

Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich
Herausgeber: Geobotanisches Institut Rübel (Zürich)
Band: 6 (1930)

Artikel: Über Reliktföhrenwälder und das Dolomitphänomen
Autor: Gams, Helmut
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-306965>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 23.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Über Reliktföhrenwälder und das Dolomitphänomen.

Von *Helmut Gams*, Wasserburg a. B. und Innsbruck.

(Mit 10 Fig.)

1. Die gegenwärtige Verbreitung der Pflanzen ist nicht blos bedingt durch die jetzt auf der Erde herrschenden klimatischen Bedingungen und die Bodenverhältnisse.

2. Ein wahres Verständnis der Verbreitung der Pflanzen ist nur dann möglich, wenn man die allmähliche Entwicklung derselben zu ermitteln sucht.

3. Hierzu ist vor allem notwendig die Berücksichtigung der verwandtschaftlichen Verhältnisse, in welchen die Formen eines Gebietes oder mehrerer Gebiete zueinander stehen. Die blosse Pflanzenstatistik lässt einen Einblick in die Entwicklungsgeschichte nicht gewinnen.

A. Engler 1879 (Leitende Ideen).

I. Geschichtliches über den Reliktwaldbegriff.

Nachdem die Entwicklungsgeschichte der europäischen Pflanzewelt durch Unger, Heer und Nathorst einerseits, A. de Candolle (1855) und Ad. Engler (1879) anderseits begründet war, hat sich das paläobotanische, pflanzengeographische und genetische Material in solcher Menge angehäuft, dass sich niemand mehr an eine Gesamtsynthese wagen konnte. Weder in den neuen Lehr- und Handbüchern der Pflanzengeographie, noch in denen der Paläobotanik ist eine solche enthalten. Die unentbehrliche kartographische Grundlage, welche Engler bereits in den Siebziger-Jahren vorschwebte, ist erst heute in den «Pflanzenarealen» und ähnlichen Werken in langsamem Entstehen begriffen, und während das stratigraphische Material vor allem seit der allgemeinen Einführung der mikrostratigraphischen Methoden lawinenartig anschwillt, hat die für die geschichtliche Synthese ebenso unerlässliche, durch die Fortschritte der Paläobotanik, Morphologie und Genetik dringend notwendig gewordene Umstellung der Systematik

noch kaum begonnen. So müssen wir uns heute damit bescheiden, einzelne Bausteine zu dem künftigen Neubau zusammenzutragen.

Den Begriff «Reliktwald» verdanken wir dem genialen, früh verstorbenen Korschinskij, welcher, die Ausbreitung der einzelnen Waldbäume von den tertiären Refugien verfolgend und kartographisch darstellend und von ähnlichen Erwägungen wie Engler ausgehend, 1899 zu folgender Definition gelangt:

«Das Gebiet der Reliktwälder ist durch Wälder charakterisiert, die sich aus den tertiären entwickelt haben, aber zufolge der Lufttrockenheit und des rauen Klimas ihren Artbestand verändert haben und verarmt sind. Sie bestehen aus verschiedenen Laub- oder Nadelhölzern, wobei den Grundstock des Waldes eine, zwei oder überhaupt wenige Arten bilden, wogegen die übrigen nur die Rolle von Einsprengseln spielen. Solche Wälder sind an den Berghängen oder in geschützten Gebirgstälern verbreitet und haben in den verschiedenen Gebirgsländern ungleiche Verbreitung und Artenbestand.» Korschinskij und Podpěra, der dessen Gedanken in seinem «Versuch einer epiontologischen Gliederung des europäischen Waldes» (1925) aufnimmt und weiterführt, verstehen darunter im wesentlichen gewisse Laubwälder und einige Nadelwälder (z. B. die der *Pinus nigra* und einiger anderer mediterraner Coniferen) und stellen ihnen die erst im Diluvium zu grösserer Ausbreitung gelangte Taiga des nördlichen Waldgebiets und das arktisch-alpine Gebiet gegenüber. In grossen Zügen ist diese Gegenüberstellung sehr berechtigt; es müssen aber auch innerhalb des Taigagebiets, wie bereits 1890 D. I. Litvinov erkannt und seither wiederholt gegen aktualistische Angriffe, wie diejenigen Taliëvs, verteidigt hat, ältere Kerne herausgeschält werden, die sich besonders am Rande der Vereisungsgebiete erhalten haben. Unter diesen hebt Litvinov die Gebirgsföhrenwälder (russ. *gornye sosniaki*, nicht zu verwechseln mit Bergföhren-Wäldern) hervor, deren abweichender Charakter bereits um die Mitte des vorigen Jahrhunderts dem polnischen Dichter V. Pol und wenig später Christ und Kerner aufgefallen ist. Litvinov deutet diese Gebirgs-Föhrenwälder als Reste von wohl schon im Pliozän auf den mittel- und osteuropäischen Gebirgen weiter verbreitet gewesenen Wäldern und rechnet sie daher nicht zur Taiga, sondern zu den Reliktwäldern und weiter zu den extrazonalen, d. h. heute an be-

stimnite Substrate und Lokalklimate gebundenen, nicht zonal in ganzen Höhenstufen oder Breitenzonen auftretenden Wäldern. Die zonale Vegetation der Russen entspricht im wesentlichen dem Klimax, die extrazonale dem Subklimax der Amerikaner. Beide können bei gleichbleibenden Außenbedingungen vollkommen stabil sein.

Es ist merkwürdig, wie lange der fundamentale Unterschied zwischen den Klimax- und den Subklimax- oder Reliktföhrenwäldern von der entweder rein statisch oder rein sukzessionistisch, in beiden Fällen unhistorisch eingestellten Vegetationsforschung der Alpen- und Karpathenländer übersehen werden konnte.

Wohl ist z. B. Golesto (1908) der grosse Unterschied zwischen den Föhrenwäldern gewisser Kalkberge der rumänischen Ostkarpaten und denen der west- und nordeuropäischen Flachländer und Mittelgebirge aufgefallen, allein in Unkenntnis der Verhältnisse in Russland und insbesondere der Arbeiten Litvinovs ist ihm die von diesem längst gefundene Lösung entgangen, und er nahm an, dass die Föhre aus einem kalkmeidenden, westeuropäischen Baum im kontinentalen Osten zu einer Kalkpflanze geworden sei. Nun gibt es aber Granit- und Sand-Föhrenwälder auch im kontinentalen West- und Mittelasien (z. B. Turgai und Koktschetau), und dass die Verhältnisse in den Alpen durchaus den von Litvinov beschriebenen und erklärten an den Berghängen Süd- und Mitterrusslands entsprechen, geht schon aus den Arbeiten Chriests, Briquets und Braun-Blanquets hervor und haben zuletzt E. Schmid und Verfasser in mehreren kurzen Mitteilungen dargelegt.

Im Gegensatz zu Grisebachs Angabe, dass die Föhre die Gebirge meide und, wie noch 1908 Kirchner schreibt, «vorzugsweise ein Baum der Ebene» sei, weist Litvinov auf die Beschreibungen der Gebirgs-Föhrenheiden Chriests aus dem Wallis und Jura, Aggenkoss aus der Krim, Medvedevs und Kusnezovs aus dem Kaukasus hin, deren Flora sich von derjenigen anderer Föhrenwälder unterscheidet «durch Endemismus und das Vorhandensein von Formen von montan-alpinem Charakter. Eine solche Gesellschaft kann nicht zufällig sein und wir hoffen zeigen zu können, dass diese Föhrenwälder der Bergsteppen mit ihrer Begleitflora Überreste alter Wälder sind, die sich in der Folgezeit

an denselben Orten erhalten haben, wo sie in einer vergangenen geologischen Epoche wuchsen, in der, wie anzunehmen ist, ein ähnliches Auftreten der Föhre eine gewöhnlichere Erscheinung war wie heute. Das sind Reste des unserer Zeit vorausgegangenen Eiszeitalters und wir sehen hier Fragmente derjenigen Pflanzengesellschaften, die damals und zum Teil am Ende des Tertiärs herrschten. Die Föhre ist, wie zweifellos alle Nadelhölzer, ein Baum von Gebirgsherkunft. Die Gebundenheit der Nadelhölzer in den Tropen an höhere Stufen der Gebirge und im besonderen der Gebirgscharakter der Föhrenvorkommnisse im Mittelmeergebiet und am Kaukasus, wo die Flora bis heute viele tertiäre Elemente bewahrt hat, und auch die Gebirgsstandorte zahlreicher Coniferen des chinesisch-japanischen Gebiets, die samt und sonders «lebende Fossilien» von miozänen Typ darstellen, und wo z. B. eine der unsrigen sehr ähnliche Föhrenform Felshänge besiedelt, — alle diese Tatsachen überzeugen uns, dass die Föhre im Tertiär ein vorzugsweise auf Felsböden wachsender Gebirgsbaum sein musste und ihre heutige riesige Verbreitung auf den Sanden des Nadelwaldgebiets eine Besonderheit nur unserer Aera ist.» (1891, S. 325). So dann stellt L i t v i n o v die Verbreitung von gegen 100 Gefäßpflanzen in den Gebirgen Asiens, im nördlichen und südlichen Ural, in den Bergheiden an der Wolga, auf den Kreidebergen des Donezgebiet und am Donez, auf der mittlerussischen Höhe von Orel, im südwestlichen Gebiet, wo später P a c z o s k i, S z a f e r, L a v r e n k o u. a. dieselben Gesetzmässigkeiten weiter verfolgt haben, auf der Krim und im Kaukasus, in den baltischen Provinzen und im arktischen Russland zusammen. Die Zahl der bekannten Endemen des russischen Reliktgebiets (damals 22 Arten) hat sich inzwischen wesentlich erhöht, und die Tatsache, dass die Vegetation unvergletscherter Berghänge sehr viel älter und ursprünglicher als die der Ebenen ist, wurde auch anderwärts entdeckt, so in Ungarn von B o r b á s.

2. Die Reliktföhrenwälder und ihre Verbreitung.

Eine Untersuchung des gesamten, vom Ussuri- und Amurgebiet und den Werchojansker Bergen bis zur Sierra Nevada und Schottland reichenden Areals der *Pinus silvestris*-Wälder würde den Umfang der gesamten «Ergebnisse der I. P. E.» weit überschreiten;

ich beschränke mich aber doch nicht auf das von der I. P. E. besuchte Gebiet, sondern dehne es bis zu den Alpen im Westen und zum Ural und Kaukasus im Osten aus. Ausser auf meine eigenen Beobachtungen in den Alpen- und Karpathenländern, von denen ich einige bereits auch in meinen Mitteilungen im Bulletin de la Murithienne 1927 und 1929 behandelt habe, und die Literatur dieser Länder stütze ich mich insbesondere auch auf die in Westeuropa noch immer viel zu wenig bekannte, aber für die Behandlung aller Steppenfragen unentbehrliche russische Literatur. Für die deutschen Föhrengebiete verweise ich auf die Arbeiten Drudes, Jännickes, Denglers und Rubners, für die alpinen und submediterranen auf diejenigen Braun-Blanquets und E. Schmids.

Der eigentlichen Untersuchung schicke ich einige Bemerkungen über die Nomenklatur der Waldtypen voraus.

Die dilettantische Gliederung lediglich nach den herrschenden Bäumen genügt nicht einmal dem gesunden Beobachtungssinn des Volkes, welches z. B. in den slavischen Ländern schon längst verschiedene Föhrenwälder mit besonderen Namen belegt hat, von denen einige auch in die wissenschaftliche Literatur Eingang gefunden haben. So unterschied Vincenz Pol (zitiert nach Szafer 1915) schon um 1850 von dem üppigsten, unterwuchsarmen Kiefernwald oder der *sosnina* und dem Kiefernheidewald oder *bor* u. a. die niedrigen *sosniaki* der Moore und der Felshänge und die aufgelösten Krüppelkiefergruppen oder *chojniaki*.

Morosov unterscheidet in seinen 1903—1914 erschienenen Arbeiten u. a. folgende Typen der trockenen Föhrenwälder: den Rentierflechten-, Weiss- oder Teerwald (*bjelobor*, *bjelomoschnik*, *jagelnik*, *smolokurnyj bor*), den Beeren- oder Hügelwald (*jagodnik*) und den Inselwald (*weretje*) und charakterisiert sie in erster Linie durch die Bodenprofile. Diese Verbindung der populären Waldtypen mit bestimmten Bodentypen wurde besonders von seinem Schüler Baron Krüdener weitergeführt.

Diesen Waldtypensystemen stehen die mitteleuropäisch-fennoskandischen gegenüber, als deren Begründer Hampus v. Post, Kerneer und Norrlin zu gelten haben. Unter Verzicht auf die populären Namen fordern sie eine induktive Bestandesaufnahme sämtlicher Vegetationsschichten. Auf die Schüler Norrlins,

welcher 1877 einen regen Gedankenaustausch mit Kerner in Tirol pflegte, gehen alle fennoskandischen Waldtypensysteme zurück: auf Hult und Sernander die schwedischen, auf Cajander, der 1906 auch die zuerst von Kerner aus Tirol beschriebenen *Pineta ericosa* bei Brixen untersuchte, und seine Mitarbeiter das ganz überwiegend auf die Feldschichten begründete finnische.

Wie diese Systeme einander und dem vorwiegend pedologischen russischen, so stand ihnen bis vor kurzem ein weiteres ziemlich verständnislos gegenüber: Das aus dem ungleich bunteren Vegetationsmosaik der Alpen und südfranzösischen Gebirge geborene und von Braun-Bланquet konsequent ausgebaute floristische, das namentlich auch in Polen Eingang gefunden hat, wo aber auch, in der vielleicht konsequenteren Durchführung der floristischen Systematik durch Kulczynski 1928, deren Grenzen am klarsten zutage getreten sind. Auf Grund des gesamten Florenbestandes werden die Kalk-Föhrenwälder der Pieninen als «*Varieta pinetosa*» unter die *Seslerieten* gestellt.

Die Lösung aus dem lange scheinbar hoffnungslosen Streit dieser Schulen glaube ich, auch nur schon von Kerner und Hult formulierte Gedanken weiterführend, in meinen «Prinzipienfragen» 1918 gegeben zu haben: Sie besteht darin, dass die verschiedenen ökologischen Einheiten, welche ich damals Synusien genannt habe, was sich durchaus nicht mit den Hultschen Schichten deckt, zunächst für sich untersucht und klassifiziert werden. B. Keller hat diesen Begriff, unter nur wenig abweichender Definition, dann als *obschtscheshitie* oder «Genossenschaft» formuliert und schlägt nunmehr dafür den Namen *Convictio* vor.

In Skandinavien (A. Nilsson, Th. Fries, Du Rietz, Nordhagen) und Russland (besonders auch von Sukatschow, der als Nachfolger Morosovs kürzlich die klarste Darstellung über die Lösung des alten Waldtypenstreites gegeben hat), ist versucht worden, die «Waldassoziationen» ohne die von mir vorgeschlagene Zerlegung mit Hilfe sämtlicher Schichten (doch in der Regel unter Ausschluss der epixylen und saprophytischen Synusien, welche die genannten Autoren infolge der Unzulänglichkeit ihrer Grundformensysteme nicht recht unterzubringen wussten), zu beschreiben und zu klassifizieren, doch ist bereits namentlich

Du Rietz zur Erkenntnis gelangt, dass dies nur in Gebieten mit relativ verarmter Flora und Vegetation durchführbar ist und auch da schon zu einer die Übersicht sehr erschwerenden langatmigen Nomenklatur und Klassifikation führt, wogegen eine solche Waldsystematik in reicheren Waldgebieten überhaupt undurchführbar ist.

Mit der Zerlegung der Föhrenwälder in Synusien erreichen wir u. a., dass wir die *Pineta silvestris*, *Calluneta*, *Ericeta* usw. wiederum zusammenfassen und mit den verwandten Wald- und Heidegesellschaften vergleichen können, ohne die Frage stellen zu müssen, ob wir z. B. von einem «*Pinetum callunetosum*» oder einem «*Callunetum pinosum*» sprechen sollen, oder die ebenso müssige, welche Assoziation nun das typische «*Pinetum silvestris*» sei. Die zusammengesetzten Einheiten werden wohl am besten nach den Dominanten aller Synusien benannt, z. B. *Pinus silvestris-Calluna-Cladina*-Wald oder *Sphagnum fuscum-Ledum-Pinus*-Moor; doch verwende ich daneben Kürze halber auch die alten Hultschen Namen *Pinetum callunosum* usw. (die langatmige Endung *-etosum* halte ich dagegen für entbehrlich), die ja auch z. B. Sukatschov braucht, welcher *Pineta cladinosa*, *hylocomiosa* (inkl. *P. vacciniosum*, *myrtillosum* und *oxalidosum*), *polytrichosa*, *sphagnosa*, *herbosa* und *fruticosa* (*P. tiliosum*, *corylosum*, *quercetosum*) unterscheidet.

