltung gegenüber einem relativ beständigen Lebensraum in direkter Abhängigkeit vom verfügbaren genetischen Baumaterial; das Ausmaß ihrer Sippen- und Vikariantengliederung ist eine unmittelbare Funktion der relativen Stetigkeit der Umweltverhältnisse als Voraussetzung eines ungestörten Ablaufs der Mutations- und Kombinationsprozesse und Ausbreitung. „Primärfloren“ sind aufgebaut auf einem uralten Grundstock, aber zusammengesetzt aus relativ jungen Arten, da diese, dank der stetigen Sippendifferentiation und -integration, Pro-

¹⁾ vergl. z. B. *Taxodium* und *Sequoia* der tertiären Braunkohle.

dukte einer kaum gehinderten Progression sind; in ihrer Arealsetzung jedoch sind sie sehr alt.

Treten „Refugialfloren“ oder „Primärfloren“ miteinander in Kontakt, so entstehen „Genfilter“, die sich zuerst in geographischen „Merkmalstransgressionen“, weiterhin in Sippenauflösung und -verschmelzung, schließlich in erneuter, meist sprunghafter Sippendifferenzierung auswirken. Diese „Genfilter“ werden, sei es, indem sie die ursprünglichen Floren gänzlich aufsaugen, sei es, daß sie ganz oder teilweise isoliert werden, endlich zu „sekundären Entwicklungszentren“, die besiedelt sind von „Sekundärfloren“, zusammengesetzt aus Sippen und Vikarianten relativ heterogener Verwandtschaft.

Der Kontakt zwischen „Refugialgebieten“ und „Entwicklungszentren“ führt zur Invasion der biotypenreichen Primär- oder Sekundärfloren in das Gebiet der biotypenarmen Refugialfloren, weil diese, auf Grund ihrer Biotypenarmut, den geringeren soziologischen Widerstand leisten. Es kommt damit zur Bildung von „Invasionsfloren“, den jüngsten Erscheinungen der Chorogenese, die ausgezeichnet sind durch Sippen heterogenster Grade der Verwandtschafts- und Arealbeziehungen. Eine derartige Invasion bedeutet aber für die betroffene Flora unter Umständen eine außerordentliche Störung ihrer soziologischen Struktur, d. h., eine erneute negative Schwenkung der Milieubedingungen; deshalb sind „Invasionsfloren“ in diesem Falle auch Regressionsfloren. Erst nach Wiederherstellung des soziologischen Gleichgewichts kann eine „Invasionsflora“ zum sekundären Entwicklungszentrum werden.

Nicht nur würde es den zur Verfügung stehenden Raum überschreiten, auf alle chorologischen Einzelheiten der vorderasiatischen Flora einzugehen, nicht nur stellt der eingangs skizzierte Zustand der botanischen Erforschung dieses Gebietes noch allzu lückenhaftes und ungleiches Material zur Verfügung, als daß die Wiedergabe aller Einzelheiten eine Garantie für die Sicherheit der Ergebnisse bieten könnte, sondern darüber hinaus muß ich gestehen, daß ich, trotz vielfacher und ständiger Beschäftigung mit der orientalischen Flora, von ihr nicht die eingehende Kenntnis habe, die die Vorbedingung dazu ist, mehr als die groben Umrisse des Bildes nachzeichnen zu können. Ein Anderes liegt aber sowieso nicht in der Grundhaltung dieses Versuchs, der im Hauptsächlichen nur die Klärung einer Problemstellung der Phytochorologie als Wissenschaft beabsichtigt, weshalb es sich jetzt nur noch darum handeln kann, an einem prägnanten Beispiele nachzuprüfen, inwieweit diese Klärung sich als fruchtbar erweist.

Kein Florengebiet der Erde stellt einen der verschiedenen chorologischen Zustände rein dar, da die Geschichte der Organismenwelt durch die mannigfaltigsten Klima- und geologischen Veränderungen hindurchgegangen ist. Aber gleich geologischen Schichten

heben sich die verschiedenen Zustände der Floren seit dem Auftreten der Blütenpflanzen mehr oder weniger deutlich ab, und da die letzte gewaltige Klimaschwankungsperiode, die Diluvialzeit, geologisch gesprochen, eben erst in Ausklingen ist, so ist die oberste Schicht, die rezente Flora, wenigstens durch das jeweilige Vorherrschen eines bestimmten Zustandes ausgezeichnet. Wie aber bereits die Voraussetzungen einer wissenschaftlichen Chorologie besonders eindringlich an Beispielen des Ostmediterraneums sich nachweisen ließen, so treten auch an ihnen in großen Zügen die phytochorologischen Entwicklungsphasen besonders deutlich hervor.

Häufung gut geschiedener, aber nahe verwandter Arten, außergewöhnlich reiches Vikariantenmosaik und Vielseitigkeit der adaptiven Progressionen — dies ist das auffälligste Bild, das die turko-iranische Steppenflora bietet. Entsprechende Beispiele aller möglichen Pflanzengattungen wurden bereits wiederholt erwähnt; daß sie, obgleich ganz wahllos herausgegriffen, stets auf die gleiche Erscheinung trafen, bestärkt nur die Tatsache, daß ein hoher Prozentsatz der hier heimischen Sippen auf annähernd gleicher Entwicklungshöhe steht. Wo das nicht der Fall zu sein scheint, z. B. bei den artenarmen Gattungen, die sich um *Salsola*, *Echinophora*, *Centaurea*, *Cytisus*, *Zygophyllum*, *Gypsophila*, *Seseli*, *Calamintha*, *Nepeta*, *Marrubium*, *Astragalus* usw. gruppieren, sind stets Bindeglieder nachzuweisen, die den ursprünglichen Zusammenhang noch andeuten. Isolierte Sippen entlegener Gebiete, z. B. *Astragalus sempervirens* in den Gebirgen des westlichen Mittelmeergebiets und den Südalpen, *Astragalus excapus* in Mitteleuropa und Spanien, *Aethionema saxatile* in den Alpen, *Crociris banatica* im Banat, *Onosma arenarium* in Mitteleuropa, die *Gagea*-arten Europas und Ostasiens, die *Nepeta*- und *Marrubium*-arten der nördlichen Halbkugel, gewisse *Stachys*-sektionen des gleichen Gebietes, seine *Scorzoner*-en, *Centaureen*, und viele andere, außerhalb des hier in Rede stehenden Gebietes ohne engere Verwandtschaft auftretenden Sippen, finden ihren phylogenetischen Anschluß im Raume zwischen Ägäis und Pamir, Ural und Persischem Golf, dazu die Fülle endemischer, aber artenreicher Gattungen, wie *Acantholimon*, *Cousinia*, die Ausbildung scharf charakterisierter Serien, Sektionen, Untergattungen usw. weltweiter Genera, z. B. bei *Astragalus*, *Salvia*, *Rumex*, *Euphorbia*, *Ephedra*, *Gnaphalium*, *Ranunculus*, *Allium*, *Silene*, *Teucrium*, *Artemisia* usw., alles das vereinigt sich, um eindeutig die Umrisse eines „primären Entwicklungszentrums“ hervortreten zu lassen, die mit der Arealgrenze von *Acantholimon* (Taf. XII) nur ganz ungefähr nachgezeichnet werden können. Auch die einheitliche xerotische Grundhaltung aller Sippen, der Mangel fast aller zum Waldklima tendierenden Typen, ist das Spiegelbild eines äußerst beständigen Lebensraumes, dessen Fauna Reinig (1937, 73) als mesozoisch bezeichnet; wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir deimentprechend die turko-iranische Primärflora als einen unmittelbaren und bis zur Jetztzeit relativ ungestört fortgebildeten Zweig aus der

ursprünglichen Flora des Angarakontinents ansehen, ein Zweig, der von vornherein seine Richtung an der Orientierung zum Kontinentalklima gewann, daher inbezug auf vertikale Verbreitung so gut wie keine Schranken findet, umso stärkere aber in seiner regionalen beim Kontakt mit humiden Gebieten.

Eine Invasion von Teilen dieser Primärflora macht sich bemerkbar bis zur iberischen Halbinsel und dem Atlas; da die Spuren dieser Invasion meistens als eigene, im primären Entwicklungszentrum nicht identisch vorhandene Arten, selbst Sektionen oder gar Gattungen, sichtbar sind, muß dieser Vorstoß relativ weit zurückliegen. Reinig (1937) datiert ihn als miozän; ein Blick auf die Tafel XIV (vergl. Russo; 1933) läßt einen Zusammenhang vermuten mit der mindestens frühmiozänen und voralpiden Dinaridenfaltung, was umso wahrscheinlicher ist, als es sich vorwiegend um relativ oreophile Arten handelt. Was im Einzelnen zu den Fortbildungen dieses Seitenzweiges zu rechnen ist, bedürfte spezieller Untersuchungen, die außerordentlich schwierig sind, weil dieser Seitenzweig wesentlich beteiligt ist am Aufbau eines „sekundären Entwicklungszentrums“, der mediterranen Flora.

In das ursprüngliche Zentrum haben aber auch zeitweilige Störungen eingegriffen, die sich andeuten in gewissen Divergenzen der floristischen Zusammensetzung; so weist Kleinasien einen beträchtlichen Mangel auf an Arten von *Cousinia*, *Avenastrum*, *Eremurus*, *Eremostachys*, *Iris*, *Isatis* usw., Iran-Turan dagegen bei *Tulipa*, *Aethionema*, *Crocus*, *Verbascum*, *Silene*, *Dianthus*, usw.; bei *Acantholimon*, *Astragalus*, *Scorzonera*, *Haplophyllum* usw. sind Sektionen ausgeprägt nach Ost und West verteilt, andere Gattungen, z. B. *Dionysia* im Osten, *Carpoceras* im Westen, sind in Teilgebieten nahezu endemisch, wobei aber der Osten viel reicher bedacht ist. Wenngleich sich in dieser größeren Bevorzugung des Ostens, also des dem alten Angarakontinent mehr genäherten Abschnittes, zum Teile noch das ursprüngliche Biotypengefälle, in dessen heute zu hochgradig divergenten Sippen integrierten Derivaten, widerspiegeln dürfte, so scheint doch vor allem das armenisch-kurdische Gebirgsland zeitweilig eine Verbreitungsschranke gebildet zu haben; dafür spricht auch das Auftreten mancher, durch relativ beträchtliche morphologische Variationsbreite ausgezeichneten Formenkreise von sonst relativ gleichmäßig differenzierten Gruppen in dieser Störungszone, in der wir bereits für einen *Acantholimonkreis* (Taf. XI) ein ehemaliges „Genfilter“ vermuteten, was vielleicht auch für *Acanthophyllum* sect. *Turbinaria*, die biennen *Papaver*-arten, die perennen *Erysimum*-arten und viele andere Gruppen Geltung hat. Indes hat die Störung offensichtlich nicht zu längerer Trennung und Isolierung der Teilgebiete geführt, also auch nicht zur Entstehung ausgeprägter „sekundärer Entwicklungszentren“, wohl nicht zuletzt auch darum, weil sie auf eine, inbezug auf vertikale Verbreitungsfähigkeit, relativ labile Flora stieß, die — ähnlich dem Übergreifen dieser Primärflora nach den Gebirgen der Ägäis und Griechen-

lands — wenigstens in den höheren Regionen ständig ihren Zusammenhang wahrte.

