

Das Alter des alpinen Endemismus

Autor(en): **Gams, Helmut**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **42 (1933)**

Heft 2

PDF erstellt am: **27.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-28413>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Das Alter des alpinen Endemismus.

Von *Helmut Gams*.

Eingegangen am 20. Juli 1933.

I. Der Wandel der Ansichten über das Alter des alpinen und südosteuropäischen Endemismus.

Die Erforschung der alpinen Florengeschichte ist jünger als ihr Meister Hermann Christ. Um die Mitte des vorigen Jahrhunderts, während Unger, Heer und Alphonse de Candolle die Fundamente legten, verschafften Forbes, Darwin und Hooker ihrer Ansicht Geltung, dass der grösste Teil der europäischen Gebirgsbewohner erst in der Eiszeit aus seiner skandinavischen Heimat eingewandert sei. Heer hielt an dieser Hypothese auch noch nach ihrer Widerlegung durch Christ 1866 bis zu seinem Tod 1883 fest, ähnlich Pokorny u. a. Grisebachs unhistorischer Aktualismus und die 1879 von John Ball versuchte Ableitung eines Grossteils der heutigen Alpenflora von der karbonischen wurden schon von Heer mit geologisch-paläontologischen Gründen endgültig widerlegt. „Die Geschichte der alpinen Pflanzenarten über die Eocänzeit zurück verfolgen zu wollen, wäre müssiges Beginnen“ (Kerner 1888).

Mit Christs Pflanzenleben der Schweiz und Englers im gleichen Jahr 1879 erschienenen Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt gewinnt die alpine Florengeschichte festere Gestalt. Dass tertiäre Florenelemente sich am Alpensüdfuss dauernd halten konnten, ist seit A. de Candolle 1875 und Christ 1879 kaum mehr ernstlich bestritten worden. Dagegen wird die Frage nach dem Alter des hochalpinen Endemismus sehr verschieden beantwortet: Während Christ und Engler 1879 für die Mehrzahl der endemisch-alpinen Alpenpflanzen postglaziale Entstehung an Ort und Stelle annahmen, dachte Heer an Umbildung bereits zu Ende des Tertiärs und Kerner schrieb 1888 vielen dieser Arten sogar miozänes Alter zu, worin ihm u. a. R. Wettstein (1896) und A. Schulz (1894) folgten. Der Ansicht der Wiener Schule, dass z. B. die Vorkommnisse von *Carex baldensis*, *Narcissus*, *Paeonia*, *Buxus*, *Ostrya* usw. in den Nordostalpen wenn nicht ins Tertiär, so doch bis ins letzte Interglazial zurückreichen, schloss sich auch Engler an.

Für posttertiäre Bildung vieler endemischer Alpenpflanzen setzte sich vor allem Briquet 1890—1905 mit der Begründung ein, dass mindestens in den Nordwestalpen die Vergletscherungen die meisten Reste der früheren Floren, auch der letztinterglazialen, vernichtet

haben und jede nachfolgende Wärmezeit Neubildungen begünstigen musste.

Die seitherige Entwicklung ist bereits mehrmals dargestellt worden, so besonders von M. Jerosch (1903 und in Schröters Pflanzenleben der Alpen 1906 und 1926; vgl. auch die Kritiken von Briquet 1905 und Schulz 1904, ferner Braun-Blanquet und Chodat in der Christ-Festschrift 1923). In den Arbeiten Englers und Wettsteins und ihrer Schüler und ebenso in denjenigen Braun-Blanquets und Kulczynskis kommt immer mehr die Überzeugung zur Herrschaft, dass mindestens die „guten Arten“ unter den Endemiten der Alpenflora bis ins Tertiär zurückreichen und dass die Eiszeiten wohl deren Areale zerstückelt und viele Neusiedler gebracht, aber zur Umbildung der alten wie der neu zugewanderten Elemente nur wenig beigetragen haben. Diese allgemeine Unterschätzung der pleistozänen Umwandlungen hat Karsten (in Strasburgers Lehrbuch der Botanik, auch noch in der letzten Auflage 1931) zu dem Satz geführt: „Im Quartär fehlen eigene, von den jetzt lebenden erheblich abweichende Formen.“

In so allgemeiner Form ist diese Ansicht bestimmt unrichtig. Sehr lehrreich ist in diesem Zusammenhang die Entwicklung der Ansichten über den in vieler Hinsicht ähnlichen, grossenteils dieselben Gattungen betreffenden Endemismus der südosteuropäischen Steppengebiete.

Von 1890 bis zu seinem Tod (1929) hat D. Litvinov, ausgehend von seinen Beobachtungen an den mittlrussischen Kreidehängen und besonders angeregt durch Christs Pflanzenleben der Schweiz, die Ansicht verfochten, dass die meisten südosteuropäischen Waldsteppenendemiten Tertiärrelikte seien. In seiner klassischen Darstellung der Vegetationsgeschichte Russlands hat Korshinskij 1899 ähnliche Ansichten vertreten und die Begriffe der Tertiärwälder und der verarmten Reliktwälder eingeführt (vgl. meine Darstellung der Reliktföhrenwälder). Für Südrussland und die Ukraine haben sich ihnen 1910 Paczoski und später Koso-Poljanskij, Lavrenko u. a. angeschlossen, für Südpolen Szafer 1923 und Kulczynski 1924.

In Ungarn ist V. Borbás, anscheinend unabhängig von den Genannten, zu der entsprechenden Ansicht gekommen, dass die Flora der weder vergletschert, noch überflutet gewesenen Waldsteppenhänge viel älter sein muss als die der Steppenebenen (Ös-Mátra-Hypothese), und Rapaics (Tisia-Hypothese 1926) möchte diese Reliktflora der ungarischen Mittelgebirge sogar bis in die Kreidezeit zurückverfolgen.

Dass diese Datierungen mit den heute bekannten geologischen Tatsachen nicht vereinbar sind, hat erst 1932 Kleopov für die Ukraine dargelegt und Lavrenko hat sich ihm angeschlossen. Sie zeigen, dass mindestens einige der ukrainischen Waldsteppenendemiten nicht älter sein können als das warme Interglazial nach der Dnjepr-Don-Vereisung, die wohl einer der Risseiszeiten der Alpen entspricht. In Ungarn lehnt

Boros (1932) mit ähnlicher Begründung die Hypothese von Rapaics ab. In Polen nimmt Pawlowski an, dass manche von Kulczynski für tertiäre Einwanderer gehaltene Arten doch wohl jünger seien.

So ist es Zeit, auch die Ansichten über das Alter des alpinen Endemismus einer neuen Prüfung zu unterziehen.

II. Die Grundlagen der Altersbestimmung.

1. *Geologische*: Die Alpengeologie hat in den letzten drei Dezennien gewaltige Fortschritte gemacht. Der grösste Teil der Alpen ist als weit von Süden überschoben erkannt und die Lehre von der Permanenz der geographischen Breiten und Längen weicht immer mehr den verschiedenen Verschiebungstheorien (Wegener, Ampferer, Argand, Staub u. a.). Die Annahme, dass die Alpen und übrigen jungen Faltengebirge nach ihrer Auffaltung im Tertiär sehr viel höher gewesen seien als heute und dass schon damals zwischen den zusammenhängenden Gebirgsbögen Eurasiens ein reichlicher Oreophytenaustausch stattgefunden habe, steht mit den heutigen Anschauungen über die Isostasie und das Tertiärklima in Widerspruch. Die Dinariden und mit ihnen die Hauptmasse der Ostalpen sind als Nordsaum der grossen indoafrikanischen Scholle erkannt, die seit der Oberkreide und dem Eozän ununterbrochen Landpflanzen getragen haben kann.