Für den vorliegenden Zweck gliedere ich in vier deutlich klimatisch-edaphisch zonierte Gruppen: die atlantisch-submediterranen *Calluna*- und *Sarothamnus*-Heiden, die *Cladonia*-, *Empetrum*- und *Vaccinium*-Heiden der Taiga, die gemässigten *Erica carneae*- und *Cytisus*-Heiden und die kontinentalen *Juniperus sabina*- und Steppenheiden. Jede dieser Gruppen enthält sowohl meist moosreiche, seltener auch flechtenreiche Zergstrauchtypen, wie auch Grastypen, und zwar sind diese in der atlantischen und Taigazone besonders als *Weingaertneria*-, *Nardus*- und *Festuca ovina*-Heiden, in der gemässigten als *Calamagrostis*-, *Molinia*-, *Sesleria*- und *Festuca glauca*-Heiden, in der kontinentalen als *Carex humilis*-, *Festuca valesiaca*- und *Stipa*-Heiden ausgebildet.

Die atlantisch-submediterranen Föhrenheiden gehen nach Osten allmählich in die Taigatypen über und bewohnen gleich diesen vorzugsweise saure Sand- und Rohhumusböden mit starker Podsolie-

rung. Beide zusammen werden in Altpreussen als «Heide» schlecht-hin, in Schweden als «tallhed», in Polen und Russland als «bor» bezeichnet und werden uns, da sie trotz ihrer weiten Verbreitung junge, abgeleitete Waldformen darstellen, nicht weiter beschäftigen.

Die gemässigten Föhrenheiden, welche nach ihrer maximalen Verbreitung in den Alpen, von denen sie in den Jura, die herzynischen und illyrischen Gebirge, Karpathen und Apenninen ausstrahlen, auch alpine Föhrenheiden genannt werden können, bewohnen im allgemeinen nicht oder kaum podsolierte, mehr oder weniger neutrale bis schwach saure Skelettböden. Viele ihrer Arten (so *Erica carnea* und die *Arctostaphylos*-Arten, viele *Genisteae*, *Polygala chamaebuxus*, *Eupteris aquilina*, *Sesleria coerulea* und wohl noch andere Gräser und verschiedene Strauchflechten) haben, worauf z. B. F. Chodat und Zlatnik aufmerksam gemacht haben, zwei Aziditätsoptima, eines bei pH zwischen 6 und 8 und eines bei unter 6 («amphioxé» oder «amphikatantische» Arten).

Die kontinentalen Waldsteppen und Felsenheiden endlich besiedeln vorzugsweise alkalische bis schwach saure Skelettböden, degradierte Tschernosjome usw.

Reliktföhrenwälder finden sich nun sowohl unter den gemässigten wie unter den kontinentalen Föhrenheiden. Von den sehr viel expansiveren, sowohl vom Eis wie von der Kultur verlassene Böden rasch dauernd (als Klimaxwälder) oder doch vorübergehend besiedelnden Föhrenwäldern unterscheiden sie sich vor allem floristisch, wie die folgende Gegenüberstellung zeigt:

K l i m a x - u n d D u r c h g a n g s - f ö h r e n w ä l d e r :	R e l i k t f ö h r e n w ä l d e r d e r A l p e n :
--	--

1. Ubiquistische Heidepflanzen:

Juniperus communis
Calluna und *Vaccinium*
Genista-Arten
Rcsa-Arten
Prunella vulgaris

Festuca ovina
Brachypodium pinnatum usw.

2. Expansive Steppenpflanzen:

Bromus erectus
Festuca glauca und *vallesiaca*

1. Kulturfeindliche Heide- und Steppenpflanzen:

Juniperus sabina
Erica carnea
Astragalus- und *Dorycnium*-Arten
Daphne cneorum
Prunella grandiflora, *Dracocephalum*-Arten
Festuca amethystina
Diverse Endemen!

2. Nordische und alpine Arten
(Präalpine und Dealpine nach Schustler):
Carex firma, *semperflorens* usw.

Andropogon- und *Stipa*-Arten
Pulsatilla- und *Potentilla*-Arten

3. Saprophyten (eigentliche Charakterpflanzen der Föhrenwälder):

Lycopodium-Arten,
diverse *Orchideen*
und *Pিrolaceen*.

Dryas, *Biscutella levigata*
Primula- und *Gentiana*-Arten.

3. Einsprenglinge aus atlantischen und mehr Wärme fordernden Klimaxwäldern:

Corylus, *Hedera*, *Taxus*, *Ilex*,
Helleborus niger, *Cyclamen europaeum*, *Primula vulgaris* usw.

Während sich die Arten der Klimax- und Durchgangswälder oft auch in den Reliktwäldern finden, ist das umgekehrte viel seltener der Fall, aber selbstverständlich gibt es, entsprechend dem sehr verschiedenen Alter der Reliktwälder, alle Übergänge zwischen beiden Gruppen. Frühzeitig von der diluvialen Vergletscherung befreite Föhrengebiete haben weniger Reliktcharakter als gar nicht vergletschert gewesene, aber mehr als erst später eisfrei gewordene oder sonst grösserem Wandel unterworfenen usw.

Wie die weder von der nordischen Vergletscherung, noch von den aralokaspischen Transpressionen erreichten Waldsteppengebiete am Altai und Ural, an der Wolga und im Don- und Donezgebiet als Refugien für eine Menge tertiärer Pflanzen gedient haben, ist von Litvinov, Paczowski, Sprygin, Kozo-Poljanskiy, Lavrenko u. a. wiederholt dargetan worden, und ich kann mich daher unter Hinweis auf deren Arbeiten und die schematische Kartenskizze, welche die Lage der wichtigsten Reliktzentren zwischen dem Altai und den Alpen, zwischen den Vereisungen und Meerestransgressionen zeigt, kurz fassen.

Dass die mittelasiatischen Gebirge, der Kaukasus, die Karpathen und Alpen eine bis ins Tertiär zurückweichende Gebirgsflora besitzen, ist heute allgemein anerkannt, wogegen es schon für die Krim von einzelnen Autoren wie Taliiev und Sapjegin bestritten worden ist, nach Wulff sicher mit Unrecht. Gewiss ist die Zahl der dortigen Endemen sehr viel geringer als frühere Autoren angenommen haben, aber diese (*Eremurus tauricus* Steven, *Cerastium Biebersteinii* DC, *Ranunculus dissectus*, *Sobolewskaia lithophila*, *Medicago saxatilis*, *Onobrychis Pallasii*, *Saxifraga irrigua*, *Cachrys alpina*, alle diese von Marschall Bieberstein, *Onosma polypyllum* Ledeb., *Salvia scabiosaefolia* Lam., *Pterotheca purpurea* DC, *Centaurea Comperiana* Stev., *Anthemis sterilis* Stev.) konnten auf der Jäla wohl auch zu Zeiten lichter Bewaldung überdauern.

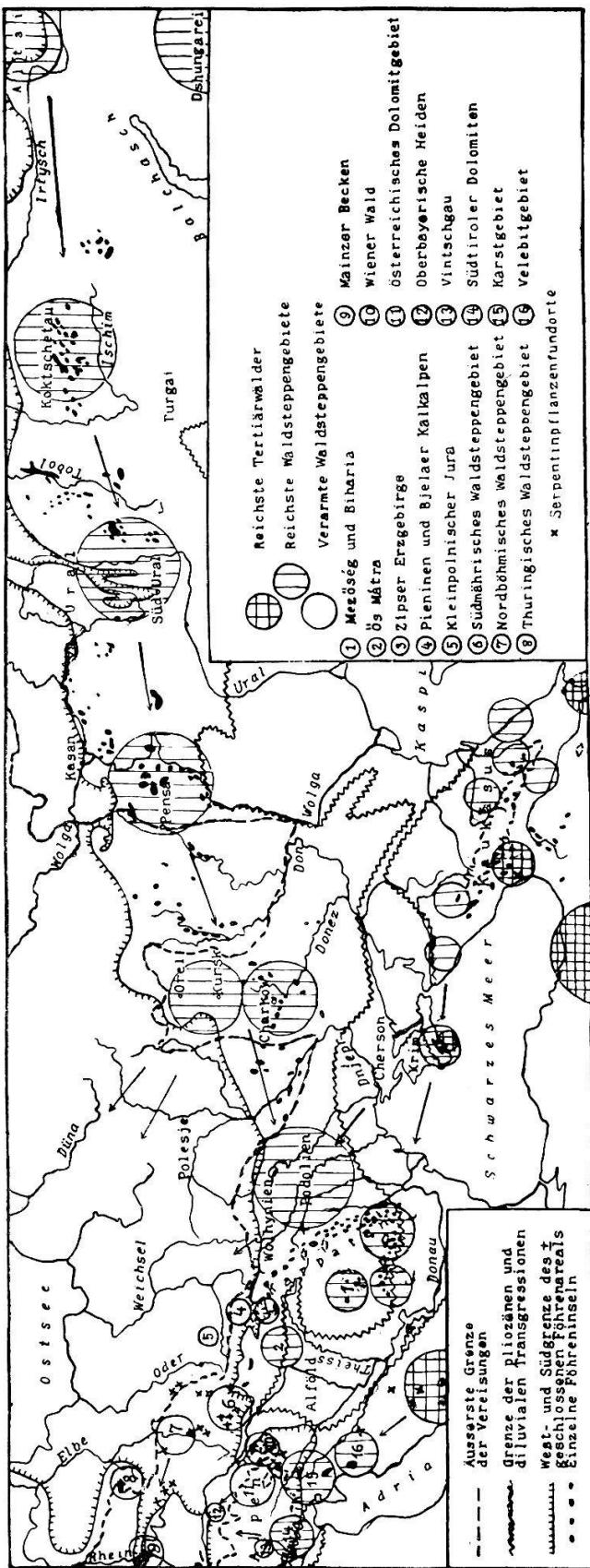


Fig. 1. Die wichtigsten Zentren der Waldsteppenrelikte zwischen Altai und Alpen und ihre Lage zu den quartären Vereisungen und Meerestransgressionen, nach den Karten von Baranov, Korshinski, Kusnezov, Paczoski, Tanfiljev u. a. zusammengestellt von H. Gams.

Diese alte Krimflora, welche eine typische Waldsteppenflora ist, zeigt sowohl zu der Kleinasiens und des Kaukasus, wie auch zu denjenigen der Balkangebirge enge Beziehungen, schwächere aber selbst zu denjenigen des südlichen Ural. Von dessen wenigen Endemien sind z. B. *Lathyrus Litvinovi Iljin* und *Knautia tatarica Litv.* mit Arten der Krim und des Kaukasus nächst verwandt. Auf bis zu den Alpen reichende Beziehungen komme ich später zurück.

Von asiatischen (zumeist altaisch - uralischen) Gebirgssteppenpflanzen reichen bis an die Wolgahänge unterhalb Nishnij-Novgorod (besonders die Umgebungen von Samara, z. B. Shiguli und Pensa): *Cypripedium ventricosum Sw.*, *Anemone altaica Fisch.*, *Delphinium dictyocarpum DC*, *Hedysarum Gmelini Ledeb.* = *polymorphum Ledeb.* Erst 1927 entdeckte Litvinov in den Föhrenheiden der Shiguli eine neue *Galatella*. Dem südlichen Ural und den Wolgabergen gemeinsam ist die Umbellifere *Aulacospermum tenuilobum Meinsch.* Bis auf die benachbarten Kreideberge reichen *Calophaca wolgarica Fisch.*, *Hedysarum cretaceum Fisch.*, *Statice elata Fisch.*, *Hyssopus cretaceus Dubjanskij*, *Anthemis Trotzkiana Claus.*

Auf die Bergheiden von der Wolga bis ins Donezgebiet beschränkt sind u. a. *Silene cretacea Fisch.*, *Erysimum cretaceum (Rupr.) Schmalh.*, *Hesperis cretacea Adams* = *apraca Poiret*, *Scrophularia cretacea Fisch.* und *Artemisia salsolooides Fisch.*; auf das Don- und Donezgebiet *Artemisia hololeuca M. B.* und ausser einigen Kreideformen von *Draba*, *Linum*, *Melampyrum*, *Linaria* u. a. besonders zwei bemerkenswerte *Daphne*: *D. Sophia Kalen.* und *D. Julia Kozo-Poljanskij* (Fig. 2, vgl. dazu besonders auch die von Kozo-Poljanskij in den «Vegetationsbildern» gegebene Darstellung). Bis auf den nördlichen Teil der mittelrussischen Höhe (Steppen von Kursk, Orel usw.) reichen von asiatischen Arten u. a. *Dentaria tenuifolia Ledeb.* und *Artemisia sericea Web.*

Westlich von der Dnjeprzunge des baltischen Gletschers hat die Waldsteppenflora schon mehr europäischen als asiatischen Charakter. Endemisch für das podolische, bis Südostgalizien reichende Waldsteppengebiet sind eine Reihe von Blocki und Zapalo-wicz beschriebener Formen; im übrigen finden sich nach Paczowski von den für dieses Waldsteppengebiet bezeichnenden Arten vier auch in Nordeurasien (u. a. *Asplenium septentrionale*), je

27 (mehr als die Hälfte) auch in Westeuropa und in den Ländern um das Schwarze Meer, 18 in Südrussland und Westasien. Von den bezeichnendsten der von den Kaukasusländern und der Krim bis Podolien und teilweise bis Nordostrumänien, Wolhynien und Galizien reichenden Arten seien genannt: *Crocus speciosus* M. B. und

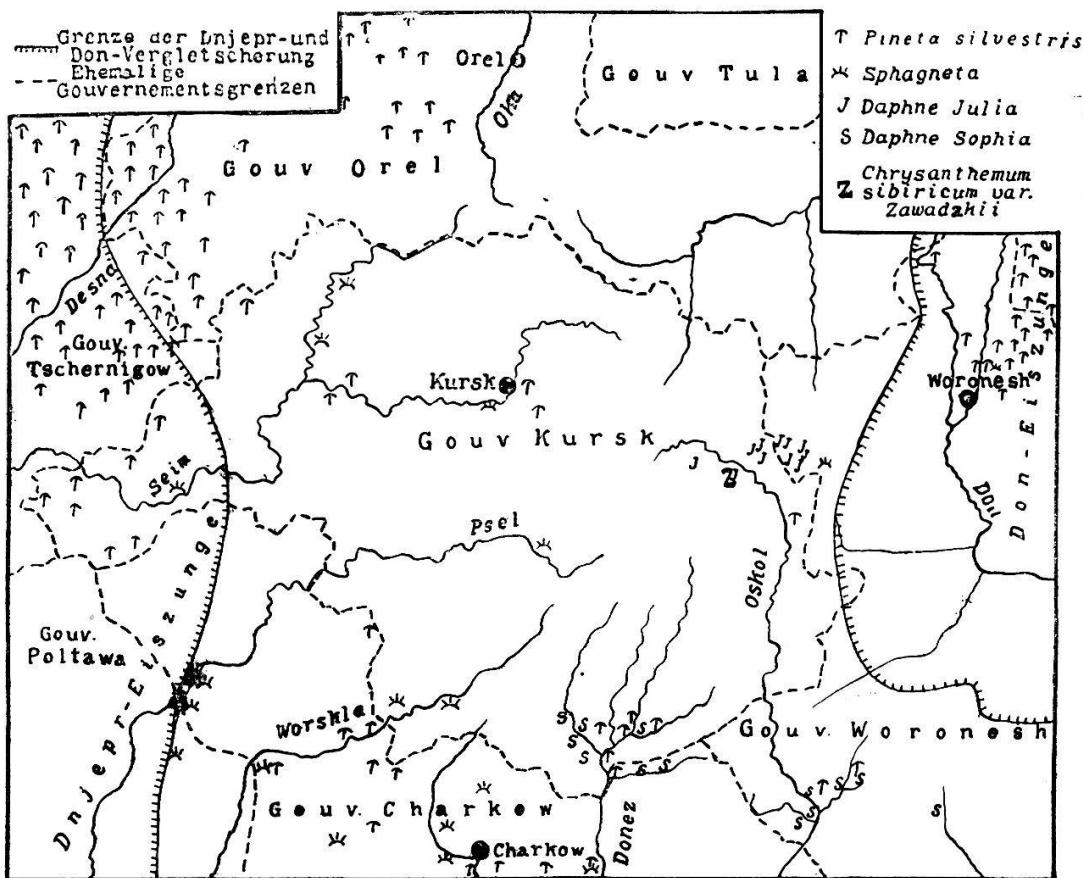


Fig. 2. Kartenskizze der mittelrussisch-ukrainischen Schwarzerde- und Waldsteppenreliktgebiete, nach Alechin, Keller, Klokov, Kozopoljanskij, Kusnezov und Zerov (vgl. auch Konovalov).

tauricus Trautv., *Schiwereckia podolica* Andr., *Erythronium nana* M. B., *Azalea pontica* L. = *Rhododendron flavum* Don und *Cymbalaria borysthenica* Pallas. Von sibirischen Arten reichen bis ins Dnjestr- und Buggebiet *Hedysarum grandiflorum* Pall. und *Leontice altaica* Pall., bis zu den Pieninen *Chrysanthemum sibiricum* Turcz. var. *Zawadzkii* (Herbich), welche bisher als endemisch betrachtete Form Kozopoljanskij 1927 in den höchst eigenartigen Reliktsteppen von Tima auf der mittlerussischen Höhe (u. a. mit *Daphne Julia* und *Avena desertorum* neben *Molinia* und *Gentiana pneumonanthe*) aufgefunden hat (Fig. 2). An der von ihm noch

nicht erkannten Identität beider Pflanzen scheint mir nach seiner Beschreibung und Abbildung kein Zweifel möglich.

