Der tertiäre Grundstock der Alpenflora.

Von Helmut Gams, Innsbruck.

I. Der Begriff des alpigenen Florenelements.

Tenn auch schon Alpenforschern wie Albrecht von Haller und H.B. de Saussure und schwedischen Pflanzengeographen wie Linné und Wahlenberg die vielfache Übereinstimmung zwischen der Flora der Alpen und derjenigen Skandinaviens nicht entgehen konnte, scheinen sich doch vor 1879 nur wenige Botaniker bestimmte Vorstellungen über die Herkunft der Alpenflora gemacht zu haben. Teils galt sie als an Ort und Stelle entstanden, teils als aus dem arktischen Europa eingewandert. Besonders britische Forscher (Forbes, Darwin, Hooker) haben um die Mitte des vorigen Jahrhunderts dieser Ansicht Geltung verschafft, die noch 1868 A. Pokorny in die Sätze kleidete: "Die Alpenpflanzen sind ihrem Ursprung nach Pflanzen der Diluvialzeit, die sich, mindestens soweit sie noch in getrennten Verbreitungsbezirken leben, unverändert bis in unsere Zeiten erhalten haben.... Die Alpenpflanzen weisen auf ein gemeinschaftliches pflanzengeographisches Zentrum am Nordpol und auf großartige Pflanzenwanderungen in meridionaler Richtung hin." Auch der um die alpinen und arktischen Floren gleich verdiente O. Heer hat bis zu seinem Tod 1883 an ähnlichen Anschauungen festgehalten, aber doch auch Schöpfungszentren in den Zentralalpen angenommen. Aber schon 1866 zeigte H. Christ in seinem klassischen Werk "Über die Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der europäischen Alpenkette", daß von 693 untersuchten Alpenpflanzen nur 271 auch im Norden vorkommen, wohin mindestens 41 wahrscheinlich aus den Alpen eingewandert sind, wogegen die übrigen 422 teils in den asiatischen, teils in den südeuropäischen Gebirgen entstanden sein müssen ("alpine Gruppe"). Eine ähnliche Unterscheidung von Florenelementen versuchte 1870 Kerner, und in der Folgezeit gab vor allem Adolf Engler, ausgehend von seinen monographischen Arbeiten über die Gattung Saxifraga (von 1866 bis 1916) außerordentlich wertvolle, durch gute Karten belegte Beiträge zur Gliederung der Alpenflora in Elemente von verschiedener Geschichte und Verbreitung.

Der im vergangenen Jahrhundert immer noch recht unbestimmte Begriff "Alpenpflanzen" und "Alpenelement" wurde in unserem schärfer gefaßt: Zunächst sind innerhalb jedes Gebirges die Gebirgspflanzen ("Orophile" nach Briquet, "Oreophyten"nach Diels) von den Ebenenpflanzen zutrennen, und innerhalb der Gebirgspflanzen können die auf die alpinen Stufen beschränkten noch

besonders ausgeschieden werden ("Hypsophyten" nach Negri 1930). Unter "Alpenpflanzen" im weitesten Sinn sind somit Oreophyten oder Hypsophyten überhaupt, im meist gebrauchten Sinn die Oreophyten oder Hypsophyten der Alpen, im engsten Sinn nur die in den Alpen selbst zu Oreophyten und Hypsophyten gewordenen und unter diesen neu entstandenen Pflanzen zu verstehen. Diese engste Gruppe hat Braun-Blanquet 1916 "alpigen" genannt.

Wir können folgende, grundsätzlich verschiedene Florenelemente im Anschluß an M. Jerosch, C. Schröter u. a. nach dem Einteilungsgrund unterscheiden:

- a) Ausgehend vom Gesamtareal: Nach dem Entstehungsort (Ausgangszentrum, das keineswegs mit dem heutigen Verbreitungszentrum zusammenzufallen braucht) genetische Elemente oder Stämme, die für die Alpen zuerst Diels 1909 gegliedert hat; nach der Lage und Form der heutigen Areale Verbreitungselemente, geographische Elemente im engeren Sinn oder Komponenten (nach Reichert 1921), wie sie für die Alpen schon Christ, Briquet, Pampanini u.a., für Deutschland zuletzt Walter (1927) und Wangerin (1932) unterschieden haben.
- b) Ausgehend von Teilarealen oder Einzelfundorten: Nach der Art der Besiedlung (altansässig, von selbst eingewandert oder eingeschleppt) Heimatelemente; nach der Richtung der Einwanderung Wanderelemente oder Migranten und nach der Zeit der Einwanderung historische Elemente. Solche können natürlich auch nach der Zeit der Entstehung unterschieden werden, die aber in den meisten Fällen mit viel geringerer Sicherheit als die Zeit der Besiedlung bestimmter Orte bestimmt werden kann. Immerhin haben Kerner, Engler, Briquet, Diels, Braun-Blanquet u. a. überzeugend dargetan, daß die Entstehungszeit des Grundstocks der Alpenflora mit der Zeit der letzten großen Gebirgsbildung und der allmählichen Annäherung an den heutigen ähnliche Klimaverhältnisse, also dem jüngeren Tertiär zusammenfallen muß und wir daher mit vollem Recht von einem "tertiären Grundstock der Alpenflora" sprechen können. Daß in diesem noch ältere Bestandteile enthalten sind, haben 1879 John Ball und 1894 August Schulz angenommen und habe ich in meinem Aufsatz über das "ozeanische Element in der Flora der Alpen" (Jahrb. des Vereins zum Schutze der Alpenpflanzen, 3. Bd., 1931) gezeigt.

Der Begriff "alpigen" bedarf der näheren Bestimmung, ob er im genetischen oder im geographischen Sinn gebraucht wird. Im geographischen Sinn endemische, d. h. heute anderswo nirgends oder höchstens ganz vereinzelt vorkommende Alpenpflanzen können genetisch ganz verschiedener Herkunft sein, teils Abkömmlinge wirklich in oder an den Alpen gelegener Entstehungsherde (Paläoendemen), teils nur in den Alpen enthaltene, aber anderswo entstandene Pflanzen (Wanderrelikte), schließlich erst in jüngerer Zeit durch Umwandlung oder Kreuzung sowohl aus alteinheimischen wie später eingewanderten Pflanzen entstandene (Neoendemen). Im Gegensatz dazu umfaßt das genetisch alpigene Element nicht nur die Paläoendemen und die von diesen meist nicht scharf zu trennenden

endemischen Wanderrelikte der Alpen, sondern auch weiter verbreitete Pflanzen, die ihrer Verwandtschaft nach von den Alpen ausgegangen sind, darunter auch "arktisch-alpine" Pflanzen, wogegen die große Mehrzahl dieses Verbreitungselements erst in der Quartärzeit die Alpen besiedelt hat und daher mit den übrigen quartären Zuzüglern erst in späteren Beiträgen behandelt werden soll.

In der folgenden kurzen Übersicht gehen wir von der genetischen Einteilung schon deswegen aus, weil die meisten Familien und Gattungen, wie bei monophyletischer Entwicklung selbstverständlich ist, genetisch relativ einheitlich sind, wogegen in den meisten größeren Gattungen (z. B. Saxifraga, Primula, Gentiana) selbst nahe verwandte Arten ganz verschiedenen Arealtypen angehören.

II. Die Feststellung des tertiären Grundstocks und die Refugien.

Wir müssen uns ebenso davor hüten, alle Pflanzen, die nur aus den Alpen bekannt sind, für genetisch alpigen zu erklären und dem tertiären Grundstock zuzuweisen, wie von diesem alle diejenigen Pflanzen auszuschließen, welche auch in anderen Gebirgen und im hohen Norden vorkommen. Auch abgesehen davon, daß viele Gebirgsfloren noch immer ungenügend bekannt sind, konnten eine ganze Reihe von Pflanzen, die höchst wahrscheinlich erst im Lauf der Eiszeiten in die Alpen eingewandert sind, dort heute als besondere Arten bewertete Formen ausbilden, so die Zirbe und das Edelweiß. Andrerseits sind ihrer ganzen Verwandtschaft nach sicher von den Alpen ausgegangene Pflanzen, wie Saxifraga oppositifolia und Gentiana purpurea, im Lauf der Eiszeiten nach dem Norden gelangt und haben sich dort z. T. sogar zirkumpolar ausgebreitet.

Zur Ermittlung des tertiären Grundstocks stehen uns, nachdem die paläontologische Methode, d. h. die Untersuchung der fossilen Floren, nur in seltenen Fällen möglich ist, vor allem zwei Wege zu Gebote, ein systematischer und ein geographischer:

Erstens enthalten alle diejenigen Gattungen, Untergattungen und Sektionen sicher in den Alpen entstandene Pflanzen, die mehrere ganz auf die Alpen beschränkte Arten oder doch in den Alpen einen größeren Reichtum an Arten von engerer Verbreitung aufweisen als in anderen Gebirgen, namentlich auch an Arten verschiedener Höhenstufen und alter Vegetationstypen (besonders Fels- und Waldpflanzen).

Zweitens müssen wir den tertiären Grundstock dort suchen, wo die Wirkungen der Vergletscherungen am geringsten gewesen sind, wogegen an vergletschert gewesene Standorte gebundene Arten sich schon dadurch als jünger zu erkennen geben (historische Methode von Briquet 1890).

Nicht vergletschert gewesene Zufluchtsstätten oder Refugien (massifs de refuge, Chodat und Pampanini 1902) umsäumen den ganzen Alpenrand, im Osten, Süden und Westen in nur auf kurzen Strecken unterbrochener Kette, im Norden in Form weit voneinander getrennter "Nunatakgebiete" (so genannt nach

den Nunatakkern im grönländischen Inlandeis). Besonders reich an alpigenen Arten sind die Kalk- und besonders die Dolomitrefugien, wogegen die kalkarmen, humusreichen Gebirgsteile mit ihrer überwuchernden Heide- und Waldvegetation, die sich größtenteils aus weitverbreiteten eurosibirischen und holarktischen Arten zusammensetzt, der Erhaltung alter Relikte sehr viel weniger günstig sind.

Schon oft, wohl zuerst 1874 von Alphonse de Candolle und 1879 von H. Christ, in letzter Zeit besonders von H. Brockmann-Jerosch 1906/19 und R. Scharfetter 1909/30, ist der sehr ungleiche Artenreichtum verschiedener Alpenteile besprochen worden. Bis heute stehen sich ganz verschiedene Erklärungsversuche gegenüber: Während z. B. Briquet 1890 und Chodat und Pampanini 1902 den Artenreichtum am Alpensüdfuß mit seiner dauernden Eisfreiheit erklärt haben, heben Brockmann, Braun-Blanquet und Scharfetter den besonderen Reichtum gerade der am stärksten vergletscherten Zentralalpengebiete hervor. Erstere nehmen ein Überdauern der Eiszeiten in den immer relativ schneearmen Zentralalpen an. Scharfetter sieht am artenreichen Alpensüdfuß weniger Refugien als Bildungsherde und betont im übrigen eine gewisse Armut lange Zeit eisfreier Ostalpengebiete, wo der Wettbewerb viele der zahlreichen Neulandbesiedler eliminiert hat.

Beiderlei Hypothesen mögen in einzelnen Fällen zutreffen, genügen aber sicher nicht für alle und werden auch großenteils entbehrlich, wenn wir scharf zwischen dem tertiären Grundstock und den quartären Zugängen der Alpenflora unterscheiden: Auf quartären Zuzüglern größtenteils sibirischer Herkunft beruht nämlich der Reichtum der kontinentalen Zentralalpengebiete (vgl. meine in Bd. 3 (1931) dieses Jahrbuchs erschienene, inzwischen in verbesserter Form von der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin herausgegebene Kontinentalitätskarte der Alpen), wogegen die tertiären Alpenelemente, vor allem die nur noch kleine Areale bewohnenden Reliktendemen, in den nie vergletschert gewesenen Randgebieten zu suchen sind. Diese brauchen keineswegs die Entstehungszentren der betreffenden Relikte zu sein und enthalten stets auch Reste späterer Einwanderungszeiten, so daß die Abgrenzung des tertiären Grundstocks unter allen Umständen mit großen Schwierigkeiten verbunden bleibt.

Wegen all dieser Unsicherheiten gibt die genetische Betrachtungsweise sicherere Aufschlüsse als die bloß schematische Vergleichung der heutigen Areale, wie sie den üblichen Verbreitungselementen zugrunde liegt. Die große Bedeutung, welche deshalb Monographien ganzer Gattungen und Familien haben, ist auch von den Gründern der in der alpinen Pflanzengeographie führenden Schulen in Wien (Kerner und R. Wettstein), Berlin (Engler und Diels) und Genf (A.deCandolle und R. Chodat) voll gewürdigt worden, so daß wir heute in den aus diesen und einigen anderen Schulen hervorgegangenen Monographien mit ihren vielen Verbreitungskarten äußerst wertvolle Materialien besitzen. Viele Diskussionen über den Reliktcharakter und das Alter zahlreicher Pflanzen- (und

Tier-) Vorkommnisse wären unterblieben, wenn sich die betreffenden Autoren die Mühe genommen hätten, die verwandtschaftlichen Beziehungen und Areale ganzer Verwandtschaftskreise festzustellen.