Häufung systematisch isolierter Typen, sowohl in bezug auf Gattungen, Sektionen wie Arten, Artenarmut der Gattungen, „Altertümlichkeit“, kurz, die Kennzeichen einer typischen Regressionsflora, treten uns entgegen in den so üppig prangenden Wäldern am Nordsaum Anatoliens. Diese pontisch-kolchische Flora enthält als echte Reliktenflora die monotypische Gattung *Orphanidesia* (*Eric.*); von hier aus strahlt *Bruckenthalia* (*Eric.*) bis zu den Südkarpathen hin aus; *Trachystemon*, *Daliscia*, *Pyracantha*, *Philadelphus*, *Vaccinium Arctostaphylos*, *Rhododendron ponticum*, *Rh. flavum*, *Rh. caucasicum*, *Rh. Ungernii*, *Rh. Smirnowii* — alle untereinander keineswegs verwandt —, *Phillyrea Vilmoriniana*, *Laurus nobilis*, *Andrachne colchica*, *Quercus pontica*, *Q. Hartwissiana*, *Daphne pontica*, *Hedera colchica*, *Pterocarya fraxinifolia*, *Diospyros Lotus*, *Punica Granatum*, *Prunus Laurocerasus*, *Evonymus sempervirens*, *Rhamnus imeretina*, *Staphylea colchica*, *Fagus orientalis*, *Corylus colchica*, *Picea orientalis*, *Abies Nordmanniana*, *Betula Medwedewii* usw., stehen hier, ohne direkten Zusammenhang mit der europäischen Flora, isoliert; höchstens, daß die eine oder andere Art noch in entfernteren Gebieten disjunkt noch einmal auftaucht. Aber auch *Aesculus Hippocastanum*, *Hypericum androsaemum*, *Ilex aquifolium*, *Buxus sempervirens*, *Calluna vulgaris*, *Vitis silvestris*, *Ruscus aculeatus*, *R. hypophyllum*, *R. hypoglossum*, *Lilium Martagon*, *Salvia glutinosa*, *Gentiana asclepiadea*, *Potentilla micrantha*, *Euphorbia amygdaloides*, *Mercurialis ovata*, *Cornus mas*, *Asperula odorata*, *Milium effusum*, *Asarum europaeum*, *Narthecium ossifragum* und viele andere, in der europäischen Flora ohne unmittelbaren Anschluß an größere Formenkreise vorkommende Arten, sind hier disjunkt vom übrigen Areal vertreten. Die Mehrzahl dieser Typen findet erst in Ostasien wieder Verwandte, und darum ist dieser Teil Vorderasiens ein ausgeprägtes Refugialgebiet des „arktotertiären Florenelements“ im Sinne Englers (1882; 327), das freilich ebenfalls nicht einheitlichen Ursprungs ist. Teilweise hat bei diesen disjunkten Arten bereits in den verschiedenen Arealteilen eine, wenn auch meist geringe, morphologische Divergenz stattgefunden, die ihren Ausdruck darin findet, daß man für verschiedene Arten Subspezies- oder Varietätsbezeichnungen geprägt hat, z. B. *Ilex aquifolium* var. *angustifolium*, *Rhododendron ponticum* var. *genuinum* gegenüber var. *baeticum*, *Asarum europaeum* var. *caucasicum* usw.; aber die Unterschiede sind im allgemeinen schwach und geben so zu erkennen, daß ihre Entstehung nicht weit zurückliegen kann.

Das wird aufs beste belegt durch das Auftreten von *Rhododendron ponticum* im letzten Interglazial bei Innsbruck oder von *Pterocarya fraxinifolia* im ersten Interglazial bei Mainz. Nach Radde (1899; 173) bezeichnet Akinfiow (1894) die kolchische Flora als die jüngste des ganzen Kaukasusgebietes, und so paradox diese Be-

hauptung gegenüber dem nachweislich hohen Alter der einzelnen dort isolierten Arten auch ist, phytochorologisch gesehen ist sie annähernd richtig, wenn wir die hyrkanische Flora vorläufig einmal außer acht lassen. Palibin (1908; t. 6) bildet aus diluvialen Süßwasserablagerungen von Suchum, wo heute eine ausgeprägt kolchische Flora herrscht, Eichenblätter ab, die nicht von der anatolischen *Quercus Cerris* ssp. *Tournefortii* zu unterscheiden sind; daß der Autor selbst sie zur gänzlich unähnlichen *Q. macranthera* zieht, hat dabei umso weniger Bedeutung, als in jedem Falle die Blätter zu einem Typ gehören, der in der jetzigen Flora des Gebietes gänzlich fehlt und in seiner tiefen Blatteilung im schärfsten Gegensatz steht zur großblättrigen Mesophytenflora der jetzigen Kolchis, so daß bereits diese spärlichen Belege mit aller Deutlichkeit dartun, daß noch im Diluvium hier zeitweilig eine gänzlich andere Flora existierte. Ob das kolchisch-pontische Refugialgebiet zum Teil zurückgeht auf an Ort und Stelle in besonders günstigen Lokalitäten erhaltene Reste der heimischen Flora des Spättertiärs oder auf ausgedehnte Arealverschiebungen während der Diluvialzeit, läßt sich nicht leicht sagen. Die beträchtliche Verbreitung mancher Arten von Thrazien bis Asterabad (*Fagus orientalis*, *Hypericum androsaemum*, *Punica granatum*, *Buxus*, *Ilex*, *Diospyros* etc.) spricht zugunsten des ersteren, und auch die von Czeczott (1937) nachgewiesene Unterschiedlichkeit in der floristischen Struktur des westlichen und östlichen pontischen Gebietes stünde damit in Einklang, wäre aber ebensogut durch Besiedelung aus verschiedenen Richtungen her erklärlich. Die Beteiligung echt kolchischer Typen am Aufbau der hyrkanischen Wälder, die Einbeziehung zahlreicher Arten in die kilikisch-syrische Disjunktion (Taf. XII, XIII), die Unmöglichkeit, auf Grund von Gattungs- und Artenzahl für irgend eines der Teilgebiete ein ausgeprägtes Häufigkeitszentrum mit nach den anderen Strichen hin fallenden Isoporien¹⁾ nachzuweisen, alles das und noch mehr weist auf beträchtliche Arealverschiebungen hin. Beides ist wahrscheinlich der Fall, da beide Annahmen sich ja nicht grundsätzlich ausschließen. Wir hätten dann freilich die Durchdringung von wenigstens zwei Reliktenfloren, die aber offensichtlich sehr ähnlich zusammengesetzt gewesen sein müssen; dies ist umso wahrscheinlicher, als die Diluvialzeit eine Periode sehr beträchtlicher klimatischer Pendelausschläge gewesen ist, also auch zu wiederholter „Erstarrung“ von Arten geführt haben muß. Da aber das in Frage stehende Gebiet vom gleichen Quell der spätereuropäischen Flora gespeist wurde, ist schwerlich etwas dagegen einzuwenden, es als einheitliches Refugialgebiet zu behandeln, und zwar umso weniger, als weder die ursprüngliche Isolierung der möglicherweise seine Grundlage ausmachenden Teilgebiete, noch ihr späterer Kontakt — vergl. aber *Abies Nordmanniana*, *A. Equi-trojani* (Taf. XI, a, c) und die annähernd intermediäre *A. Bornmülleriana* (Taf. XI,

¹⁾ Linien gleicher Artenzahl.

b) — in nennenswertem Maße Neubildungen mit sich gebracht haben, die Grund genug wären, hier ein sekundäres Entwicklungszentrum zu unterscheiden. Ein solches aber scheint sich sowohl in der Randzone zum Balkan — vergl. das bei den „Merkmalstransgressionen“ und im Abschnitt über „Genfilterbildung“ Gesagte — wie im Raume gegen Armenien—Kurdistan hin anzubahnen, beim Kontakt mit der mitteleuropäischen und der ostmediterranen Sekundärflora.

Schwer zu übersehen und zuerst fast jeder chorographischen Gliederung spottend ist derjenige Teil der vorderasiatischen Flora, der den Westen und Süden weithin einnimmt und allgemein zur eigentlichen Mediterranflora gerechnet wird. *Abies*, *Pinus*, *Quercus*, *Acer*, *Pistacia* sect. *Terebinthus*, *Dianthus*, *Euphorbia*, *Stipa*, *Festuca*, *Anemone*, *Campanula*, *Polygala*, *Inula*, *Centaurea*, *Linaria*, *Orchis*, *Ophrys*, *Loroglossum*, *Serapias*, *Galium*, *Asperula*, *Scabiosa*, *Knautia*, *Minuartia*, *Cerastium*, *Thymus*, *Micromeria*, und welche artenreiche Gattungen des Gebietes noch untersucht werden mögen — überall zeigen sich geographische Merkmalstransgressionen, schwer entwirrbare Formenknäuel, in die in ihren Extremen weit verschiedene Formen eingeknotet erscheinen, neben morphologisch isolierten, „erstarrten“ Typen. Isolation neben schwächerem und stärkerem Vikariismus, mancherorts, wie auf den ägäischen Inseln, in Karien und Lykien, auf Kreta und Zypern, in Korsardinien, auf den Balearen und der südlichen iberischen Halbinsel, eine deutliche Isolierung gewisser Gruppen, dann aber anderseits, wie bei den Eichen Italiens und der Balkanhalbinsel, der *Stachys-recta*-Gruppe in Illyrien, manchen *Teucrium*- und *Salvia*-formenkreisen Spaniens usw., sichtliche Verschmelzung mit Ansätzen oder Bildung von „Genfiltern“ in den Zwischengebieten, so verstreut sich über das ganze Gebiet, von den Säulen des Herkules, selbst Makaronesien an bis hin nach Mesopotamien, sogar Afghanosindien — wenn dieser neue Ausdruck für das westhimalayisch-nuristanische Waldgebiet gestattet ist — eine Anzahl von Refugialgebieten, durchdringt diese mindestens eine Primärflora und kommt schließlich eine neuerliche Verknüpfung und Sippendifferenzierung zustande, ein in seiner Buntheit so farbiges Bild, daß man sich kein auffälligeres wünschen kann, um ein „sekundäres Entwicklungszentrum“ mit all seinen mannigfaltigen Erscheinungen aufzuzeigen.