Die Alpenfaltung ist in mehreren getrennten Phasen verlaufen, die weit bis ins Quartär hineinreichen. Die Grenze zwischen Pliozän und Pleistozän ist noch immer umstritten, doch gelten heute viele früher für präglazial gehaltene Ablagerungen als pleistozän. Die in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts von mehreren französischen und österreichischen Geologen und auch von Kerner vertretene Ansicht vom tertiären Floren- und Faunencharakter der Deckenschottereiszeiten und auch des sehr langen auf die Mindeleiszeit folgenden Interglazials gewinnt neue Stützen. Es kann als sicher gelten, dass wir mit mehr als 4 Vereisungen der Alpen rechnen müssen, und auch für die Karpathen, den Kaukasus und mehrere asiatische Gebirge ist eine mehrmalige Vereisung sichergestellt. Auch der grösste Teil Sibiriens war mindestens zweimal vergletschert. Die meisten früheren Erwägungen über den Einfluss „der Eiszeit“ beziehen sich nur auf die letzten, keineswegs grössten der 3—5 mittel- und jungpleistozänen Eiszeiten.

Die Lössen werden heute von der Mehrzahl der mittel- und osteuropäischen Geologen im Gegensatz zu der früher von Penck, Engler, Beck von Mannagetta u. a. vertretenen Ansicht für glazial und damit die Eiszeiten als relativ kontinental trocken, die Interglaziale für im allgemeinen feucht ozeanisch gehalten. Erst im Mittelmeergebiet kehrt sich das Verhältnis um, indem dort den Eiszeiten Pluvialzeiten, den Interglazialen Steppen- und Wüstenzeiten entsprechen.

2. *Paläontologische*: Über den Floren- und Faunencharakter der meisten Tertiär- und Quartärstufen sind wir heute recht gut unterrichtet. So spärlich und wenig sagend die bisher aus den alpinen Deckenschottern bekannten Fossilien auch sind, so liegen doch aus sehr wahrscheinlich gleichaltrigen Ablagerungen der weiteren Umgebung eine ganze Reihe gut untersuchter Floren und Faunen vor, so besonders aus dem Rhone- und Rheingebiet (vgl. P. Beck in Ecl. Geol. Helv. 1933).

Diejenigen von Schwanheim im Mainzer Becken und die wahrscheinlich etwas jüngeren von Tegelen usw. am Niederrhein liegen über heute als altpleistozän datierten Schottern. Erstere Flora enthält nach Baas 24 %, die von Tegelen nach Reid 16 % exotischer oder ganz ausgestorbener Pflanzen. Arten von *Magnolia*, *Paeonia*, *Euryale*, *Hamelis*, *Parrotia*, *Pterocarya*, *Eucommia* u. a. geben diesen Floren noch ein stark tertiäres Gepräge, aber „nicht die gesamte Pflanzenwelt des Pliozäns, sondern nur ein Teil davon hat die erste Eiszeit überdauert“ (Baas). Dabei ist es noch ganz unsicher, welchem der alpinen Deckenschotter (Donau, Günz, Mindel) die erwähnten Schotter entsprechen.

Nach unseren heutigen Kenntnissen scheinen alle bisher allgemein als interglazial angenommenen Floren und Faunen der Alpen nicht nur jünger als die altpleistozäne Mindelzeit, sondern auch jünger als die erste mittelpleistozäne, aber älter als die jungpleistozänen Eiszeiten zu sein; aber auch diese Floren und Faunen enthalten mehrere seither aus den Alpen verschwundene (z. B. *Pinus peuce*, *Picea omorikoides*, *Brasenia purpurea*, *Rhododendron ponticum*) und ganz ausgestorbene Arten (besonders viele Säuger), wogegen eine ganze Menge von Pflanzen und Tieren, wie auch der Mensch in den Alpen erst im mittleren oder oberen Pleistozän auftreten. Das gilt anscheinend besonders von den sibirischen Faunen- und Florenelementen, z. B. *Pinus Cembra* und *Hippophae*. Auch *Dryas* ist auffallenderweise noch aus keiner vorwürmzeitlichen Ablagerung der Alpen bekannt, wogegen sie ebenso wie die Arve im Karpathengebiet schon während der ersten mittelpleistozänen Eiszeit erscheint. Die alpinen Lokalrassen sibirischer Arten wären demnach ganz jung. Das heute so verbreitete Dogma, dass alle guten Arten bis ins Tertiär zurückreichen, ist sicher unhaltbar.

3. *Arealkundliche*: Von der schon A. de Candolle und Christ geläufigen, von den Schulen Adolf Englers und R. Wettsteins gebührend gewürdigten Notwendigkeit von Arealkarten für alle pflanzengeographischen Untersuchungen waren leider bis heute allzu viele alpine Pflanzengeographen zu wenig durchdrungen. Noch immer erscheinen Floren und pflanzengeographische Arbeiten ohne alle Arealkarten. Die kleinen Kärtchen von Marret und Pampanini genügen den heutigen Anforderungen nicht mehr. Gute Punktkarten liegen aus den Alpenländern leider erst in recht geringer Zahl vor, geben jedoch in Verbindung mit den viel zahlreicheren aus Nord- und Osteuropa und den Ver-

gletscherungskarten schon eine ganze Menge Hinweise auf das Alter der betreffenden Areale. So muss z. B. dasjenige der endemisch-zentral-alpinen *Primula integrifolia*, das fast ausschliesslich stark vergletschert gewesene Gebiete umfasst, jünger sein als die grössten Eiszeiten, wogegen die fast ganz ausserhalb der Vereisungen gelegenen von *P. glaucescens, spectabilis* u. a. älter sein können. Hätte M. Noack die von ihm besprochenen Areale seltener nordischer Pflanzen in Karten dargestellt und diese mit Vergletscherungskarten verglichen, so wäre ihm die Häufung vieler Arten in den nie vergletschert gewesenen Gebieten und damit die Unhaltbarkeit seiner Hypothese einer rein spät- bis postglazialen Einwanderung sofort in die Augen gefallen.

4. *Genetische*: Die Ansichten über Artbildung haben sich nicht nur seit dem Durchbruch der Descendenzlehre, sondern auch seit den klassischen Werken Englers, Wettsteins, Briquets und anderer derart gewandelt, dass wir heute die Systematik in vielfacher Beziehung umbauen müssen. Wir können Artbildungen im genetischen Experiment unmittelbar beobachten. Die noch von A. d. Engler, R. Chodat, M. Jerosch u. a. im allgemeinen abgelehnte, dagegen z. B. von Saporta und Marion, Nägeli und Peter, Briquet u. a. befürwortete polytope Entstehung ist überall dort nicht von der Hand zu weisen, wo neue Arten aus Kreuzungen hervorgehen, wie bereits Kerner gefordert hatte und durch Lotsy, Ernst, Gregor, Müntzing, Winge und viele andere für eine rasch wachsende Zahl von Fällen nachgewiesen worden ist. Wie solche Fälle besonders häufig bei Ausschaltung der Konkurrenz in Kultur oder auf Neuland (z. B. auf von Eis verlassenen Böden) eintreten, so muss sich dieser Vorgang beim Zurückweichen jeder Vereisung besonders häufig abgespielt haben.