Dabei dürfen wir auch die Erfahrungen über Formbildung in der Gegenwart nicht vernachlässigen. Beispiele für reiche, in der Gegenwart fortdauernde Formbildung bieten uns, abgesehen von den Kulturpflanzen, z. B. die Grasgattungen Poa und Festuca und viele Dikotylengattungen wie Rubus, Rosa, Potentilla, Alchemilla, Saxifraga, Primula, Gentiana, Melampyrum, Thymus, Hieracium. In vielen dieser Gattungen ist durch Kreuzungen und Aufspaltungen, oft verbunden mit teilweisem Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung, eine solche Fülle neuer, teils infolge Geschlechtsverlusts konstanter, teils weiter aufspaltender Formen entstanden, daß der gewöhnliche Artbegriff kaum mehr angewandt werden kann und wir uns mit einer formalen Benennung und Anordnung der zahllosen Erscheinungsformen begnügen müssen. Die schon von Kerner richtig erfaßte Bedeutung der Bastardierung für die Artbildung und der dadurch ermöglichte polytope Ursprung vieler Sippen wird heute immer mehr anerkannt. Besonders häufig beobachten wir solche Erscheinungen (z. B. bei den Gattungen Anthyllis, Epilobium, Viola, Achillea, Hieracium) auf Neuland. Auch Fälle von oft besonders lebenskräftigen Neubildungen durch vegetative Vermehrung der Erbanlagen werden in immer größerer Zahl bekannt.

Alle diese Vorgänge müssen sich zu Zeiten mit ausgedehnterer Bildung von Neuland häufiger als heute abgespielt haben. Solche Zeiten waren erstens die der Gebirgsbildung mit dem Auftauchen ausgedehnten Ödlands über den tertiären Urwäldern der asiatischen und europäischen Gebirge, sodann die Eiszeiten mit ihrer Zusammendrängung der verschiedenartigsten Florenelemente in den nichtvereisten Gebieten und ganz besonders die interglazialen und postglazialen Abschmelzzeiten mit ihrer Freigabe ausgedehnter fruchtbarer Ländereien.

Hier haben wir uns zunächst nur mit in den nicht vergletschert gewesenen Alpenteilen erhaltenen Sippen zu befassen, deren früher sicher größer und geschlossener gewesene Verbreitungsgebiete durch die Vereisungen eingeschränkt und zerstückelt worden sind. Viele Glieder der tertiären Formenschwärme, die vielleicht ganz ähnlich entstanden sein und eine ähnliche Mannigfaltigkeit erreicht haben mögen wie die vorgenannten Gattungen unter unseren Augen, sind teils dem Kampf ums Dasein, teils den Naturkatastrophen zum Opfer gefallen, so daß die wenigen überlebenden uns heute als "gute Arten" erscheinen.

III. Die Hauptvertreter des tertiären Grundstocks.

Wenn sich auch der vielfach behauptete Kosmopolitismus der meisten blüt enlosen Pflanzen keineswegs bestätigt hat, können wir nach unseren heutigen Kenntnissen doch nicht mit einer wesentlichen Artbildung von Lagerpflanzen und Moosen in den Alpen rechnen, was wohl daher kommt, daß das Alter dieser Gruppen sehr viel höher ist als das der tertiären Alpenfaltung. Wohl kennen wir z. B. eine Reihe nur aus den Alpen bekannter Moose, aber es sind teils kümmerliche Reste einer älteren, schon vor dem Tertiär weiter verbreitet gewesenen Flora, wie ich für die ozeanischen Moose der Gattungen Brotherella, Schisma usw. angedeutet habe, teils junge Neubildungen von geringem systematischem Wert (so gewisse "Arten" von Bryum, Mnium, Ceratodon u. a.), von denen einige bloße Modifikationen, andere junge Kreuzungsprodukte darstellen dürften.

Auch unter den Farnpflanzen kennen wir mit Ausnahme des endemischen Dolomitenfarns Asplenium Seelosii Leybold keine Art, für die wir Entstehung in den Alpen annehmen müßten, ebensowenig unter den die heutigen Alpenwälder zusammensetzenden Nadelhölzern. Immerhin nehmen die Alpen im Areal unserer Weißtanne eine zentrale Lage ein, und mehrere Föhren haben in den Alpen, allerdings wohl zumeist erst nach dem Tertiär, neue Formen hervorgebracht (so Pinus silvestris var. engadinensis). Auch das Meerträubchen, Ephedra helvetica, das in manchen Floren als eigene, für einige Täler der zentralen und südlichen Westalpen endemische Art bewertet wird, ist sicher nur eine unbedeutende, wohl recht junge Modifikation der in den mediterranen und aralokaspischen Steppen und Wüsten weitverbreiteten Ephedra distachya, die wie die meisten unserer Gymnospermen wohl älter als die tertiäre Alpenfaltung sein dürfte.

Um so zahlreicher sind die alpigenen Elemente unter den Angiospermen und besonders unter den jüngsten Endgliedern der in Europa reicher vertretenen Entwicklungsreihen. Diels (1910) unterscheidet in der "autochthonen Flora" der Alpen folgende Gruppen, die ich in umgekehrter Reihe anführe:

Der mediterrane Stamm, dessen Entstehungsherd die Mittelmeerländer sind und der daher in den asiatischen und amerikanischen Hochgebirgen nicht oder nur in letzten Ausläufern vertreten ist, hat alpigene Sippen insbesondere aus den Liliifloren, Gramineen, Sileneen, Leguminosen, Semperviven, Umbelliferen, Cistaceen und besonders aus den Sympetalenfamilien der Globulariaceen, Scrophulariaceen, Labiaten, Boraginaceen, Campanulaceen und Compositen hervorgebracht. Im übrigen ist der mediterrane oder vielleicht richtiger "meridionale" Stamm sicher nicht einheitlich, sondern umfaßt Reste von mindestens viererlei Elementen:

einem altozeanischen (viele Moose, Farne, immergrüne Gehölze, vgl. meinen früheren Aufsatz),

einem mit dem vorigen nahe verwandten, ursprünglich südhemisphärischen, in Südafrika am besten erhaltenen (hierher viele Geraniaceen, Polygalaceen, Ericaceen, Thymelaeaceen und Globulariaceen, wohl auch Alchemilla und Viola),

einem holarktischen mit Gattungen, die sowohl innerasiatische, wie mediterrane und nordamerikanische Entwicklungszentren aufweisen (z. B. Anemone, Saxifraga, Astragalus und Pedicularis zum Teil) und



Phot. H. G a m s 1915.

Bild 1. Paradisia liliastrum und fruchtende Anemone sulphurea in den Wiesen von Alesses im Wallis.



Phot. H. Meusel 1932.

Bild 2. Carex baldensis und Cytisus purpureus in den Ericeten bei Pregasina am Gardasee.

einem asiatisch-afrikanischen Wüstenelement, dessen alpine Vertreter wohl kaum vor dem Quartär eingewandert sein dürften.

Der arktotertiäre Stamm, dessen Vertreter heute über einen großen Teil der Nordhalbkugel (holarktisch) verbreitet sind und dessen Heimat daher besonders in der heutigen Arktis gesucht worden ist, aber doch wohl für die Mehrzahl unserer Vertreter in Hochasien, für einen kleineren Teil in Amerika anzunehmen ist, umfaßt

einen südlichen Zweig, der sich dem mediterranen Stamm nähert und insbesondere Alsineen, Cruciferen, Geraniaceen und Valerianaceen umfaßt, und einen nördlichen, den ich in Anlehnung an Christ in einen vorwiegend amerikanischen und einen vorwiegend asiatischen spalten möchte.

Neuweltlicher Herkunft scheinen z. B. mehrere Gattungen der Ranunculaceen und Rosaceen zu sein. Dem asiatischen Zweig gehören insbesondere die meisten Saxifragen, Primulaceen, Ericaceen, Gentianaceen und einige Scrophulariaceen und Compositen an, also viele unserer schönsten Alpenblumen. Aber auch diese Gruppe führe ich hier nur mit Vorbehalt an, da sich ihr Vorhandensein in der tertiären Alpenflora nicht beweisen läßt und auch bei manchen ihrer endemisch-alpinen Vertreter mit einer Einwanderung erst im Lauf der älteren Eiszeiten, über deren Flora wir leider so gut wie nichts wissen, zu rechnen ist. Aus diesem Grund führe ich diese Gruppe hier als letzte an. Sie leitet zu den sicher quartären Zugängen aus den gleichen Familien über.

Die Monokotylen sind verhältnismäßig arm an Alpigenen. Ein großer Teil der heute in den Alpen verbreiteten Gräser und Binsen dürfte seiner holarktischen Verbreitung nach erst im Quartär eingewandert sein. Für die große Mehrzahl unserer Liliengewächse und Orchideen liegt dagegen die Heimat am Mittelmeer, und so sind auch weitaus die meisten der heute in den Alpen weit verbreiteten, aber wohl nur zum kleinsten Teil dort entstandenen von Lilium, Allium, Crocus, Narcissus, Orchis, Nigritella usw. mediterranen Stammes. Vielleicht als alpigen zu werten ist die prächtige, besonders in den West- und Südalpen verbreitete Lilie Paradisia Liliastrum (L.) Bert. (Abb. 1), deren Areal aber auch große Teile der Apenninen- und Pyrenäenhalbinsel und des Südjuras umfaßt, sicherer einige Laucharten der Südalpen (Allium kermesinum Rchb. der Karawanken und Sanntaler Alpen, A. insubricum Boiss. et Reuter der Bergamaskeralpen, A. narcissiflorum Vill. der Westalpen, dagegen nicht z. B. der wohl erst später aus Asien eingewanderte, heute holarktisch verbreitete Allermannsharnisch, A. Victorialis, vgl. II 50 und III 26) und die Alpenherbstzeitlose, Colchicum alpinum Lam. et DC. der Südwestalpen, die aber eine nahe Verwandte (C. parvulum Ten.) in Süditalien besitzt.

Unter den Gräsern haben nicht nur mehrere holarktisch verbreitete Gattungen wie Festuca, Poa, Calamagrostis und Agrostis, alpigene Arten hervorgebracht, sondern auch vorwiegend mediterrane Gattungen und Sektionen. Solche Arten sind z. B. die für Kalk- und Dolomitgeröll so bezeichnenden

Hafergräser Trisetum distichophyllum und argenteum (vgl. II 60¹) und die beiden ganz auf kleinere Teile der höheren Ostalpen beschränkten Kopfgräser Sesleria sphaerocephala Arduino und ovata (Hoppe) Kerner. Auch das heute über einen großen Teil Europas bis Island und Südskandinavien verbreitete Blaugras, S. coerulea (L.) Scop. (im weiteren Sinn, die sicher ältere Felsrasse inbegriffen) stammt vielleicht aus den Alpen. Aus heute holarktisch verbreiteten Gattungen nenne ich als wahrscheinlich tertiäre Alpenart die zierliche Calamagrostis tenella (Schrader) Link, eine altertümliche, zwischen den großen Gattungen Calamagrostis und Agrostis stehende Art, die im größten Teil der Alpen und bis in die nördlichen Apenninen an Steilhängen, besonders zwischen Alpenerlen, meist sehr blumenreiche Wiesen beherrscht, aber ihrer späten Blütezeit wegen sehr wenig beachtet wird.

Sicher mediterranen, ursprünglich wohl afrikanischen Stammes — die nächsten Verwandten gehören der Südhemisphäre an — ist die prächtige Carex baldensis L. (Abb. 2), die einzige insektenblütige Segge unserer Flora. Sie ist zweifellos in den an ähnlichen Elementen überhaupt reichen Erica-Ginster-Heiden am Nordende der Adria entstanden, in diesen von der Valsugana bis zur Grigna am Comersee weit verbreitet und hat zwei kleine Teilareale in den Nordalpen am Ofenberg und an der Loisach, deren Lage an Römerstraßen an Einschleppung in frühgeschichtlicher Zeit denken läßt.