Allein sieben Tannen sind auf der Balkanhalbinsel und in Vorderasien heimisch, weitere vier treten hinzu von Sizilien über Nordafrika bis Südspanien (Mattfeld; 1925), und wenn die Extreme, etwa *Abies Pinsapo*, *A. cilicica* und *A. Nordmanniana*, sehr scharf geschieden erscheinen, so sind die anderen acht kaum mehr als Kombinationen aus den Merkmalen dieser drei; freilich soll damit nicht gesagt werden, es seien jene aus der direkten Kreuzung der drei genannten herzuleiten, aber daß in die Sippendifferenzierung der mediterranen Tannen Kreuzungen hineingespült

haben, ist sicher. Nicht viel anders liegt es mit den Schwarzkiefern des Gebietes, deren Merkmalsgradation für Verschmelzung und nachträgliche Umbkombinierung wenigstens zweier Ausgangsarten zu sprechen scheint (Schwarz; 1936 e). Zwischen *Quercus* sect. *Gallifera* und sect. *Daimio* sind Merkmalstransgressionen in Nordspanien, Thrazien und Westanatolien, teilweise mit ausgeprägter „Genfilter“-Bildung vorhanden, ebenso zwischen sect. *Gallifera* und sect. *Roburoides* in Ostanatolien—Transkaukasien; das gleiche gilt für *Daimio*serien in Italien und der Balkanhalbinsel, wo starke Verschmelzung mit den Sektionen *Robur* und *Roburoides* hinzutritt. Bei *Centaurea* sect. *Acrolophus* und sect. *Acrocentron* oder *Orobanche* bereitet die systematische Artengliederung oft nicht geringere Schwierigkeiten als die von *Scabiosa*, *Thymus* oder *Hieracium*; denn wenn in einem Gebiete scharfe und gute Unterschiede gegeben erscheinen, daß hier kaum irgendwelche Zweifel über die Einordnung auftauchen, so können die gleichen „Arten“ an anderer Stelle durch die mannigfachsten „Zwischenformen“ ineinander übergehen, womit die dort so uneingeschränkte Geltung der Artabgrenzung hier bedenklich in Frage gestellt wird. Wer nur die paar *Ophrys*arten Mitteleuropas kennt, die überhaupt nicht miteinander verwechselt werden können, der kann sich schwerlich eine Vorstellung machen von dem Formengewirr, in das sie in Italien und Griechenland eingeflochten erscheinen; zwischen so grundverschiedenen Typen wie *O. sphecodes* (= *O. aranifera*), *O. juciflora* und *O. apifera* geraten hier alle Grenzen ins Wanken, und die Zwischenformen haben zum Teil schon durchaus selbständige Areale inne, z. B. *O. arachnitiformis*, *O. exaltata*, oder die Arten der ser. *Sprunerianae*. Wenn gleich diese wie die meisten anderen Gattungen bisher noch nicht einer vergleichenden geographischen Merkmalsanalyse unterzogen wurden, so ist die beträchtliche morphologische Divergenz der Endglieder und die Labilität der Zwischenglieder zum mindesten ein Hinweis, auch hier Neukombinationen aus Artverschmelzungsvorgängen zu vermuten; Schmucker (1935) erwähnt einen derartigen Fall von Kreta, und obschon gegen die Bestimmung der in die Sippenverschmelzung einbezogenen Arten manches einzuwenden scheint, ist die von ihm analysierte *Ophrys*population ein ausgezeichnetes Beispiel dafür, wie selbst so entomophil spezialisierte Typen durch breitwirkende Kreuzung in ihrer systematischen Struktur erschüttert werden können und damit Ansatzpunkte für neue Sippendifferenzierung entstehen.

Fällt bei *Statice* (= *Armeria*), *Narzissus*, *Erica*, *Cistus*, *Heli-anthemum*, *Digitalis*, *Ononis* und anderen die Artenzahl eindeutig von West nach Ost ab, so liegt bei *Trigonella*, *Asyneuma*, *Fritillaria*, *Cyclamen*, *Anthemis*, *Alyssum*, *Silene* usw. dieses Gefälle in genau umgekehrter Richtung; aber auch vom Zentrum, den Rändern der Adria, her geht bei *Trifolium*, *Rhinanthus*, *Ophrys*, *Serapias*, *Pinus*, *Acer*, *Primula* und zahlreicheren kleineren Gruppen noch ein sichtliches Isoporiengefälle aus, und eine genaue Analyse, die freilich eine langwierige und nur auf weite Sicht durchführbare Detail-

arbeit erfordert, dürfte für viele Teilgebiete der Mittelmeerflora ähnliches ermitteln. So deuten sich noch die verschiedensten Reste eines sicherlich alten Entwicklungsgebietes an, die, nach zeitweiliger Isolierung und Dezimierung, wiederum miteinander in Verbindung traten und so ein ausgedehntes Sekundärzentrum bildeten. Aber neben diesen relativ artenreichen Gruppen sind über das ganze Gebiet hin artenarme oder nur durch eine einzige Art vertretene Gattungen verstreut. Es ist hier nicht der Ort, alle diese „erstarrten“ Relikte aufzuzählen, zumal auch die wichtigsten bereits von Engler (1879), Forsyth-Major (1883), Kusnezow (1891), Christ (1897), Diels (1910), Rikli und Schröter (1912), Irmscher (1922), Mattfeld (1929), Markgraf (1934), Nordhagen (1937) und anderen mehr oder weniger ausführlich behandelt sind. Aber doch ist ein Überblick über die davon für das Ostmediterraneum auffälligsten nicht unangebracht, weil die mögliche Zuordnung dieser Relikte zu bestimmten Primärfloren Aufschluß verspricht über die einzelnen chorologischen Beziehungen der ursprünglichen Refugialfloren, aus deren Zusammenfügung die rezente Mittelmeerflora Vorderasiens entstand.

Deutlich tritt da zunächst eine Gruppe hervor mit relativ geringer geographischer Amplitude, indem ihre Glieder kaum weiter reichen als im Westen bis zum Atlantik oder auch Makaronesien, im Osten bis Afghanosindien, also jenen Raum einnehmen, den Engler (1903) speziell unter „Mediterrangebiet“ verstand. Es gehören dazu *Cedrus*, *Quercus* sect. *Suber*, *Pinus Peuce*, verwandt mit der afghanosindischen *P. Chylla* (= *P. excelsa*), die *Wulfenia*-arten, *Thalictrum orientale*, verwandt mit *Th. tuberosum* von der iberischen Halbinsel und *Th. pedunculatum* in Afghanosindien, *Cercis Siliquastrum* (Mittelmeergebiet) und *C. Griffithii* (Afghanosindien), *Nerium Oleander*, dazu *N. Kotschyi* in Afghanosindien und *N. mascatense* in Arabien, *Periploca*, mit ähnlichem Radius wie *Nerium*, aber im Westen nur bis Dalmatien, im Süden weit nach Afrika hinein, *Vinca*, von Makaronesien bis Afghanosindien, *Mandragora*, von Spanien bis Afghanosindien, *Ixiolirion*, mit zwei Arten von Kilikien bis Afghanosindien und Südwestsibirien, *Colchicum*, durch das Mittelmeergebiet bis Afghanosindien in ziemlicher Artenfülle vertreten, daher nicht eigentlich hierhergehörig, und so ließe sich noch eine ganze Zahl sowohl noch in Formenbildung begriffener wie erstarrter Sippen herausgreifen. Aber schon an diesen Beispielen, unter denen *Colchicum* überleitet inbezug auf Artenzahl zu so umfangreichen Gattungen wie *Crocus*, *Tulipa*, *Hieracium*, *Alchemilla*, *Aegilops* usw., inbezug auf Artenverbreitung — indem *Colchicum* nur mit einer einzigen, endemischen und systematisch relativ isolierten Art Afghanistan erreicht — zu Gattungen mit immer strenger auf das Mediterrangebiet oder Teile davon beschränktem Areal, wie *Globularia*, *Cytisus*, *Genista*, *Dorycnium*, *Haplophyllum*, *Hedraeanthus*, *Cyclamen*, *Helleborus*, *Ophrys*, *Loroglossum*, *Anthirrhinum*, *Petrocoptis*, *Crucianella*, *Andryala*, *Primula*

sect. *Auricula* usw., wird ersichtlich, daß diese ganze Gruppe eine alte Schicht bildet, die hier ihr Hauptrefugium besitzt, und aus deren Resten sich ein wesentlicher Teil der jetzigen Sekundärflora entwickelte.

Das Alter dieser mediterran-sindischen ¹⁾ Refugialflora zu ermitteln, ist sehr schwierig, weil wir von ihr hauptsächlich nur Xerophyten und Kräuter kennen, die fossil nur selten überliefert werden, und die „Erstarrung“ vieler ihrer Sippen ganz jungen Datums ist; immerhin existieren *Cedrus* von der belgischen Kreide bis zum Pliozän Bulgariens, fünfnadelige Kiefern aus der Verwandtschaft von *Pinus Peuce* und *P. Chylla* vom Eozän bis zum Diluvium West-, Mittel- und Osteuropas, *Quercus* sect. *Gallifera* und sect. *Suber* während derselben Epochen im gleichen Raume, *Quercus* sect. *Aegilops* im Miozän und Pliozän des östlicheren Europa, und wenn im Ganzen der Anschluß dieser Gruppe an das „arkto-tertiäre“ Element gesichert erscheint — vergl. z. B. *Cedrus* — *Larix*, die verschiedenen *Quercus*-sektionen, die *Pinus*-sektionen, *Hedraeanthus* - *Campanula*, *Cytisus* - *Genista* - *Crotalaria* - *Lupinus*, *Cyclamen* - *Primula*, *Ophrys* - *Orchis* - *Habenaria*, *Crucianella* - *Galium* usw. —, so muß doch offensichtlich diese Gruppe sich rekrutieren aus den Resten eines besonderen westeurasiatischen Entwicklungszentrums dieses Elements. Alle Versuche, die Angiospermen der oberen Kreide und des früheren Tertiärs Europas mit etwa gleichzeitigen Arten Ostasiens und Nordamerikas zu identifizieren, sind — trotz unzweifelhafter Verwandtschaftsbeziehungen — für die Mehrzahl der Fälle erfolglos geblieben, und erst kürzlich (Schwarz; 1936 b) konnte ich die Selbständigkeit der kretazeischen und tertiären Eichen Europas nachweisen; es liegt daher nahe, diese mediterran-sindische Reliktenflora auf eine frühtertiäre „westeurasiatische Primärflora“ zurückzuführen und in ihr den ältesten Angiospermenstamm der mediterranen Flora zu vermuten. Freilich überlagert sie noch eine ältere Schicht, die sich wohl hauptsächlich aus Gymnospermen, *Cycadojilices*, Farnen usw. zusammensetzte und zu der auch wohl die Taxodien, Sequoien, *Libocedrus* usw. gehören.