Viele z. B. von Ascherson, Briquet, Crépin, Hackel u. a. als Subspezies und Varietäten zu grossen Kollektivspezies zusammengeschlossene Formen erscheinen heute als selbständige hybridogene Sippen, und damit gewinnen die Kleinarten Jordans und der österreichischen und schwedischen Schulen wieder höheren Wert. Die landläufigen Vorstellungen, dass Bastarde nur zwischen den Eltern auftreten und sich durch Sterilität von „nicht hybriden Zwischenformen“ unterscheiden lassen, und dass die verbreitetsten Sippen polymorpher Formenkreise auch die ältesten seien, sind längst widerlegt. Dass Kreuzungsprodukte über die Areale ihrer Eltern hinausgehen können, haben ja schon C. Nägeli und Christ betont.

In vielen Fällen gestatten auch die Chromosomenzahlen wichtige Schlüsse auf die Verwandtschafts- und Herkunftsverhältnisse, so in den in dieser Hinsicht bereits gut durchgearbeiteten Familien der Gramineen, Rosaceen, Cruciferen, Primulaceen und Scrophulariaceen.

Gute Darstellungen der durch die neuen Erkenntnisse gewandelten Grundlagen der Systematik und Pflanzengeographie haben kürzlich Rosa-

nova und Wulff in leider bisher nur russisch veröffentlichten Werken gegeben.

III. Einwanderung und Endemismus der einzelnen Perioden.

Ein Hauptergebnis der bisherigen Erörterungen ist, dass zu allen Zeiten der Alpengeschichte und insbesondere im Lauf aller Eiszeiten endemische Sippen entstehen konnten und mussten. Die verbreitete Ansicht, dass endemische Arten im allgemeinen um so älter sind, je weiter sie von ihren nächsten Verwandten entfernt sind (verwandtschaftlich, nicht räumlich!), ist gewiss berechtigt, aber mit dem Alter nimmt auch die Erhaltungswahrscheinlichkeit sehr rasch ab, so dass auch unter den Endemiten die jungen gegenüber den alten in grosser Überzahl vorhanden sein müssen.

1. Vortertiäre und tertiäre Elemente.

Ob von den vielen, nur zum kleinsten Teil fossilisationsfähigen Thalophyten und Bryophyten des Paläophytikums und Mesophytikums noch unveränderte Nachkommen in den Alpen leben, wissen wir nicht; für die Gefässpflanzen müssen wir es mindestens für Mitteleuropa bestimmt verneinen. Schon aus geologischen Gründen konnten von den paläophytischen (devonischen, karbonischen und permischen) Landpflanzen der Alpen keine an Ort und Stelle auch nur bis ins Tertiär ausharren.

Die eigentliche Alpenfaltung beginnt erst in der oberen Kreidezeit und hält mit wechselnder Intensität das ganze, etwa vor 20 Millionen Jahren beginnende Tertiär hindurch an. Die reichste Angiospermenflora der ostalpinen Oberkreide ist die noch sehr unvollständig bearbeitete von Grünbach am Wiener Schneeberg. Sie enthält immerhin neben Vertretern rein tropischer (z. T. *Marattia*, *Lygodium*, *Alsophila*, *Pandanus*, *Flabellaria* u. a.) und wenigstens aus Europa verschwundener Gattungen (z. B. *Podocarpus*, *Sequoia*, *Brasenia*) auch solche noch in den Alpen vertretener (z. B. eine *Marchantiacee*, *Sparganium*, *Quercus*, *Salix*, *Ulmus*, *Hedera*, *Trapa* u. a.). Auch die eozänen (Sotzka, Häring usw.) und oligozänen Floren mit ihren vielen Palmen, Lauraceen und anderen immergrünen Laubböhlzern weisen auf ein tropisches Klima. Mögen auch viele der gegen Ettinghausens und Ungers Hypothese vom „neuholländischen“ Charakter der mitteleuropäischen Eozänfloren erhobenen Einwände berechtigt sein, so bleibt doch die Tatsache bestehen, dass sich ausgedehnte Reste der damals auch in Europa verbreiteten Landflora hauptsächlich auf den Südspitzen der Kontinente und in Australien erhalten haben (Popovs „*Welwitschia*-Flora“ im Gegensatz zur vorwiegend nordhemisphärischen „*Gingko*-Flora“). Die Alpen bildeten langezeit einen dem japanischen vergleichbaren Inselbogen, der dann zunächst an die indo-afrikanische Scholle angeschlossen wurde.

So besteht immerhin die Möglichkeit, dass sich nicht nur von den damaligen Thallophyten, sondern auch von den Archegoniaten einzelne bis ins Quartär, ja bis zur Gegenwart in Europa und an nie vergletschert gewesenen, lokalklimatisch begünstigten Orten auch im Alpengebiet halten konnten, was ich z. B. für die ozeanischen Lebermoose *Sphaerocarpus texanus* und *Schisma Sendtneri* (dieses in den Nordostalpen endemisch; ein Beleg aus dem Thüringerwald könnte auf Etikettenverwechslung beruhen), die Laubmoose *Tayloria Rudolphiana* (endemisch nordalpin), *Breutelia arcuata*, *Brotherella Lorentziana* (nur Nordostalpen und Schwarzwald) und *Distichophyllum carinatum* (nur Salzkammergut) und die allerdings nichts weniger als endemisch-alpinen Farne *Hymenophyllum tunbrigense* und *Gymnogramme leptophylla* für möglich halte.

An einen nennenswerten Florenaustausch mit nord- und ostasiatischen Gebirgen im älteren Tertiär ist wohl nicht zu denken, wohl aber an eine Weiterentwicklung der zuerst 1892 von Christ genauer umschriebenen „afrikakanischen“ Elemente. Zu dieser afrikanischen Gruppe gehören in allererster Linie die meisten Arten des wohl eher unter *Araucarien* und *Podocarpen* als unter den nordhemisphärischen Föhren entstandenen *Ericetum carneae*: an heute weiter über die Alpen hinaus verbreiteten Arten *Erica carnea*, *Polygala Chamaebuxus*, *Globularia nudicaulis*, *Carex alba* u. a., an illyrisch-südalpinen z. B. *Cytisanthus radiatus*, *Cytisus purpureus* und *Daphne Blagayana*, an endemisch-ostalpinen *Rhodothamnus Chamaecistus* und *Carex baldensis*.

Das Alter mehrerer Sippen mit mediterraner Disjunktion (z. B. aus den Gattungen *Paradisia*, *Fritillaria*, *Genista*, *Trifolium*, *Aethionema*, *Viola* u. a.) kann nach der von Markgraf 1932 gegebenen Begründung (vgl. auch Knoche 1923) nicht kleiner als untermiozän sein. Sichere Fossilreste der höchsten Sympetalenfamilien, insbesondere aus den Reihen der Tubifloren und Campanulaten, sind erst aus dem Oligozän bekannt; es können somit auch so alttertümlich anmutende Endemiten wie *Wulfenia carinthiaca*, *Phyteuma comosum* und *Berardia subacaulis* nicht schon alttertiär sein, wie sie mehrfach genannt worden sind. Im übrigen verweise ich auf meinen kürzlich im Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Alpenpflanzen erschienenen Aufsatz über den tertiären Grundstock der Alpenflora.