Von bis in die mitteleuropäischen Waldsteppen reichenden Arten des podolisch-wolhynischen Gebiets seien *Allium strictum*, *Thalictrum foetidum*, *Heliosperma alpestre*, *Dracocephalum austriacum*, *Scutellaria alpina* und *Ligularia sibirica* genannt (Karten der Verbreitung mehrerer dieser und der vorgenannten Arten bei Szafner 1923 und Macko 1929).

Von den den meisten der erwähnten Waldsteppengebiete gemeinsamen und bis Westeuropa reichenden Arten sei *Juniperus sabina* L. hervorgehoben, die vom Abakan, Altai und Tian-schan über den Südural und die südrussischen Kalkberge (Shiguli, mittlerer Don, am nördlichen von Sukatschow in einem Moor subfossil gefunden) wie über das Kaukasusgebiet, die Krim und die Balkanländer bis ins Karpathen- und Alpengebiet und bis in die Apenninen, Pyrenäen und die Sierra Nevada reicht, überall, wie Litvinov 1927 aufs neue betont, als Begleiter der Gebirgs-Föhrenwälder. Vom Kopet-Dag an der persischen Grenze bis Spanien wird der «Kasakische Wacholder» sehr häufig von *Berberis* und von Mittelasien bis in die Pieninen und Alpen auch von *Hippophae* begleitet (vgl. Bull. Murithienne 1927 und 1929). Während in der Regel sich die Alluvialstandorte des Sanddorns von Felsstandorten ableiten, ist die «rozmarinowa wiežba» an dem Burghügel von Czorstyn laut Aussage der Anwohner aus den Alluvionen des Dunajez von Kościenko verpflanzt, aber ihr Zusammentreffen mit der hier an einem ganz isolierten Aussenposten angelangten Seve ist doch wohl kein Zufall.

Die Floengeschichte der ungarischen Waldsteppengebiete ist von Kerner, Borbás, Pax, Tuzson, Rapáics, Sóo u. a. behandelt worden. Besonders die beiden letztgenannten haben sich die von Borbás begründete «Ösmátratheorie» zu eigen gemacht, nach welcher die Pusztenvegetation des Alföld, deren Flora auch nach Tuzson nicht oder nur zu einem kleinen Teil von derjenigen der südrussischen Steppen abgeleitet werden kann, sehr jung ist und zur Hauptsache von den sehr viel ältern Waldsteppen der ungarischen Mittelgebirge, besonders der Ös Mátra, abstammt. Von den Endemen derselben führt Jávorka an: *Sesleria budensis*, *Poa scabra*, *Thlaspi Jankae*, *Dianthus Pontederae*, *collinus* und

regis Siephani, *Thalictrum pseudominus*, *Draba demissorum*, *Hesperis Vrabeliana*, *Erysimum pallidiflorum*, *Sorbus semiincisa*, *Linum dolomiticum*, *Ferula Sadleriana*, *Seseli leucospermum*, *Onosma tornense*, *Knautia budensis*, *Carduus collinus*, *Centaurea Sadleriana* u. a. Sehr viel reicher an alten, grossenteils tertiären Endemen ist das dacische (südkarpathisch-siebenbürgische) Gebiet (Liste z. B. bei Pax II, S. 231). Von den Arten der ost- und nordkarpathischen Gebirgs-Föhrenheiden seien (im wesentlichen nach Goleesco) genannt: *Aconitum moldavicum* und *lasianthum* var. *Baumgartianum*, *Erysimum Witmanni*, *Hesperis nivea*, *Calamintha Baumgarteni*, von weiter verbreiteten u. a. *Gentiana cruciata*, *Carlina corymbosa* und *Hypochoeris maculata*. (Man beachte, wie unter den Föhrenwaldrelikten besonders gewisse Ranunculaceen-, Cruciferen- und Sympetalengenera immer wiederkehren!).

Ohne auf die Geschichte der Karpathenflora weiter einzutreten, möchte ich auf das sehr ungleiche Alter der verschiedenen Waldsteppengebiete hinweisen:

Während die mittelrussischen, podolischen und mitteldanubischen Höhen seit dem Miozän ununterbrochen besiedelbar waren und auch, wie die Glazialflore von Felek in Siebenbürgen, Krystynopol, Ludwinów usw. und die von Peterschilka, Koczwara usw. ausgeführten Pollenanalysen annehmen lassen, auch während der Eiszeiten eine Strauch- und Föhrenheidenvegetation (mindestens an begünstigten Südhängen) getragen haben, wurden sowohl die eigentlichen Schwarzmeersteppen wie auch die danubisch-pannonischen des Alfölds erst nach dem Rückzug des pontischen (pliozänen) Meeres besiedelbar. Hieraus folgt u. a., dass die durch Kerner eingebürgerte Bezeichnung «pontisch» nicht länger für das sehr viel umfassendere und sehr viel ältere Waldsteppenelement gebraucht werden sollte, das auch nicht dem aralo-kaspischen untergeordnet werden kann (vgl. die Gliederungsversuche bei Podpěra, Kulczyński und Sternér). — Ebenfalls seit dem Pliozän besiedelbar sind die Pieninen am Dunajez.

Die ebenfalls endemische Formen aufweisende, wenn auch wesentlich ärmere Flora des obren Dnjepgrgebiets, also vor allem des Polesje, und des vergletschert gewesenen Weichselgebiets, also auch die des kleinpolnischen Jura, ist auf jeden Fall jünger als die letzten Eiszeiten. Nach Limanowski und Kulczyński wäre

die Dnjepreiszeit sogar jünger als die den kleinpoltischen Jura das letzte Mal vergletschernde Krakauer Eiszeit (L_3 der polnischen, Saaleeiszeit der norddeutschen Geologen, Cracovien Szafers), so mit $L_4 =$ Varsovien₁ = Würm I, was sich aber schlecht mit den Ergebnissen der russischen Quartärforscher Pavlov, Mirtschin u. a. vereinigen lässt, welche die Dnjeprzunge ebenso wie die Donzunge, deren letzte Ausbildung zwischen die beiden warmen Interglaziale von Lichwin und Troizkoje usw. fällt, teils in die Mindel- und teils in die Risseiszeit setzen.

Auf jeden Fall gehen die Reliktfloren des Krakauer Jura wie auch seine paläolithischen Kulturen nicht über das letzte warme Interglazial (Acheuléen-Moustérien = Riss-Würm; das jüngere Interglazial von Żoliborz bei Warschau dürfte, wie der Rixdorfer Horizont bei Berlin, in die «Aurignacschwankung» zwischen Würm I = Wartheeiszeit = Varsovien₁ und Würm II = Weichseleiszeit = Varsovien₂ fallen) hinaus.

Noch jünger sind die erst nach der Weichseleiszeit, ja z. T. erst nach der mecklenburgischen Phase besiedelbar gewordenen Steppenhänge an der Düna, Weichsel, Oder usw. und noch jünger die erst am Ende der postarktischen Yoldiazeit aus der Ostsee aufgetauchten schwedischen und estnischen Silurinseln, die doch auch noch eine deutlich relikte Waldsteppenflora (mit *Carex obtusata*, *Anemone silvestris*, *Ranunculus illyricus*, *Potentilla fruticosa*, *Artemisia rupestris* und *laciniata* usw.) aufweisen (s. u. a. Sternér).

Ganz ähnliche Altersunterschiede weisen die verschiedenen Reliktabiete im Umkreis der Alpen auf und auch hier sind sie, namentlich bei der systematischen Bewertung vieler Reliktpflanzen, bisher viel zu wenig beachtet worden.

Es muss aber auch betont werden, dass damit, dass ein Gebiet z. B. seit dem Miozän oder Pliozän besiedelbar war, keineswegs erwiesen ist, dass seine heutige Reliktfloren bis in diese Zeit zurückgeht. So halte ich Jännickes Annahme, dass die sarmatischen Waldsteppenelemente der Mainzer Sandflora bis ins Tertiär zurückreichen, für sehr unwahrscheinlich, da der Donau- und Mainweg von Steppenbewohnern, wie die Quartärfaunen zeigen, erst sehr viel später, kaum vor der Risseiszeit (Saaleeiszeit) und, wie die Ausbreitung der Steppenelemente auch innerhalb der Riss- und selbst der Würmmoränen beweist, noch sehr viel später beschriften worden ist.

Dass auch die wiederholten Einfälle von Ostvölkern in historischer Zeit neuen Zuzug gebracht haben, ist ebenfalls anzunehmen.

Es ist geradezu ein allgemeines Merkmal der Reliktgebiete, dass sie Residuen aus ganz verschiedenen Perioden bewahren, worauf ich auch noch zurückkomme.

In den Karpathen und Sudeten stossen wir auf die nördlichsten Vorposten einer ganz andern Waldheidenflora von altatlantischer, südafrikanisch - mediterraner Herkunft: in den rumänischen Karpathen auf die ostmediterrane *Bruckenthalia spiculifolia*, in Kroatien, im Mährischen Gesenke (früher auch in den Liptauer Vorbergen der Tatra), in Nordböhmen und im sächsischen Vogtland auf *Erica carnea*. Wie schon bemerkt, ist dieser «alpine Föhrenheideotyp», den als erster Kerner 1860 und 1863 näher beschrieben hat, sehr viel weniger kontinental als die vorbesprochenen Föhrenwaldsteppen. Das äussert sich schon in der grossen Häufigkeit von Kräutern mit breiten, immergrünen Blättern: in den warmen *Pinus silvestris*-Heiden z. B. *Anemone Hepatica*, *Helleborus niger*, *Cyclamen europaeum*, in höher gelegenen *Ericeten* *Soldanella*- und *Rhododendron*-Arten, *Rhodothamnus*, *Homogyne* usw., dazu die winter- und die sommergrünen *Vaccinium*- und *Arctostaphylos*-Arten, welche durch das ganze Taigagebiet hindurch bis zur Tundra reichen, aus der wiederum vor allem *Dryas octopetala* auch in tiefergelegene *Ericeten* eingedrungen ist. Nicht ganz so weit ins Taiga-gebiet reichen auch mehrere die süd- und ostalpinen *Ericeten* häufig begleitende *Genista*- und *Cytisus*-Arten, so der von den *Ericeten* der oberbayrischen Heiden bis Westsibirien reichende *Cytisus ratisbonensis*.

Dass sehr wahrscheinlich viele dieser Arten zwei Aciditätsoptima haben, habe ich bereits S. 39 angeführt. Es ist mehrfach (z. B. schon 1854 von Sendlner) so dargestellt worden, als ob *Erica*, *Dryas* u. a. sich in verschiedenen Gebieten mit Bezug auf ihre Bodenansprüche verschieden verhalten würden, was aber nach meinen Erfahrungen nicht zutrifft. Vielmehr scheint sich nach meinen Beobachtungen *Erica carnea* genau so zu verhalten, wie es Zlatnik für *Sesleria coerulea* festgestellt hat. Neben einer Aciditätshauptamplitude von pH 6,2—7,2 (nach meinen und F. Chodats Messungen in den Alpen) besitzt sie eine Nebenamplitude bei pH 5,2—5,4,

welche Werte ich wiederholt in den niederösterreichischen Alpen auf Rohhumus über Dolomit gefunden habe. Diese sauren *Ericeten* enthalten eine Bodenschicht mit *Sphagnum quinquefarium*, *Mylia Taylori*, *Riccardia multifida* und andern Sauerbödenmoosen und in



Fig. 3. *Pinus silvestris-Erica*-Wald mit *Juniperus communis* auf südexponiertem Hauptdolomit in Stockgrund bei Lunz, zirka 650 m. Phot. H. G. IX. 1926.

der Feldschicht besonders regelmässig *Vaccinium* und *Lycopodium annotinum*.

Eine Beschreibung der von mir in den West- und Ostalpen untersuchten *Ericeten* würde hier viel zu weit führen, und ich führe nur deshalb einige Beispiele an, weil sie für die Reliktfrage und die spä-

ter zu behandelnde Dolomitfrage sehr aufschlussreich sind. Die angeführten sauren *Ericeten* finden sich in den Süd- und Ostalpen einerseits auf Dolomit- und anderseits, wie auch in der Hercynia, auf Granit- und andern Silikatböden, hier aber viel seltener. Die sauren Dolomit-*Ericeten* zeichnen sich durch ein besonders reiches



Fig. 4. *Pinus mugo*, *Rhodothamnus*, *Carex firma* usw.
an nordexponiertem Dolomitsteilhang der Hinterleiten
an der Ybbs, zirka 600 m. Phot. H. G. 9. IV. 1927.

Gemisch verschiedener Florenelemente aus. So enthalten sie im Lechnergraben im Ybbstal bei ca. 1000 m auf einer Fläche von wenigen m² nebeneinander *Pinus silvestris* und *mugo*, *Sorbus aria* und *aucuparia*, einen versprengten Vorposten von *Ilex* und eine

Reihe vorwiegend atlantischer Moose (*Plagiothecium undulatum*, *Hookeria lucens*, *Brotherella Lorentziana*; vgl. meinen Beitrag in den *Annales bryologici* 1928). Die normalen *Ericeten* enthalten ebenfalls auf dem gleichen Dolomit bei schwach saurer bis alkalischer Reaktion in etwa 600—800 m Höhe ein buntes Gemisch von Alpenpflanzen (vorwiegend an den Nordhängen: *Pinus mugo*, *Carex firma*, *Dryas*, *Rhodothamnus*, *Primula Clusiana*, *Callianthemum anemonoides*, *Gentiana Clusii* u. a., vgl. Fig. 4-6) und Waldsteppenpflanzen (vorwiegend an den Südhängen: *Pinus silvestris*, *Molinia coerulea-litoralis*, *Festuca amethystina*, *Daphne cneorum*, *Rhamnus saxatilis* usw., Fig. 7 u. 8). Dieses Gemisch ist im selben Gebiet (an der Mausrödel bei Lunz) bereits um 1850 dem jungen K e r n e r aufgefallen und ist seither von dort mehrfach angeführt worden, meist als Glazialrelikt gedeutet.