Damit wird aber auch die Stellung klar, die derartige Typen wie *Datisca*, *Trachystemon*, *Prunus Laurocerasus*, *Hypericum androsaemum*, *Ruscus*, *Danaë*, *Parrotia*, *Arbutus*, *Narthecium ossifragum* usw. in der kolchisch-pontischen oder hyrkanischen Reliktenflora einnehmen — sie sind Reste der gleichen mediterran-sindischen Primärflora, die, nach wechselvoller Geschichte, auf Grund ihrer spezifischen Ausrichtung in ökologisch abweichende Refugien einbezogen wurden; man beachte, daß *Parrotia* mit der afghanosindischen *Parrotiopsis* nächstverwandt ist, *Prunus Laurocerasus* mit der atlantischen *P. lusitanica* und der afghanosindischen

¹⁾ m.-s., als chorologischer Begriff, der keineswegs besagt, daß diese Gruppe in ihrem jetzigen Verbreitungsgebiete entstanden sei.

P. acuminata, und *Datisca cannabina* artidentisch auftritt sowohl in Afghanosindien wie in Turkestan. Die Schwierigkeit, bei *Gagea*, *Tulipa*, *Haplophyllum*, manchen *Astragalus*- und *Onobrychis*-gruppen, bei *Ephedra*, *Crocus*, *Colchicum* usw. zu unterscheiden, ob diese Gattungen der mediterran-sindischen Reliktschicht oder der turkoiranischen Primärflora angehören, hat ihren Grund wohl darin, daß erstere, indem sie sich ableitet von einem westeurasiatischen Entwicklungszentrum des Angaraelements, schon immer in Zusammenhang stand, als südliche und westliche Umrandung, mit der turkoiranischen Primärflora, die ihrerseits ebenfalls zurückgeht auf die gleiche Angaraflora als deren westeurasiatisch-kontinentales Entwicklungszentrum. Daß die mediterran-sindische Primärflora mit manchen Sippen, z. B. den Eichen, *Parrotia*, *Pinus* usw., im Tertiär vom Westen aus hoch in die jetzige Arktis vordrang, ist — wenn man die unvermeidliche Annahme von Polverschiebungen einräumt — eher verständlich, als ihr relativ plötzlicher Abbruch gegen Osten; aber die Paläozoologie kennt ähnliches mit der mio-pliozänen Siwalikfauna (Forsyth-Major; 1883, 2), so daß hier, wo sich noch bis in das Diluvium hinein die Giganten des Himalaya, nur ganz allmählich, und im ganzen später als die europäisch-vorderasiatischen Gebirge, als Hindukusch und Pamir, emportürmten, eine geographische Verbreitungsschranke bestanden haben muß, vielleicht jenes Meer, aus dem der Himalaya auftauchte.

Vom nunmehr gewonnenen Blickfelde aus ergibt sich eine neue Einsicht in jene, vornehmlich im westlichen Mediterrangebiet vertretenen Arten und Gattungen, die noch unlängst Markgraf (1934; 70) als „altmediterranes Element“ zusammenfaßte, und für die er eine pliozäne Zuwanderung aus Südafrika annahm (vergl. auch Engler, 1879; Christ, 1897). Inbezug auf *Erica arborea*, die über die abessinischen Gebirge bis in die Hochgebirge des tropischen Ostafrika verbreitet ist, aber sicherlich dem Kamerunberge abgeht, *Pentapera sicula*, die in Sizilien, Zypern und Westsyrien vorkommt, die übrigen europäischen Ericoideen, *Tetraclinis* und die mediterranen Fumariaceen bemerkt dazu bereits Nordhagen (1937, 59), man brauche zu deren Verständnis „nicht nach Südafrika zu fahren“. Wir können ihm hierin nur beipflichten, daß er bei den europäischen Arten von *Erica*, *Calluna*, *Pentapera*, *Bruckenthalia* eine viel beträchtlichere morphologische Amplitude findet, als bei den afrikanischen Ericazeen; der im Querschnitt der Gattungen noch sichtbare Bereich der ursprünglichen Ericoideen-Differenzierung zeigt damit die ehemals breitere Biotypenbildung hier im Norden, wo also auch ihr Entwicklungszentrum gelegen haben muß, aber es darf nicht übersehen werden, daß es sich, im Norden wie im Süden, dabei um die Beteiligung von Relikten der frühtertiären westeurasiatischen Primärflora am Aufbau sekundärer Entwicklungszentren handelt. Die eben genannten, dazu die Alchemillen Afrikas, seine *Geranium*arten, Saintpaulien, Swertien, Bartsien, Zistazeen,

Ardisiandra, Saxifragen, Senecionen, Veilchen, *Olea*, *Arbutus*, *The-sium* usw. — sie alle wurzeln in der Hochgebirgsflora des spätkretazeischen und frühtertiären Tropengürtels, der damals Europa durchquerte, soll nicht jegliche Interpretation fossiler Klimazonen hinfällig sein.

Nach Russo (1930) muß der Anschub des afrikanischen Schildes an Europa, der — nach demselben Autor (1933) — im frühen Miozän die Auffaltung der Dinariden brachte (Taf. XIV), eine rückläufige Drehung der Ostspitze dieses Schildes nach Süden herbeigeführt haben; vorher müßte also der Ostrand Afrikas dem westlichen Eurasien ungefähr parallel gelaufen sein, daher annähernd innerhalb der damaligen Wendekreise sich erstreckt haben. Bereits im oberen Oligozän gewinnt aber die europäische Flora einen mehr subtropischen Charakter, und darum lag damals der Äquator schon etwas südlicher, um immer mehr in seine jetzige Lage zu rücken. Diese, im Grunde auf eine, freilich sehr modifizierte, Wegener'sche Kontinentverschiebung hinauslaufende Theorie, so hypothetisch sie einerseits erscheint, und so bestechend sie andererseits ist in ihrer anscheinend so vorzüglichen Übereinstimmung mit den tektonischen und geologisch-stratigraphischen Befunden, stünde im besten Einklange sowohl mit dem äußerst bunten Wechsel von Refugialfloren, Invasionsfloren und sekundären Entwicklungszentren, den Afrikas Pflanzenwelt bietet — denn für diese bedeutet sie beträchtliche Klimapassagen und häufigen Wechsel zwischen geographischen Kontakten und Isolierung —, als auch mit dem Zustande der mediterranen Flora als dem eines sekundären Entwicklungszentrums. Übrigens hat es sicherlich auch von Afrika her Zuwachs gegeben, wenn auch nur geringen; denn was vom Süden her mit Europa in Berührung kam, hatte derartige Klimapassagen hinter sich, daß es in „relikitärer Erstarrung“ anlangte, mit nur geringer Aussicht, in die formen- und biotypenreiche Primärflora des tropischen Europas Eingang zu finden. Sicher gehört hierher das vorderasiatische *Pelargonium Endlicherianum*, wohl auch *Wahlenbergia*, die mediterranen Gladiolen und Romuleen, vielleicht auch *Anthericum*, *Caralluma* und *Laurentia tenella*; das Areal der letzteren, Portugal, Balearen, Korssardinien, Sizilien, Kreta, Zypern, Libanon, spiegelt noch klar den Südrand des alten Dinaridenzuges, d. h. der ursprünglichen europäisch-afrikanischen Kontaktzone, wider. Sie dürften wahrscheinlich erst im Pliozän in die europäische Flora eingegliedert worden sein, als der Äquator längst den Südrand der Mediterranis hinter sich gelassen hatte und die Mittelmeerflora bereits wieder in ein regressives Stadium geriet; da sie aber auf diese Weise sozusagen vom Regen in die Traufe kamen und die ungewöhnlichen Klimapassagen des Diluviums über sich ergehen lassen mußten, haben sie nie zu größerer Bedeutung sich aufschwingen können. In Makaronesien sind dagegen die Spuren des afrikanischen Einflusses, zusammen mit sehr reichlichen Relikten der mediterransindischen Primärflora, viel deutlicher.

Dieser Dinaridenzug hat für die Erhaltung und Ausbreitung der westeurasiatischen Tertiärflora überhaupt eine große Bedeutung besessen. Es ist kein Zufall, daß so alte Typen wie die Zedern (Taf. XII), *Chamaerops-Nannorhops* (Taf. XII), die Eichen der Sektionen *Suber* (Taf. XII — doch ist die westeuropäische *Q. Suber* weggelassen; ihr Areal deckt sich annähernd mit dem von *Chamaerops*), *Gallifera* (Taf. XIII) und *Eucerris* ser. *Castaneifoliae* (Taf. XIII), *Erica arborea* (Taf. XIII), *Hypericum androsaemum* und *H. hircinum* (Taf. XIII), *Iberis* ser. *Tenoreanae* (Sergueff; 1908, 614) usw. ihn fast in seiner ganzen Ausdehnung besetzen. Andere, wie *Quercus* sect. *Erythrobalanopsis* (Taf. XII) und sect. *Aegilops* (Taf. XI) erreichen gerade noch Süditalien, *Platanus* Sizilien usw., so daß sie hier angelangt sein müssen, als der Bruch zwischen Nordafrika und Sizilien bereits eingetreten war. Die Alpenfaltung (Taf. XIV) schiebt Italien und die Balkanhalbinsel an Mitteleuropa heran und ist wohl auch die Ursache gewesen, daß Kreta und Zypern zu Inseln wurden — damit werden die später von Osten vordringenden Sippen wie *Pinus Peuce*, die Wulfenien (Taf. XII), die *Inula-candida*-Gruppe usw. nach Nordwesten abgelenkt. Für mehr nördlich beschränkte Typen, wie *Primula* sect. *Auricula*, deren primitivste Art in Süditalien, am Kap Palinuro, erhalten ist, oder die sect. *Farinosa*, mit der der Kaukasus besonders reich bedacht ist, und die — gleich der vorigen, ganz auf Europa beschränkten Sektion — dem südostasiatischen Entwicklungszentrum ganz abgeht, wird damit der Zugang nach Süden und Südosten frei. Freilich aber ist der Dinaridenweg wenigstens teilweise noch bis in das Diluvium hinein gangbar gewesen (Walther; 1936, 55), so daß seine Teilstrecken auch noch Leitlinien für die gewaltigen eiszeitlichen Floren- und Faunenverschiebungen abgaben, in die auch chorogenetisch spätere Sippen einbezogen wurden.