2. Altpleistozäne Elemente.

Diels, der 1909 zum erstenmal die genetischen Elemente der Alpenflora genauer gegliedert hat, und nach ihm Braun-Blanquet 1923, Kulczynski 1924 u. a. rechnen zur tertiären Urflora der Alpen auch einen grossen Teil der schon von Heer und Engler als arktotertiär bezeichneten Elemente. Für viele Holzpflanzen ist diese Annahme durch Fossilfunde sicher bewiesen, wogegen ich die meisten endemisch-alpinen

Oreophyten z. B. aus den Familien der Saxifragaceen, Primulaceen, Ericaceen (ausser *Erica* und *Rhodothamnus*), Gentianaceen und Scrophulariaceen, somit den „borealen Zweig“ von Diels¹, nicht ohne weiteres als tertiär-alpigen bezeichnen möchte.

Von den wirklich arktotertiären Waldelementen, z. B. Arten von *Picea*, *Fagus*, *Pterocarya*, *Zelkova*, *Parrotia*, *Staphylaea*, *Acer*, *Dioscorea* usw., haben sich besonders viele Arten im Kaukasusgebiet erhalten, wogegen es eine ebenfalls längst bekannte, z. B. schon 1879 von Engler und 1884 von Heer hervorgehobene Tatsache ist, dass von den ebenfalls als „arktotertiär“ bezeichneten Oreophyten auffallend viele dem Kaukasus fehlen, so *Ranunculus* Sekt. *Oxygraphis*, *Saxifraga* Sekt. *Porphyron*, *Androsace* Sekt. *Aretia*, *Papaver* Sekt. *Scapiflora*, *Braya*, *Swertia*, *Bartschia* und viele andere. Als Beispiele mögen die hier mitgeteilten Karten dienen. Soweit die alpinen Arten dieser Sippen aus Asien nach Europa gekommen sind, haben sie die Alpen über den Ural und die Karpathen erreicht. Nun haben die tertiären, sicher bis ins ältere Pleistozän andauernden alpinen Faltungen einen mehr oder weniger zusammenhängenden Gebirgsbogen von den westlichen Mittelmeerländern über die Alpen, Karpathen, Balkangebirge, die Krim, Kleinasien und den Kaukasus nach Innerasien geschaffen, der aber von dem viel älteren Ural dauernd durch warme Meere getrennt war. Bis zum Beginn des Pliozän lagen die jungen alpinen Faltengebirge in tropischer Breite. Es ist daher wenig wahrscheinlich, dass zwischen ihnen schon im Tertiär ein nennenswerter Austausch mikrothermer Oreophyten stattfand. Vielmehr dürften die einzelnen Gebirgsgruppen, auch abgesehen von ihrem ungleichen Alter, auf das Scharfetter hinweist, einen ähnlich starken Endemismus entwickelt haben wie die heutigen Hochgebirge Mittelafrikas und Mittelamerikas. Zu einem ähnlichen Ergebnis kommt auch Pawlowski für die Subnivalflora der Karpathen.

Leider sind wir über die pliozänen bzw. altpleistozänen Floren des Alpengebiets noch sehr wenig unterrichtet; es ist aber doch sehr wahrscheinlich, dass sie bis in das sehr lange, auf die Mindeleiszeit folgende Interglazial noch vorwiegend tertiären Charakter trugen, dass aber schon die ältesten Vereisungen, deren Äquivalente heute auch aus vielen asiatischen Gebirgen bekannt sind, einen regen Oreophytenaustausch zur Folge hatten. So möchte ich die Herausbildung eines erheblichen Teils der endemisch-alpinen Arten aus den vorgenannten Sippen während der Deckenschottereiszeiten annehmen, insbesondere von Arten solcher Gattungen, wie *Saxifraga* (vielleicht selbst so isolierter Arten wie *S. arachnoidea* und *paradoxa*), *Primula* Untergattung *Auricula*,

¹ Dass Diels „die Gattungen *Swertia*, *Delphinium*, *Aconitum* als alttertiär in den Alpen“ bezeichnet habe, wie Scharfetter 1930 S. 525 schreibt, ist nicht zutreffend; vielmehr gibt jener ausdrücklich an, dass *Swertia* „als Glazialpflanze auch zu den Alpen gelangt“ sei.

Rhododendron, *Wulfenia* u. a., deren primäre Entwicklungsherde auf den Gebirgen Hochasiens liegen. Vielleicht gilt das auch von *Androsace chamaejasme*, *Pedicularis verticillata* und anderen Arten, die Kulczynski 1924 „auf Grund der Verbreitung ihrer geographischen Varietäten als tertiäres Element sicher anerkannt“ wissen möchte. Die Isoliertheit vieler dieser Arten ist keineswegs verwunderlich, da ja die folgenden Interglaziale und Glaziale einen grossen Teil der alten Formenschwärme vernichtet haben müssen.



Fig. 1.

Die Gesamtverbreitung von *Pedicularis Oederi* Vahl.
Nach Pawlowski und Tolmatschoff.

3. Mittelpleistozäne Elemente.

Zu den in den mittleren Eiszeiten, erst nach dem „grossen Interglazial“ eingewanderten Elementen zähle ich vor allem solche nordisch-, bzw. sibirisch - alpine Arten, deren Areal anscheinend durch die letzte Eiszeit weniger vergrössert als zerstückelt worden ist, und die sich in auffallend grosser Zahl in zur letzten Eiszeit nicht vergletscherten Moorgebieten erhalten haben, so in Oberbayern, Oberschwaben, bei Einsiedeln und im Hochjura, somit in erster Linie die „seltenen nordischen Arten“ der Alpenflora. Kulczynski nennt die meisten der hierher zu stellenden Pflanzen „historisch-boreal“ und verteilt sie auf mehrere Verbreitungstypen, wie die des *Astragalus oroboides*, der *Carex alpina* (dazu auch *C. capitata* und *ustulata*, *Juncus castaneus*, *Ranunculus pygmaeus*, *Saxifraga cernua* u. a.), des *Polygonum viviparum* (mit *Carex incurva*, *Thalictrum alpinum*, *Potentilla multifida* und *nivea* u. a.). Weiter zähle ich auch Arten dazu, die der Genannte für historisch-tertiär erklärt, so *Juncus arcticus*, *Lloydia serotina*, *Clematis alpina*, *Hedysarum obscurum*, *Gentiana tenella*, *Aster alpinus* u. a.; nicht aber Arten wie *Dryas octopetala*,

Saxifraga oppositifolia, *Silene acaulis* und *Loiseleuria*, über deren Ausbreitungsgeschichte im Norden und in den Alpen wir zwar recht wenig wissen, die aber ihr heutiges Areal doch in erster Linie der letzten Eiszeit verdanken.