Nun sind völlig analoge *Ericeten* aber nicht auf das niederösterreichisch-steirische Dolomitgebiet (Ybbs-, Erlaf- und Salzatal, am grossartigsten wohl in den Ötschergräben) beschränkt, sondern kehren ganz ähnlich fast rings um die Alpen wieder: ebenfalls auf Dolomit in den Nordalpen vom Rheingebiet (z. B. im Brandnertal ebenfalls mit *Festuca amethystina* und *Helleborus niger*) bis in die Salzburger Alpen und weiter, in den Südalen z. B. am Lugarner- und Gardasee (ebenfalls mit *Molinia*, *Daphne cneorum*, *Polygala chamaebuxus-grandiflora* usw., aber heute ohne Föhren, die aber noch im frühen Postglazial nach A n d e r s s o n am Gardasee wachsen); auf reinem Kalk viel seltener, so an steilen Schrattenkalkwänden des Vorarlberger Rheintals, wo zuerst M u r r diese «xerothermisch-alpinen Stationen mit rhaeto-bavarischer Mischflora» beschrieben hat; auf Nagelfluhhängen in den Nordalpen, z. B. am Pfänder bei Bregenz und auf der Albiskette bei Zürich (mit *Molinia*, *Festuca amethystina*, *Filipendula hexapetala*, *Crepis praemorsa* usw.), in den Südalen z. B. am Tagliamento, wo E. S c h m i d eine neue *Dryas*-Form entdeckte (vgl. auch die andern von ihm mitgeteilten Beispiele), auf Schuttkegeln sowohl in den Alpen (z. B. Bois Noir und Pfynwald im Wallis, Flimser Bergsturz im Rheingebiet, am Ausgang des Ötztales im Inngebiet), wie ausserhalb, besonders auf den zuletzt von K. und W. T r o l l und E. S c h m i d behandelten oberbayerischen Heidewiesen, wo sich z. B. *Adonis vernalis*, *Pulsatilla patens*, *Cytisus ratisbonensis*, *Dorycnium germanicum* und



Fig. 5. *Soldanella austriaca*, *Primula Clusiana* und *Tofieldia calyculata* in einer feuchten Dolomitrinne am gleichen Ort wie Fig. 4. Phot. H. G. 9. IV. 1927.



Fig. 6. *Callianthemum anemonoides* und *Salix glabra* in nordexponiertem Seslerietum-Ericetum auf Hauptdolomit. Stockgrund bei Lunz, zirka 620 m. Phot. H. G. 3. IV. 1927.

Daphne cneorum mit *Sesleria coerulea*, *Erica*, *Gentiana Clusii* und *verna*, *Satureja alpina* usw. begegnen. Ausserhalb der Alpen kehrt ganz ähnliches auf dem badischen, schwäbischen und fränkischen Jura und in letzten Ausläufern in den Sudetenländern wieder. Während aber diese Gesellschaften im Alpen- und Juragebiet sehr häufig mit *Bromus erectus*-Wiesen verbunden sind, treten diese weiter nördlich, so in Thüringen und in den Sudetenländern ganz zurück oder fehlen überhaupt, gänz ähnlich auch wie die *Cariceta albae* der alpinen Föhren- und Eichenwälder, wogegen die *Cariceta humilis* nach Osten an Bedeutung zunehmen. An die Stelle der *Seslerio-Brometa* und der oft mit ihnen verbundenen, wahrscheinlich auch amphioxen *Selaginella helveticae*, wie ich sie z. B. aus dem Unterwallis beschrieben habe, treten jene reinen *Seslerieten*, wie sie z. B. von Zlatnik und Kulczyński behandelt worden sind.

Mehrere Autoren haben bereits darauf hingewiesen, dass ganz ähnliche *Ericeta carneae* sowohl in *Pineta montanae*, *silvestris* und *nigrae*, wie in *Piceeta* und *Lariceta* und selbst in *Querceta* und *Fageta* auftreten. Welche der dreierlei *Pineta ericosa* die ursprünglichsten sind, kann heute wohl kaum entschieden werden, da alle drei deutlichen Reliktcharakter aufweisen, dagegen dürften wohl die Vorkommnisse in andern Nadel- und Laubgehölzen auf einer Verdrängung ursprünglicher *Pineten* beruhen. Im Nordalpengebiet, wo nachweisbar *Pinus mugo* erst im Spätglazial allmählich von *P. silvestris* verdrängt worden ist, sind wohl die *Pineta silvestris ericosa* vielfach sekundär; aber vom östlichen und südlichen Alpenrand und aus den andern südeuropäischen Gebirgen liegen noch zu wenig diesbezügliche Untersuchungen vor.

So will ich die Föhrenheiden nicht weiter nach Süden und Westen verfolgen und zunächst die Frage aufwerfen, was die angeführten, an Reliktpflanzen reichen *Ericeten* und weiter die Reliktföhrenwälder überhaupt gemeinsam haben?

Erstens sind sie umso reicher, je älter die betreffenden Gebiete sind. Die besonders reichen des niederösterreichisch-steirischen Dolomitgebietes liegen, wie u. a. aus den von Hayek 1910 und Leonhardt 1927 veröffentlichten Karten hervorgeht, schon ausserhalb des zusammenhängend vergletschert gewesenen Gebiets, und die *Ericeten* in den lokalen Vereisungsgebieten des Ybbs- und Erlafgebiets sind deutlich verarmt (so fehlen ihnen *Callianthemum anemonoides*

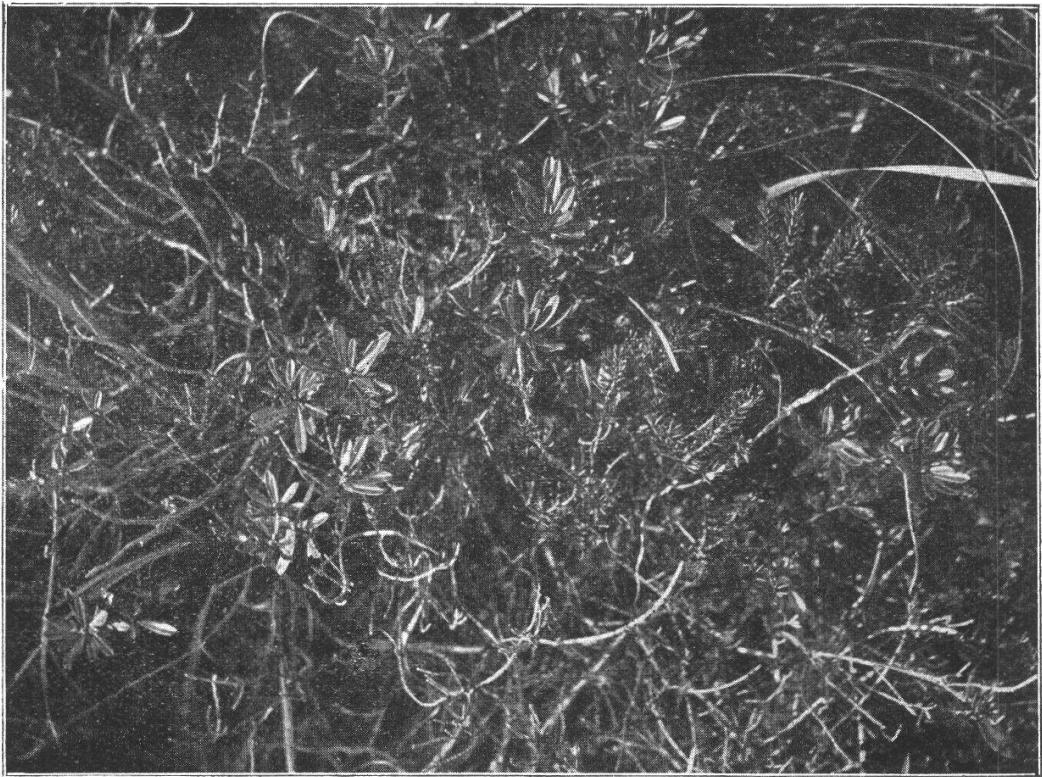


Fig. 7. *Daphne Cneorum* im südexponierten *Ericetum-Molinietum* des gleichen Hanges wie Fig. 3. Phot. H. G. 26. IX. 1928.



Fig. 8. *Rhamnus saxatilis*, *Daphne Cneorum*, *Festuca amethystina* und *Calamagrostis varia* im südexponierten *Ericetum-Molinietum* des gleichen Hanges wie Fig. 3 und 7. Phot. H. G. 26. IX. 1928.

und *Daphne Cneorum*); die Reliktheiden sind also älter als die letzte und wohl auch als die vorletzte Eiszeit, wie auch z. B. Leonhardt auf Grund seiner Kartierung von *Cyclamen* annimmt. Ähnliches gilt für die Föhrenheiden der südalpinen Refugien und die Steppenheiden der Alb, deren Geschichte Grämann und Berthsch zu zeichnen versucht haben. (Für eine Reihe von Arten möchte ich jedoch erheblich frühere Einwanderung annehmen als Berthsch.)

Andere Föhrenheiden, wie diejenigen im Inn-, Rhein- und Rhonetal, liegen wohl noch innerhalb der Moränen der letzten Eiszeit, sind aber durchwegs sehr bald, von dem präborealen Gschnitzstadium, eisfrei geworden (vgl. meine Darlegung für das Wallis im Bulletin de la Murithienne und die daselbst angeführte Gletscherendenkarte P. Beck's) und auch die oberbayerischen und sonstigen Niederterrassenheiden, deren Schotterunterlage ja auch erst der letzten Eiszeit entstammt, haben sich seit sehr langer Zeit nicht wesentlich verändert, wie K. Troll 1926 gezeigt und begründet hat. All das und namentlich die grosse Übereinstimmung zwischen den heute durch grosse Zwischenräume getrennten Resten der *Pineta ericosa* beweist ihren Reliktcharakter. Ob sie, wie verschiedentlich angenommen worden ist, in den Ostalpen schon im Pliozän bestanden haben, lässt sich heute noch nicht bestimmen.

Heute liegen die meisten Föhrenheiden, mit Ausnahme z. B. derjenigen der zentralalpinen Föhrenregion im engsten Sinn, ausserhalb dem Klimaxgebiet der Föhre, zu einem grossen Teil innerhalb demjenigen der Buche, besonders in den Südalpen auch in der Eichenstufe. So erhebt sich die weitere Frage: Was haben die Dolomit-, Kalk-, Nagelfluh-, Schotter- und Granitböden gemeinsam, dass gerade auf ihnen sich diese Subklimaxvegetation bis heute behaupten konnte?

Von klimatischen Faktoren ist wohl nur die kurzdauernde Schneedeckung, verbunden mit nicht zu strengen Wintern und raschem Abfließen des Regen- und Schmelzwassers gemeinsam, von den chemischen Bodenfaktoren zunächst wohl nur, dass alle diese Böden anspruchsvollere Gehölze, wie Fichten-, Tannen- und Buchenwälder, nicht aufkommen lassen oder doch ihre Konkurrenzkraft so weit herabsetzen, dass sich eine ältere Vegetation trotzdem für sie weniger günstig gewordenen Klima behaupten konnte.

Dasselbe gilt nicht nur von den *Ericeten*, sondern von den Reliktföhrenwäldern überhaupt, die ja auch keineswegs an Kalk und Dolomit gebunden sind, sondern sowohl in den Alpen, wie z. B. am Dnjepr und auf dem Koktschetau auch auf Granit wachsen.

Während die bisher genannten Reliktgesellschaften alle trockene Böden bewohnen, haben sich andere, z. B. in den südbayerischen Quellmooren, am Bodensee und an alpinen und skandinavischen Gebirgsseen, wie ich anderwärts mehrfach angeführt habe, an nasse, ja periodisch überschwemmte Standorte angepasst. Zu diesen sekundären Sumpfpflanzen gehören u. a. die Föhre selbst, *Sesleria coerulea* und, wie ich im Bulletin de la Murithienne 1929 näher begründet habe, auch *Molinia coerulea* und die meisten Arten des «typischen Molinetums». Der allmähliche Übergang der oberbayrischen Heidewiesen mit *Erica* usw. in die Quellmoormolinien, das reichliche Vorkommen von *Molinia* in den *Pineta ericosa* der Alpen und auch in einer ganzen Reihe osteuropäischer und westsibirischer Waldsteppen (z. B. im *Stipetum stenophyllae* der Kobylna hlava in der Slowakei, in dem S. 43 angeführten mittelrussischen Reliktbestand und in mehreren von Gordjagin aus Westsibirien beschriebenen Beispielen), das Auftreten selbst solcher Arten wie *Schoenus nigricans* in den *Xeromolinietata* der Südalpen, und umgekehrt die Umwandlung solcher Steppenpflanzen wie *Filipendula hexapetala*, *Laserpitium pruthenicum*, *Viola pumila* und *Scorzonera humilis* zu Sumpfpflanzen im Alpenvorland, all das beweist die Ursprünglichkeit der Waldsteppen-*Molinietata* und den sekundären Charakter der «typischen».

Ganz ähnlich wie die *Molinietata* verhalten sich die mit ihnen auch floristisch nächstverwandten *Calamagrostideta variae* und *Brachypodieta pinnati*. Die letztern sind ganz besonders auch für die Kreideberge der Waldsteppenzone vom Ural bis zur Elbe (in ganz verarmten Ausläufern bis Dänemark und Südengland) bezeichnend. Nun stimmt die Plänerkreide der russischen und böhmischen Kreideberge in einigen wichtigen Merkmalen mit dem alpinen Hauptdolomit überein: Beide bilden mit ihrem splitterigen Zerfall sehr bewegliche, alkalische und unfruchtbare Böden, die sich mit ihrer weissen Farbe im Sommer wenig erhitzten, aber auch Regen- und Schmelzwasser nicht zurückhalten.

In der Trockenheit und Unfruchtbarkeit stimmen die Dolomit-

böden auch mit den Serpentin- und Granitböden überein, auch darin, dass sich auf ihnen sehr leicht saurer Humus bildet.

Von allen diesen Reliktvegetation begünstigenden Böden möchte ich im folgenden nur noch die Dolomit- und Serpentinböden behandeln.

3. Das Dolomitphänomen und die Serpentinfrage.

Während *Plantae calcareae, cretaceae et gypsaceae* bereits von Linné, Unger u. a. unterschieden worden sind, ist der grosse Unterschied zwischen der Vegetation auf Kalk und auf Dolomit bisher viel zu wenig beachtet worden. Wohl schreibt Unger (1836, S. 159): «Eine merkwürdige Veränderung erleidet der kohlensaure Kalk durch die Verbindung mit kohlensaurem Talk im Dolomit, welcher oft einzelne Bergkuppen, oft auch ausgedehnte Gebirge konstituiert. Bekanntlich bestehen unter andern die Seiseralpe und der Schlern im südlichen Tirol grösstentheils aus Dolomit, und ich wage es zu behaupten, dass vorzüglich ihrer chemischen Natur die Vegetations-Eigenthümlichkeit zuzuschreiben sei, wodurch sich diese Gebirge vor allen umliegenden so sehr auszeichnen.» Aber dann behandelt er die Kalk- und Dolomitpflanzen gemeinsam, wie es bis heute die meisten Geobotaniker getan haben. Gewiss wurden einige Pflanzen (so *Hypnum dolomiticum* Milde, *Sempervivum dolomiticum* Facchini, *Linum dolomiticum* Borbás u. a.) als Dolomitpflanzen benannt, aber sogar in den klassischen Werken Sendtners, Kerner, Christs, Schimpfers und Schröters kann ich keinen Hinweis auf das finden, was ich als «Dolomitphänomene» bezeichne und das darin besteht, dass sich Flora und Vegetation auf dem Dolomit von denen auf reinem Kalk ganz erheblich unterscheiden und namentlich reicher an Relikten sind.

Die Erscheinungen selbst sind besonders aus den Ostalpen schon oft (so von Sendtner, Kerner und Krašan) beschrieben, jedoch, da meist nicht zwischen Kalk und Dolomit unterschieden wurde, noch kaum in den richtigen Zusammenhang gebracht worden. Dass einzelne Seltenheiten der Südalpen (*Asplenium Seelosii Leybold*, *Woodsia glabella* R. Br., *Draba stylaris* Gay und *ladina* Br.-Bl., *Saxifraga squarrosa*, *Burseriana*, *diapensioides*, *crustata*, *Hostii*, *depressa*, *arachnoidea* u. a., *Androsaccus Hausmanni* Leybold, *Daphne*

petraea Leybold, *Phyteuma comosum L.* u. a.), der Cevennen und Causses (*Saxifraga cebennensis*, *Statice juncea* u. a.) und der spanischen Gebirge ausschliesslich oder doch vorwiegend auf Dolomit vorkommen, ist wiederholt, zuletzt von Braun-Blanquet (1928, S. 59) und von Linストow (1929, S. 74) vermerkt worden; aber dass auch auf ganz andern Böden verbreitete und gemeine Arten wie *Pinus silvestris* und *Erica carnea* in bestimmten Gebieten ausschliesslich auf Dolomit und nicht auf Kalk wachsen, hat wohl als erster der Lunzer Heimatforscher Haberfellner erkannt, welcher u. a. Nebole und Ruttner auf diese Verhältnisse hingewiesen hat. Trotzdem auch ich ähnliches schon anderwärts beobachtet hatte, bin ich auf den Zusammenhang mit dem Domomit erst durch Prof. Ruttner aufmerksam gemacht worden.