Eine weitere Gruppe von Relikten und sekundär wieder entfalteten Typen macht nicht Halt am Westpfeiler des Himalaya, sondern zeigt engste Beziehungen zu Ostasien. *Fagus*, *Populus*, *Carpinus*, *Castanea*, *Juglans*, *Pterocarya*, *Abelicea*, die Schwarzkiefern, Tannen, Linden, Ahornarten, *Dioscorea*, *Celtis*, *Betula*, *Adonis*, *Aquilegia*, *Larix*, *Picea*, *Androsace*, *Aconitum*, *Eranthis*, *Paeonia*, *Cornus*, *Quercus* sect. *Daimio*, sect. *Ilex*, sect. *Coccifera*, *Pedicularis*, *Gentiana* sect. *Cruciata*, *Rhododendron*, *Viburnum*, *Lonicera*, *Pulsatilla*, *Syringa*, *Forsythia*, *Ligustrum*, *Salix*, *Ilex*, *Hedera*, *Alnus*, *Rhamnus*, *Daphne*, *Aster*, *Iris* usw. seien als allbekannte Beispiele genannt. Nur manche von ihnen spielen im Mittelerrangebiet eine größere Rolle, noch weniger, wie die bereits im Eozän auftretende *Quercus coccifera*, deren Verwandtschaft mit den Ostasiaten keineswegs sehr eng ist, folgen dem gesamten Dinaridenzug (Taf. X). Die meisten sind im Mittelmeergebiet nur auf einzelne Gebirge oder auf die Randzone beschränkt, und diese vieldiskutierte, weil den Großteil der mitteleuropäischen Flora ausmachende, Gruppe (Diels; 1928) läßt in jeder Hinsicht erkennen,

daß sie nach der alttertiären westeurasiatischen in Europa sich ausbreitete. Aber sie ist vor allem deshalb wichtig, weil ihre Ausbreitung nicht möglich gewesen ist, bevor nicht die vorhandene Primärflora beträchtliche Einbuße erlitten und in ihrer, auf ihrem Biotypenreichtum beruhenden, Vitalität empfindlich gestört war.

Was die unmittelbare Ursache zu dieser Dezimierung gewesen ist, läßt sich nur annäherungsweise vermuten, zumal die späteren Typen anfangs nur allmählich, später aber ziemlich schnell auftreten. Das sukzessive Eindringen dieser Gruppe mag mit der zuerst langsam, dann, an der Wende Oligozän—Miozän, schneller, zuletzt, im Pliozän bis zum Beginn des Pleistozäns, fast rapide verlaufenden Klimaverschlechterung in Europa zusammenhängen, für die die Annahme von Klimazonenverschiebung oder — was dasselbe ist — Polverschiebungen unabweisbar erscheint. Die gewaltigen Oberflächenveränderungen, die infolge der Dinariden- und Alpenfaltung eintraten, können ebenfalls nicht ohne Bedeutung für die klimatischen Zustände Europas gewesen sein und müssen ihren Einfluß zu den biotypenvernichtenden Wirkungen der Klimagürteländerung hinzuaddiert haben. Im Miozän und unteren Pliozän herrschen auf der iberischen Halbinsel nahezu eremäische Bedingungen (Walther; 1936, 20, 23), ein Anzeichen dafür, daß die tektonischen Vorgänge in den europäischen Lebensraum umwälzend eingegriffen haben. In dieser Zeit müssen die hauptsächlichsten Gattungs- und Sektionsdisjunktionen entstanden und damals auch die Ausbreitung der turkoinischen Primärflora ins Mittelmeergebiet vor sich gegangen sein, mögen zahlreiche Biotypen gewisser Sippen Anschluß an die in den neu entstandenen Gebirgen zur Verfügung gestellten neuen Lebensräume gefunden haben, womit ein nicht unbeträchtlicher Teil der tertiären Flora die Aussicht gewann, wenigstens mit seinen Oreophyten den späteren Klimapassagen des Diluviums zu entgehen, und damals müssen im Gebiete nördlich der Alpen die auf den Weg der „reliktären Erstarrung“ geratenen Sippen der alttertiären, westeurasiatischen Primärflora, die uns heute als mediterransindische Gruppe entgegentritt, größtenteils durch jene, wiederum von Norden und Nordosten anrückenden Glieder einer späteren Primärflora ersetzt worden sein, die eben skizziert wurden. Es ist bezeichnend, daß die überwiegende Mehrzahl der Sippen dieser eurosinischen Primärflora, wie wir die spätere Gruppe — ihrer ostasiatischen Beziehungen wegen — nennen wollen, den zuerst zertrümmerten westlichen Dinaridenzug fast nur im nordwestlichen Atlas betritt, den makaronesischen Inseln ganz abgeht, dagegen über die Ägäis oft bis Kreta, Zypern, Syrien oder gar Südkaspien reicht (*Abelicea*, *Hedera*, *Berberis*, *Pinus maritima*-Gruppe, *Cephalanthera*, *Buxus*, *Coriaria myrtifolia*, *Prunus*, *Scilla*, *Amelanchier*, *Fraxinus*, *Alnus*, *Juglans*, *Quercus* sect. *Daimio*, usw.), also einer Linie folgt, die noch bis ins Diluvium hinein gangbar blieb (Russo, 1933; Walther, 1936).

Nach Walther (1936) umfaßt die Tertiärperiode wenigstens 50 Jahrmillionen, das Diluvium bis zur Jetztzeit nur $\frac{1}{2}$ Million, also nur 1 % der Tertiärzeit; es ist daher verständlich, daß sich im Bereich der miozänen Invasionsflora, die zustande kam aus dem Kontakt der mediterransindischen, turkoiranischen und — wenn auch nur in geringem Grade — altafrikanischen Reliktfloren mit der eurosinischen Primärflora, ein neues Entwicklungszentrum einer euromediterranen Sekundärflora herausbildete, deren Zusammensetzung sich bereits im Pliozän gut abzeichnet (Stefanoff und Jordanoff; 1935, 103—109). Daß dabei Relikte älterer Schichten durch den mutativen Differentiationsprozeß mit nachfolgender, von Ausbreitung und Umwelt gesteuerter, Sippenintegration zu neuer Geltung kamen, geht hervor aus der Existenz von vier *Cedrus*-arten im mediterransindischen Gebiet, der reichen Entfaltung von *Primula* sect. *Auricula* von den Pyrenäen bis Bulgarien und sect. *Farinosa* vom Kaukasus bis zur Balkanhalbinsel — hier die primitive *P. frondosa*! —, *Gentiana* sect. *Cyclostigma*, sect. *Thylacites*, *Gladiolus*, *Colchicum*, *Erica*, *Crocus*, *Caralluma*, *Ulex*, *Cytisus* usw., besonders deutlich aber aus der Mannigfaltigkeit von *Alchemilla*, bei der z. B. die sect. *Calycanthum* mit einer Reihe, den oreophilen *Calycinae*, von Nordspanien bis zum Kaukasus, mit den nur montanen, im ganzen primitiveren *Elatae* dagegen vom Kaukasus bis zur Balkanhalbinsel verbreitet ist (Rothmaler; 1938). Doch mag in letzterem Falle bereits Bastardierung, zugleich als Ursache der heutigen Apogamie, hineinspielen, wie denn auch die bereits erwähnten Anzeichen ehemaliger „Genfilter“-Bildung hier ihre Erklärung finden; in diesem Zusammenhange sei auf *Quercus* sect. *Daimio* ser. *Lanuginosae* hingewiesen, deren Arten offensichtlich aus dem Kontakt der mediterransindischen Sektionen *Robur*, *Roburiformis* und *Gallifera* mit der eurosinischen sect. *Daimio* mittels Merkmalstransgressionen oder selbst Sippenverschmelzung entsprossen sind.

Nach Reinig (1937, 38) setzt die eigentliche Diluvialperiode mit ihren relativ schnell sich ablösenden, mächtigen klimatischen Pendelausschlägen erst vor rund 750 000 Jahren ein, um vor circa 20 000 Jahren in den heutigen Zustand überzuleiten — im Verhältnis zur Dauer der Tertiärperiode eine kurze Spanne Zeit, die mit ihrem extremen Wechsel der Lebensbedingungen die nur zu langsamer Verbreitung fähige Pflanzenwelt aufs schweste heimsuchen mußte. Ein Blick auf die Liste der europäischen Pliozänflora (Stefanoff und Jordanoff; 1935) oder die frühdiluviale Flora (Baas; 1932) läßt erkennen, daß zwar die Klimaschwankungen auf eine äußerst reiche, daher ökologisch gut „gepufferte“ Pflanzenwelt stießen, daß aber nicht die Rede davon sein kann, es habe „die Eiszeit im Mittelmeergebiet nur geringen Einfluß ausgeübt“ (Markgraf; 1934, 77). Wenn es gleich wahrscheinlich ist, daß die Glazialperioden nach dem Äquator zu immer weniger in die

Breite wirkte, muß dennoch ein derartiges Ausmaß klimatischer Änderungen (Taf. XV), wie es unmittelbar an den Grenzen des Mittelmeergebietes seine gewaltigen Spuren hinterlassen hat, bis tief in subtropische Zonen hinein sich schwerwiegende Geltung verschafft haben. In den Gebirgen der Sahara, Abessyniens und Ostafrikas sind relativ zahlreiche Glieder der mediterranen Flora nachgewiesen (Engler; 1892), und daß es nicht noch viel mehr sind, liegt wohl nur daran, daß hier — nur in geographisch umgekehrter Richtung — die gleiche Erscheinung eintrat, wie beim frühmiozänen Kontakt der gemäßigten afrikanischen Flora mit der des tropischen Europa, d. h. daß die mediterranen Arten, die nach Süden ausweichen mußten, wegen ihrer relativen Biotypenarmut — die Folge der Klimapassagen! — nur sehr schwer in das mittlerweile entstandene sekundäre Entwicklungszentrum des tropischen Afrika Eingang finden konnten. Soweit aber mediterrane, himalayische oder gar boreale Arten im tropischen Afrika heimisch sind, z. B. *Cardamine pratensis*, *Arabis caucasica*, *Agrostis alba*, *Veronica aquatica*, *Cerastium vulgatum*, *Sanicula europaea*, *Erica arborea*, *Scabiosa Columbaria*, *Berberis aristata*, *Carex monostachya*, *Anthriscus silvestris*, *Colutea haleppica*, *Ruta graveolens*, *Thalictrum minus*, *Ferula communis*, *Thymus* „*Serpyllum*“, *Myosotis silvatica*, usw., ist ihr afrikanisches Areal sicherlich diluvialen Ursprungs, und es liegt kein Anlaß vor, anzunehmen, der Einfluß der Glazialperioden sei nur für arktische oder alpine Sippen reserviert geblieben, wie denn bereits Reinig (1937) in überzeugender Weise die beträchtlichen Veränderungen und Verlagerungen auch der holarktischen Waldregionen während des Diluviums nachgewiesen hat.