Dass die Annahme M. Noacks, die „seltenen nordischen Pflanzen“ seien erst beim Zurückweichen der letzten Eiszeit in die Alpentäler ein-

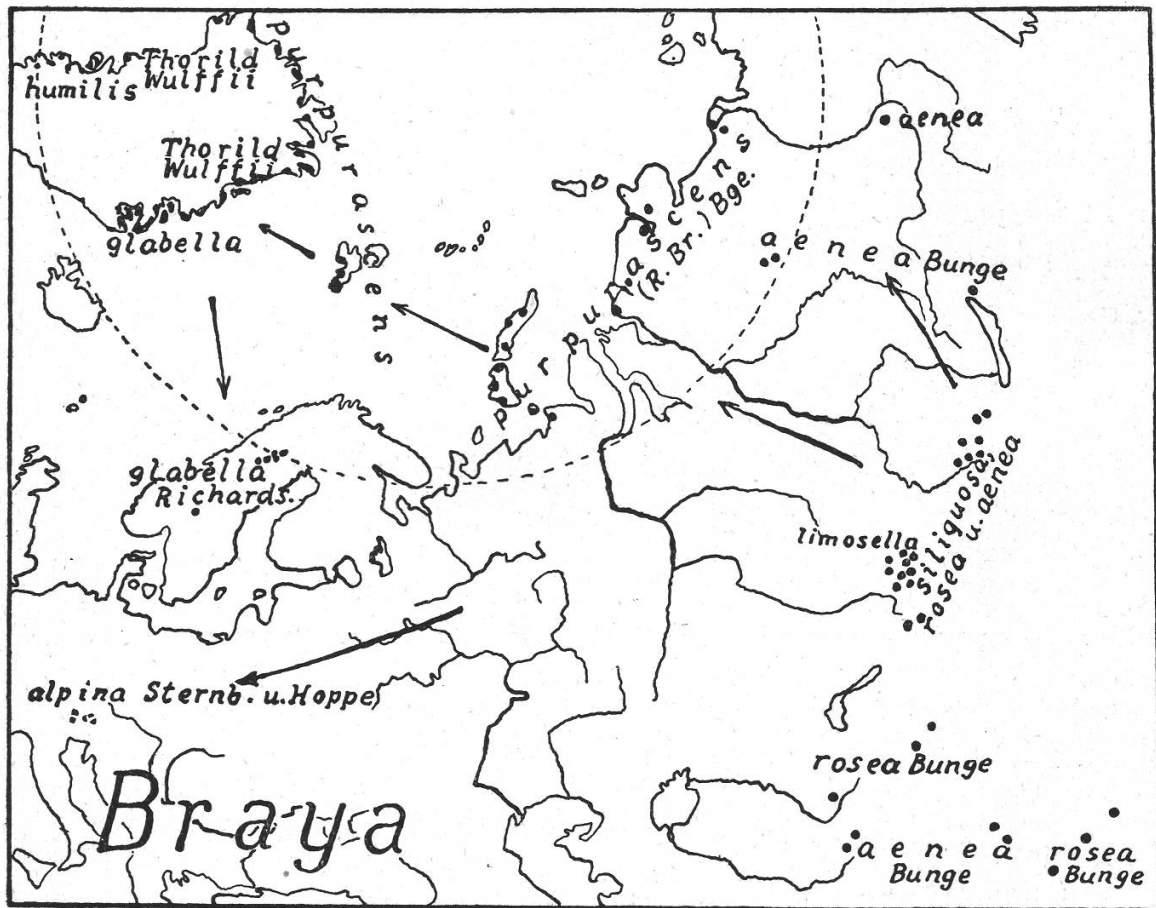


Fig. 2.

Die Verbreitung der *Braya*-Arten. Nach Alm, Busch, Ostenfeld u. a. gez. vom Verf.

gewandert, unhaltbar ist, wird durch ihre Areale hinlänglich bewiesen. Dass die Einwanderung dieser Arten nicht schon im Tertiär erfolgt sein kann, habe ich früher (S. 471) begründet. Dazu kommt, dass die sibirische Säugetierfauna, über deren Ausbreitung wir viel mehr paläontologische Daten besitzen, nachweislich erst während der grössten mittelpleistozänen Eiszeiten nach Westeuropa vorgestossen ist.

Es fragt sich noch, ob die Zeit seit den Risseiszeiten für die Bildung eines alpinen Endemismus ausreichend war, besonders da die vorgenannten Arten in den Alpen kaum eigene Formen hervorgebracht haben. Solche Fälle gibt es aber auch:

Die europäische *Pinus Cembra*, die im europäischen Jungtertiär wohl keine Vorläufer hat, ins Karpathengebiet erst in der Elstereiszeit,

in die Alpen kaum vor den Risseiszeiten eingewandert ist, wird heute von ihrer Stammart *P. sibirica* spezifisch abgetrennt. *Astragalus sericeus* = *Oxytropis Halleri* stammt ebenfalls sicher von asiatischen Arten ab, ist aber von den von Bunge u. a. mit ihm vereinigten *A. uralensis* spezifisch verschieden und hat auch in den Alpen endemische Formen hervorgebracht.

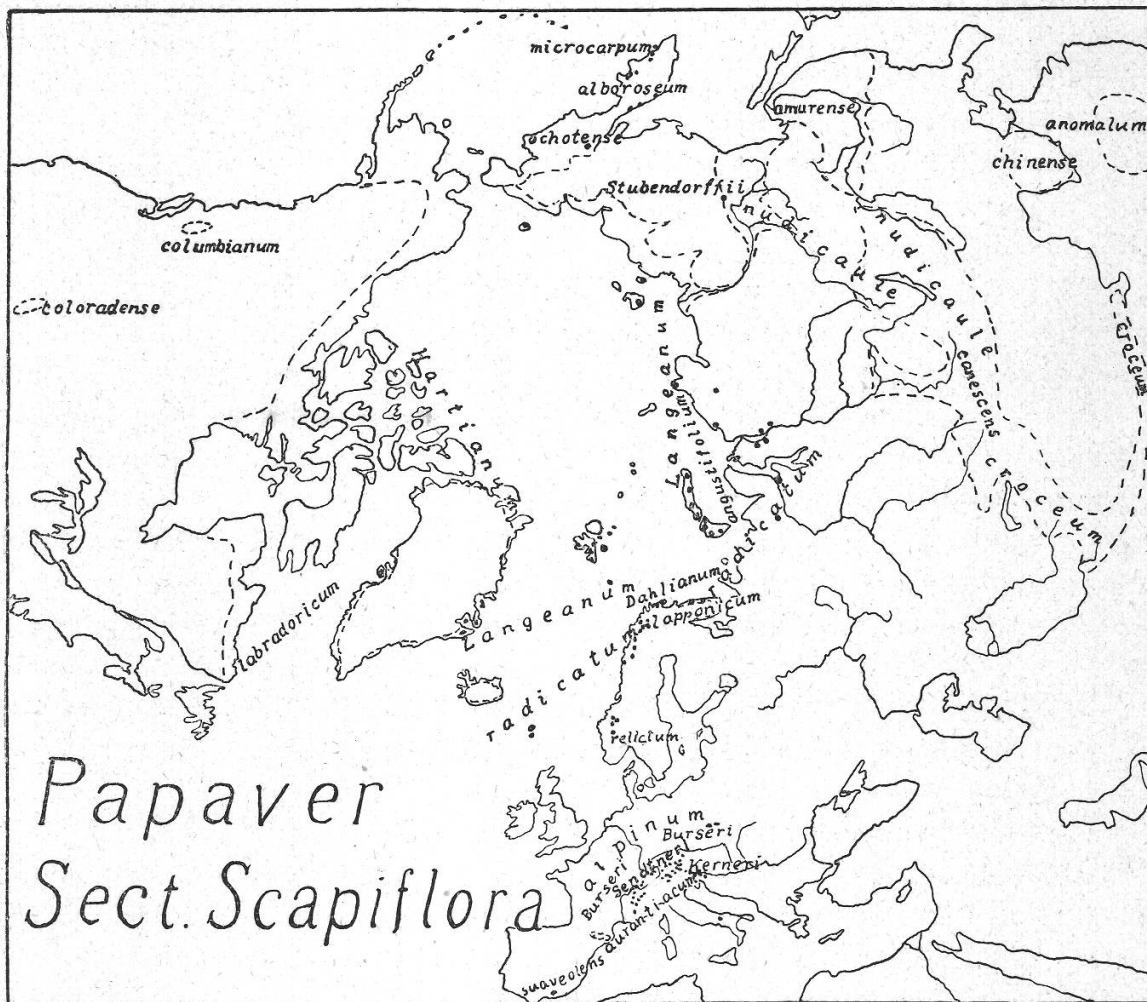


Fig. 3.