Besonders auffallend ist im Lunzer Gebiet der Unterschied zwischen dem Hauptdolomit und dem Dachsteinkalk. So werden die dortigen *Potentilla caulescens*-Spaltenvereine der Dachsteinkalkwände von *Festuca versicolor Tausch* (= *varia var. brachystachys Hackel*) beherrscht, welche hier eine dem «*Varietum taticum*» äusserst ähnliche Assoziation bildet, aber auf dem Dolomit ganz fehlt und durch *Carex mucronata* ersetzt wird.

Pinus mugo, *Larix*, *Rhododendron hirsutum*, *Rhodothamnus*, *Frica*, *Dryas*, *Carex firma*, *Primula Auricula* und *Clusiana*, *Soldanella austriaca*, *Heliosperma alpestre*, *Valeriana saxatilis* u. a., von Moosen z. B. *Seligeria tristicha*, *Meesea trichodes* und *Orthothecium rufescens* steigen an den Dolomithängen, wie schon Kerner, Beck, Nebole u. a. bemerkt haben, bis zur bei ca. 600 m gelegenen und sehr starken Temperaturinversionen ausgesetzten Talschle hinunter, wogegen sie auf den Kalken nur sehr selten unter ca. 1000—1100 m hinuntergehen, was durch die Temperaturinversion allein nicht erklärt werden kann. Vgl. Fig. 4 und 5.

Ausschliesslich auf dem Dolomit wachsen hier *Pinus silvestris* und die bereits erwähnten *Pineta ericosa* und *moliniosa* mit *Daphne Cneorum*, *Callianthemum anemonoides* usw. (Fig. 6—8), sowie in Nordlagen jene höchst eigenartigen *Sphagnum-Ericeten* mit atlantischen Moosen und *Ilex*, welche hier sicherlich, im Gegensatz zu den vorgenannten Arten, die letzte Eiszeit nicht überdauern konnten und bei ihrer auch recht disjunkten Verbreitung offenbar Relikte aus der postglazialen Wärmezeit darstellen. In den Dolomitschluch-

ten am Ötscher und Hochschwab fand ich u. a. die bisher nur aus den Westalpen und dem Jura bekannte *Linaria alpina* var. *petraca* *Jordan*, auch *Dryas octopetala* var. *vestita* *Beck*.

So beherbergen auch diese Refugien, wie die podolischen und südalpinen, Relikte von verschiedener Herkunft und verschiedenem Alter.

Nicht minder eindrucksvoll als im Erlaf- und Ybbstal äussert sich das Dolomitphänomen auch im Ennstal (z. B. im Gesäuse und bei Mandling, Inntal, Loisach- und Lechtal (z. B. um Füssen). Ganz grossartig zeigt es sich u. a. in der nächsten Umgebung meines neuen Wohnorts Innsbruck: Während auf Kalk und gemischtem Erratikum an der Nordkette der Klimaxbuchenwald über 1500 m, der Fichtenwald bis über 1800 m steigt, herrschen auf den Dolomiten, sowohl der Reichenhaller Schichten (z. B. überm Titschenbrunnen unter der Seegrube und über den Allerheiligenhöfen) wie auf dem Hauptdolomit (z. B. Achensee, Halltal, Rumer Muhr, Achselkopf, Hochzirl, Seefeld) die *Pineta ericosa*. *Pinus silvestris*, unter welcher auch hier *Festuca amethystina* reichlich auftritt, begegnet sich häufig mit der auf dem Dolomit bis unter 1000 m herabsteigenden Legföhre, und in etwa 1400—1800 m Höhe tritt ganz wie im Engadin nicht nur die aufrechte Bergföhre, sondern auch *P. engadinensis* auf, welche ich gleich jener für ein altes Kreuzungsprodukt halte. Die Schwemmkegel von Hall, Kranebitten, Zirl, Oetztal, Imst usw. entsprechen mit ihren *Pineta silvestris ericosa*, in denen auch mehrfach *Dryas octopetala* var. *vestita* auftritt, vollkommen demjenigen des Bois- Noir im Wallis.

Die an Kalkquellen reichlich Kalktuff bildenden Moose, wie *Cratoneuron*, und Algen, wie *Rivularia haematites*, sind an Dolomitquellen meist gar nicht inkrustiert und es findet hier überhaupt keine Tuffbildung, dafür um so stärkere Erosion statt, was ja für Dolomitgebiete allgemein gilt. Auch sonst ist die Moos- und Algenvegetation der Dolomitbäche, worauf mich auch Geitler aufmerksam macht, anders als die der Kalkbäche, namentlich ärmer. Wie weit die von Diels und von Ercgović aus den Dolomitgebieten der Ostalpen und des Karsts beschriebenen epi- und endopetrischen Blaulalgen spezifische Dolomitformen enthalten, bedarf weiterer Untersuchungen.

Dass die Gesteinsflechten des Dolomits von denen des Kalks verschieden sind, hat Motyka auch für die Tatra festgestellt, aber im

übrigen scheint das Dolomitphänomen bisher in den Karpathen nicht beachtet worden zu sein, wenigstens finde ich weder in der mir zugänglichen ältern Literatur (z. B. bei Pax, Hayek, Fekete und Blattny), noch in den neuesten Arbeiten von Domín, Włodek, Szafer, Pawłowski usw. diesbezügliche Hinweise.

Aus diesem Grund führe ich eine eigene Beobachtung im Bialkatal bei Javorina an, die ganz auffallend mit den angeführten aus dem österreichischen Dolomitgebiet übereinstimmt: Auf anstehendem Muranyer Dolomit stehen hier in ca. 970—1000 m Höhe in der Fichtenstufe am Osthang einzelne *Pinus silvestris*, wogegen die steilen Westhänge teils von *Calamagrostideta variae* mit *Thymus carpticus*, *Carduus glaucus*, *Hieracium inuloides* usw. und teil von *Pinus mugo*-Knieholz bestanden sind. In einer Sickerwasserrinne im anstehenden Dolomit wachsen hier u. a. *Orthothecium rufescens*, *Carex brachystachys*, *Heliosperma quadrifidum*; auf Dolomitgeröll: *Carex firma*, *Trisetum alpestre*, *Selaginella spinulosa*, *Ranunculus alpestris*, *Saxifraga aizoides*, *aizoon* und *caesia*, *Euphrasia salisburgensis*, *Campanula pusilla*, *Crepis Jacquinii*; auf dem sicher auch hier stark sauren Latschenhumus u. a. *Sphagnum quinquefarium*, stellenweise überwachsen und erstickt von *Calypogeia-*, *Lepidozia-* und *Lophozia*-Arten (genau dieselbe Bildung von «trockenen Lebermoos-schlenken» kenne ich aus den niederösterreichischen und oberbayrischen Dolomitalpen!), *Vaccinium myrtillus*, *Empetrum*, *Sodanella carpatica*, welche hier vollständig die *S. montana* der Ostalpen vertreten.

Aus diesen gewiss noch vereinzelten und vielleicht teilweise auch zufälligen Beobachtungen und zerstreuten Angaben der floristischen Literatur (z. B. über die Dolomitflora von Murany selbst mit der endemischen, gleich *Daphne Julia* der *D. Cneorum* sehr nahestehenden *Daphne arbuscula Čelakovsky*) glaube ich doch schliessen zu können, dass das «Dolomitphänomen» keineswegs auf die Alpen beschränkt ist, sondern auch in den Karpathen und wahrscheinlich auch in andern Gebirgen allgemein verbreitet ist.

Bevor ich aber seine Erklärung versuche, kann ich nicht an der schon von mehreren Autoren hervorgehobenen Analogie zwischen den Dolomit- und den Serpentinpflanzen vorübergehen, umso weniger, als sich dem Dolomitphänomen entsprechende Erscheinungen auf dem Serpentin in oft noch potenziertter Form wie-

derholen. Den Dolomit- und Serpentinböden gemeinsam sind von auch auf Kalk weitverbreiteten Pflanzen z. B. *Pinus mugo*, *Erica carnea*, *Sesleria coerulea*, *Trisetum distichophyllum* u. a., von Arten mit disjunktem oder stark eingeengtem Areal z. B. *Notholaena Marantae*, *Dianthus capillaris* und *Daphne Blagayana*. Sowohl für die Dolomit- wie für die Serpentinpflanzen scheinen die illyrischen Gebirge, besonders die albanischen, das wichtigste Entwicklungszentrum darzustellen. Nur auf Serpentin und ähnlich magnesiareiche Gesteine wie Magnesit und Dunit beschränkt sind, ausser den beiden bekannten Serpentin-*Asplenien* eine ganze Reihe weiterer, vorwiegend illyrischer, z. T. bis in die Steiermark (Kraubath, Kirchdorf usw.) verbreiteter Pflanzen, für welche ich auf die Zusammensetzungen Lämmermärs, Nevolies und die neueste, eine gute Bibliographie enthaltende Nováks verweise. Novák und auch Suza weisen aufs neue nach, dass es sich mindestens bei einer grösseren Zahl der Serpentinpflanzen (natürlich nicht z. B. der Mehrzahl der von Dvořák beschriebenen Zwergformen) um echte, wahrscheinlich präglaziale Relikte handelt und nicht um junge Morphosen. Vom Serpentin von Mohelno sind auch bereits eine Reihe anscheinend endemischer Moose (*Aporella moravica Podpěra*), Flechten (vgl. Suza) und Cyanophyceen (vgl. Nováček) bekannt, wodurch Nováks Angabe, dass die epipetrische Serpentinflora keine Endemen aufweise, widerlegt wird.

Eine Stütze für die Annahme präglazialen Alters und zugleich eine weitere Analogie mit den Dolomitpflanzen ist die, dass auch die eigentlichen Serpentinpflanzen fast ganz auf die nichtvergletscherten Gebiete beschränkt sind, in den Alpen also besonders auf den Südostrand, wogegen sie den immerhin recht umfangreichen Serpentinegebieten im vergletschert gewesenen Innern der Alpen, mit Ausnahme der beiden bei Davos und vereinzelt bis Schweden und Schottland gefundenen Serpentinefarne ganz fehlen. Machen schon die immerhin floristisch reichen Serpentinegebiete Mährens, der untern Steiermark usw. einen armseligen Eindruck, so gehören die «der Alpen in ihrer schwarzen Totenstarre zum trostlos ödesten, was die Natur hervorgebracht» (Braun - Bl.). Die naheliegende und auch mehrfach gegebene Erklärung, dass es sich bei den Serpentinpflanzen um direkte Modifikationen durch die Unterlage handle und dass die Analogien mit den Dolomitpflanzen auf der direkten Wirkung des Magnesiums be-

ruhen, reicht also zur Erklärung der Verbreitungstatsachen nicht aus, sondern es bewahrheiten sich wiederum Englers diesem Aufsatz als Motto vorgesetzte Leitgedanken.

Auf jeden Fall müssen den Dolomit- und Serpentinböden Eigenschaften zukommen, die eine grosse Zahl von Konkurrenten ausschliessen und damit diese Böden zur Konservierung anderwärts unter den heutigen Verhältnissen nicht mehr konkurrenzfähiger Pflanzen geeignet machen, ob diese nun einen grössern Gehalt an Magnesium fordern oder nicht, wenn sie ihn nur vertragen. Diese Eigenschaften sind teils physikalischer, teils chemischer Natur. Die physikalischen habe ich bereits S. 56-58 angedeutet. Schon S e n d t - n e r (1854, S. 127) sagt vom Dolomit: «Sein Verwitterungsprodukt unterscheidet sich von dem des Kalkes durch seine sandähnliche Beschaffenheit. Er verwittert sehr schwer.» Und R a m a n n (1911, S. 595): «Die reinen Dolomite verwittern noch schwieriger als Kalk und geben einen sehr steinreichen, erdarmen Boden von geringer Fruchtbarkeit. Vorspringende Felsmassen ragen vielfach völlig unbewachsen hervor.»

Obwohl die Zerfallprodukte der Dolomite und Serpentine, deren chemische Zusammensetzung übrigens innerhalb weiter Grenzen schwankt (Analysen z. B. bei L ä m m e r m a y r , N o v á k und Z l a t n i k), zunächst regelmässig alkalisch reagieren und daher eine basiphile Vegetation tragen, bildet sich auf ihnen, anscheinend sowohl wegen ihrer geringen Löslichkeit, wie infolge einer Auswaschung der Karbonate, viel rascher saurer Humus als auf den Kalkböden. So können auch Serpentinböden schwach sauer reagieren, wie z. B. J e n n y und Z l a t n i k gefunden haben und auch ihre Flora anzeigt.

Seit L o e w 1892 die antagonistische Wirkung der K-, Na-, Ca- und Mg-Ionen behauptet hat, ist über die chemisch-physiologischen Wirkungen des Magnesiums viel geschrieben worden (vgl. die zusammenfassenden Darstellungen von L i p m a n 1916 und C a n a l s 1920). Soviel scheint sicher zu sein, dass die angebliche Konstanz des Verhältnisses Mg:Ca weder für die Dolomite und Serpentine, noch für die einzelnen Pflanzen besteht, dass aber das Ionengleichgewicht den Stoffwechsel in mannigfacher Weise beeinflusst. Beimengung von Mg scheint in geringer Menge, wie sie z. B. in vielen Dolomiten vorliegt, für manche Pflanzen einen Vorteil gegenüber

reinen Kalken zu bedeuten, in grössern Mengen aber $\left(\frac{\text{MgO}}{\text{CaO}} < 1\right)$ wie in den Magnesiten und vielen Serpentinien, für die meisten Pflanzen sehr schädlich zu sein. Nach Liliensterns Versuchen mit *Marchantia* (1928) scheint sich das für die einzelnen Arten günstigste Verhältnis von CaO:MgO auch mit der Acidität zu verändern, indem umso mehr Mg vertragen wird, je saurer das Substrat ist. Im übrigen sind die an einzelnen Pflanzen gewonnenen Ergebnisse noch so reich an Widersprüchen, dass zur Lösung der Dolomit- und Serpentinprobleme weitere experimentelle Untersuchungen erforderlich sind. Hier wollte ich hauptsächlich auf den chorologisch-chronologischen Teil des Fragenkomplexes aufmerksam machen.

4. Bemerkungen über einzelne Reliktpflanzen.

Es muss auffallen, dass einzelne Gattungen, wie *Festuca*, *Sesleria*, *Allium*, *Aconitum*, *Thalictrum*, *Potentilla*, *Sempervivum*, *Saxifraga*, *Astragalus*, *Dorycnium*, *Dianthus*, *Silene*, *Alyssum*, *Draba*, *Linum*, *Daphne*, *Linaria*, *Dracocephalum*, *Onosma*, *Chrysanthemum*, *Centaurea* u. a., besonders viele Vertreter unter den Waldsteppen-, Dolomit- und Serpentinrelikten aufweisen, und es wäre eine dankbare Aufgabe, ihren verwandtschaftlichen Beziehungen mit allen Hilfsmitteln der Morphologie, Genetik, Paläontologie und Pflanzengeographie nachzugehen. Das ist an dieser Stelle natürlich nicht möglich, aber ich will doch anhand weniger, schon an anderen Stellen ausführlicher behandelter Beispiele zeigen, in welcher Richtung die bisherige Systematik zu revidieren und zu ergänzen ist.

Pinus silvestris var. *hamata* Steven.