In noch viel höherem Grade aber müssen die diluvialen Klimapassagen sippenvernichtend über Europa und das nördliche Mittelmeergebiet hinweggezogen sein, wo Hochgebirge und Meer ein Ausweichen nach Süden nur in beschränktem Maße gestatten. Gleich einer grausamen Schere, die erbarmungslos alle dem jeweiligen Klimazustande entgegenlaufenden Biotypen wegschnitt, wirkte jeder Ausschlag des Klimapendels auf die nur einer langsamen und gesellschaftsgebundenen Verbreitung fähige Pflanzenwelt. Während bei Beginn des Diluviums das Mammut noch mit dem Nilpferd auf Capri, inmitten einer reichen immergrünen Pflanzenwelt, lebt, danach zusammen mit Nashörnern, aber auch Hirsch und Wildschwein, bei Weimar schon wenig später inmitten einer Flora erscheint, die bereits den Großteil der immergrünen Typen des Spättertiärs vermissen läßt, findet es schließlich sein Grab im Eis der Taigamoore Sibiriens — ein Zeichen, um wieviel widerstandsfähiger die höhere Tierwelt, dank ihrer beträchtlichen Beweglichkeit, den Umbildungen ihrer Lebensräume entgegentrat; in der Pflanzenwelt ist für so rapide und zonal kaum beschränkte Ausbreitung kein Beispiel zu finden. Freilich entstanden auch hier durch die Klimaschere in ursprünglich sehr breit angelegten Formenkreisen klaffende Lücken und damit oft scharfe Sippendifferenzen; aber der Botaniker

kann eine so negative Wirkung kaum interpretieren wie der Zoologe, der „die diluviale Eiszeit zu den bedeutsamsten entwicklungsfördernden Faktoren der jüngsten erdgeschichtlichen Vergangenheit“ rechnet (Reinig; 1937, 4).

Die fortschreitende paläontologische Forschung wird immer mehr Material erbringen, an dem sich der Verlust der westeurasischen Flora durch das Diluvium ermessen läßt. Der Umstand, daß man systematisch und chorologisch isolierte Typen bisher stets als „Paläoendemiten“ ansprach und ihre Häufung in bestimmten Gebieten als Beweis dafür ansah, daß diese Gebiete seit langem vor einem beträchtlichen und wiederholten Wechsel ihrer klimatischen und ökologischen Zustände verschont geblieben seien, die „Paläoendemiten“ daher infolge des Ausbleibens milieubedingter Reize nach und nach ihre Adaptionspotenz verloren hätten, hat bisher verhindert, die „reliktäre Erstarrung“, auf deren Erklärung noch unlängst Widder (1934, 84) verzichten zu müssen vermeinte, auf ihre wirkliche Ursache die Biotypenvernichtung, also Gen- bzw. Allelverlust, zurückzuführen. Diese Biotypenvernichtung ist der jüngsten Vergangenheit, dem Diluvium, in Rechnung zu stellen; denn nur in dieser Epoche folgen sich entgegengesetzte Klimapassagen schnell genug, um eine so gründliche „Erstarrung“, d. h. eine so außergewöhnliche Biotypenschrumpfung, zu erzielen, wie sie uns bei einem so großen Teile der mediterranen und kolchisch-pontischen Flora entgegentritt, und nur das Diluvium liegt der Jetztzeit noch so nahe, daß diese „erstarrten“ Typen noch keine Zeit gefunden haben, ihren Biotypenverlust zu regenerieren. Wenn wir noch im Pliozän Westeuropas *Taxodium*, *Sequoia*, *Acer laetum*, *Ficus carica* usw. vertreten sehen, wenn in der gleichen pliozänen Lagerstätte Bulgariens Kurztriebe von *Cedrus* und *Pinus* sect. *Taeda*, Zweige von *Callitris*, *Sequoia*, *Glyptostrobus*, *Thuja* und Nadeln von *Cephalotaxus*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Larix*, *Abies* und *Picea* sich vereint finden mit Blättern von *Liquidambar*, *Cinnamomum*, *Fagus*, *Parrotia*, *Gleditschia*, *Rhododendron*, *Quercus* subgen. *Sclerophyllodrys*, *Alnus subcordata*, *Bambusa*, *Persea* usw., so scheint mir der riesige Gegensatz, der besteht zwischen dem damaligen Zusammenvorkommen und der heutigen sowohl geographisch als auch ökologisch beträchtlichen Divergenz der gleichen Typen, nicht nur Grund genug, die Unterscheidung von „Paläo“- und „Neo“-endemismus als gänzlich irreführend zu verwerfen, sondern auch Anlaß, die Frage des Einflusses der Diluvialperioden im Mittelmeergebiet als grundsätzlich geklärt anzusehen und auf die Erörterung weiterer Einzelfälle zu verzichten.

Mit Recht ist also die pontisch-kolchische Flora als eines der jüngsten Gebilde Vorderasiens bezeichnet worden. Noch jünger aber muß das südkaspische (hyrkanische) Waldgebiet sein, da hier nicht nur ein sehr hoher Prozentsatz pontisch-kolchischer Sippen auftritt, sondern — wie aus der Schilderung bei Melchior (1937; 62) hervorgeht — eine beträchtliche Invasion

turkoiranischer Typen, z. B. *Verbascum*, *Celsia*, *Phlomis*, *Stachys*, *Teucrium*, *Cousinia*, *Salvia*, *Achillea*, *Pyrethrum*, *Dionysia* usw., mediterraner, z. B. *Periploca*, *Smilax aspera*, *Tamus*, *Crataegus*, *Mespilus*, *Rosa*, *Berberis*, *Echium*, *Eryngium*, *Juniperus*, borealer, z. B. *Parietaria erecta*, *Humulus*, *Mercurialis perennis*, *Circaea*, *Brunella*, *Impatiens noli-tangere*, *Asperula odorata* usw., ja, sogar indoafrikanischer, wie *Albizzia*, *Ficus*, *Diospyros*, *Nelumbium*, stattgefunden hat und sich dementsprechend das typische Bild einer ebenso rezenten Invasionsflora wie in Mitteleuropa bietet. Umgekehrt fehlen bereits eine ganze Anzahl Gattungen und Arten, darunter fast alle Koniferen, die noch im kolchisch-pontischen Gebiete vertreten sind und sich in Osteuropa wenigstens bis ins bulgarische Pliozän verfolgen lassen, dem gegenüber die rezente hyrkanische Flora fast nur die — der nur spezifischen Disjunktion halber sicherlich erst ganz spät hinzugekommenen — indoafrikanischen Typen voraus hat. Besonders bezeichnend aber ist, daß die wenigen hyrkanischen Arten, die mit kolchisch-pontischen vikariieren, mit diesen außerordentlich nahe verwandt sind, so nahe, daß manche davon wieder eingezogen werden dürften.

Da sowohl kolchisch-pontische wie hyrkanische Arten an der kilikisch-syrischen Disjunktion teilhaben (Taf. X, XII, XIII), z. B. *Rhododendron flavum* und *ponticum*, *Pterocarya*, *Danaë*, *Quercus atropatena*, *Picea orientalis*, *Datisca*, *Tilia caucasica*, *Staphylea*, *Ilex*, *Buxus*, *Asperula odorata*, *Smilax excelsa*, *Evonymus latifolius*, *Taxus* usw., liegt es nahe, während der Diluvialepoche ein einheitliches Refugialgebiet anzunehmen, von dem aus sowohl der Pontus als Südkaspien besiedelt wurden, und das sich quer über das jetzige türkisch-persische Grenzgebiet erstreckte, wofür auch das Vorhandensein ausgeprägter „Genfilter“ zwischen den *Quercus*-sektionen *Roburoides*, *Dainio* und *Gallifera* im armenischen Gebirgsland ein schlüssiger Beweis zu sein scheint. (Reinig (1937, 50) spricht von einem „armenisch-persischen Refugium der diluvialen Waldflora und -fauna“, und wenn wir berücksichtigen, daß der kilikisch-syrische Bezirk heute auch einer ganzen Anzahl von mediterran-sindischen Relikten Zuflucht gewährt¹⁾, wenn wir weiterhin die kurdisch-armenische Region als eine Störungszone des turkoiranischen Entwicklungszentrums erneut hervorheben, auch nochmals auf die deutlichen floristischen Unterschiede zwischen Ost und West des kolchisch-pontischen Refugialgebiets hinweisen (Czeczott; 1937) und darauf, daß der kilikisch-syrische Bezirk keine Arten enthält, die sonst nur der westpontischen, wohl aber solche, die ausschließlich der eigentlichen Kolchis — *Pterocarya*, *Picea orientalis* — oder Hyrkanien — *Danaë*²⁾, *Quercus atropatena* —

¹⁾ Ein ähnliches Refugialgebiet, in dem sich hyrkanische Typen, wie *Quercus castaneifolia*, *Q. macranthera*, mit mediterranen, z. B. *Q. pedunculiflora* und sogar *Hedraeanthus* (*H. Overinianus*) und „atlantischen“, z. B. *Hypericum androsaemum*, treffen, ist Dagestan.

²⁾ Das Vorkommen dieser Art bei Konstantinopel ist schwerlich spontan.

angehören, so wird nicht nur Reinißs Meinung bestätigt, sondern darüber hinaus wahrscheinlich gemacht, daß eine ganze Anzahl Arten im Verlaufe der diluvialen Klimaschwankungen den Pontus und Südkaspien über die östlichen Dinariden und den Südrand Kleinasien erreichten. Dafür mag auch das Auftreten von *Juglans* und *Datisca* in Westanatolien, letzterer Art in Kreta, *Abelicea cretica*, naheverwandt mit der hyrkanischen *A. carpinifolia*, in Kreta und Zypern, *Acer Heldreichii* der Ägäis, nächstverwandt mit *A. insignis* Hyrkaniens, schließlich vielleicht auch von *Quercus Afares*, der Nächstverwandten von *Q. castaneifolia* und *Q. Sintenisiana* Hyrkaniens, in Algier sprechen. Freilich aber ist die relativ geringe Kenntnis der südanatolischen und der Flora des Amanusgebietes, die noch allerlei Überraschungen bringen können, ein beträchtliches Hindernis, so speziellen Schlüssen eine breitere Basis zu schaffen, so daß wir uns mit diesen Ausführungen, die den rezenten Invasionscharakter der hyrkanischen Flora ausreichend begründen, begnügen müssen.