Die Verbreitung der *Papaver*-Arten der Sektion *Scapiflora*.
Nach Busch, Fedde, Hultén, Nordhagen, Tolmatschoff u. a.
gez. vom Verf.

Die endemisch-ostalpine *Braya alpina* Sternb. et Hoppe (Fig. 2) ist sowohl von den südsibirischen, wie von den von diesen abstammenden arktischen Arten sicher spezifisch verschieden. Die im Unterengadin endemische *Draba ladina* Braun-Bl. gehört der aus Innerasien stammenden, heute in der Arktis weit verbreiteten, sonst in Europa fehlenden Sektion *Chrysodraba* DC. an. Für das fast ausschliesslich stark vergletschert gewesene Gebiete bewohnende, in den Alpen fehlende und durch wahrscheinlich schon früher eingewanderte Arten vertretene *Papaver radiculatum* konnte Nordhagen zeigen, dass mindestens ein-

zelle der in Norwegen endemischen Kleinarten vor der letzten, aber nach der vorletzten Eiszeit entstanden sein müssen (vgl. Fig. 3 und die weiteren Karten bei Pawlowski und Tolmatschoff).

Dass sich *Leontopodium alpinum* von dem südsibirisch-westchinesischen Entwicklungszentrum der Gattung im Lauf der Eiszeiten bis zu den Pyrenäen ausgebreitet hat, wird heute wohl von niemand mehr bestritten. Während aber Beauverd mit ihm nicht nur die zweite europäische Art (*L. nivale*), sondern auch 9 hochasiatische Sippen als Varietäten vereinigt, trennt diese der Monograph Heinrich Handel-Mazzetti als Arten vom europäischen Edelweiss ab.

Dass einige der vorgenannten europäischen Neubildungen auch ausserhalb der Alpen vorkommen, ist für die Frage nach ihrer Entstehungszeit natürlich belanglos.

Das Alter einiger anderer endemisch-alpiner Steppenpflanzen ist vielleicht noch jünger, da ihre heutigen Areale noch in der letzten Eiszeit vergletschert waren. Als solche Neoendemiten bewerte ich *Ephedra helvetica*, in der ich nur eine unbedeutende Lokalrasse der weitverbreiteten *E. distachya* sehen kann; *Pulsatilla Halleri*, die ich mit Beauverd und Guyot für ein Kreuzungsprodukt der *P. patens* halte; *Onosma penninum*, das sein Autor Braun-Blanquet wohl mit Recht von *O. arenarium* ableitet; und *Artemisia vallesiaca*, die, wie ich in Hegis Flora ausgeführt habe, von manchen aralokaspischen Formen der Cönospezies *A. maritima* kaum unterschieden werden kann.

Im Gegensatz zu den aus Asien eingewanderten Oreophyten und Steppenpflanzen scheinen die sibirischen Sumpfpflanzen in Europa keine neuen Arten hervorgebracht zu haben.

Zwischen die mittelpleistozänen Eiszeiten fällt ein feuchtwarmes Inter-glazial, in welchem nach den Fossilfunden noch mehrere seither aus den Alpen ganz verschwundene Arten (so *Picea omorikoides*, *Pinus peuce*, *Brasenia purpurea*, *Rhododendron ponticum*) vorhanden und andere (so *Populus alba*, *Buxus sempervirens*, *Vitis vinifera-silvestris*) weiter verbreitet waren als heute. Es wäre denkbar, dass einzelne der von mir als vielleicht tertiär bezeichneten endemisch-alpinen Moose ozeanischer Herkunft (vgl. S. 473) erst in diesem oder einem noch späteren Inter-glazial in die Alpen eingewandert sind und die letzte Eiszeit in einzelnen Nunatakgebieten überdauert haben.

4. Jungpleistozäne Elemente.

Im ganzen scheint der Einfluss der letzten Eiszeit auf Floren-austausch und Neubildungen geringer als derjenige früherer Eiszeiten gewesen zu sein, doch haben sich aus diesen naturgemäss sehr viel weniger fossile und lebende Reste erhalten. Die meisten bisher aus dem Alpengebiet bekannten Glazialfloren stammen aus der letzten Eiszeit. Mehrere Arten dieser „Dryasfloren“ treten aber auch schon in

älteren Glazial- und Interglazialfloren auf, so *Betula nana*, *Eriophorum Scheuchzeri*, *Scorpidium turgescens* und andere arktische Moose. Auffallenderweise scheinen dagegen *Dryas* und *Hippophae*, deren Reste sich doch im allgemeinen gut erhalten und leicht kenntlich sind, den älteren mitteleuropäischen Glazialfloren zu fehlen. Sofern das nicht nur auf deren noch sehr mangelhafter Kenntnis beruht, würde das bedeuten, dass die endemisch-alpinen Lokalrassen der *Dryas* sich erst seit der letzten Eiszeit gebildet haben.

Während die sicher erst im Pleistozän von *Armeria alpina* = *Statice montana* abgezweigte *A. purpurea* im Beninger Ried (ähnlich wie die Lokalformen der *Primula Auricula* der Münchner Quellmoore) schon aus einer früheren Eiszeit stammen kann, da der genannte Standort nie vergletschert war, konnte sie ihr zweites Areal am Bodensee-Untersee erst im letzten Spätglazial besiedeln. Die andern Neoendemen des Bodensees und anderer Alpenrandseen, wie *Deschampsia rhenana*, *Saxifraga oppositifolia* ssp. *amphibia* und *Myosotis caespiticea*, haben keine alten Standorte ausserhalb der Jungmoränen, aber auch keine innerhalb der spätglazialen Rückzugsmoränen, so dass die Besiedlung ihrer heutigen Areale und wohl auch ihre Entstehung in der Zeit zwischen dem letzten Hochstand der Würmeiszeit (Zürich-Singen-Stadium) und den ersten Rückzugsstadien (bzw. der „Schlusseiszeit“) anzunehmen ist. Aehnliches dürfte von vielen auf kleine, noch in der letzten Eiszeit vergletschert gewesene Areale beschränkten Arten Unterarten und Varietäten gelten, insbesondere solchen hybridogener Herkunft.

Ob nicht auch einige „bessere Arten“ hierher gehören (z. B. *Primula integrifolia*, die eine auffallende Zwischenstellung zwischen den Sektionen *Arthritica* und *Erythrodrosom* einnimmt und ein fast restlos vergletschert gewesenes Areal innehat), mag dahingestellt bleiben.