In der großen, ihrer Ausbreitungsgeschichte nach noch sehr wenig bekannten Gattung Carex bildet die Gruppe der Ferrugineae oder Frigidae im weiteren Sinn ein gutes Beispiel für eine holarktisch oder "arktotertiär" verbreitete Sippe, die auch in Südeuropa und im besonderen in den Alpen charakteristische Neubildungen aufzuweisen hat. Während die in den Alpen weit verbreiteten C. firma, sempervirens, frigida und ferruginea auch auf anderen süd- und mitteleuropäischen Gebirgen in so ähnlichen Vergesellschaftungen auftreten, daß ihr Ursprung nicht sicher angegeben werden kann, sind einige ihrer Verwandten ganz auf die Alpen beschränkt: C. refracta Willd., eine Laubwaldpflanze der Südalpen, die recht wohl die Stammpflanze der oreophytischen C. ferruginea sein könnte, C. Kerneri Kohts, die Markmale der C. ferruginea mit solchen der C. sempervirens und glauca vereinigt und vielleicht aus alten Kreuzungen dieser Arten hervorgegangen ist, und die vorwiegend westalpine, wohl ein altes Relikt darstellende C. fimbriata Schkuhr.

Dikotyle.

1. Gruppe: Bildungsherd Afrika.

Unter den Familien der Dikotylen stelle ich solche voran, deren Entwicklungsherde auf der Südhalbkugel und besonders in Afrika zu suchen sind. Hierher zählt vor allem diejenige Unterfamilie der Ericaceen, welche die

¹⁾ Mit I-III und Seitenzahlen wird auf die früheren Bände dieses Jahrbuchs verwiesen.

Gattung Erica selbst umfaßt, von welcher über 500 Arten auf Südafrika beschränkt sind. Die Mittelmeerländer haben noch zwölf, das atlantische Westeuropa zehn Arten. So ist auch die in den Kalk- und Dolomitalpen so weit verbreitete, aber auch den Zentralalpen nicht ganz fehlende Erica carnea L. sicher afrikanisch-mediterranen Stammes (vgl. Tafel in IV). Dasselbe gilt von der sie häufig begleitenden, ebenfalls immergrünen und winterblütigen, aber einer anderen Familie entstammenden Kreuzblume, Polygala Chamaebuxus L. Mit Polygala alpinum (DC.) Steudel hat dieses artenreiche Geschlecht auch eine auf die Südalpen und Pyrenäen beschränkte Hochgebirgsart hervorgebracht.

Auch die wieder einer anderen, aber ähnlich verbreiteten Familie angehörige Gattung Daphne verhält sich in vielem ähnlich: Während die Seidelbast-Arten D. Mezereum und alpinum in Süd- und Mitteleuropa, die lorbeerblättrige D. laureola im atlantischen Süd- und Westeuropa weitverbreitete Waldpflanzen sind, zeigen sich die "Steinröseln" aufs engste an die Erica carnea-Heiden gebunden: D. Cneorum L. in wärmeren Waldföhrenheiden, D. striata Tratt. im Krummholz der Ostalpen und eines kleineren Gebiets der französischen Westalpen, D. petraea Leybold in den Dolomiten um den Idro- und Gardasee und die "Königsblume" D. Blagayana Freyer auf den nordbalkanisch-illyrischen Gebirgen drauaufwärts bis in die Umgebungen von Römerbad und Laibach, wo sie ihrer großen, blaßgelben Blumen wegen nicht minder geschätzt und jetzt auch geschützt wird als unsere roten Steinröseln.

Als letzte mit den Ericeten verknüpfte Gattung afrikanischen Stammes nenne ich die der Kugelblumen: Globularia bellidifolia Ten. ist ähnlich wie die Königsblume verbreitet, G. nudicaulis L. hauptsächlich in den subalpinen Ericeten, wogegen die mit ersterer nächstverwandte G. cordifolia bereits die für viele Pflanzen mediterranen Stammes im engsten Sinn so bezeichnende Eurythermie, d. h. eine große Klimaamplitude und entsprechend weite Verbreitung durch mehrere Höhenstufen aufweist.

Von den im ganzen ähnlich verbreiteten Geraniaceen und Linaceen haben nur krautig, z. T. einjährig gewordene Arten in Europa Heimatrecht und eine Sonderentwicklung erlangt. Das altertümliche Geranium macrorhizum L. und G. nodosum L. sind bis in die Südalpen reichende Laubwaldpflanzen, G. argenteum L. eine endemische Felspflanze von den Julischen bis in die Bergamaskeralpen. Das mit dem weitverbreiteten Waldstorchschnabel, G. silvaticum, nächstverwandte G. rivulare Vill. ist ganz auf die subalpine Stufe der Zentralalpen beschränkt, wo es ein größeres Areal in den Westalpen und ein kleineres um das Bernina- und Ortlergebiet besitzt. Der Alpenflachs Linum alpinum L. umfaßt eine auf die Julischen und Sanntaler Alpen beschränkte und zwei in den Kalkalpen weit verbreitete Rassen.

Unter den ebenfalls am reichsten in Afrika entfalteten Fettkräutern oder Crassulaceen enthält die Gattung Sedum zwar keine auf die Alpen, wohl aber einige auf die südeuropäischen Hochgebirge beschränkte Arten, so Sedum

Anacampseros L. in den Pyrenäen, Apenninen und Südalpen, wo seine Areale fast ganz mit denen des Geranium rivulare zusammenfallen, und zwei auch in den Nordalpen bis zur Schneegrenze verbreitete Arten: das einjährige S. atratum L. auf Kalk und das ausdauernde S. alpestre Vill. auf kalkarmem Gestein. Von den 6 Sektionen der großen Gattung Sempervivum sind 4 ganz auf Afrika und die Kanaren beschränkt und nur die eigentlichen Hauswurzen (Sekt. Eu-Sempervivum) haben sich auch über den größten Teil von Europa und bis zum Himalaya auszubreiten vermocht, am weitesten die rotblühenden Arten wie S. arachnoideum, montanum und besonders tectorum (vgl. III 34) im weitern Sinn (doch gibt es auch unter diesen eng begrenzte wie S. dolomiticum Facch. in den Dolomiten), wogegen die Mehrzahl der gelbblühenden auf kleine Areale beschränkt ist, so S. Pittonii Schott auf einige steirische Serpentingebiete, S. Wulfenii Hoppe auf ein größeres Areal in den Ostalpen und ein kleineres im Wallis und S. Gaudini Christ ganz auf die zentralen Westalpen.

Ähnlich in ihrer Gesamtverbreitung, Eurythermie und Euryhygrie (Fähigkeit zur Ertragung von Wassermangel) ist auch die Familie der Cistaceen, aus welcher die großen Formenkreise der Sonnenröschen Helianthemum vulgare und alpestre im weiteren Sinn neben Steppenformen auch eine ganze Reihe von Alpenformen hervorgebracht haben.

Von weiteren Gattungen südhemisphärischen Ursprungs seien nur noch die der Veilchen (Viola) und Frauenmäntel (Alchemilla, vgl. IV 43) genannt.

2. Gruppe. Bildungsherd: Mittelmeerländer.

Mediterranen Stammes im engeren Sinne sind insbesondere viele Familien und Gattungen der höheren Sympetalen, so besonders die Labiaten und Boraginaceen, bezüglich welcher ich jedoch ebenso wir für die beiden vorgenannten Gattungen auf meine Darstellung in Hegis Flora verweisen muß. Wie sich aus zwei der eigenartigsten Boraginaceengattungen, Onosma und Cerinthe (Wachsblume, Abb. 3), Sippen mit ganz auf die Alpen beschränktem, z. T. sehr kleinem Areal herausgebildet haben, zeigt die Karte 1.

Besonders schön zeigen die Herausbildung zahlreicher Oreophyten und Hypsophyten aus Wald- und Steppenpflanzen der Länder um das Mittelländische und Schwarze Meer die Dipsacaceen und Campanulaceen. Aus jenen seien genannt: Die stattliche Cephalaria alpina Schrader, welche von den Westalpen bis in den Südjura, in die Churfirsten und Mittelbünden ausstrahlt, wogegen die Ostalpen mit den Karpaten Knautia longifolia (Waldst. u. Kit.) Koch gemeinsam haben. Endemen Krains sind Scabiosa Hladnikiana Host und Knautia rigidiuscula (Hladn.) Borb., des Kanaltals K. Ressmanni Pacher u. Jabornegg, der ostinsubrischen Kalk- und Dolomitalpen, besonders um den Gardasee Scabiosa vestina Facch., Knautia baldensis Kerner, persicina Kerner, brachytricha Briq. und velutina Briq., der westinsubrischen K. transalpina (Christ) Briq.,



Phot. H. Meusel 1931.

Bild 3. Cerinthe glabra mit Carduus defloratus und Silene inflata bei Zürs am Flexenpaß.

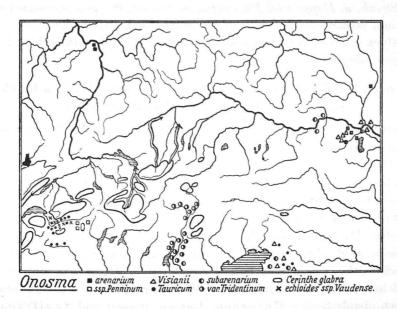


Phot. H. Meusel 1932.

Bild 4. Phyteuma comosum an Dolomitfelsen des Monte Tombea in Südtirol.

der lemanischen sixtina Briq. u. a. Ob alle diese Kleinarten schon im Tertiär entstanden sind, ist sehr fraglich, wenn sie auch zumeist nie vergletschert gewesene Gebiete bewohnen.

Sicherer bis ins Tertiär dürften eine ganze Reihe Campanulaceen der Alpen zurückreichen. Von den Glockenblumen haben die Alpen mit dem Jura und nordbalkanischen Gebirgen die besonders altertümliche Campanula thyrsoidea L. gemeinsam, die Ostalpen mit den Karpaten die kalkmeidende C. alpina Jacq. und die dolomitliebende C. caespitosa Scop., die Westalpen mit französischen Gebirgen C. rhomboidalis L. Endemisch sind C. Zoysii Wulfen in



Karte 1: Verbreitung der Wachsblume Cerinthe glabra Miller und einiger Onosma-Arten im Alpengebiet. Nach Gams und Braun-Blanquet in Hegi V/3 1926.

Aus "Illustrierte Flora v. Mitteleuropa", mit besonderer Berücksichtigung von Deutschland, Österreich und der Schweiz, zum Gebrauch in den Schulen und zum Selbstunterricht von Professor Dr. Gustav Hegi. J. F. Lehmanns Verlag, München.

den südöstlichen Kalkalpen, C. Marchesettii Wit. und Justiniana Wit. in Krain, Morettiana Rchb. in den Dolomiten, Raineri Perp. zwischen Garda- und Luganersee, pulla L. und Beckiana Hayek in den nordöstlichen Kalkalpen und zwei besonders hochalpine, dabei sehr zierliche Arten in den Westalpen: C. cenisia L. mit Ausstrahlungen bis Nordtirol (Fimbertal, Parseierspitze und Tarntaler Köpfe) und C. excisa Schleicher mit isolierten Vorposten in den Bormieser, Bergamasker und Cadorischen Alpen.

Ebenso reich differenziert sind die Teufelskrallen (Phyteuma), als deren Heimat ihr Monograph Richard Schulz geradezu die Alpen bezeichnet. Von auf die Alpen beschränkten Waldarten seien die beiden Formenkreise des Phyteuma betonicifolium Vill. und der südalpinen Arten Ph. Scheuchzeri All., Sieberi Spreng.

usw. genannt. Ein sicher sehr alter Endemit der Südalpen östlich des Comersees ist Ph. comosum L. (vgl. II 16 und Abb. 4). Von den hochalpinen Zwergrapunzeln kehrt das in den Zentralalpen verbreitetste Ph. hemisphaericum L. auch auf spanischen Gebirgen, das für die Curvuleten der Westalpen bezeichnende Ph. pedemontanum R. Schulz ebenfalls auf den Pyrenäen wieder. In einem Teil der penninischen Alpen wird es durch Ph. humile Schleicher ersetzt, im Bernina-, Ortler- und Adamellogebiet durch Ph. Carestiae Biroli (=hedraianthifolium Schulz), in den zentralen Ostalpen durch die beiden weniger kalkmeidenden, früher mit den vorigen als Ph. pauciflorum L. zusammengefaßten Ph. globulariifolium Sternb. u. Hoppe und Ph. confusum Kerner. Ph. pedemontanum erreicht trotz seiner mediterranen Herkunft am Matterhorn 4010 m und wird an Höhe in den Alpen nur von ganz wenigen Blütenpflanzen aus holarktisch verbreiteten Gattungen überboten.