Ein ausgeprägtes primäres Entwicklungszentrum, gespannt in einen bunten Rahmen von Sekundär-, Reliktär- und Invasionsfloren — so rundet sich das Bild der phytochorologischen Struktur Vorderasiens. Zeigte sich aber damit, daß es unmöglich ist, auf Grund derart komplizierter Züge eine Einteilung Vorderasiens in pflanzengeographische Bezirke vorzunehmen, so scheint doch andererseits bewiesen, daß von dem Augenblick an, wo es gelingt, die einzelnen chorogenetischen Schichten der Pflanzenwelt irgend eines beliebigen Gebietes aufzudecken, ein Bedürfnis nicht mehr vorliegt, derartige Bezirke zu unterscheiden. Tatsächlich vermag eine objektive Phytochorologie mit ihren eigenen Methoden jedem rein geographischen Komplex sein „chorogenetisches Spektrum“ zuzuordnen, und genau so, wie die Systematik längst verzichtete auf eine Einteilung nach „Bäumen, Sträuchern, Kräutern“ usw., genau so wird die Phytochorologie eines Tages derartige Begriffe wie „mediterranes Florengebiet“, „pontisch-euxinische Waldregion“ usw. fallen lassen können und an ihrer Stelle die phytochorologische Schichtung rein geographischer Einheiten aufzeigen. Darüber hinaus aber scheinen mir die hier vorgebrachten Gedankengänge und Tatsachen die Grundzüge zu einem vertieften Eindringen in das Problem des Evolutionsprozesses zu schaffen. Anstatt einer rein negativ wirkenden „Selektion“ mit ihrem in der Auswirkung höchst fragwürdigem „Kampf ums Dasein“, der nur das speziell Adaptierte erhält, alles andere, unter Umständen in entgegengesetzter Richtung hochgebte Erbgut ohne Gnade vernichtet und daher nur zur Verarmung und reliktierten Erstarrung führt, entscheidet über Fortschritt und „Evolution“ die genaue autonome Differenzierung und umweltgesteuerte Integrierung der lebendigen Organismen. An die Stelle der „Selektions-“ oder „Migrationstheorie“, die nur noch sekundäre Bedeutung besitzen, hätte eine „natürliche Differentiation-Integrations-

theorie“ zu treten, die der Zweiphasigkeit des Evolutionsprozesses gerecht wird. Aber — der umfassende Ausblick, der sich von hier aus auftut sowohl in die allgemeinsten Gebiete des Seins und Werdens, wie in die getrennten Arbeitsrichtungen von Genetik, die die experimentell zugängliche Differentiation, und Systematik, die die statistisch ermittelbare Sippenintegration zu erforschen bemüht sind, kann hier nicht weiter ausgemalt werden. Wohl aber scheint mir wichtig, erneut zu betonen, daß alles getan werden muß, die Lücken in der Kenntnis der gegenwärtigen wie vergangenen Flora und Fauna zu schließen und so der Chorologie das Material zu liefern, mit dem allein sie ihrer höchsten Aufgabe gerecht werden kann, Krönung aller biologischen Forschung zu sein.

Literaturverzeichnis. ¹⁾

- Akinfiew, J. — Die Flora des zentralen Kaukasus. — Charkow 1894.
- Baas, J. — Eine fröhdiluviale Flora im Mainzer Becken. — Zeitschr. f. Bot. XXV; 1932.
- Baur, E. — Artbild und Artumgrenzung in der Gattung *Anthirrhinum*. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb. LXIII; 1933, 256—302.
- Beauverd, G. — Documents systématiques relatifs à la connaissance phyllogénétique des genres *Pulsatilla* et *Erythronium*. — Verh. nat. Ges. Basel XXXV, 1; 1923.
- Bornmüller, J. — Ergebnisse einer im Juni des Jahres 1899 nach dem Sultandagh in Phrygien unternommenen botanischen Reise. — Bot. Centr., Beih. XXIV, 2; 1909, 440—503.
- Symbolae ad floram anatolicam. — Fedde, Repert. Beih. LXXXIX, 1, 2; 1936 (noch nicht abgeschlossen).
- Candolle, A. de. — Géographie botanique raisonnée. — Paris 1855.
- Christ, H. — Über afrikanische Bestandteile der Schweizer Flora. — Ber. Schweiz. Bot. Ges. VII; 1897, 1—48.
- Cockayne, L. und Atkinson, E. — On the New Zealand wild hybrids of *Nothofagus*. — Genetica VIII; 1926, 1—42.
- Czeczott, H. — Diagnoses plantarum novarum in Anatolia septentrionali anno 1925 lectarum. — Act Soc. bot. Pol. IX; 1932, 1—45.
- A study of the variability of the leaves of beeches: *Fagus orientalis* Lipsky, *F. silvatica* L. and intermediate forms. — Ann. Soc. dendr. Pol. V; 1933, 1—77.
- The distribution of some species in Northern Anatolia and the problem of Pontide. — Mitt. k. naturw. Inst. Sofia X; 1937, 43—68.

*) Die zahlreichen floristischen Quellen (z. B. Boissier, Hayek, Bornmüller usw.) und Sammelwerke („Pflanzenreich“, „Pflanzenfamilien“ usw.) wurden nicht ausdrücklich zitiert.

- Darwin, Ch. — On the origin of species. — London 1859.
- Diels, L. — Genetische Elemente in der Flora der Alpen. — Bot. Jahrb. XLIV; 1910, Beibl. 102.
- Kontinentalverschiebung und Pflanzengeographie. — Ber. D. bot. Ges. XLVI; 1928, (49)—(58).
- Duval-Jouve, M. J. — Variations parallèles des types congénères. — Bull. Soc. bot. France XII; 1865, 196—211.
- Engler, A. — Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete, seit der Tertiärzeit. — Leipzig 1879—1882.
- Über die Hochgebirgsflora des tropischen Afrika. — Abh. k. preuß. Ak. Wiss. Berlin 1891, II; 1892.
- Syllabus der Pflanzenfamilien. 3. Aufl. — Berlin 1903.
- Ettingshausen, C. v. — Zur Theorie der Entwicklung der jetzigen Floren der Erde aus der Tertiärflora. — Sitzb. k. Ak. Wiss. Wien, Math.-nat. Cl. CIII, 1; 1894.
- Forsyth-Major, C. F. — Die Tyrrhenis. Studien über die geographische Verbreitung von Thieren und Pflanzen im westlichen Mittelmeergebiet. — Kosmos XIII; 1883, 1—17, 81—106.
- Irmischer, E. — Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. — Mitt. Inst. allg. Bot. Hamburg V; 1922, 18—235; VIII; 1930, 169—374.
- Kusnezow, N. — Elemente der Mittelmeerflora im westlichen Transkaukasien. — Schr. k. geogr. Ges. St. Petersburg XXIII; 1891. (russisch).
- Markgraf, F. — Genetische Beziehungen der Mittelmeerflora. — Ber. D. bot. Ges. LII; 1934, 68—79.
- Mathews, W. M. — The flora of Algeria considered in relation to the physical history of the mediterranean region. — London 1880.
- Mattfeld, J. — Die in Europa und dem Mittelmeergebiet wild wachsenden Tannen. — Jahrb. D. dendr. Ges. XXXV; 1925, 1—37.
- Die pflanzengeographische Stellung Ostthakiens. — Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg LXXI; 1929; 1—37.
- Hybridogene Sippen der Tannen. — Bibl. Botanica C; 1930, 1—84.
- Die Buchen der Chalkidike. — Bull. Soc. bot. bulg. VII; 1936, 63—73.
- Melchior, H. — Zur Pflanzengeographie des Elbursgebirges in Nord-Iran. — Sitzb. Ges. nat. Freunde Berlin; 1937, 55—71.
- Müller, K. O. — Zur Kenntnis der *Orobancha crenata* Forsk. (= *O. speciosa* DC.) — Angew. Bot. XIX; 1937, 181—194.
- Murbeck, S. — Monographie der Gattung *Verbascum*. — Lund 1933—1935.
- Nilsson, N. H. — Über das Entstehen eines ganz *cinerea*-ähnlichen Typus aus dem Bastard *Salix viminalis* × *caprea*. — Hereditas XV; 1931, 309—319.
- Nordhagen, R. — Studien über die monotypische Gattung *Calluna* Salisb. II. — Bergens Mus. Arbok 1938, nat. rekke 1; 1937, 4—70.
- Novak, Fr. — Quelques remarques relatives au problème de la végétation sur les terrains serpentiniques. — Preslia VI; 1928, 42—71.
- Palibin, I. W. — Contributions à l'histoire de la flore de la Transcaucasie occidentale. — Bull. Herb. Boiss. 2, VIII; 1908, 446—458.

- Pobławska, H. — Materialien zur Untersuchung der Vegetation der krimischen Pflanzenreservate. — Moskau 1925. (russisch).
- Radde, G. — Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Kaukasusländern. — Engler-Drude, Veg. d. Erde III; 1899.
- Reinig, W. F. — Die Holarktis. — Jena 1937.
- Renner, O. — Artbastarde bei Pflanzen. — Baur-Hartmann, Handb. d. Vererb. II; 1929.
- Rikli, M. und Schröter, C. — Vom Mittelmeer zum Nordrand der Sahara. — Zürich 1912.
- Rothmaler, W. — Systematik und Geographie der Subsektion *Calycanthum* der Gattung *Alchemilla*. — Fedde, Repert. Beih. C; 1938, 59—93.
- Russo, P. — Recherches sur les déplacements tectoniques des aires continentales. — Mém. Soc. sc. Maroc XXV; 1930, 5—67.
- Essai d'une coordination tectonique de l'évolution de la Méditerranée. — Mém. Soc. sc. nat. Maroc XXXIV; 1933, 1—39.
- Schmucker, Th. — Über eine hybride *Ophrys*-Population aus Kreta. — Bot. Centr., Beih. A, LIII; 1935, 427—438.
- Schwarz, O. — Additamentum ad florulam Lydiae. — Fedde, Repert. XXXVI; 1934, 65—96, 129—150.
- Die Vegetationsverhältnisse Westanatoliens. — Bot. Jahrb. LXVII; 1935, 297—434.
- a. Über die hochmontanen Pflanzenarten des Thüringer Waldes. — Fedde, Repert. XLI; 1936, 164—178.
- b. Über die Typologie des Eichenblattes und ihre Anwendung in der Paläobotanik. — Fedde, Repert. Beih. LXXXVI; 1936, 60—70.
- c. Monographie der Eichen Europas und des Mittelmeergebietes. — Fedde, Repert. Sonderbeih. D; 1936—1937 (noch nicht abgeschlossen).
- d. Sobre los *Quercus* catalanes del subgén. *Lepidobalanus* Örst. — Cavanillesia VIII; 1936, 65—100.
- e. Über die Systematik und Nomenklatur der europäischen Schwarzkiefern. — Notizb. Berlin-Dahlem XIII; 1936, 226—243.
- Sergueeff, M. — Répartition géographique du genre *Iberis* L. — Bull. Herb. Boiss. 2, VIII; 1908, 609—622.
- Soltoković, M. — Die perennen Arten der Gattung *Gentiana* aus der Sektion *Cyclostigma*. — Ö. B. Z. LI; 1901, 161.
- Stefanoff, B. und Jordanoff, D. — Studies upon the pliocene flora of the plain of Sofia (Bulgaria). — Sbornik na bulg. Ak. na Nauk., Sofia XXIX; 1935, 1—150.
- Sterneck, J. v. — Monographie der Gattung *Alectorolophus*. — Abh. k.k. zool.-bot. Ges. Wien I; 1901, 1—150.
- Timoféeff-Ressowsky, N. W. — Auslösung von Vitalitätsmutationen durch Röntgenbestrahlung bei *Drosophila melanogaster*. — Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Biol. NF. I, 11; 1935, 163—180.
- Mutationsforschung in der Vererbungslehre. — Wiss. Forschungsber., Nat. Reihe XLII. — Dresden—Leipzig 1937.