5. Holozäne (postglaziale) Elemente.

Von den erst durch den Menschen absichtlich oder unabsichtlich eingeführten und gezüchteten Pflanzen braucht hier nicht gesprochen zu werden; es sei aber auf drei Gruppen von auch in den Alpen endemische Sippen umfassenden Pflanzen aufmerksam gemacht, für welche holozäne Entstehung mindestens sehr wahrscheinlich ist. Solche haben bekanntlich H. Christ, Ad. Engler und R. Wettstein für eine grosse Zahl „alpiger“ Pflanzen angenommen, Wettstein und seine Schüler insbesondere für die saisondimorphen, bzw. trimorphen Formen von *Gentiana Endotricha*, *Euphrasia*, *Alectorolophus* = *Rhinanthus* und *Melampyrum*, deren Entstehung R. Wettstein auf die unabsichtliche Auslese durch die Heumahd zurückführte. Ich brauche auf die vielen von Heinricher, Beauverd u. a. gegen diese Erklärung erhobenen Einwände hier, wo es sich weniger um die Entstehungsursachen als die Entstehungszeit handelt, nicht einzugehen. Soweit die saisonpolymorphen

Sippen streng an erst im Holozän entstandene Standorte gebunden sind — und dazu gehören nicht nur alle Äcker, sondern auch weitaus die meisten Wiesen — können ihre endemisch-alpinen Sippen auch kein höheres Alter haben. Überhaupt sind ja die Therophyten die phylogenetisch jüngste von R a u n k i a e r s Lebensformenklassen. Für *Odontites* zeigte W i t s c h, dass die aestivale, getreidebewohnende *O. verna* doppelt so viele Chromosomen besitzt als die autumnale *O. serotina* und offenbar von dieser abstammt.

An zweiter Stelle nenne ich hier viele hemikryptophytische Wiesenpflanzen, vor allem die Gräser aus den Gattungen *Festuca*, *Poa*, *Agrostis*, *Phleum* u. a. Die zytologischen Untersuchungen von St ä h l i n, G r e g o r, A v d u l l o v u. a. haben ergeben, dass in allen diesen Gattungen, oft innerhalb einzelner Arten, polyploide Sippen sehr zahlreich sind, d. h. dass neben solchen mit der normalen Chromosomenzahl 14 (z. B. *Festuca pulchella*, *violacea* und *pratensis*, *Poa Chaixii*, *Phleum alpinum*) auch solche mit 28 (z. B. *Festuca rupicaprina* und *glauca*, *Poa angustifolia*, *annua* und *nemoralis* z. T., *Agrostis capillaris*), 42 (z. B. *Festuca rubra*, *heterophylla*, *arundinacea* und *gigantea*, *Poa compressa*, *nemoralis* und *alpina* z. T., *Agrostis alba*, *Phleum pratense* z. T.), 56 (z. B. einzelne Formen von *Festuca rubra*, *Poa pratensis*, *Agrostis alba* und *Phleum pratense*) und 70 (einzelne Formen von *Festuca ovina* und *arundinacea*, *Poa glauca* u. a.) vorkommen. Aus den Versuchen J ö r g e n s e n s u. a. wissen wir, dass polyploide Sippen leicht durch Regeneration an Schnittflächen, also z. B. infolge Viehverbiss und Mahd, entstehen können, aber trotz ihrer jugendlichen, dem Experiment zugänglichen Entstehung doch den Rang von Unterarten oder selbst Arten erlangen können. Es wäre zu untersuchen, ob nicht auch in den polymorphen Formenkreisen von Gattungen wie *Ranunculus*, *Aconitum*, *Thalictrum* usw. ähnliche Verhältnisse vorliegen.

Noch länger als die vegetativ entstandene Polyploidie ist die durch Kreuzung entstandene Polyploidie und Apogamie bekannt (vgl. E r n s t und T ä c k h o l m). Unter den wahrscheinlich hybridogenen Polyploiden und Apogameten befinden sich viele lebenskräftige Formen, die sich weit über das Areal ihrer Eltern ausgebreitet haben. Auf einige solche Fälle (*Quercus pubescens* und *sessiliflora*, *Dentaria bulbifera*) habe ich bereits in früheren Arbeiten aufmerksam gemacht. Solche Fälle scheinen besonders häufig bei den Rosaceen zu sein, namentlich auch solche, wo ein Elter z. B. infolge Klimaverschlechterung lokal verschwunden ist, während widerstandsfähigere Abkömmlinge sich noch höher und weiter nördlich erhalten konnten (vgl. T ä c k h o l m). Dieses dürfte beim Ausklingen der postglazialen Wärmezeit z. B. mit manchen Abkömmlingen der *Rosa gallica*, des *Rubus ulmifolius* und *tomentosus*, der *Crataegus monogyna*, *Potentilla arenaria* und vieler anderer Arten mit höheren Wärmeansprüchen erfolgt sein, so dass wir also in solchen Wärmezeitrelikten vielleicht die jüngste vom Menschen noch unabhängige Gruppe mit alpigenen Neubildungen vor uns haben dürften.

Es wäre verlockend, die hier entwickelten Gedanken auch auf die tierischen Endemiten auszudehnen, von denen sicher ebenfalls gilt, dass sie von sehr verschiedenem Alter sind, und dass präglaziale Elemente besonders am Alpensüd- und Ostrand zu suchen sind. Wenn Heberdey für die alpine Käferfauna kürzlich zu dem Ergebnis gekommen ist: „Das Alter der rezenten alpicolen Fauna lässt sich, was die Endemiten anlangt, mit grosser Bestimmtheit als postglazial bestimmen“, so ist zu erwidern, dass er, wie aus seiner Vergletscherungskarte hervorgeht, ähnlich wie Noack das Vorhandensein grosser nie vergletschert oder auch nur verfirnt gewesener Nunatakgebiete auch in den Nordalpen völlig ausser acht gelassen hat, und dass nur die Vergleichung genauerer Areal- und Vergletscherungskarten verlässliche Schlüsse gestattet. Auch auf diesem Gebiet haben uns Christ und Heer die Wege gewiesen.

Literatur.

- Avdullov, N. P.: Karyo-systematische Untersuchung der Familie Gramineen. Suppl. 44 Bull. appl. Bot., Genet. etc., Leningrad 1931.
- Baas, J.: Eine fröhildiluviale Flora im Mainzer Becken. Zeitschr. f. Bot. 25, 1932.
- Beauverd, G.: Documents systématiques relatifs à la connaissance phylogénétique des genres Pulsatilla et Erythronium. Christ-Festschr., Basel 1923.
- Beck v. Mannagetta, G.: Ueber die Bedeutung der Karstflora in der Entwicklung der Flora der Ostalpen. Rés. sc. Congr. int. Bot. Vienne (1905) 1906.
- Die Vegetation der letzten Interglazialperiode in den österreichischen Alpen. Lotos 56, 1908.
- Beck, P.: In Eclogae Geol. Helveticae 1933.
- Boros, A.: Die Flora und die pflanzengeographischen Verhältnisse des Nyírségs. Mitt. d. Komm. f. Heimatkunde 7, Budapest 1932.
- Braun-Blanquet, J.: L'origine et le développement des Flores dans le Massif central de France. Paris-Zürich 1923.
- Über die Genesis der Alpenflora. Christ-Festschrift, Basel 1923.
- Briquet, J.: Recherches sur la flore du district savoisien et du district jurassique franco-suisse. Engl. Bot. Jahrb. 13 (1890) 1891.
- Le développement des flores dans les Alpes occidentales, avec aperçu sur les Alpes en général. Rés. sc. Congr. int. Bot. Vienne (1905) 1906.
- Brockmann-Jerosch, H. u. M.: Die Geschichte der Schweizerischen Alpenflora. Schröters Pflanzenleben der Alpen, 2. Aufl. 1926.
- Busch, N.: Rhoadales in Flora Sibiriae et Orientis extremi. Leningrad 1913—31.
- Chodat, R.: L'Endémisme alpin et les réimmigrations post-glaciaires. Christ-Festschrift, Basel 1923.
- Christ, H.: Ueber die Verbreitung der Pflanzen in der alpinen Region der europäischen Alpenkette. Denkschr. Schw. Naturf. Ges. 22, 1867.
- Das Pflanzenleben der Schweiz, Zürich 1879.
- Le rôle que joue dans le domaine de nos flores la flore dite ancienne africaine. Arch. sc. phys. et nat. Genève 28, 1892.
- Ueber afrikanische Bestandteile in der Schweizerflora. Ber. Schw. Bot. Ges. 7 (1896) 1897.
- Diels, L.: Genetische Elemente in der Alpenflora. Beibl. 102 zu Engl. Bot. Jahrb. 44 (1909) 1910.