3. Gruppe. Bildungsherd: Gebirge der nördlichen Halbkugel (Europa, Asien und Nordamerika).

Damit verlassen wir den Südstamm und wenden uns Familien zu, von denen wohl auch einzelne Gattungen in den Mittelmeerländern und im besonderen in den Alpen eine Sonderentwicklung durchgemacht, ja sogar es bis zu Gattungsendemismus gebracht haben, deren Hauptentwicklungsherde aber sicher in anderen Kontinenten der Nordhalbkugel, hauptsächlich in Asien zu suchen sind. Mehrere haben sowohl in Hochasien wie in Amerika und in den Mittelmeerländern Massenzentren mit vielen endemischen Arten, so daß sich das ursprüngliche, vielleicht durch die Vergletscherungen vernichtete Ausgangszentrum nicht sicher bestimmen läßt. Das gilt insbesondere von einigen der ursprünglichsten Dikotylenfamilien, wie den Ranunculaceen und den sicher von ihnen abzuleitenden Rosaceen, Leguminosen und Saxifragaceen.

Die Tatsachen, daß Anemone (Pulsatilla) alpina (im weiten Sinn, Abb. 1) und baldensis ausschließlich den europäischen und nordamerikanischen Gebirgen angehören, Anemone Hepatica und narcissiflora nicht nur in Nordasien, sondern auch in Nordamerika wiederkehren, und mehrere Rosaceengattungen wie Crataegus, Rubus und die Dryadinen (Dryas, Sieversia, Geum), in Amerika eher stärker als in Eurasien entwickelt sind, machen für diese Ranunculaceen- und Rosaceengruppen einen durch die Eiszeiten größtenteils vernichteten Entwicklungsherd in der heutigen Arktis wahrscheinlich. Vielleicht lag er in Grönland, das im älteren Tertiär sicher Eichenwälder trug und wohl sowohl mit Nordamerika wie mit Eurasien verbunden war. Andere, wohl jüngere Entwicklungsherde haben sich in Hochasien und in den Mittelmeerländern gebildet, die aber für die Alpenflora erheblich weniger ergiebig als die des vorbesprochenen Südstammes waren.

So haben die arktotertiär verbreiteten Gattungen Anemone (inkl. Pulsatilla), Trollius, Caltha, Delphinium, Aconitum und Thalictrum in den Alpen wohl eine



Phot. H. Gams 1932. Bild 5. Ranunculus Seguierii und Gregoria Vitaliana am Sellajoch in den Dolomiten.



Phot. H. Meusel 1932.

Bild 6. Saxifraga arachnoidea im Ledrotal.

große Menge Lokalrassen (z. B. Pulsatilla Halleri All., polyscapa Beauverd und stiriaca Pritz., die wohl aus Kreuzungen von P. montana, pratensis, patens und vernalis entstanden sind, Delphinium elatum var. tiroliense Kerner, Aconitum Napellus var. tauricum Wulfen, A. Lycoctonum ssp. ranunculifolium Rchb. u.a.) hervorgebracht, aber keine einzige endemische "gute Art". Ausnahmen bilden unter den Ranunculaceen nur die Gattungen Aquilegia mit vielen arktotertiär verbreiteten (z. T. im Himalaya und in Kalifornien bis zu 4000 m steigenden) und 3 endemisch-alpinen Arten (A. alpina L., Abb. 7, von den Westalpen bis zum Rätikon, Engadin und Tonale, eine der schönsten Alpenpflanzen überhaupt, A. thalictrifolia Schott u. Kotschy in den südlichen Kalkalpen und die ähnliche A. Einseleana F. W. Schulz ebenda und vereinzelt in den Nordalpen, vgl. II 18 u. 65, III 49); Callianthemum (Jägerkraut) mit 6 Arten in Hochasien, einer von den Karpaten und illyrischen Gebirgen bis zu den Pyrenäen und zwei endemisch-ostalpinen (C. rutifolium [L.] Rchb. = anemonoides Schott in den nordöstlichen Dolomitalpen und C. Kernerianum Freyn um den Gardasee); schließlich Ranunculus selbst. Die gelben Hahnenfüße waren in den Alpen nicht produktiver als die Anemonen und Eisenhüte, indem sie auch nur Kleinarten abgespalten haben, so der von den Pyrenäen bis Montenegro und in die Karpaten verbreitete R. thora den R. hybridus Biria, der weitverbreitete R. polyanthemus den R. breyninus Crantz, der von den Pyrenäen bis zum Kaukasus reichende R. montanus in den Westalpen R. aduncus Gren. et Godr., in den Ostalpen R. Hornschuchii Hoppe und carinthiacus Hoppe. Am selbständigsten haben sich in Europa die weißen Bergranunkeln entfaltet, so die weitverbreiteten R. alpestris und aconitifolius. R. pyrenaeus und parnassifolius sind auf die Gebirge von den Alpen bis zur Pyrenäenhalbinsel beschränkt. Der nur auf den Bergen um den Gardasee wachsende R. bilobus Bert. dürfte ebenso wie R. majellensis (Ten.) der Abruzzen von dem aus den Balkanländern und Karpaten heute nur bis in die Steiermark reichenden R. crenatus Waldst. u. Kit. abzuleiten sein. Ein besonders zerstückeltes Areal hat R. Seguierii Vill. (Abb. 5): Größere Teilareale in den Dolomiten und Südwestalpen, ganz kleine in Unterwalden, im Südjura und Apennin. Ob auch die sowohl in den Westalpen (am Finsteraarhorn bis 4270 m) und Ostalpen (am Großglockner bis 3780 m) wie in Skandinavien (in Jotunheimen bis 2370 m) am höchsten steigende Blütenpflanze, Ranunculus glacialis L. (= Oxygraphis vulgaris Freyn, nicht zu verwechseln mit der nordasiatischen O. glacialis Bunge) in den Alpen entstanden ist, muß offengelassen werden. Sie reicht von den Karpaten bis zur Sierra Nevada, Ostgrönland und Spitzbergen, fehlt jedoch in Asien und Amerika.

Unter den Rosaceen hat die ursprünglich wohl gleich den übrigen Dryadinen aus Amerika stammende Gattung Sieversia in einem sekundären Entwicklungsherd der südeuropäischen Gebirge S. montana und reptans hervorgebracht. Wie diese zu den Anemonen, verhalten sich die Fingerkräuter zu den Hahnenfüßen: An gelben Fingerkräutern haben die Alpen, abgesehen von Klein-

formen, wenig Eigenes hervorgebracht. Potentilla aurea L. reicht von Spanien bis Kleinasien. Die kalkbedürftige P. dubia (Crantz) Zimm. und die kalkmeidenden P. grandiflora L. und frigida Vill. haben die Alpen mit den Pyrenäen gemeinsam. Dagegen haben die weiβblühenden, haarfrüchtigen Fingerkräuter aus der Verwandtschaft der um das westliche Mittelmeer weitverbreiteten P. caulescens daselbst mehrere gute Arten entwickelt; P. grammopetala Moretti in den kristallinen Südwestalpen, die dolomitliebende P. nitida L. in den Südwestalpen, südöstlichen Dolomiten (vgl. II 18) und Apenninen und die kalkstete P. Clusiana Jacq. in den Ostalpen und Karpaten. Die von den Potentilleen ursprünglich wohl auf der Südhemisphäre abgezweigte Gattung Alchemilla hat ebenfalls auf den südeuropäischen Gebirgen eine Sonderentwicklung durchgemacht und z. B. in den Alpen die nachträglich bis in die Arktis eingewanderte Gruppe der Silbermäntel (Alpinae, vgl. IV 43) und die ganz auf die Schneeböden der Alpen (östlich bis zur Silvretta und zum Ortlergebiet) beschränkte A. pentaphyllea L. hervorgebracht.

Die Schmetterlingsblütler haben sich am üppigsten in den Tropen der Alten und ganz besonders der Neuen Welt entfaltet, doch haben einige Gruppen wie die Genisteen und Trifolieen in den Mittelmeerländern und die Astragaleen ebenda und in noch höherem Maße in Innerasien eine große Menge neuer Gattungen und Arten und darunter auch Oreophyten hervorgebracht.

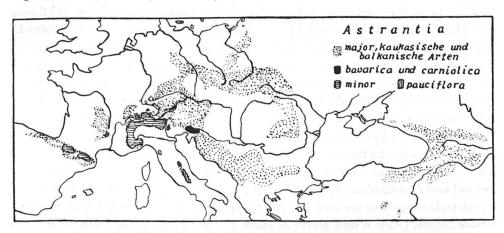
Unter den Ginstern gibt es einige, die sich ganz wie Daphne Blagayana usw. (S. 15) in den Ericeten nördlich der Adria entwickelt oder wenigstens erhalten haben: Den Kugelginster, Cytisanthus radiatus (L.) Lang, der auch einige kleine Teilareale im Innern der Ost- und Westalpen besitzt, den östlich des Comersees weitverbreiteten Cytisus purpureus Scop. (Abb. 2) und den ganz auf die Umgebung des Comer- und Luganersees beschränkten C. emeriflorus Rchb.

Ononis cenisia L. und rotundifolia L. (jene in den Alpen nur im Westen, diese bis Tirol und Kärnten) sind prächtige Erzeugnisse der Gebirge um das westliche Mittelmeer. Mehrere Klee-Arten (darunter das wohlriechende Trifolium alpinum L.) sind über viele südeuropäische Gebirge verbreitet, wogegen T. noricum Wulfen auf die illyrischen Gebirge und südöstlichsten Alpen und das einbis zweijährige T. saxatile All. ganz auf die penninischen Zentralalpen und ein seltsam isoliertes Areal bei Schnals in Tirol beschränkt ist.

Die große Mehrzahl der asiatischen Astragaleen und der von diesen abzuleitenden Hedysareen hat die Alpen wohl erst in den Eiszeiten erreicht, doch gibt es in den Alpen auch Astragalus-Arten mediterraner Herkunft, wie den stachligen A. sempervirens Lam. Bei den endemischen A. leontinus (Wulfen), triflorus (Hoppe) und foetidus (Vill.) ist die Herkunft unklar. Auch die Wundklee-Arten (Anthyllis alpestris, montana usw.) und die Vicieen, von denen die auffallend zwischen Vicia und Lathyrus stehende Vicia oroboides Wulfen aus den nördlichen Balkanländern bis in die Südostalpen reicht und wohl schon im Tertiär die Laubwälder dieses Gebiets bewohnt haben dürfte, haben es in den südeuro-

päischen Gebirgen zu einer gewissen, wenn auch bescheidenen Sonderentfaltung gebracht.

Sehr viel bedeutender ist diese innerhalb der Umbelliferen, von welchen eine ganze Reihe von Gattungen auf dieses Gebiet beschränkt oder doch von ihm ausgegangen sind. Die Doldenpflanzen haben sowohl auf der Süd- wie auf der Nordhemisphäre und im besonderen in den Mittelmeerländern viele Neubildungen hervorgebracht, ja einzelne Gattungen und selbst Arten (so besonders das äußerst disjunkt verbreitete Bupleurum ranunculoides L.) zeigen noch in ihrer heutigen Verbreitung das besonders wechselvolle Schicksal dieser Familie an. Mehrere Gattungen und Arten sind rein europäisch. Fast alle südeuropäischen Gebirge haben endemische Arten. Als Beispiel einer Gattung mit Zentrum in den Alpen diene Astrantia (Sterndolde), Karte 2. Die am weitesten verbreitete A.



Karte 2: Die Gesamtverbreitung der Gattung Astrantia und der mitteleuropäischen Arten nach Grintzesco 1910 und Thellung in Hegi V/2.

major L. wird durch eine Reihe von Formen, welche der Monograph Grintzesco als Unterarten und Varietäten bewertet, und zwei endemisch-ostalpine Kleinarten (A. carniolica Wulfen nur in den Südostalpen, A. bavarica F. Schultz außerdem auch in den Nordalpen zwischen Inn und Isar, vgl. II 20, und den analogen Fall bei Aquilegia!) mit der westalpin-pyrenäischen, im Gegensatz zu den vorigen kalkmeidenden A. minor L. und der apenninischen A. pauciflora Bert. verbunden. Auch die ebenfalls vom gewöhnlichen Umbelliferentyp stark abweichende Gattung Bupleurum weist neben einer größeren Zahlteils weiter verbreiteter, teils ganz auf die Südalpen beschränkter Arten und Unterarten (z. B. petraeum L. und baldense Turra) eine kalkmeidende Art (B. stellatum L.) in den Westalpen und auf Korsika auf.