- Turesson, G. — Die Bedeutung der Rassenökologie für die Systematik und Geographie der Pflanzen. — Fedde, Repert. Beih. XLI; 1926, 15—37.
- Vavilov, N. J. — The law of homologous series in variation. — Journ. Gen. 1922.
- Vierhapper, F. — Über echten und falschen Vikarismus. — Ö. B. Z. LXVIII; 1918, 1—22.
- Wagner, M. — Die Darwinsche Selektionstheorie und das Migrationsgesetz der Organismen. — Leipzig 1868.
- Walther, J. — Mediterranis. Geobiologische Untersuchungen über Gestaltung und Besiedlung des mediterranen Lebensraumes. — Peterm. Mitt., Ergänzungsheft CCXXV; 1936.
- Wettstein, R. v. — a. Monographie der Gattung *Euphrasia*. — Leipzig 1896.
- b. Die europäischen Arten der Gattung *Gentiana* aus der Sektion *Endotricha* Froel. und ihr entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhang. — Denkschr. k. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Cl. LXIV; 1896, 309—382.
- Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. — Jena 1898.
- Widder, F. J. — Zur Kenntnis der *Anemone styriaca* und ihres Bastardes mit *Anemone nigricans*. — Fedde, Repert. XXXV; 1934, 49—96.
- Willis, I. C. — Age and area. — London 1922.
- Wulff, E. V. — The beach in the Crimea, its systematic position and origin. — Veröff. geobot. Inst. Rübel, H. 8; 1932, 223—260.
- Zimmermann, W. — Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik und anderer Gruppierungswissenschaften. — Abderhaldens Handb. biol. Arbeitsmeth. IX, 3; 1931, 941—1053.





Karte 1.

— *Quercus coccifera* *Fagus orientalis*
 - - - - *Aceras longibracteata* ▨ *Trachystemon orientale*



Karte 2. Merkmalstransgression bei *Quercus*:

— *Quercus infectoria* ssp. *glabra* == *Quercus Boissieri*
 ▨ „ *pubescens* ssp. *lanuginosa* + + + „ *sypspirensis*
 - - - - „ *brachyphylla* „ *infectoria* ssp. *puberula*



Karte 3.

Arealketten verwandter Sippen:

1. *Quercus macrolepis*
2. „ *vallonea*
3. „ *Brantii*
4. „ *persica*
5. „ *pyrami*
6. „ *ithaburensis*

1. *Acantholimon lycaonicum*
2. „ *caesareum*
3. „ *Huetii*
4. „ *glumcaeum*
5. „ *tenuiflorum*
6. „ *araxanum*
7. „ *Hohenackeri*

- a. *Abies Nordmanniana*
- b. „ *Bornmülleriana*
- c. „ *equi-trojani*
- d. „ *cephalonica*
- e. „ *Borisii-regis*
- f. „ *alba*



Karte 4. Mediterran-sindische Disjunktionen:

- Acantholimon*
- Cedrus*
- Parrotia* und *Parrotiopsis*
- Quercus alnifolia* u. *Q. semecarpifolia* (sect. *Suber*)
- „ *sect. Erythrobalanopsis*
- „ *persica*
- Chamaerops* und *Nannorhops*
- Wulfenia*
- Datisca* (im Himalaya gleichzeitig *Wulfenia* u. *Aesculus*)
- Aesculus Hippocastanum*



Karte 5.

Mediterrane Disjunktionen:

- *Rhododendron ponticum*
- *Erica arborea* (ohne das
ostafrikanische u. makaronesische Areal)
- - - - *Hypericum androsaemum*
- ||||| „ *hircinum*
- *Quercus* sect. *Gallifera* ser. *Orientales*
- + + + „ sect. *Eucerris* ser. *Castaneifoliae*
- *Hedera colchica*





Karte 6.
Mittelmeergebiet zur Zeit
der Dinariden-Faltung.
(Nach Russo)



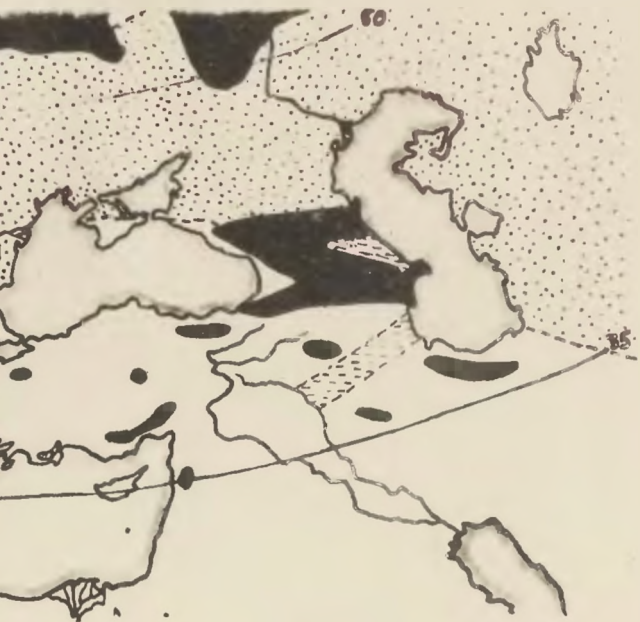
Karte 7.
Mittelmeergebiet zur Zeit
der Alpiden-Faltung.
(Nach Russo)



Karte 8.
Mittelmeergebiet nach Ab-
schluß der tertiären Fal-
tungen. (Nach Russo)



Karte 9.
 Mittelmeergebiet während des Höchststandes
 der diluvialen Vergletscherung
 (nach verschiedenen Autoren).
 vergletscherte Gebiete
 Lössgebiete
 Alluvialebenen





Karte 1.

— *Quercus coccifera* *Fagus orientalis*
 - - - - *Aceras longibracteata* ▨ *Trachystemon orientale*



Karte 2. Merkmalstransgression bei *Quercus*:

— *Quercus infectoria* ssp. *glabra* ▨ *Quercus Boissieri*
 ▨ " *pubescens* ssp. *lanuginosa* + + + " *spspirensis*
 - - - - " *brachyphylla* " *infectoria* ssp. *puberula*



Karte 3.

Arealketten verwandter Sippen:

1. *Quercus macrolepis*
2. „ *vallonea*
3. „ *Brantii*
4. „ *persica*
5. „ *pyrami*
6. „ *ithaburensis*

1. *Acantholimon lycaonicum*
2. „ *caesareum*
3. „ *Huetii*
4. „ *glumcaum*
5. „ *tenuiflorum*
6. „ *araxanum*
7. „ *Hohenackeri*

- a. *Abies Nordmanniana*
- b. „ *Bornmülleriana*
- c. „ *equi-trojani*
- d. „ *cephalonica*
- e. „ *Borisii-regis*
- f. „ *alba*



Karte 4. Mediterran-sindische Disjunktionen:

-  *Acantholimon*
-  *Cedrus*
-  *Parrotia* und *Parrotiopsis*
-  *Quercus alnifolia* u. *Q. semecarpifolia* (sect. *Suber*)
-  „ sect. *Erythrobalanopsis*
-  „ *persica*
-  *Chamaerops* und *Nannorhops*
-  *Wulfenia*
-  *Datisca* (im Himalaya gleichzeitig *Wulfenia* u. *Aesculus*)
-  *Aesculus Hippocastanum*





Karte 5.

Mediterrane Disjunktionen:

- *Rhododendron ponticum*
- *Erica arborea* (ohne das
ostafrikanische u. makaronesische Areal)
- - - - *Hypericum androsaemum*
- ||||| „ *hircinum*
- *Quercus* sect. *Gallifera* ser. *Orientales*
- + + + „ sect. *Eucerris* ser. *Castaneifoliae*
- *Hedera colchica*





Karte 6.
Mittelmeergebiet zur Zeit
der Dinariden-Faltung.
(Nach Russo)



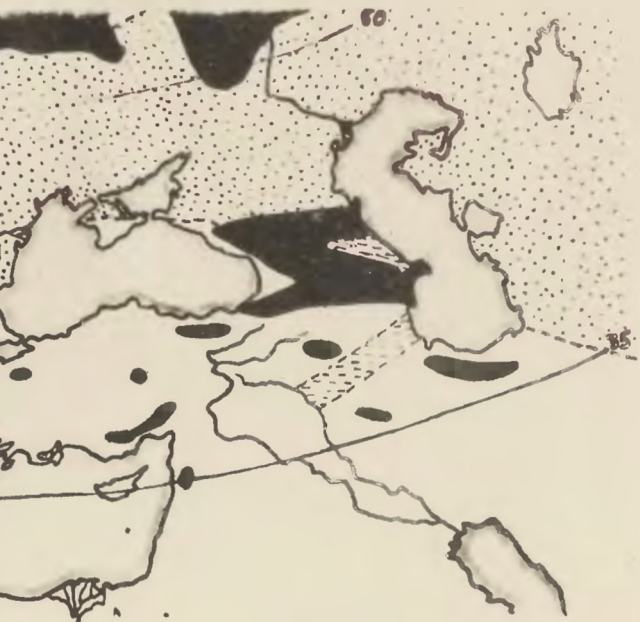
Karte 7.
Mittelmeergebiet zur Zeit
der Alpiden-Faltung.
(Nach Russo)



Karte 8.
Mittelmeergebiet nach Ab-
schluß der tertiären Fal-
tungen. (Nach Russo)



Karte 9.
 Mittelmeergebiet während des Höchststandes
 der diluvialen Vergletscherung
 (nach verschiedenen Autoren).
 vergletscherte Gebiete
 Lössgebiete
 Alluvialebenen



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Repertorium specierum novarum regni vegetabilis](#)

Jahr/Year: 1938

Band/Volume: [BH_100](#)

Autor(en)/Author(s): Schwarz Otto Karl Anton

Artikel/Article: [Phytochorologie als Wissenschaft, am Beispiele der vorderasiatischen Flora 178-228](#)