Im Bulletin de la Murithienne 1929 habe ich gezeigt, wie diese 1838 beschriebene und heute von Fomin und Sosnovsky für eine endemische Art der Gebirge um das Schwarze Meer gehaltene Föhre bisher in Mitteleuropa vollkommen verkannt und mit Moorformen wie *var. reflexa* Heer verwechselt worden ist, während sie tatsächlich eine wahrscheinlich sehr alte Sippe der Bergsteppenwälder im Sinne Litvinovs darstellt. Sie ist typisch vom Kaukasus und der Krim, besonders von süd- und westexponierten Kalkhängen

bekannt, kommt aber nach Form wohl auch in Kleinasien und nach einer Angabe Raciborskis (Kosmos 1911) auch in den Karpathen vor. Sehr ähnliche Formen mit eirunden Zapfen und spitzen, zurückgebogenen Apophysen hat Kalenitschenko, der auch als erster 1849 *Daphne Sophia* unterschieden hat, von den Kreidebergen des Don-Donezgebiets als *P. cretacea* und *squarrosa* beschrieben, und der Krimform zum mindesten sehr ähnliche Formen habe ich in den Reliktföhrenwäldern der Alpen (Wiener Wald, Tirol, Liechtenstein, Wallis) und des Kaiserstuhls gefunden; dagegen habe ich solche in der Tschechoslowakei und in Polen vergeblich gesucht.

Sowohl um das Schwarze Meer wie in den Südostalpen (ob auch an der Adria und in Südfrankreich, bleibt festzustellen) wächst *P. hamata* in Gesellschaft von *P. nigra* (*var. Pallasiana* und *austriaca*) und scheint auch morphologisch dieser näher zu stehen als die nordischen, von Sibirien bis Schottland verbreiteten Föhrensippen. Ob sie der gemeinsamen Stammform noch näher steht als jene oder vielleicht aus alten Kreuzungen hervorgegangen ist, werden vielleicht weitere Untersuchungen der tertiären, quartären und rezenten Föhren der Mittelmeerländer lehren.

Daphne Sect. Alpinae Keissler und Sect. Cneorum Nitsche.

Manche Analogie mit der Verbreitung der Föhren aus der Sektion *Pinaster* weisen die *Daphne*-Arten der beiden genannten Sektionen auf, und zwar sind diejenigen der Sektion *Alpinae* vorwiegend in Föhrengebieten ohne *Erica* und diejenigen der Sektion *Cneorum* vorwiegend in solchen mit *Erica carnea* verbreitet, welcher die verbreitetste Art bis ins obere Donaugebiet und bis in die Sudetenländer folgt.

Die *Alpinae* haben ein auffallend ähnliches Gesamtareal wie die trockenen Gebirgs-Föhrenwälder: *Daphne altaica* Pall. im Altai und Tarbagataigebiet (angeblich auch im südlichen Ural), *D. caucasica* Pall. sehr zerstreut im Kaukasusgebiet und in Kleinasien, *D. Sophia* Kalen. im mittelrussisch-ukrainischen Reliktgebiet (s. Fig. 2 und die Arbeit von Klokov und Kotov) und *D. alpina* L. von Kleinasien durch die süd- und mitteleuropäischen Gebirge bis zu den Pyrenäen, überall sehr disjunkt und in den Alpen deutlich in

den wenig vergletscherten Gebieten gehäuft (vgl. die Karten bei Hegi V2 S. 715 und 724). Rezente endozoische Verbreitung ist wohl z. B. von Braun-Blanquet in Graubünden nachgewiesen worden, aber im ganzen spiegeln diese konservativen Kleinsträucher doch das alte Areal der Felsen-Föhrenwälder, wie es etwa im Pliozän bestanden haben mag, besser wieder als die viel expansivere Föhre.

Die Sektion *Cneorum* zeigt eine auffallend ähnliche Verbreitung wie *Erica carnea* und begleitet sie namentlich häufig auf Dolomit. Im übrigen ist die vielleicht ursprünglichste, von Rumänien und Bulgarien bis Jugoslawien zerstreute *D. Blagayana* Freyer besonders mit *Pinus nigra-austriaca*, die zwei getrennte Areale in den Ost- und Westalpen innehabende *D. striata* Tratt. besonders mit *P. mugo*, die im mittelrussischen Schwarzerdegebiet endemische *D. Julia* Kozlo-Pol. und die vom Dnjepr bis nach Spanien zerstreute *D. Cneorum* L. meist mit *Pinus silvestris* vergesellschaftet, so dass eine paläontologische Klarlegung der Geschichte dieser Föhren zugleich auch Anhaltspunkte für diejenige dieser *Daphne*-Arten und ihrer auf noch kleinere Dolomitareale beschränkten Verwandten (*D. petraea* Leybold in Südtirol und *D. arbuscula* Čelak. in der Slowakei) geben kann.

Dass diese scharf geschiedenen und wenig ausbreitungsfähigen Arten ein hohes, wohl tertiäres Alter aufweisen, steht ausser Frage, dagegen halte ich es nicht für erwiesen, dass die am weitesten verbreitete *D. Cneorum* wirklich die Stammform der *D. striata* ist, wie allgemein angenommen wird, obgleich die beiden, übrigens auch keineswegs geschlossenen Alpenareale dieser fast ganz von dem ebenfalls sehr lückigen jener umfasst werden (vgl. die Karten bei Pampanini und bei Hegi); ich halte auch die Einwanderung der *D. Cneorum* von der Donau alpenwärts, wie sie in einer dieser Karten dargestellt ist, nicht für bewiesen, sondern ein Herabsteigen von alpinen Refugien für wahrscheinlicher. Sicher ist das Areal beider Arten, von denen ein nicht sicher bestimmbarer Rest in der lothringischen Glazialflora von Bois l'Abbé von Flieche gefunden worden ist, älter als die letzte Eiszeit, da es sich nur wenig weit in die zuletzt vereisten Gebiete erstreckt; aber mindestens das der *D. Cneorum* scheint sich noch nach der grössten Eiszeit, wie die Vorkommnisse auf den Terrassenschottern der Alpen und inner-

halb der südpolnischen und Dnjeprmoränen beweisen, erheblich vergrössert zu haben. Jedenfalls scheint sich die Differenzierung der ganzen Gruppe innerhalb von *Ericeta carneae* abgespielt zu haben.

Betula oycowiensis Besser.

Unter den für die «gornye sosniaki» besonders bezeichnenden Reliktpflanzen führt Litvinov 1928 (S. 61) auch *Betula oycowien-*



Fig. 9. Subklimax-Felsenföhrenwald bei Ojców mit Steppenunterwuchs am Steilhang, auf ebenen Flächen der Buchen-Tannen-Klimaxwald. H. G. phot.

sis an, die er auch in den Reliktföhrenwäldern an der Wolga gefunden zu haben glaubt. Tatsächlich ist die dortige Form, nach einem mir freundlichst geschickten Zweig, mit einer solchen identisch (wenigstens phänotypisch!), die ich selbst in den Föhrenheiden von Ojców gesammelt habe und auch aus den Reliktföhrenwäldern der österreichischen Dolomitgebiete kenne: *B. verrucosa* f. *microphylla* (Wimmer) Fiek.

Da Litvinov eine nähere Beschreibung der Felsenföhrenbestände von Ojców vermisst und eine solche auch m. W. mit Ausnahme der Übersichtsarbeiten Szafers und des von A. Koziowska untersuchten *Festucetum glaucae* bis heute nicht vorliegt, teile ich zunächst meine anlässlich der I. P. E. auf einem Felskopf unmittelbar bei Ojców gemachten Beobachtungen und eine Photographie mit.

Der steile Südabfall unter dem Gipfel trägt ein normales *Festucetum glaucae* und ist am obersten und trockensten Teil mit *Pinus silvestris f. plana Christ* bestanden, unter welcher auf dem Kalkboden z. B. *Evonymus verrucosa*, *Cytisus capitatus*, *Geranium sanguineum*, *Stachys rectus*, *Scabiosa ochroleuca* usw. wachsen. Am Übergang zum Klimax-Buchen-Tannenwald der weniger geneigten und feuchteren Stellen besteht ein liches Gebüsch aus *Quercus robur* und *sessiliflora*, *Betula verrucosa* und *Populus tremula*, in welchem sich bereits, wie auf dem sauren Waldhumus, *Calluna* und *Vaccinium myrtillus* einfinden.

Wir haben da offenbar, als Subklimax konserviert, Stadien einer Sukzession vor uns, die sich im Lauf des Postglazials im grossen abgespielt hat, als die ursprünglichen Föhren-Birkenhaine zuerst vom Eichenmischwald und später vom Buchen-Tannenwald verdrängt wurden und sich nur noch an den trockensten und unfruchtbarsten Stellen halten konnten. Die Ericaceenheide gehört im Ojcówtal mit seinen Kalkböden offenbar erst späteren Waldphasen, nicht wie Litvinov vermutet, dem präglazial-glazialen Föhrenwald an, dessen Unterwuchs mehr Steppencharakter trug.

Die von mir — und an ähnlichen Stellen anscheinend auch von Elenkin u. a. beobachtete Birke umfasst verschiedene Formen, darunter die anderwärts ebenfalls für Felsenföhrenhaine bezeichnende *B. verrucosa f. microphylla (Wimmer) Fiek*, nicht aber *B. oycoviensis*, welche bisher stets, so auch noch von Gunnarsson und Litvinov, mit ihr identifiziert worden ist, nach Frau Szafers jedoch mit Unrecht. Als wichtigstes Unterscheidungsmerkmal stellt sie den abweichenden Sprossbau — an beblätterten Seitenachsen endständige weibliche Kätzchen bei *B. oycoviensis* — fest und betrachtet, besonders auf Grund dieses Merkmals, diese als eine gute Art. Sie wächst ausschliesslich auf einer erst 1920 wiedergefundenen, mit Ericaceenheide, nicht mit Föhren, bestandenen

Hangfläche bei Giebultów und Szyce im Ojcówtal und auf den Mooren und Heiden des Büdös in Siebenbürgen. Nach dem schwedischen Monographen Gunnarsson, der sie jedoch auch mit der *f. microphylla* identifiziert und ebenso wie *B. pendula Roth* seiner *B. concinna* \times *pubescens suecica* \times *verrucosa* unterordnet, wäre sie auch in Skandinavien ziemlich verbreitet, aber von den von ihm abgebildeten Zweigen entspricht nur der aus dem botanischen Garten in Lund stammende der von Frau Szafer gegebenen Diagnose, wogegen die sicher schwedischen Formen zu *microphylla* gehören.

Angenommen, dass *B. oycowiensis* Artwert verdient, so kann ich doch den verehrten polnischen Kollegen darin nicht folgen, wenn sie in ihr eine alte Reliktkart sehen wollen. Die Gründe sind folgende:

1. Die Flora von Ojców geht bestenfalls bis ins letzte warme Interglazial zurück, ist also wesentlich jünger als die der podolischen und mittelrussischen Reliktföhrenwälder, die anscheinend nur *B. verrucosa microphylla* enthalten.
2. In den altertümlichsten, vielleicht bis in oder vor die letzte Eiszeit zurückreichenden Föhrenbeständen von Ojców fehlt *B. oycowiensis* ebenfalls, sondern wächst hier und in Siebenbürgen in Ericaceenheiden, die wohl schwerlich bis in die letzte Eiszeit zurückgehen.
3. Ihr Hauptmerkmal, die terminalen Kätzchen, stellt m. E. einen Fall von Prolepsis vor, der tierischen Neotanie vergleichbar, wie er z. B. bei Pomoideen und Prunoideen häufig vorkommt und auch schon von *Betula verrucosa* durch Areschoug 1877 beschrieben worden ist (s. auch Büsgen in Lief. 20 der «Lebensgeschichte» von Kirchner, Löw und Schröter S. 235/6). In diesen Fällen handelt es sich aber um ausnahmsweise atavistische Rückkehr zu einem primitiveren Sprossbau. Bei *B. oycowiensis* ist hingegen die Prolepsis ein konstitutionelles, erbliches, nicht nur potentiell vorhandenes Merkmal, und insofern könnte man versucht sein, sie für primitiver und älter als unsere andern Birken zu halten. Da diese aber doch wohl mindestens in ihren Hauptarten bis ins Pliozän zurückreichen, scheinen mir die unter 1. und 2. genannten Tatsachen das Überdauern einer solchen Urform im Ojcówtal völlig auszuschliessen.

Daher halte ich die *B. oycowiensis* für phylogenetisch jünger als die ihrer Verbreitung nach sicher sehr alte und relativ ursprüngliche *B. verrucosa microphylla*, vielleicht für eine atavistische Mutation dieser. Falls wirklich die Birke von Büdös mit der von Ojców identisch ist und diese auch noch anderwärts gefunden werden sollte, so könnte man, in Analogie mit andern Fällen von Prolepsis, recht wohl an polytope Entstehung denken.

Festuca vallesiaca, sulcata, glauca, amethystina usw.

Hackels *Monographia Festucarum europaeorum* (1882), auf der bisher die Bearbeitungen der Gattung in den meisten europäischen Floren fassen, bedeutet gewiss gegenüber den Arbeiten der ebenfalls verdienten früheren Agrostographen, wie Host, Gaudin und Koch, einen grossen Fortschritt, und doch vermag sein systematisches Verfahren der Zusammenziehung und Unterordnung aller durch Uebergangsformen verbundenen Sippen, wie es als erste Orientierung über grosse Formenkreise nicht zu umgehen ist und am vollkommensten heute in der Synopsis von Ascherson und Graebner, in den Werken Briquets, Rouys u. a. vorliegt, heute nicht mehr zu befriedigen. Hackel selbst betrachtete es ja auch nur als provisorischen Ordnungsversuch. Wenn er schreibt: «Arthybriden sind in der Gattung *Festuca* noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden, . . . hingegen gibt es, wie bekannt, zwei sicher nachgewiesene Gattungshybriden», so wird jeder moderne Genetiker dazu den Kopf schütteln, auch wenn er in der Bewertung der Hybridogenie nicht ganz so weit geht wie Kerner, Lotsy, Ernst, Popov u. a. Die Systematik der Gräser und die der *Festucae ovinae* im besondern kann geradezu als Musterbeispiel dafür dienen, auf welche Irrwege manche landläufigen Anschaulungen der bisherigen Herbarsystematik führen.

Während nach Koch und Hackel heute noch besonders in den slavischen Ländern alle *Ovinae* zu einer einzigen Gesamtart zusammengefasst werden (mit 9 mährischen Unterarten nach Podpěra, 12 polnischen nach Kozłowska, 6—8 mittelrussischen «Varietäten» nach Majevskij-Litvinov), werden, nach Kernes Vorgang, in Oesterreich und Ungarn und auch in Skandinavien eine grössere Zahl von Arten unterschieden und eine Reihe sie ver-

bindender Zwischenformen (z. B. von Vetter 1922) als Bastarde gedeutet. Eine Mittelstellung nehmen z. B. Ascherson und Graebner, Schinz und Keller, Hegi u. a. ein, indem sie aus der grossen Kollektivart einige Formenkreise als Arten herausheben, so besonders *F. vallesiaca* Gaudin, der sie die ihr von Hackel und nach ihm z. B. von mehreren Russen übergeordnete *sulcata* unterordnen, da sie später beschrieben und auch z. B. in der Schweiz weniger verbreitet ist.

Bei der Bewertung polymorpher Sippen handelt es sich nicht nur, wie z. B. Hackel annahm, um eine blosse Zweckmässigkeitsfrage; sondern es werden dadurch auch die phylogenetischen Anschauungen und vor allem die Nomenklatur betroffen. So bezeichnet Hackel in jeder «subsp.» eine, in der Regel die zuerst beschriebene und verbreitetste «var.» als Typus oder «var. *genuina*», wogegen einzuwenden ist, dass damit eine erst zu beweisende, in mehreren Fällen nachweisbar falsche Hypothese aufgestellt wird, indem gerade die verbreitetsten Sippen keineswegs immer die ältesten, sondern in den polymorphen Formenkreisen sogar in der Regel hybridogen sind, wie ich anderwärts (1926) ausgeführt habe. Wenn man nun bei Anwendung grosser Kollektivarten und Einschachtelung aller Kreuzungs- und Spaltprodukte in Form von «subsp.» und «var.» die Nomenklaturregeln streng befolgt und der Gesamtart den ältesten, irgend einer ihrer Formen gegebenen Namen beilegt, so kommt man z. B. dazu, wie es 1925 Becherer getan hat, die «Gesamtart» *F. vallesiaca* Gaudin (1811) in *F. hirsuta* Host (1802) umzutaufen, obgleich dieser Name ganz sicher nicht die kahle Stammart, sondern ein wahrscheinlich hybridogenes Derivat bezeichnet. So schreibt dazu auch Thellung (1927, S. 209/10) sehr mit Recht: «Bedenken gegen die praktische Durchführung dieser einschneidenden Namensänderung ergeben sich jedoch daraus, dass in der modernen Systematik von *Festuca* die Tendenz dahin geht, die Arten enger zu fassen und die Übergangsformen zwischen den bisherigen Unterarten (z. B. auch bei *F. ovina*) auf Bastardierung zurückzuführen. So möchte leicht die ganze «ssp. *sulcata*» der *F. vallesiaca* als aus Bastarden bestehend erkannt werden und folglich nicht mehr der *F. vallesiaca* untergeordnet werden können, worauf für die reine Art der Gaudinsche Name wieder eingesetzt werden müsste.» Dass unser verstorbener Freund mit dieser Voraussage recht hat, möchte ich kurz begründen.