Einige große Doldenpflanzen monotypischer Gattung sind fast ganz auf die Südalpen beschränkt: Trochiscanthes nodiflorus (All.) Koch in den West- und Südalpen bis in die Umgebung des Genfersees, Piemont und Vallarsa, das übelriechende Molopospermum peloponnesiacum (L.) Koch außer in den Südalpen nur in den Pyrenäen (nicht in Griechenland), Hladnikia pastinacifolia Rchb. nur auf

wenigen Krainer Bergen, Grafia (Hladnikia) golaka (Hacquet) Rchb. außer in den südöstlichsten Kalkalpen auch in den Abruzzen und illyrischen Gebirgen. Ähnlich verbreitet sind Hacquetia epipactis Scop., die bis in die Karpaten reicht, und die Gattung Athamanta, von welcher A. turbith (L.) Brot. (= Matthioli Wulfen) auf die südöstlichsten Alpen beschränkt ist, A. Haynaldii Borb. u. Uechtr. von diesen bis auf die illyrischen Gebirge und nur A. cretensis L. über den größten Teil der Kalkalpen und bis in den Jura verbreitet ist. Auch die prächtige Alpenmannstreu Eryngium alpinum L. reicht von den illyrischen Gebirgen durch die Kalkalpen bis in den Südjura.

Sicher nicht in Südeuropa, sondern im östlichen Asien entstanden ist die Familie der Saxifragaceen und vor allem die Gattung Saxifraga selbst, über deren Verbreitung wir dank den Arbeiten des Altmeisters Engler und seiner Schüler besonders gut unterrichtet sind. Die Annahme, daß einige Sektionen wie Miscopetalum (mit der wohl in den Balkanländern entstandenen S. rotundifolia (Abb. 8), Cymbalaria (mit der ostmediterranen S. hederacea und der noch von Engler in eine besondere Gattung Zahlbrucknera gestellten, endemisch-ostalpinen S. paradoxa Sternb., vgl. II 28) und die in den Alpen besonders reich vertretenen Sektionen Dactyloides, Euaizoonia (S. aizoon und Verwandte), Kabschia und Porphyrion schon im Tertiär oder doch vor den letzten Eiszeiten die südeuropäischen Gebirge besiedelt haben, läßt sich zwar nicht sicher beweisen, ist aber bei der selbständigen Entwicklung in diesen recht wahrscheinlich; wogegen für Arten einiger anderer Gruppen wie Nephrophyllum (z. B. S. granulata und cernua) und Hirculoideae (S. hirculus) mit Einwanderung erst während der größten Vergletscherungen zu rechnen ist. Immerhin enthält erstere Sektion in S. arachnoidea Sternb. (Abb. 6 und Karte 3) einen der merkwürdigsten Reliktendemiten Südtirols. Einige Arten wie S. stellaris (Sekt. Boraphila) und cuneifolia (Sekt. Robertsonia) scheinen über die Westarktis und die Pyrenäen in die Alpen gekommen zu sein. Die Verbreitung einiger endemisch-alpiner Arten zeigt die Karte 3.

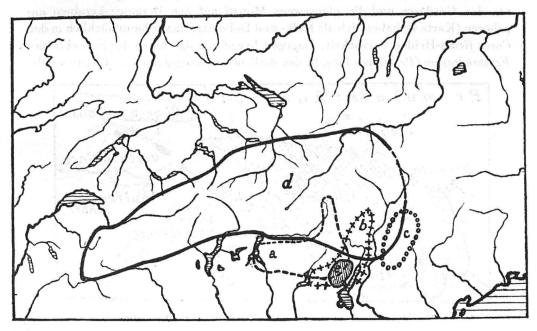
Besonders bezeichnend für die Alpen ist der starke Endemismus aus den viele extreme Polsterpflanzen enthaltenden Sektionen Dactyloides (mit S.aphylla Sternb., tenella Wulfen, Facchinii Koch u. a. in den Ostalpen, S. muscoides All., Seguieri Spreng., ajugifolia L. u. a. in den Westalpen, S. androsacea, moschata u. a. von weiterer Verbreitung), Kabschia (S. caesia L. weit verbreitet, squarrosa Sieber in den Dolomiten, Burseriana L. ebenda und ähnlich wie Astrantia bavarica usw. auch in den Nordostalpen, tombeanensis Boiss. um den Gardasee, Vandellii Sternb. auf den Bergamasker und diapensioides Bell. auf den südwestlichen Dolomitalpen) und Porphyrion (S. biflora All. und Rudolphiana Hornsch. nur auf den Alpen, besonders bezeichnend für die "Bratschen" der Tauern, S. retusa Gouan einerseits von den östlichsten Alpen in die Karpaten, andrerseits von den westlichsten in die Pyrenäen ausstrahlend, dazwischen fehlend, schließlich S. oppositifolia L.). Die letztgenannte Art ist als die wohl älteste der Gruppe aus Hochasien in die europäischen Gebirge und später in die Arktis eingewandert, wo sie



Bild 7. Aquilegia alpina im Eifischtal (Wallis).

Phot. H. Meusel 1931.

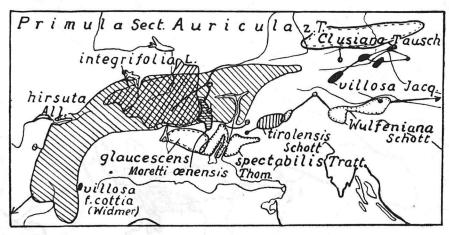
Bild 8. Tozzia alpina mit Saxifragarotundifolia, Cicerbita alpina und Adenostyles Alliariae im Grünerlengebüsch des Arlbergs. heute die am weitesten polwärts (bis 83° 15') vorgedrungene Blütenpflanze ist. Da die Art am meisten Formen in den Alpen ausgebildet hat und die in der Arktis zirkumpolar verbreitete Rasse (subsp. arcto-alpina Br.-Bl.) mit derjenigen der Karpaten und Alpen, nicht aber mit derjenigen Hochasiens übereinstimmt, ist das arktische Areal wohl erst im Lauf der Eiszeiten vom europäischen abgezweigt.



Karte 3: Die Areale einiger endemisch-alpiner Saxifragen: a) S. Vandellii Sternb., b) tombeanensis Boiss., c) Fachinii Koch, d) Seguierii Spreng., e) arachnoidea Sternb. nach Braun-Blanquet aus Hegi IV/2. Aus "Illustrierte Flora v. Mitteleuropa", mit besonderer Berücksichtigung von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Von Professor Dr. Gustav Hegi. J. F. Lehmanns Verlag, München.

Trotz ganz anderer Abstammung stimmen mit den Steinbrechen mehrere Gattungen der Primulaceen nicht nur im Sproßbau und in den Standortsansprüchen, sondern auch hinsichtlich der primären, in Hochasien gelegenen und der sekundären Entwicklungszentren und der heutigen Verbreitung ganz auffallend überein. In der Gattung Primula ist die Sektion Auricula für die südeuropäischen Hochgebirge besonders bezeichnend. Zur Ertragung extremer Lebensbedingungen scheint sie u. a. dadurch befähigt, daß sie dreimal soviel Chromosomen (Erbträger im Zellkern) als die Mehrzahl der übrigen Schlüsselblumen besitzt. Die alten Arten Pr. Auricula L. (Subsekt. Eu-Auricula, Petergstam, Platenigl, vgl. II 47), Wulfeniana Schott (Subsect. Arthritica), minima L. (Subsekt. Chamaecallis, Roß-Speik) und Pr. glutinosa Wulfen (Subsekt. Cyanopis, blauer Speik) sind, obwohl sie heute ihre Hauptverbreitung in den Ostalpen haben, wohl nicht in diesen, sondern in den nördlichen Balkanländern aus asiatischen Vorfahren hervorgegangen und haben dann in den Alpen, sei es durch Kreuzung oder durch Mutation, eine große Zahl neuer Formen hervorgebracht. Die Eu-Auriculae,

welcher außer der verbreitetsten und einer süditalienischen Art noch Pr. marginata der französischen Westalpen und Pr. carniolica Jacq. der Julischen Alpen umfassen, und die Arthriticae, denen die von den illyrischen Gebirgen und Siebenbürgen bis in die Südost-Alpen reichende Pr. Wulfeniana Schott, Pr. Clusiana Tausch (Schneerösl) der nordöstlichen Kalkalpen, Pr. spectabilis Tratt. um den Gardasee und Pr. glaucescens Moretti auf den Bergamaskeralpen angehören (Karte 4), haben sich als Kalk- und Dolomitpflanzen hauptsächlich in den Carex firma-Heiden entwickelt. Dagegen bewohnen die Arten der Subsektionen Erythrodrosum (Pr. villosa Jacq. in den östlichsten Zentralalpen und dann wieder

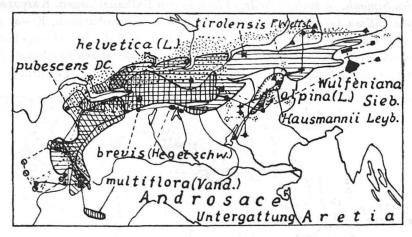


Karte 4: Die Verbreitung eigener endemisch-alpiner Primula-Arten. Nach Lüdi in Hegi V/3 1926.

in den Cottischen Alpen, Pr. hirsuta All. und viscosa All. von Tirol bis in die Pyrenäen, oenensis Thomas in den mittleren Südalpen und verwandte Arten der Westalpen und Apenninen), Chamaecallis (nur Pr. minima L.) und Cyanopis (nur Pr. glutinosa Wulfen) kalkfreie Felsspalten, Carex curvula-Heiden und Schneeböden. Wie aus Pr. Auricula und hirsuta in Tiroler und Schweizer Grenzgebieten zwischen Kalk und Urgestein die Pr. pubescens Host, die Stammpflanze der ungezählten Gartenaurikeln entstanden ist, so scheinen aus Kreuzungen der Arthriticae und Erythrodrosa die Arten der Subsektion Rhopsidium entstanden zu sein: Pr. tirolensis Schott in den Dolomiten, Pr. integrifolia L. in den rhätischen Zentralalpen, Pr. Allionii Lois. in den Seealpen usw.

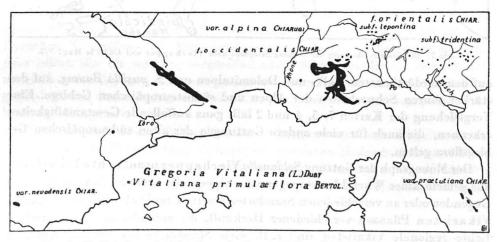
Mit den Primeln sind aus gemeinsamer westchinesischer Wurzel die Mannsschilde (Androsace) entsprossen, welche in den Sektionen Chamaejasme und Aretia extreme Hochalpenpflanzen hervorgebracht haben. Den Kalkalpen gehören an z. B. die weit verbreiteten A. Chamaejasme Wulfen und helvetica (L.) Gaudin, die auf ein größeres Areal in den Dolomiten und mehrere kleine in den nordöstlichen Kalkalpen beschränkte A. Hausmannii Leybold (vgl. II 63 und Karte 5) und die westalpin-pyrenäische A. pubescens DC., den Urgesteinsalpen die bis in die Karpaten und Apenninen reichende A. obtusifolia All. und die

endemische, am Großglockner 3400 m und im Berner Oberland 4043 m erreichende A. alpina (L.) Lam. (= glacialis Hoppe), die auf die östlichsten Zentralalpen beschränkte A. Wulfeniana Sieber, die auf einem einzigen Gipfel des Gschnitztals erst 1919 entdeckte A. tirolensis F. Wettst, die auf Westinsubrien beschränkte A. brevis (Hegetschw.) Ces. und die außer auf den Westalpen auch auf anderen westeuropäischen Gebirgen beheimateten A. carnea L. und multiflora (Vand.) Mor. (= imbricata Lam.).



Karte 5: Verbreitung einiger alpiner Androsace-Arten aus der Untergattung Aretia nach Lüdi in Hegi V/3 ergänzt vom Verf.

Der gemeinsamen Wurzel der vorigen und einiger weiterer in Westasien und Nordamerika lebender Gattungen entsprossen, aber ganz auf die südeuropäischen

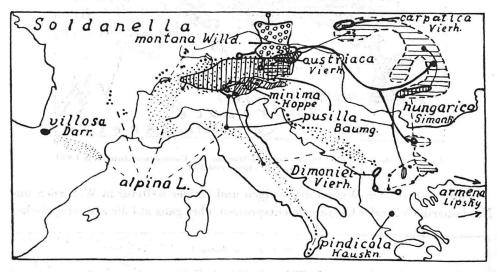


Karte 6: Die Verbreitung sämtlicher Rassen der Gregoria Vitaliana (L.) Duby nach Chiarugi 1930.

Gebirge von den Südalpen und Abruzzen bis zur Sierra Nevada (Karte 6) beschränkt ist die monotypische Gregoria Vitaliana (L.) Duby = Vitaliana primu-

laeflora Bert. (Abb. 5), welche, wie kürzlich Chiarugi gezeigt hat, mehrere geographische Rassen umfaßt.