- Engler, A. d.: Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Leipzig 1879
— Die Pflanzen-Formationen und die pflanzengeographische Gliederung der Alpenkette. Notizbl. Bot. Garten Berlin 1901, 2. Aufl. 1903.
— Grundzüge der Entwicklung der Flora Europas seit der Tertiärzeit. Rés. sc. Congr. int. Bot. Vienne (1905) 1906.
— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hochgebirgsfloren, erläutert an der Verbreitung der Saxifragen. Abh. Preuss. Akad. 1916.
- Ernst, A.: Chromosomenzahl und Rassenbildung. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 67, 1922.
- Ettingshausen, C. v.: Ueber die Entdeckung des Neuholländischen Charakters der Eocänflora Europas. Wien 1862.
- Gams, H.: Beiträge zur Geschichte der *Quercus sessiliflora* Salisbury. Genetica 6, 1924.
— Ueber Reliktöhrenwälder und das Dolomitphänomen. Ergebn. d. I. P. E. 1928. Veröff. Geobot. Inst. Rübel 6, 1930.
— Quaternary Distribution (of mosses). Manual of Bryology, Haag 1932.
— Der tertiäre Grundstock der Alpenflora. Jahrb. des Vereins zum Schutz der Alpenpflanzen 5, München 1933.
- Gregor, S. W.: Experimental delimitation of species. New Phytologist 30, 1931, Handel-Mazzetti, H.: Systematische Monographie der Gattung *Leontopodium*. Beih. Bot. Centralbl. 44, 1927.
- Hayek, A.: Pflanzengeographie von Steiermark, Graz 1923.
- Heberdey, R. F.: Die Bedeutung der Eiszeit für die Fauna der Alpen. Zoogeographica 1, 1933.
- Heer, O.: Ueber die nivale Flora der Schweiz. Denkschr. Schw. Ges. Naturw. 29, 1884
- Jerosch, M.: Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora. Leipzig 1903.
- Jørgensen, C. A.: The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. Journ. of Genetics 19, 1928.
- Kerner, A.: Studien über die Flora der Diluvialzeit in den östlichen Alpen. Sitzungsber. Akad. Wien 97, 1888.
- Kleopov, J. D.: Ueber das Alter der Relikte der Ukraine im Konnex mit den Sukzessionen ihrer Vegetation im Laufe der Quartärzeit. Die Quartärperiode 4, Kiew 1932.
- Korshinskij, S.: Die Vegetation Russlands. Enzyklopädie Brockhaus-Jefron 1899 (russisch).
- Knoche, H.: Flora Balearica, Montpellier 1921—23.
- Koso-Poljanskij, B. M.: Im Land der lebenden Fossilien. Moskau 1931 (russ.).
- Kulczynski, St.: Das boreale und arktisch-alpine Element in der mittel-europäischen Flora. Bull. Acad. Polon. (1923) 1924.
- Lavrenko, E. M.: Ueber die Entwicklungszentren der Flora der Ukraine und das Alter des ukrainischen Endemismus. Die Quartärperiode 4, Kiew 1932.
- Litvinov, D. I.: Geobotanische Bemerkungen über die Flora des europäischen Russlands. Bull. Soc. Nat. Moscou (1890) 1891.
- Lotsy, I. P.: Evolution by means of hybridisation. Haag 1916.
- Markgraf, Fr.: Pflanzengeographie von Albanien. Bibliotheca botanica 105, 1932.
- Müntzing, A.: Outlines to a genetic monograph of the genus *Galeopsis*. Hereditas 13, 1930.
- Noack, M.: Ueber die seltenen nordischen Pflanzen in den Alpen. Diss. Zürich, Berlin 1922.
- Nordhagen, R.: Studien über die skandinavischen Rassen des *Papaver radicum* Rottb., sowie einige mit denselben verwechelte neue Arten. Bergens Mus. Aarbok 1931.
- Paczoski, J.: Grundzüge der Entwicklung der Flora in Südwest-Russland. Cherson 1910.

- Pampanini, R.: Essai sur la géographie botanique des Alpes et en particulier des Alpes sud-orientales. Fribourg 1903.
- Pawłowski, B.: Die geographischen Elemente und die Herkunft der Flora der subnivalen Vegetationsstufe im Tatra-Gebirge. Bull. Acad. Polon. (1928) 1929.
- Popov, M. G.: Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Flora von Mittelasien. Bull. Mittelas. Univ. Taschkent 15, 1927 (russ.).
- Rapaics, R.: In Term.-tud. Közlem. Budapest 1926 (ungarisch).
- Reid, C. and E.: The pliocene floras of the dutch-prussian border. Meded. Rijks-
osp. v. delfstoffen 6. 1915.
- Rosanova, M. A.: Modern methods of plant systematics. Bull. appl. Bot. etc. Suppl. 41, Leningrad 1930 (russ.).
- Scharfetter, R.: Ueber die Entstehung der Alpenflora. Engl. Bot. Jahrb 42, 1930.
- Schröter, C.: Genetische Pflanzengeographie. Handwörterbuch d. Naturw. 1913
2. Aufl. 1933.
- Schulz, A.: Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgange der Tertiärzeit. 1894.
— Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen Flora und Pflanzendecke der Schweiz. Beih. Bot. Centralbl. 17, 1904.
- Stählin, Ad.: Morphologische und cytologische Untersuchungen an Gramineen. Wissensch. Archiv f. Landwirtsch. 1, 1929.
- Szafer, W.: Les plantes tertiaires montagnardes sur la chaîne scythique dans le refuge de Podolie et de Volhynie. Acta Soc. Bot. Polon. 1, 1923.
- Täckholm, G.: Zytologische Studien über die Gattung Rosa. Acta Horti Bergiani 7, Uppsala 1922.
- Tolmatschoff, A. I.: Ueber die Herkunft der Flora von Waigatsch und Novaja Semlja. Bull. Mus. bot. Acad. URSS 22, 1930 (russ.).
- Wegener, A.: Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. 4. Aufl. Braunschweig 1929.
- Wettstein, R.: Die Geschichte unserer Alpenflora. Votr. d. Ver. f. Verbr. naturw. Kenntn. Wien 36, 1896.
— Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena 1898.
— Untersuchungen über den Saisondimorphismus im Pflanzenreich. Denkschr. Akad. Wien 70, 1900.
- Winge, Ö.: On the origin of constant species-hybrids. Svensk Bot. Tidskr. 26, 1932.
- Witsch, H.: Chromosomenstudien an mitteleuropäischen Rhinanthen. Oesterr. bot. Zeitschr. 81, 1932.
- Wulff, E.: Einführung in die historische Pflanzengeographie. Leningrad 1932. 2. Aufl. 1933 (russisch).
-