Dabei gehe ich von dem beistehenden Schema von A. Kozłowska (1925, S. 339) aus, welches die verwandtschaftlichen Beziehungen der polnischen *Ovinae* sehr treffend und anschaulich darstellt. Es zeigt sowohl die Polymorphie wie die intermediäre Stellung der *F. sulcata* und *duriuscula*, wogegen z. B. die beiden alten

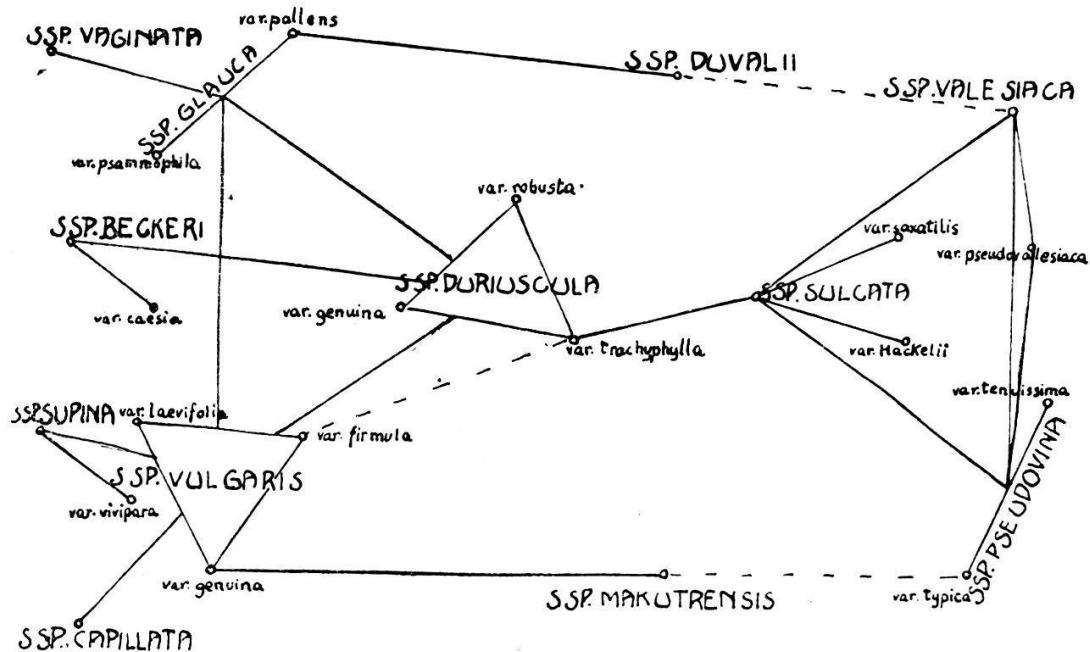


Fig. 10. Die polnischen Sippen der *Festucae ovinae* nach A. Kozłowska.

Stammarten *glaуca* und *vallesiaca* klar hervortreten. Die Begründung, dass z. B. *Duvalii* eine selbständige Unterart sei, da sie in Polen (ähnlich wie vielerorts, z. B. in den polnischen und pannosischen Niederungen und in den Ostalpen *F. sulcata*) ohne *vallesiaca* wächst, kann ich nicht gelten lassen, da ja Bastarde als «Halbwaisen» im Sinne Murr's sehr häufig über das heutige Areal ihrer Eltern hinausgehen und sich besonders auf Neuland stark ausbreiten können. Während nach meinen Beobachtungen in Südrussland, Ungarn, den Karpathen-, Sudeten- und Alpenländern *F. vallesiaca* und *glaуca*, namentlich in alten Reliktgesellschaften in der Regel allein vorkommen und dann gar nicht variieren, verhalten sich *sulcata*, *duriuscula*, *vulgaris* und *supina* (über *viginata*, *pseudovina* u. a., die ich noch zu wenig oft beobachten konnte, möchte ich mich noch nicht äussern) ganz anders. Sie sind nicht nur ausserordentlich polymorph, sondern besiedeln auch.

wenigstens in den alten Gebirgs- und Waldsteppenrefugien, vorzugsweise sekundäre Pflanzengesellschaften und erreichen in den primären, wo sie in solchen auftreten, nur selten so hohe Konstanz wie die alten Stammarten. Wohl ist dies nach Kozłowska auch bei *sulcata* im *Inuletum ensifoliae* und bei *vulgaris var. firmula* in den polnischen Föhren-Eichenmischwäldern der Fall, aber ich halte auch diese Gesellschaften innerhalb des vereist gewesenen Gebiets für relativ sehr jung, genau so wie die zahlreichen Rasengesellschaften der Karpaten und des skandinavischen Gebirges, in denen die «*ssp. supina var. vivipara*» so reichlich auftritt und nach Hackel auch kaum variiert.

Allein schon die genauere Formenanalyse der skandinavischen Formen durch Turesson 1927 hat ergeben, dass diese angeblich einheitliche Sippe dort nicht weniger als mindestens 14 (mit den isländischen und faeröischen Formen 16) «amphiapomikte» und in Kultur konstante Sippen umfasst! (die Herkunft derselben und der sonstigen von ihm untersuchten Ökotypen hat übrigens Turesson bisher nicht untersucht). In den Karpaten scheint es noch viel mehr vivipare *Ovinae* zu geben, wogegen sie in den Alpen sehr viel seltener sind.

Mit Ernst halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass die viviparen, apomikten oder amphiapomikten (neben viviparen auch blühende Individuen aufweisenden) Gräser aus Kreuzungen hervorgegangen sind, und dasselbe möchte ich auch für eine grosse Zahl nicht viviparer, aber, wie bereits Hackel festgestellt hat, nie oder nur selten fruchtender und sich nur vegetativ vermehrender Sippen annehmen. Dass alle diese mehr oder weniger apomikten Formen sich weit über das Areal ihrer Stammeltern verbreitet haben, besonders auch auf von Firn und Eis verlassenen Neuland, wo sich ja nach den Beobachtungen am Rhonegletscher usw. Bastarde besonders leicht ausbreiten, ist gar nicht verwunderlich! Auch können früher vorhandene Eltern sehr wohl erloschen sein, was ich namentlich bei vielen Vorkommnissen verwaister Abkömmlinge der *F. glauca* und *vallesiaca* annehmen möchte.

Leider fehlen bisher Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der *Sulcatae*, *Duriusculae* und *Euovinae*; ich möchte aber nach ihrem Formenreichtum und ihrer Verbreitung voraussagen, dass sie ein ähnliches Ergebnis wie Täckholms Unter-

suchung der *Rosae caninae* zeitigen werden, deren von ihm untersuchte Formen sich als sämtlich hybridogen herausgestellt haben.

Es kann den Systematikern gar nicht genug eindringlich gesagt werden, dass nicht die zufällig zuerst beschriebenen und auch nicht notwendigerweise die verbreitetsten Formen die Stammformen, d. h. die wirklichen Typen sind, sondern dass diese in den Reliktabieten und Reliktgesellschaften gesucht werden und auf morphologisch-zytologisch-genetischem Weg auf ihre Ursprünglichkeit geprüft werden müssen. Aus dem regelmässigen Vorkommen der früher ebenfalls zu den *Ovinae* gestellten *F. amethystina* in den Reliktföhrenwäldern der Alpen möchte ich schliessen, dass auch sie zu den Stammformen der in sekundären Föhrenwäldern so verbreiteten *Euvinae* oder *Vulgares* und der *Rubrae* zählt.

Was ich für die *Ovinae* angedeutet habe, gilt auch für die *Rubrae*, mit welchen noch Hackel *F. heterophylla*, *violacea* u. a. vereinigt hat, die seither allgemein wieder als gute Arten abgetrennt worden und zum mindesten älter und ursprünglicher sind als die *subsp. eu-rubra* Hackel, die trotz ihrer riesigen Verbreitung und Häufigkeit mit ihren zahllosen Formen doch fast durchwegs sekundäre, grossenteils erst durch den Menschen geschaffene Wiesen- und Waldgesellschaften bewohnt.

Ganz ähnliches dürfte auch von andern Wiesengräsern, z. B. aus den Gattungen *Poa*, *Agrostis*, *Deschampsia* und *Agropyron* gelten, wie ja bereits Ernst bezüglich der viviparen *Poa*-Formen angenommen hat.

Die verbreitetste, u. a. von B. Keller und A. Kozłowska vertretene lamarckistische Ansicht, dass sich die polymorphen Gattungen in Anpassung an verschiedene ökologische Bedingungen und Gesellschaften monophyletisch weiterentwickeln und so neue Arten hervorbringen, möchte ich durch eine selektionistische ersetzen: Neue Umgebungen und Gesellschaften wirken insofern artbildend, als sie aus den auf sie losgelassenen, grossenteils heterozygoten Formenschwärmen nur auserlesenen Kombinationen die Weiterentwicklung gestatten.

Onosma.

Die in den Waldsteppengebieten mit besonders vielen Reliktformen vertretenen Kräutergattungen (vgl. S. 62) verdienten sämt-

lich mit der von Kerner in seiner *Tubocytisus*-Monographie begründeten, von R. Wettstein, B. Keller und M. Popov in verschiedenen Richtungen weiterentwickelten geographisch-morphologischen und ökologisch-morphologischen Methode, doch unter noch stärkerer Betonung der historischen Momente monographisch durchgearbeitet zu werden. Als Beispiel wähle ich *Onosma*, für welche Gattung Vorarbeiten von Braun-Blanquet vorliegen.

Wohl eine der ältesten Waldsteppenarten aus der Sektion *Estellata* ist das vom Altai bis an die Wolga und bis Orel verbreitete *O. simplicissimum* L. Sowohl die im grössten Teil von Südeuropa mit vielen Sippen vertretenen *Estellata*, wie die orientalischen, nur in Form junger, vielleicht erst postglazialer Derivate bis in die Alpen und Südfrankreich ausstrahlenden *Stelligera* mit der Hauptart *O. tauricum* Willd. weisen von der Krim bis in die Westalpen eine Reihe von Endemen auf, von denen die stark vergletschert gewesenen Zentralalpentäler, wie auch Braun annimmt, erst postglazial eingewandert sein können. Die einzige *arenarium*-Rasse der Zentralalpen, *subsp. penninum* Braun-Blanquet, erinnert so stark an das illyrische *O. Visiani* Clem., dass ich es für ein Kreuzungsprodukt dieser Art und des ja im Mainzerbecken und im französischen Rhonegebiet erhaltenen *O. arenarium* ssp. *pyramidalatum* Br.-Bl. halten möchte.

Für alte Kreuzungsprodukte zwischen Arten beider Sektionen möchte ich alle diejenigen Sippen halten, welche Braun auf Grund ihrer intermediären Behaarung dem *O. pseudoarenarium* Schur als Unterarten zuweist, also ausser der siebenbürgischen Form das adriatische *lingulatum* (Freyn), *O. tridentinum* Wettst. des Etschtals, *O. austriacum* (Beck) des österreichischen Donautals und *O. delphinense* (Br.-Bl.) des Dauphiné, vielleicht aber auch noch einige der unter *O. echiodes* L. vereinigten, wohl auch sehr heterogenen und durchwegs abgeleiteten Formen. Als in weit auseinander gelegenen Tälern isolierte Relikte sind diese Sippen heute natürlich nicht mehr durch Übergänge verbunden und müssten daher von Systematikern der alten Schule, die bei ihrer vollständigen Isolierung auch ihre Bastardnatur nicht anerkennen werden, als selbständige Arten bewertet werden; aber die morphologisch-geographisch-historische Analyse wird es wohl auch in diesen Fällen ermöglichen, den Ursprung dieser Sippen aufzudecken.

E i n i g e S c h l u s s f o l g e r u n g e n.

Die Gebirgs-Föhrenwälder, namentlich die auf Kalk und Dolomit, sind älter als die des Flachlandes und den Reliktwäldern im Sinne K o r s h i n s k i j s zuzurechnen. Das Alter der verschiedenen Waldsteppenflore kann sowohl nach ihrer geologischen Vergangenheit, wie nach ihrem Endemismus beurteilt werden. Besonders viele Waldsteppenrelikte haben das süduralische, wolgische, mittelrussisch-ukrainische und podolische Refugium, die Ränder des Kaukasus, die Krim und der Karpathen- und Alpensüdrand bewahrt. Die Flora der eigentlichen Schwarzmeersteppen, der ungarischen Tiefebene, des Karpathen- und Alpennördrands ist wesentlich jünger und ärmer, noch ärmer die aller vergletschert gewesenen Gebiete, welche aber auch noch Reliktzentren von verschiedenem Alter enthalten.

Unter den Reliktwäldern der Alpen kommt den *Pineta ericosa* besondere Bedeutung zu. Ihre Erhaltung verdanken sie und viele Reliktpflanzen zumeist der auslesenden Wirkung des Substrats. Besonders gross ist diese bei Dolomit und Serpentin, deren eigentümliche Flora wohl mehr hierauf als auf Formbildung beruht.

Eine besonders alte Föhrenrasse scheint *Pinus silvestris hamata* zu sein, wogegen *Betula oycowiensis* wohl erst verhältnismässig spät aus *verrucosa microphylla* durch proleptische Mutation hervorgegangen sein dürfte.

Unter den Reliktsippen gibt es, wie an Beispielen aus den Gattungen *Festuca* und *Onosma* gezeigt wird, sowohl alte Stammarten von oft sehr eng begrenztem oder disjunktem Areal, wie auch viele hybridogene Sippen von oft weiter Verbreitung.

Nachwort.

Am 6. Juli 1929 ist D. I. L i t v i n o v , der als erster die Reliktföhrenwälder richtig deutete, im Alter von 74 Jahren gestorben. Seinem Andenken sei dieser Beitrag gewidmet.

Literatur:

- Alechin, W. W.: Rastitelnost Kurskoj gubernii. Kursk 1926.
- Areschoug, F. W. C.: Beiträge zur Biologie der Holzgewächse. Lunds Univ. Årsskr. 13, 1877.
- Baranov, W. J.: Rastitelnost tschernosjomnoj polossy sapadnoj Sibiri. Omsk 1927.
- Becherer, A.: Beiträge zur Pflanzengeographie der Nordschweiz. Colmar 1925.
- Beck, G.: Flora von Nieder-Österreich. Wien 1890—1893.
- Über die Bedeutung der Karstflora in der Entwicklung der Flora der Ostalpen. Résult. Congr. internat. Bot. Wien (1905) 1906.
- Beck, Paul: Eine Karte der letzten Vergletscherung der Schweizeralpen. Mitt. Naturw. Ges. Thun 1, 1926.
- Borbás, V. u. Bernátsky, J.: Die pflanzengeographischen Verhältnisse der Balatongegend. Res. d. wiss. Erforsch. d. Balatonsees. Wien 1907.
- Braun-Blanquet, J.: Die Föhrenregion der Zentralalpentäler, insbesondere Graubündens, in ihrer Bedeutung für die Floengeschichte. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Schuls 1916.
- (mit Rübel, E.): Kritisch-systematische Notizen über einige Arten aus den Gattungen Onosma, Gnaphalium und Cerastium. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 62, 1917.
- Saxifraga und Onosma in Hegi: Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 1921—1927.
- Über die Genesis der Alpenflora. Verh. Naturf. Ges. Basel 35, 1923.
- Pflanzensoziologie. Biol. Studienbücher 7, Berlin 1928.
- und Jenny, H.: Vegetations-Entwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 63, 1926.
- Briquet, J.: Le Développement des Flores dans les Alpes occidentales. Rés. Congr. intern. Bot. Vienne (1905), 1906.
- Büsgen, M.: Betula L. in Kirchner, Löew u. Schröter: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Lief. 20, 1914.
- Cajander, A. K.: Über Waldtypen. Acta forest. fennica 1, 1909.
- Canals, E.: Du rôle physiologique du Magnésium chez les végétaux. Diss. Paris, Montpellier 1920.
- Chodat, F.: La concentration en ions Hydrogène du sol et son importance pour la constitution des formations végétales. Diss. Genf 1924.
- Christ, H.: Das Pflanzenleben der Schweiz. Zürich 1879.
- Dengler, A.: Die Horizontalverbreitung der Kiefer. Mitt. forstl. Versuchsw. Preussens 1904—12.
- Diels, L.: Die Algenvegetation der Südtiroler Dolomitriffe. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 32, 1914.
- Über soziologische Lithophyten-Studien in den Alpen. Ergebn. I. P. E. 1923, 1924.
- Domin, K.: The relations of the Tatra Mountain Vegetation to the edaphic factors of the habitat. Acta Bot. Bohem. 6—7, 1928.
- Drude, O.: Die Verteilung östlicher Pflanzengenossenschaften in der Umgebung von Dresden und in dem Meissner Hügellande. Isis 1885 u. 1895.