Noch selbständiger ist die wohl erst in Südosteuropa aus tertiären Waldprimeln hervorgegangene, ebenfalls (von einer ungenügend bekannten armenischen Art abgesehen) rein südeuropäische Gattung Soldanella. Der Übergang von Waldpflanzen zu Hochgebirgspflanzen ist in der Gruppe der Montanae (S. montana Willd. in den Gebirgen um die obere Donau bis in die Nordostalpen, hungarica Simonk. = major (Neilr.) Vierh. in den Balkangebirgen, Karpaten und Muralpen, villosa Darracq in den Pyrenäen) schön zu beobachten. Etwas weiter haben sich von dieser Gruppe S. carpatica Vierh. und die im Alpengebiet verbreitetste S. alpina L. entfernt, noch weiter die röhrenkronigen Eisglöckeln (Tubiflores): S. minima Hoppe auf den Südalpen und Apenninen, S. austriaca Vierh.



Karte 7: Die Gesamtverbreitung der Gattung Soldanella nach Vierhapper und Lüdi in Hegi V/3.

auf den nordöstlichsten Kalk- und Dolomitalpen und S. pusilla Baumg. auf den stärker sauren Schneeböden der Alpen und südosteuropäischen Gebirge. Eine Vergleichung der Karten 7, 5, 4 und 2 läßt ganz auffallende Gesetzmäßigkeiten erkennen, die auch für viele andere Gattungen der alten südeuropäischen Gebirgsflora gelten.

Der Monograph der Gattung Soldanella Vierhapper nennt echte Vikaristen aus gemeinsamer Wurzel hervorgegangene Sippen, die einander in verschiedenen Gegenden oder an verschiedenen Standorten ersetzen, und falsche oder Pseudo-Vikaristen Pflanzen verschiedener Herkunft, die einander ähnlich vertreten. Echte regionale Vikaristen sind z. B. viele Steinbreche der Sektion Kabschia (Karte 3), Primeln der Sektion Arthitica (Karte 4), die Gregoria-Rassen (Karte 6), Soldanella montana, hungarica und villosa einerseits, minima und austriaca andrerseits (Karte 7); standörtliche Vikaristen mit verschiedenen Ansprüchen z. B.

Primula Clusiana (auf Kalk) und integrifolia (auf kalkarmer Unterlage), Androsace helvetica (auf Kalk und Dolomit), Wulfeniana und multiflora (auf Urgestein), Soldanella minima und austriaca (auf Kalk und Dolomit) und pusilla (auf kalkarmer Unterlage).

Eine auffallende, sowohl bei den Standortsvikaristen von Astrantia, Primula, Soldanella, Rhododendron usw. wie auch innerhalb solcher Formenkreise wie Festuca varia, Eritrichium nanum und Senecio abrotanifolius zu beobachtende Erscheinung ist die vorzugsweise Herausbildung von Kalkrassen im Osten, kalkmeidenden im Westen. Solche standörtlich vikarierende Rassen innerhalb einer Kollektivart (Coenospecies) bezeichnen wir heute nach Turessons Vorschlag als Oekotypen; wenn sie von höherem systematischem Rang sind (z. B. Soldanella montana und hungarica), als Oekospecies. Pseudovikaristen gehören dagegen nie der gleichen Coenospecies, sondern in der Regel verschiedenen Sektionen an, z. B. Primula Auricula und farinosa in den Firmeten, hirsuta, minima und glutinosa in den Curvuleten, deren geographische Facies ebenso durch falsche wie durch echte Vikaristen von Primula, Phyteuma, Senecio usw. bezeichnet werden.

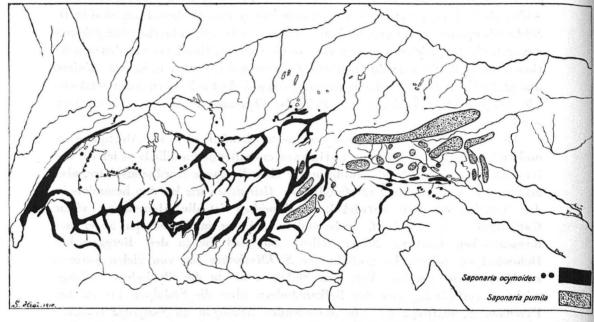
Als mit den Primulaceen näher verwandte, ebenfalls viele alte Alpenpflanzen und im besonderen auch Polsterpflanzen enthaltende Familie lasse ich die der Nelkengewächse folgen. Sowohl in der über die ganze Nordhemisphäre, also arktotertiär verbreiteten Unterfamilie der Alsinoideen wie bei den besonders in den Mittelmeerländern entwickelten Silenoideen ist die Abgrenzung vieler Gattungen recht unscharf, insbesondere bei der in Südeuropa ungeheuer formenreichen Gattung Silene selbst. So wird die in den Bergamasker Dolomitalpen endemische, großblumige S. Elisabethae Jan von vielen Autoren zu Melandrium gezählt. Von den Südalpen bis in die illyrischen Gebirge reicht S. vallesia L., von den Balkanländern über die Südalpen bis zu den Pyrenäen S. saxifraga L. Ein auffallendes Analogon zu Saxifraga oppositifolia bildet die oft mit ihr vergesellschaftete Silene acaulis L.: Sie hat sich ebenfalls in den Alpen in mehrere regional und standörtlich vikarierende Rassen gegliedert, von denen eine im Lauf der Eiszeiten in der Arktis zirkumpolare Verbreitung erlangt hat.

Hauptsächlich in den Balkanländern verbreitet sind die kalkholden Arten der Gattung oder Untergattung Heliosperma, von denen H. quadridentatum (Murray) durch die Karpaten und Kalkalpen bis zu den Pyrenäen reicht, H. alpestre (Jacq). Rchb. nur von den illyrischen Gebirgen bis in die Ostalpen, auf deren Süden H. eriophorum Juratzka beschränkt ist.

Ebenfalls nahestehend und auch vorwiegend mediterran ist die Gattung Saponaria, von welcher die westmediterrane S. ocymoides L. weit in die Alpen eingedrungen ist. Endemisch sind S. lutea L. in den Westalpen, S. pumila (St. Lager) Janchen (= Silene pumilio Wulfen) in den zentralen Ostalpen und Siebenbürgen (Karte 8, II 27). Ein prächtiger Endemit der Südalpen ist die Jupitersblume

Lychnis Flos Jovis (L.) Desr. Auch Dianthus hat dort aus den Coenospecies D. Carthusianorum, silvester und Seguierii eine ganze Reihe Lokalformen. Nur mit balkanischen Arten näher verwandt sind die beiden oft miteinander verwechselten, aber sich scharf ausschließenden Hochgebirgsnelken: Dianthus alpinus L. ("Kühdrecknagerl") in den östlichsten Kalkalpen und D. glacialis Haenke (Gletschernelke) in den östlichen Zentralalpen und Karpaten.

Von den Alsineen seien als alte Alpenbewohner einige Verwandte des auch in den Karpaten und im Kaukasus beheimateten Geröllhornkrauts, Cerastium latifolium L. genannt: Das aus den Südkarpaten bis in die östlichen Kalkalpen



Karte 8: Das Alpenareal von Saponaria ocymoides L. und pumila (St. Lager) Janchen nach Hegi III 1910.
Aus "Illustrierte Flora v. Mitteleuropa", mit besonderer Berücksichtigung von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Von Professor Dr. Gustav Hegi. J. F. Lehmanns Verlag, München.

reichende C. carinthiacum Vest, das schwachsaure Schuttböden ausschließlich der Hochalpen besiedelnde C. pedunculatum Gaudin und die kalkmeidende, den Zentralalpen und Karpaten gemeinsame Gipfelpflanze C. uniflorum Clairville. Aus der ähnlich verbreiteten Gattung Minuartia (= Alsine) sind z. B. M. sedoides, recurva und laricifolia über zahlreiche europäische Hochgebirge, M. verna auch in Asien und in der Arktis weit verbreitet, Endemiten der Kalkalpen dagegen M. aretioides (Somerauer) = Alsine octandra (Sieber), M. rupestris (Fenzl) = Alsine lanceolata Mert. u. Koch, die rein ostalpine M. austriaca Wahlenb. und die auf die Grigna am Comersee beschränkte M. grineensis (Thomas) Graebner. Noch mehr endemisch-alpine Kalkpflanzen enthält die nahe verwandte Gattung Moehringia: Die auf Kalkschneeböden weitverbreitete M. ciliata (Scop.) Dalla

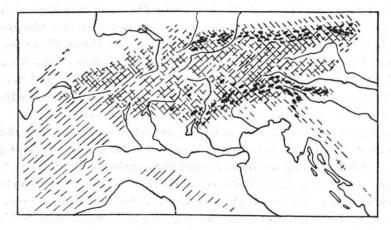
Torre und mehrere auf kleine Abschnitte der Südalpen beschränkte, wie M. diversifolia Dolliner, villosa (Wulfen) Fenzl, Ponae Fenzl und glaucovirens Bert. Die einjährige Arenaria Marschlinsii Koch verhält sich als endemisch-hochalpiner Oekotyp der weitverbreiteten A. serpyllifolia zu dieser ähnlich wie Trifolium saxatile (S. 20) zu Tr. striatum. Auch die auf wenige Reliktareale der Hochalpen und Pyrenäen beschränkte Herniaria alpina Vill. muß sich schon vor sehr langer Zeit von ihren mediterranen Vorfahren abgegliedert haben.

Gleich den Umbelliferen und Caryophyllaceen sind auch die Kreuzblütler in zahlreichen, z. T. nur unscharf begrenzten Gattungen sehr weit verbreitet und zeigen in den Mittelmeerländern und südeuropäischen Gebirgen starken und sicher alten Endemismus. Die endemisch-alpinen Cruciferen verteilen sich auf drei Gruppen: Rein mediterranen Gattungen entstammen z. B. mehrere Lokalformen der weitverbreiteten Coenospecies Biscutella levigata, Aethionema saxatile (z. B. var. Thomasianum Gay in den zentralen Westalpen und im algerischen Atlas), Hutchinsia alpina (z. B. H. brevicaulis Hoppe in den Zentralalpen und Pyrenäen) und Matthiola tristis (z. B. ssp. vallesiaca Gay in den Südalpen). Von den spanischen bis in die balkanischen Gebirge reichen Petrocallis pyrenaica (L.) R. Br. und Kernera saxatilis (L.) R. Br., wogegen K. alpina (Tausch unter Rhizobotrya) Prantl auf die Südtiroler Dolomiten beschränkt ist und Sisymbrium pinnatifidum Lam. et DC. und tanacetifolium L. von den Gebirgen der Iberischen Halbinsel nur bis in die Westalpen (bis ins Wallis) reichen.

Als arktotertiär verbreitete Gattungen, die schon im Tertiär der südeuropäischen Waldflora angehört haben müssen, seien Cardamine und Thlaspi genannt. Cardamine trifolia L. und asarifolia L. sind immergrüne Waldpflanzen, C. resedifolia L. und alpina L. kalkmeidende, mit arktischen Arten nahe verwandte Hochgebirgspflanzen der südeuropäischen Gebirge. Thlaspi alpinum Crantz und rotundifolium (L.) Gaudin sind ebenfalls über die südeuropäischen Gebirge weit verbreitet, haben aber in den Alpen mehrere Lokalformen abgespalten, so das letztgenannte, auf Kalkgeröll wachsende Täschelkraut in den Karnischen Alpen Th. cepaeifolium Wulfen, in den Penninischen Zentralalpen Th. corymbosum Gay.

Die dritte Cruciferengruppe ist südsibirischer Herkunft und hat sich wahrscheinlich erst in den älteren Eiszeiten über die südeuropäischen Gebirge ausgebreitet, aber dort auch neue Arten hervorgebracht. Hierher zählen eine ganze Reihe von Felsenhungerblümchen, so Draba siliquosa M. B. (= carinthiaca Hoppe) vom Kaukasus bis zu den Pyrenäen, D. Kotschyi Stur und stellata Jacq. in den Karpaten und Ostalpen und als ganz auf Teile der Ostalpen beschränkte, aber auch mit sibirischen nahe verwandte Arten D. Hoppeana Rchb., Sauteri Hoppe und ladina Br.-Bl. Erysimum helveticum (Jacq.) DC. ist auf die Zentralalpen und illyrischen Gebirge beschränkt, aber mit sibirischen Arten nahe verwandt, ebenso Braya alpina Sternb., die nur in Kärnten und Tirol vorkommt (die Angaben aus der Arktis beziehen sich auf B. glabella Richards. = purpurascens [R. Br.] Bunge).