- Dvořák, R.*: Nanismi plantarum, quae in stepposis ad substratum serpentinaceum prope Mohelno in Moravia crescunt. *Naturf. Klub Brünn* 1298.
- Dziubaltowski, S.*: Les associations steppiques sur le plateau de la Petite Pologne et leurs successions. *Acta Soc. Bot. Polon.* 3, 1925.
- Engler, Ad.*: Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. Leipzig 1879.
- Ercegović, A.*: Litofitska vegetacija vapnenaca i dolomita u Hrvatskoj. *Acta Bot. Inst. bot. Univ. Zagreb.* 1, 1925.
- Ernst, A.*: Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1918.
- Fekete, L. u. Blatny, T.*: Die Verbreitung der forstlich wichtigen Bäume und Sträucher im Ungarischen Staate. Selmebánya 1914.
- Fomin, A.*: Gymnospermen des Kaukasus und der Krim. *Mém. Acad. sc. Ucr.* 11, 1928.
- Gams, H.*: Pflanzengeographie, Paläogeographie und Genetik. Peterm. Mitt. 1926.
- Leguminosen, Plumbaginaceen, Boraginaceen, Labiaten usw. in *Hegi, Flora IV-VI*, 1923—28.
 - Die Geschichte der Lunzer Seen, Moore und Wälder. *Int. Revue d. Hydrob.* 18, 1927.
 - Brotherella Lorentziana (Molendo) Loeske und Distichophyllum carinatum Dixon et Nicholson. *Annales Bryologici* 1, 1928.
 - Von den Follatères zur Dent de Mordles. *Beitr. geobot. Landesaufn.* 15, 1927.
 - Remarques sur l'histoire du Bois-Noir et des autres Pineraies du Valais. *Bull. de la Murithienne* 44, 1927.
 - Remarques ultérieures sur l'histoire des pineraies du Valais comparées à celles de l'Europe orientale. *Ibid.* 1929.
- Golesco, B.*: Observation sur la distribution du Pin sylvestre dans diverses contrées d'Europe. *Bull. Soc. dendrol. de France* 1908—10.
- Gunnarsson, J. G.*: Mongrafi över Skandinaviens Betulae. Arlöv 1925.
- Hackel, E.*: Monographia Festucarum europaeaearum. Kassel u. Berlin 1882.
- Hayek, A.*: Die postglazialen Klimaschwankungen in den Ostalpen vom botanischen Standpunkt. Postglaziale Klimaveränderungen. Stockholm 1910.
- Die Pflanzendecke Österreich-Ungarns. Leipzig und Wien 1916.
 - Pflanzengeographie der Steiermark. Graz 1923.
- Hult, R.*: Förök till analytisk behandling af växtformationerna. *Medd. Soc. pro fauna et flora fenn.* 8, 1881.
- Jännicke, W.*: Die Sandflora von Mainz. Frankfurt 1892.
- Jávorka, S.*: Magyar Flóra. Budapest 1924/25.
- Kalenitschenko*: Escursion botanique dans le Gouvernement de Koursk. *Bull. nat. Moscou*, 1849.
- Keissler, K.*: Die Arten der Gattung Daphne Sect. Daphnanthes. *Engl. Bot. Jahrb.* 25, 1898.
- Keller, B. A.*: Rastitelnyj mir Woroneshskovo kraja. Woronesh 1926.
- Die Methoden zur Erforschung der Ökologie der Steppen- und Wüstenpflanzen. Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmeth. (im Druck).

- Kerner, A.*: Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck 1865. Neuaufl. 1929.
- Studien über die Flora der Diluvialzeit in den östlichen Alpen. Sitz. Ber. Akad. Wien 97, 1888.
- Klokov, M. u. Kolv, M.*: Daphne Sophia Kalen. Agric. sc. comm. Ukraina. Charkow 1927.
- Koczwara, M.*: Rozwój polodowcowej flory i klimatu Podola w świetle analizy pyłkowej. Praze geogr. 9, Lwów 1927.
- Konovalov, N. A.*: Melowye bory Kurskoj gubernii. Sukatschovfestschr. Leningrad 1929. (Diese wichtige, u. a. die Fig. 2 ergänzende Angaben enthaltende Arbeit konnte leider nicht mehr berücksichtigt werden.)
- Korshinskij, S.*: Tentamen Florae Rossiae orientalis. Mém. Acad. St. Petersb. 1898.
- Rastitelnost Rossii. Enzyklopädie Brockhaus-Jefron 1899.
- Kozłowska, A.*: La variabilité de *Festuca ovina* L. en rapport avec la succession des associations steppiques du plateau de la Petite Pologne. Bull. Acad. Polon. Cracovie 1925.
- Etudes phyto-sociologiques sur la végétation des roches du plateau de la Petite-Pologne. Ibid. (1927) 1928.
- Kozo-Poljanskij, B. M.*: Tschernosjomny rododendron sljed drewnej rastitelnosti na Timskoj grjade. Woroneshsk. Krajeved. Sbornik 1927.
- Zur Kenntnis der Flora am oberen Oskol. Arb. Forsch.-Inst. Univ. Woronesh 1, 1927.
 - *Chrysanthemum sibiricum* (?) Turez. auf der Mittelrussischen Hochebene. Bull. Soc. Nat. Woronesh 2, 1927.
 - Glaziale Pflanzenrelikte auf dem Orel-Kurskischen Plateau im Süden der mittelrussischen Hochebene. Vegetationsbilder von *Karsten* und *Schenk* 19, 1928/29.
- Krašan, Fr.*: Die Bergheide der südöstlichen Kalkalpen. Engl. Bot. Jahrb. 1883.
- Kulczyński, Stanisław*: Das boreale und arktisch-alpine Element in der mitteleuropäischen Flora. Bull. Acad. Polon. (1923) 1924.
- Die Pflanzenassoziationen der Pieninen. Ibid. (1927) 1928.
- Kusnezow, N. I.*: Prinzipy djelenija Kavkaza na bontaniko-geogr. provinzii. Mém. Acad. St. Petersb. 24, 1909.
- Map of the vegetation of the european part of U. S. S. R. 1 : 4,000,000, Leningrad 1928.
- Lämmermayr, L.*: Materialien zur Systematik und Ökologie der Serpentinflora. Sitzungsber. Akad. Wien 135-136, 1926-27.
- Lavrenko, E.*: Centry «konservirovaniya» tretičnykh lesnych reliktov meždu Karpatami i Altaem. Arb. Mähr. Naturf. Ges. 4, Brünn 1927.
- Leonhardt, R.*: Studien über die Verbreitung von *Cyclamen europaeum* in den Ostalpen und deren Umrandung. Österr. Bot. Zeitschr. 76, 1927.
- Lilienstern, M.*: Physiologische Untersuchung über *Marchantia polymorpha* L. in Reinkultur. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 46, 1928.
- Linstow, O. v.*: Bodenanzeigende Pflanzen. Abh. Preuss. Geol. Landesanst. 114, 2. Aufl., 1929.

- Lipman, Ch.*: A critique of the hypothesis of the lime magnesia ratio. Plant World 19, 1916.
- Litvinov, D. I.*: Geo-botan. sametki o flore Evropeiskoj Rossii. Bull. Soc. nat. Moscou (1890) 1891.
- O reliktovom charaktere flory kamenistych sklonov w evrop. Rossii St. Petersb. 1902.
 - O nekotorych botaniko-geogr. sootnoschenijach w naschej flore. Selbstverlag 1927.
 - Über die Vorkommnisse der *Pinus silvestris* und *Betula humilis* auf Kalkböden und Kreideentblössungen im Süden der mittelrussischen Hochebene. Bull. Naturf. Ges. Univ. Woronesh 2, 1927.
 - Komandirovka w Powolshje. Ottschot o dejateln. Akad. Nauk (1927). Leningrad 1928.
- Macko, S.*: Studien über die geographische Verbreitung und die Biologie von *Azalea pontica* L. in Polen. Bull. Acad. Polon. 1929.
- Majevskij, P.*: Flora srednej Rossii. 5. Aufl. v. *D. Litvinov*. Moskau 1918.
- Mirtchink, G. F.*: Les dépôts post-tertiaires du gouvernement de Tchernigov et leurs rapports aux formations simultanées des autres régions de la Russie d'Europe. Westn. Mosk. Gorn. Akad. 2, 1923 u. Mém. sect. géol. Soc. Sc. nat. 4, Moskau 1925.
- O kolitschestve oledenenii russkoj ravniny. Priroda 1928.
- Morosov, G. F.*: Konspekt lekzii po obschtschemu ljessovodstvu. St. Petersb. 1914.
- Nevole, J.*: Vegetationsverhältnisse des Ötscher- und Dürrensteingebietes in Niederösterreich. Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien 3, 1905.
- Das Hochschwabgebiet in Obersteiermark. Ibid. 4, 1908.
 - Flora der Serpentinberge in Steiermark. Acta Soc. sc. nat. Morav. 3, 1926.
- Nováček, Fr.*: Předběžný nastin vegetačních poměru aerofytických ras na serpentínech mohelenských. Naturf. Klub Brünn 10, 1928.
- Novák, Fr. A.*: Quelques remarques relatives au problème de la végétation sur les terrains serpentiniques. Preslia 6, 1928.
- 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. Thèse. Fribourg 1903.
- Peterschilka, Fr.*: Pollenanalyse einiger Hochmoore Neurumäniens. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 45, 1927.
- Podpéra, J.*: Vývoj a zeměpisné rozšíreni květeny zemi českých. Mähr. Ostrau-Brünn 1906.
- Geobotanický rozbor areálu rostlinných stepi příuralských. Publ. Univ. Masaryk. Brünn 1923.
 - Versuch einer epiontologischen Gliederung des europäischen Waldes. Schröter-Festschr. Zürich 1925.
 - Květena Moravy. Brünn, seit 1924.
 - Die Vegetationsverhältnisse im Gebiete des Mährischen Karstes. Časop. Mor. Mus. Brünn 1928.
- Pop, E.*: Pollenanalyse einiger Moore der Ostkarpaten. Bulet. Grad. Bot. Cluj 9, 1929.

- Popow, M.*: The geographic-morphological method of systematics and the hybridization process in nature. Bull. Applied Bot. 17, Leningrad 1927.
- Raciborski, M.*: O. sośnie. Kosmos 36. 1911.
- Ramann, E.*: Bodenkunde. 3. Aufl. Berlin 1911.
- Rubner, K.*: Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus. 2. Aufl. Neudamm 1925.
- Schmid, E.*: Eine Form von *Dryas octopetala* L. aus der ostalpinen Erica-Reide und ihre floengeschichtliche Deutung. Schinz-Festschr. Zürich 1928.
- Die Reliktföhrenwälder der Alpen. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 1929.
- Schustler, Fr.*: Xerothermni květena ve vývoji vegetace české. Prag 1918.
- The dealpines, their nature and importance. Věstn. sjezdu českoslov. bot. Prag 1922.
- Sendtner, O.*: Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns. München 1854.
- Soó, R. v.*: Die Entstehung der ungarischen Puszta. Ungar. Jahrb. 6, 1926.
- Die Vegetation und die Entstehung der Ungarischen Puszta. Journ. of Ecology 17, 1929.
- Sprygin, I. I.*: O nachodke *Anemone altaica* Fisch. w Arbekovskom Sapov-jednike okolo Pensy. Trudy po isutsch. sapov. 5, Moskau 1925.
- Die Grassteppen des Gouvernements Pensa. Ibid. 4, 1926.
- Sternér, R.*: The continental element in the flora of Southern Sweden. Geogr. Annaler 1922.
- Steven, Ch.*: De Pinibus taurico-caucasicis. Bull. Soc. nat. de Moscou 1838.
- Sukatschov, W. N.*: Kratkoje rukovodstvo k issledovaniju tipov ljesov. Moskau 1927. (Das Kapitel «Der Waldtyp», übersetzt im Forstarchiv 22, Hannover 1927.)
- Suza, J.*: Guide géobotanique pour le terrain serpentineux près de Mohelno dans la Moravie du sud-ouest (Tchécoslovaquie). Arb. d. Tschech. Akad. 31, 1928.
- Szafer, Wl.*: Über die pflanzengeographischen Anschauungen Vinzenz Pol's. Bull. Acad. sc. Cracovie 1915.
- Trzeciorzedowe rośliny gorskie na wale scytsim w ostoi podolsko wolyńskie. Acta Soc. Bot. Polon. 1, 1923.
 - The valley of the Prądnik (Bialy Kościół, Ojców etc.). Guide des excursions en Pologne 10, Kraków 1928.
 - Kraków 1929.)
 - Dolina Prądnika jako teren wycieczki botanicznej. Czasop. Przrodn. (1928) 1929.
- Szafer, Pawłowski, Kulczyński, Molyka u. a.*: Die Pflanzenassoziationen des Tatra-Gebirges. Bull. Acad. Polon. 1923—28.
- Szaferowa, J.*: Brzoza ojcowska (*Betula oycowiensis* Bess.) Ann. Soc. dendrol. Pol. 2, 1928.
- Taliev, V. I.*: Flora Kryma i rol tschelovjeka w jeje rasvitii. Trud. Naturf. Ges. Univ. Charkov 35, 1901.
- Rastitelnost mjelowych obnashenii jushnoj Rossii. Ibid. 39—41. 1904 bis 1907.
- Thellung, A. mit Schinz, H.*: Weitere Beiträge zur Nomenklatur der Schweizerflora. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 72, 1927.
- Troll, K.*: Die jungglazialen Schotterfluren im Umkreis d. deutschen Alpen. Forsch. z. deutschen Landes- u. Volksk. 4, 1926.

- Troll, W.*: Die natürlichen Wälder im Gebiete des Isarvorlandgletschers.
Landesk. Forsch. hsg. v. d. Geogr. Ges. München 27, 1926.
- Turesson, G.*: Studien über *Festuca ovina* L. Hereditas 8, 1926.
- Tuzson, J.*: A *Daphne* gen. z *Cneorum* subs. Bot. Közlém. 1911.
- Grundzüge der entwicklungsgeschichtlichen Pflanzengeographie Ungarns. Matheim. u. naturw. Ber. aus Ungarn 30, 1913.
- Vetter, J.*: Neue Pflanzenfunde aus Niederösterreich und Tirol. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 72, 1922 und 73, 1923.
- Wlodek, J.*: Bericht über chemische Untersuchungen der Tatra-Böden bezüglich ihrer Beziehungen zu den Pflanzengesellschaften. Krakau 1928.
- Wulff, E.*: Entwicklungsgeschichte der Flora der Krim. Engl. Bot. Jahrb. 60, 1926 u. Bull. Soc. Nat. de Crimée 9, 1927.
- Unger, F.*: Über den Einfluss des Bodens auf die Verteilung der Gewächse, nachgewiesen in der Vegetation des nordöstlichen Tirols. Wien 1836.
- Zlatník, A.*: Etudes écologiques et sociologiques sur le *Sesleria coerulea* et le *Seslerion calcariae* en Tchécoslovaquie. Trav. Soc. Sc. Bohême, Prag 1928.
-