An diese Gruppe schließe ich als arktisch-alpine, am reichsten in Ostasien und Südsibirien entfaltete Vertreter einer nächstverwandten Familie die gelb und weiß blühenden Alpenmohne (Papaver Sect. Scapiflora, vgl. II 8) an. Auch sie haben in der Arktis — in Norwegen nachweislich schon vor der letzten, aber wohl erst nach der vorletzten Eiszeit — und in den südeuropäischen Gebirgen eine ganze Reihe von mehr oder weniger scharf abgegrenzten Arten hervorgebracht. Die südeuropäische Gesamtart P. alpinum L. oder P. pyrenaicum L. im weiteren Sinn umfaßt 5 Kleinarten: P. Kerneri Hayek in den illyrischen Gebirgen und Südostalpen, P. aurantiacum Lois. em. Hayek (= rhaeticum Leresche = pyrenaicum L. em. Kerner) in den Alpen (nur südlich des Inns und der oberen Rhone), Apenninen und Pyrenäen, P. suaveolens Lap. auf diesen und der Sierra Nevada und die beiden weißblühenden P. Sendtneri Kerner und Burseri Crantz (= alpinum L. s. str.) auf den nördlichen Kalkalpen, das letzte nur auf den westlichsten und östlichsten sowie auf der Hohen Tatra und in den Abruzzen.



Karte 9: Verbreitung von W. Rhododendron ferrugineum L. (auch in den Pyrenäen), Rh. hirsutum L. und Rhodothamnus Chamaecistus (L.) Rchb. in den Alpen. Orig.

Die schon S. 14 als besonders reich auf der Südhalbkugel entfaltet genannte Familie der Ericaceen hat sich auch in Nordamerika und Ostasien weiterentwickelt. Von dem asiatischen Herd sind z. B. die Alpenrosen (Rhododendron) jedenfalls schon im Tertiär in die Gebirge um das Schwarze und Mittelländische Meer eingewandert. So hat Rh. ponticum L. noch in den warmen Zwischeneiszeiten auch die Südalpen geschmückt, ist über den Brenner bis an die Innsbrucker Nordkette gewandert, aber durch die letzten Eiszeiten aus dem ganzen Alpengebiet verbannt und erst durch den Menschen wieder als Zierstrauch eingeführt worden. Unsere beiden Alpenrosen (vgl. I 22 und III 33) sind fast ganz auf das Alpengebiet beschränkt: Das kalkstete Rh. hirsutum reicht aus seinem ostalpinen Hauptareal westlich nur bis in die Umgebung des Genfersees, östlich bis in die illyrischen Gebirge (für die Tatra fraglich). Das saure Böden bewohnende Rh. ferrugineum ist wie so viele kalkmeidende Alpenpflanzen westlich (vgl. Karte 9

und S. 27) und fehlt bereits den nordöstlichsten und südöstlichsten Kalkalpen, wächst aber auf einigen südkroatischen Bergen, in den nördlichen Apenninen, im Jura und in den Pyrenäen.

Das früher ebenfalls zu den Alpenrosen gezählte, aber mit ihnen nicht näher verwandte Sennararösl, Rhodothamnus Chamaecistus (L.) Rchb. (vgl. IV 32 und Karte 9) scheint ganz auf die südlichen und nördlichen Dolomitalpen östlich der Adda und des Lechs beschränkt, da die alten Angaben aus Südkroatien und Siebenbürgen nicht bestätigt und die aus Asien sicher falsch sind. Die Art hat weder in Europa noch in Asien nähere Verwandte und gehört vielleicht gleich der überall mit ihr vergesellschafteten Sennara (Erica carnea) und deren S. 14, 15 und 20 genannten Begleitern dem altafrikanischen Element an.

Auch die Gentianaceen sind sicher außereuropäischen, ursprünglich vielleicht neuweltlichen Ursprungs. Die Enziane im weiteren Sinn schließen sich eng an die altertümliche, über einen großen Teil der Erde verbreitete Gattung Swertia an, von der nur eine der verbreitetsten Arten, Sw. perennis L., auch die Alpen besiedelt hat, wahrscheinlich erst im Lauf der älteren Eiszeiten.

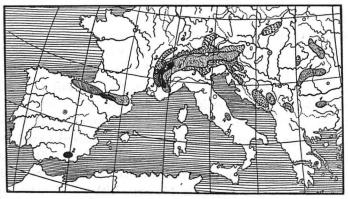
Die Gattung Gentiana im engeren Sinn (= Untergattung Eugentiana) ist eurasiatisch und nur mit wenigen Arten auch in Nordamerika vertreten. Die wohl älteste Sektion Coelanthe ist fast rein europäisch und umfaßt die auch in den Alpen als "Enzian" im engsten Sinn bezeichneten hohen Arten (vgl. I 25): Als ursprünglichste die von den Pyrenäen bis zum Bithynischen Olymp reichende G. lutea und vier sich leicht mit ihr kreuzende Arten: G. Burseri Lap. in den Pyrenäen und westlichsten Alpen, G. purpurea L. in den Apenninen und Westalpen bis zum Allgäu und Arlberggebiet sowie als Glazialrelikt in Norwegen (wohl irrtümlich auch für Kamtschatka angegeben), G. punctata L. in den Zentralalpen, Karpaten und Balkangebirgen und G. pannonica Scop. im weiteren Karpatengebiet und in den Ostalpen bis ins Inn- und vereinzelt ins Rheingebiet.

Die große Sektion Pneumonanthe ist mit wenigen Ausnahmen wie G. asclepiadea und pneumonanthe außereuropäisch, ebenso die sich eng an sie anschließenden Sektionen Frigida (mit G. Froelichii Jan in den Karawanken und Steiner-Alpen und G. frigida Haenke in den Karpaten, Eisenerzer Alpen und Niedern Tauern), Aptera (mit dem von Sibirien bis Westeuropa ausstrahlenden Modelger, G. Cruciata L.) u. a. An Pneumonanthe schließen sich zwei mit wenigen Ausnahmen auf die südeuropäischen Gebirge beschränkte, besonders reich in den Alpen entwickelte Sektionen an: Thylacites L. mit der Gesamtart G. acaulis L. (vgl. I 15), welche nach der heutigen Auffassung 7 Arten umfaßt, von denen 4 den Alpen angehören: die kalkstete G. Clusii Perr. et Song., die kalkmeidende G. Kochiana Perr. et Song. = excisa Presl und 2 schon in der Westschweiz ihre Ostgrenze erreichende Arten, von denen G. angustifolia Vill. kalkhold, G. alpina Vill. kalkmeidend ist (Karte 10).

Wesentlich artenreicher ist die Sektion Cyclostigma, welcher die auch in Sibirien verbreitete G. verna (Schusternagele) und G. bavarica mit ihren zahlreichen,

z. T. unscharf abgegrenzten Verwandten, sowie die einjährigen G. utriculosa und nivalis angehören, welch letztere als einzige der Gruppe bis in die europäische und amerikanische Arktis vorgedrungen ist.

Näher mit Swertia verwandt ist die vorwiegend ein- bis zweijährige Arten umfassende, sowohl in Amerika wie in Asien reich entwickelte Untergattung oder besser Gattung Gentianella mit den Sektionen Crossopetalum (G. ciliata), Endotricha (allein in den Alpen ca. 20 Arten) und Comastoma (mit G. tenella und nana). Der Monograph der Endotricha, R. v. Wettstein, nahm an, daß von diesen 5 Stammarten schon im Tertiär die südeuropäischen Gebirge besiedelt



Karte 10: Die Verbreitung der Enziane der Sektion Thylacites: 1. G. Kochiana Perr. et Song., 2. alpina Vill., 3. Clusii Perr. et Song., 4. dinarica Beck, 5. angustifolia Vill., 6. occidentalis Jakow., 7. (in den Cevennen nicht eingezeichnet) Costei Br.-Bl. nach Jakowatz 1899 aus Hegi V/3 1926. Aus "Illusrierte Flora v. Mitteleuropa", mit besonderer Berücksichtigung von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Von Professor Dr. Gustav Hegi. J. F. Lehmanns Verlag, München.

haben, von denen G. germanica Willd. = polymorpha Wettst. und G. campestris L. im Lauf des Quartärs auch im Alpengebiet eine große Zahl von z. T. geographisch eng umgrenzten Kleinarten hervorgebracht haben. Für unsere beiden Comastoma-Arten und die in hochalpinen Pionierrasen oft mit ihnen vergesellschafteten, ebenfalls einjährigen und schon in der Schweiz ihre Westgrenze findenden Gentiana prostrata Haenke (aus einer fast rein asiatischen Sektion) und Lomatogonium (= Pleurogyna) carinthiacum (Wulfen) A. Br., die alle in der Alpenflora ganz isoliert dastehen, aber vor allem im kontinentalen Hochasien zahlreiche Verwandte besitzen, ist eine Einwanderung über die Karpaten während der älteren Eiszeiten wahrscheinlich.

Von den übrigen Sympetalenfamilien seien hier nur noch ganz wenige herausgegriffen, die besonders auffallende tertiär-alpine Gattungen und Arten enthalten.

Unter den Baldriangewächsen ist die Sektion Dioicae von Valeriana reich an solchen Arten: Von den Kalk- und Dolomitbewohnern reichen V. saxatilis L. und supina L. von den östlichsten Alpen (erstere auch in den Ostkarpaten und illyrischen Gebirgen, wo die Sektion überhaupt reich vertreten ist), bis in die Ostschweiz, V. elongata L. nur bis in die Salzburger Alpen und Südtiroler Do-

lomiten. Die kalkmeidenden, schon seit dem Altertum oft verwechselten *V. saliunca All.* und celtica *L. (echter Speik)* haben je ein ostalpines und ein westalpines Areal, jene auch noch eines in den Abruzzen. Zur Ergänzung der Ausführungen über den echten Speik (III 34 und IV 63) stelle ich sein typisch bizentrisches Areal (nach Vierhapper und Melchior) und die Hauptwege seiner Ausfuhr dar (Karte 11).



Karte 11: Das bizentrische Areal der Valeriana celtica L. und die Wege der Speikausfuhr nach Vierhapper 1925 und Melchior 1929 ergänzt vom Verf.

Von den Röhrenblütigen (Tubifloren) nenne ich zunächst 3 breitblättrige, violettblütige Rosettenstauden aus ganz verschiedenen Familien: Die Gesneraceengattung Ramondia, welche heute ebenso wie Rhododendron ponticum (vgl. S. 30) den Alpen fehlt, aber wohl sicher der tertiären Alpenflora angehörte, da sie sich sowohl in den Balkanländern wie in den Pyrenäen erhalten hat; die Labiate Horminum pyrenaicum L., die vom Pyrenäengebiet bis in die nördlichen Apenninen und einen großen Teil der Südalpen verbreitet ist und sich auch in den Salzburger Alpen erhalten hat, ohne nähere Verwandte, und schließlich die berühmte Scrophulariacee Wulfenia carinthiaca Jacquin (vgl. II 15), welche heute auf die Umgebung des Gartnerkofels in den Gailtaler Alpen und die Sekirica planina in Montenegro beschränkt ist und nahe Verwandte in Albanien, Syrien und im Himalayagebiet hat (vgl. auch S. 38 ff.).

Derselben Unterfamilie der Antirrhinoideen gehören auch der auf die Gebirge um das westliche Mittelmeer (in den Alpen östlich nur bis Vorarlberg und Judicarien) beschränkte Leberbalsam (Erinus alpinus L.) und die fast ganz auf die südlichen Kalkalpen beschränkten gelben und blauen Manderle (Paederota Egeria L. = lutea Scop. und P. Bonarota L., vgl. II 17), sowie die großen, auch in den Alpen mit vielen, aber durchwegs nicht endemischen Arten vertretenen Gattungen Veronica, Digitalis, Linaria u. a. an.

Die Unterfamilie der Rhinantheen umfaßt in verschiedenem Grad zum Wurzelschmarotzertum übergegangene Pflanzen, deren Ausgangsgebiete durchwegs nicht

in den Alpen, sondern in Amerika und Asien bis in die östlichen Mittelmeerländer liegen. Vorwiegend amerikanisch ist z. B. Bartsia, deren einzige bei uns vertretene Art B. alpina wohl wie die ähnlich grauviolett blühende Swertia perennis (S. 31) erst nach dem Tertiär die Alpen besiedelt hat. Den größten Alpenendemismus weist die große, alte, arktotertiäre Gattung der Läusekräuter auf: Auf die Südalpen (z.T. bis in die illyrischen Gebirge) beschränkt sind Pedicularis acaulis Scop., rosea Wulfen und elongata Kerner, auf die zentralen Ostalpen P. Portenschlagii Sauter, auf die westlichen Kalkalpen P. Barrelieri Rchb. Von den Alpen bis zu den Karpaten reichen z. B. P. recutita L., rostrato-capitata Crantz und aspleniifolia Floerke, von den Alpen zu den Pyrenäen z. B. P. rhaetica Kerner und gyroflexa Vill. Ein seltsamer Schmarotzer üppiger Hochstaudenwiesen von den Pyrenäen bis zu den Karpaten und Balkangebirgen ist Tozzia alpina L. (Abb. 8). Die großen Gattungen Alectorolophus = Rhinanthus, Melampyrum und Euphrasia sind zwar auch in den Alpen durch eine große Zahl z.T. sogar sehr hoch steigender Arten vertreten, von denen aber weitaus die meisten sicher nicht im Alpengebiet entstanden und weit darüber hinaus verbreitet sind. Die wenigen endemisch-alpinen Arten (z. B. Alectorolophus antiquus Sterneck und ovifugus Chabert, Euphrasia versicolor Kerner und Portae Wettstein) sind wohl ganz junge Neoendemiten; führen doch Wettstein und seine Schüler die Aufspaltung der alten Arten dieser Gattungen und ebenso der Enziangruppe Endotricha zum guten Teil auf die auslesende Wirkung der Heumahd zurück.

Aus der höchstentwickelten und größten Familie der Korbblütler haben gemäß ihrem jugendlichen Alter viele Gattungen auch in den Alpen neue Arten hervorgebracht und in manchen (so Crepis und Hieracium) ist dieser Prozeß noch in vollem Gang. Der Übergang von Waldpflanzen zu Alpenpflanzen läßt sich in vielen sehr schön verfolgen, so bei den großblättrigen Hochstauden, die das Alpenvolk zusammen mit Polygonaceen (Rumex alpinus u. a.) als Blaggen, Bletschen, Blotschen, Blutschen usw. zusammenfaßt. Während die häufigsten unserer Pestwurz-Arten (Petasites hybridus und albus) weit über die Alpen hinausreichen und P. paradoxus (= niveus), Adenostyles glabra und Alliariae (Abb. 8) wenigstens über einen Großteil der südeuropäischen Gebirge bis über die Waldgrenze verbreitet sind, ist A. tomentosa (Vill.) auf die zentralen Westalpen bis zum Oberengadin beschränkt.

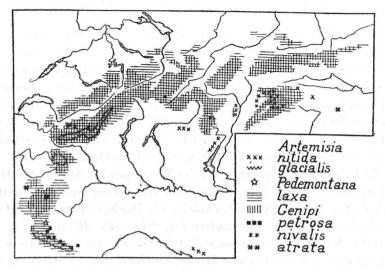
Trotz ihrer Verwandtschaft mit den Pestwurzen und dem Huflattich erinnert die Gattung Homogyne in ihrer Beschränkung auf die südeuropäischen Gebirge und mit ihren kleinen, rundlichen, immergrünen Rosettenblättern viel mehr an die Soldanellen (S. 26). Am ursprünglichsten ist die waldbewohnende H. silvestris (Scop.) Cass., die von den illyrischen Gebirgen bis Siebenbürgen und in die Südostalpen ausstrahlt. Während H. alpina (L.) Cass. von den Balkanländern bis zu den Pyrenäen reicht und auch in der Höhenerstreckung an Soldanella alpina erinnert, ist das "Rahmpletscherl" H. discolor (Jacq.) Cass. auf die östlichsten Alpenteile beschränkt.

Besonders deutlich ist der Übergang von Hochstauden der Bergwälder zu Hypsophyten auch in den großen Gattungen Doronicum, Senecio, Achillea u.a. Das waldbewohnende Doronicum austriacum Jacq. reicht von Kleinasien bis zu den Pyrenäen, fehlt aber dem größten Teil der Zentral- und Westalpen; D. cordatum (Wulfen) Schultz-Bip. nur von Kleinasien bis zu den Südostalpen und Apenninen. Das mit kaukasischen Arten nächstverwandte D. cataractarum Widder ist ähnlich wie z. B. Saxifraga paradoxa auf das Koralpengebiet beschränkt. Von den hochalpinen Gemswurzen (vgl. III 27) kommt D. grandiflorum Lam. außer auf den Alpen auf den Pyrenäen und Korsika vor, D. Clusii (All.) Tausch von Spanien bis zu den Karpaten, D. glaciale (Wulfen) Nyman nur in den zentralen Ost alpen.

Aus der größten Compositengattung Senecio seien nur die Gruppen Reniformes mit den Lägerstauden S. subalpinus Koch (Balkan, Karpaten, Ostalpen) und alpinus (L.) Scop. (nur Alpen) und die an die afrikanisch-mediterranen Cinerarien anschließenden hochalpinen Incani herausgegriffen: S. incanus L. mit mehreren geographischen Rassen im größten Teil der Zentralalpen (in den Ostalpen S. carniolicus Willd.) und S. uniflorus All. in den Penninischen Alpen; aus den Schafgarben (Achillea) die Sektion Ptarmica und von Chrysanthemum die Sektion Pyrethrum. Beide enthalten sowohl Waldpflanzen (z. B. Achillea macrophylla L. in der subalpinen Stufe der Westalpen bis Allgäu, Westtirol und in die Nordapenninen), wie eine größere Zahl von sowohl regional wie edaphisch reich gegliederten Hypsophyten. Kalkmeidende Hochgebirgsarten sind z. B. A. moschata Wulfen mit ihren Verwandten (A. Erba rotta All. u. a.), A. nana L. (Westalpen bis Westtirol und Abruzzen) und Chr. alpinum L. (6 Rassen von den Pyrenäen bis zu den Karpaten und illyrischen Gebirgen), kalkstete A. atrata L. (mehrere Unterarten von den Westalpen bis Kleinasien), A. Clavenae L. (Südund Ostalpen bis Balkan, vgl. III 25), A. oxyloba (DC.) F. Schultz (Südalpen) und Chr. atratum Jacq. (Alpen und Illyrische Gebirge). Mehrere dieser Arten (so A. moschata und Clavenae) werden wegen ihres Gehalts an aromatischen Olen und Bitterstoffen als Heilpflanzen hochgeschätzt und zu den "Speiken", "Rauten", "Wermuten" (in den West- und Südalpen iva, erba-rotta, genepi usw.) gezählt.

Als Edelrauten und Genepis im engeren Sinn gelten jedoch einige hochalpine Arten aus der mit den vorigen nahe verwandten arktotertiären Gattung Artemisia, besonders aus deren Sektion Absinthium. Unter den in den Alpen vertretenen und mit Ausnahme weniger Apenninenfundorte auf sie beschränkten Arten sind wohl am ältesten die nur wenig aromatische Keesraute (A. Genipi Weber = spicata Wulfen), die auf die Penninischen und Grajischen Alpen beschränkte A.glacialis L. und 2 Arten der Seealpen, wogegen die verbreitetste und geschätzteste Edeloder Jochraute (A. laxa [Lam.] Fritsch = mutellina Vill.), die südalpin-apenninische A.nitida Bert. und die erst 1919 aus den südlichen Walliser Alpen beschriebene A.nivalis Br.-Bl. sehr wahrscheinlich jüngere, mindestens z.T. aus Kreuzungen hervorgegangen Abkömmlinge der vorigen Arten darstellen (Karte 12).

Aus der weiteren Verwandtschaft der Disteln und Flockenblumen seien nur zwei der auffallendsten endemisch-alpinen Arten genannt: das riesige, von mehreren Autoren zu Serratula, von andern zu Centaurea gestellte Rhaponticum scariosum Lam., dessen nächste Verwandte in Asien und Nordwestafrika zu Hause sind, und die ebenfalls großköpfige, aber niedrige Berardia subacaulis Vill., die ausschließlich auf Geröllhalden des Dauphiné wächst, in Europa ohne alle nähere Verwandte ist und am nächsten der nordwestafrikanischen Wüstenpflanze Warionia und einigen amerikanischen Gattungen steht, also einen der isoliertesten Reliktendemiten der Alpenflora darstellt.



Karte 12: Die Verbreitung der Edelrauten und einiger anderer Artemisia-Arten in den Alpen nach Gams in Hegi VI/2.

Aus "Illustrierte Flora v. Mitteleuropa", mit besonderer Berücksichtigung von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Von Professor Dr. Gustav Hegi. J. F. Lehmanns Verlag, München.

Von den Zungenblütigen sei nur als ebenfalls recht isolierter Tertiärtypus der Hainlattich, Aposeris foetida (L.) Less., genannt, der ein größeres Areal im Karpatengebiet und mehrere kleinere im Umkreis der Alpen und Pyrenäen besitzt.

Zum Schlusse mag festgestellt werden, daß sich in der heutigen Alpenflora ungleich weniger Tertiärrelikte als im Kaukasus, auf den Gebirgen der Balkanländer bis in die Südkarpaten und im Pyrenäengebiet erhalten haben, daß aber zu ihnen ein großer Teil unserer auffallendsten und schönsten Alpenpflanzen gehört.

Wichtigste Literatur.

- Braun-Blanquet, J.: Über die Genesis der Alpenflora. Christ-Festschrift. Basel 1930.
- Briquet, J.: Le développement des flores dans les Alpes occidentales, avec aperçu sur les Alpes en général. Wissensch. Ergebn. d. Internat. Bot.-Kongr. Wien 1905, Jena 1906.
- Chiarugi, A.: Aposporia e Apogamia in Artemisia nitida Bertol. N. Giorn. Bot. Ital. 33, 1926.

 Vitaliana primulaeflora Bertol. Ebenda 37, 1930.
- Chodat, R.: L'Endémisme alpin et les réimmigrations post-glaciaires. Christ-Festschr. Basel 1923.
- Christ, H.: Über die Verbreitung der Pflanzen in der alpinen Region der europäischen Alpenkette. Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw. 19, 1867.
- Das Pflanzenleben der Schweiz. Zürich 1879.
- Diels, L.: Genetische Elemente in der Flora der Alpen. Ber. Frei. Ver. f. Pflanzengeogr. u. syst. Bot. 1909, Leipzig 1910.
- Engler, Ad.: Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengeschichte seit der Tertiärperiode. Leipzig 1879.
- Grundzüge der Entwicklung der Flora Europas seit der Tertiärzeit. Wiss. Ergebn. Int. Bot.-Kongr. Wien 1905, Jena 1906.
- Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hochgebirgsfloren. Erläutert an der Verbreitung der Saxifragen. Abh. Preuß. Akademie. Berlin 1916.
- Hayek, A.: Veronica Bonarota L. in den nördlichen Kalkalpen. Öst. bot. Zeitschr. 1920.
- Hegi, G.: Beiträge zur Pflanzengeographie der bayerischen Alpenflora. Ber. Bayer. Bot. Ges. 10, München 1905.
- Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München 1908/30. Näheres S. 17.
- Jerosch, M.: Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora. Leipzig 1903.
- Melchers, G.: Untersuchungen über Kalk- und Urgebirgspflanzen, besonders über Hutchinsia alpina (L.) R. Br. und H. brevicaulis Hoppe. Österr. Bot. Zeitschr. 81, 1932.
- Melchior, H.: Zur Verbreitung der Valeriana celtica L. Beih. Feddes Repert. 56, 1929.
- Negri, G.: Orofite, ipsofite e piante alpine. Atti XI Congr. Geogr. Ital. 1930.
- Pampanini, R.: Essai sur la Géographie botanique des Alpes et en particulier des Alpes sudorientales. Diss. Fribourg 1903.
- Scharfetter, R.: Über die Artenarmut der ostalpinen Ausläufer der Zentralalpen. Österr. Bot. Zeitschr. 1909.
- Über die Entstehung der Alpenflora. Englers Bot. Jahrb. 62, 1930.
- Schröter, C.: Genetische Pflanzengeographie. Handbuch der Naturwissenschaften 1913, 2. Aufl. 1933.
- Vierhapper, F.: Über echten und falschen Vikarismus. Österr. Bot. Zeitschr. 1919.
- Zur Kenntnis der geographischen Verbreitung und Gliederung der Valeriana celtica. Schröter-Festschr. 1925.
- Wangerin, W.: Florenelemente und Arealtypen. Beih. Bot. Centralbl. 49, 1932.
- Wettstein, R.: Die Geschichte unserer Alpenflora. Schr. Ver. Verbr. naturw. Kenntn. Wien 1896.
- Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena 1898.
- Widder, F. J.: Eine neue Pflanze der Ostalpen Doronicum cataractarum und ihre Verwandten. Feddes Repert. 22, 1925.
- Ferner die bei Diels, Engler, Hegi, Scharfetter, Vierhapper usw. angeführten Monographien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: <u>Jahrbuch des Vereins zum Schutze der Alpenpflanzen</u>

Jahr/Year: 1933

Band/Volume: <u>5_1933</u>

Autor(en)/Author(s): Gams Helmut

Artikel/Article: Der tertiäre Grundstock der Alpenflora. 7-37