Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut Rübel (Zürich)

Band: 33 (1958)

Artikel: Ein Beitrag zur Erklärung der Vermischung des arkto-alpinen Florenelementes im Quartär

Autor: Kotilainen, Mauno J.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308025

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: 09.12.2025

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

Ein Beitrag zur Erklärung der Vermischung des arkto-alpinen Florenelementes im Quartär

Mauno J. Kotilainen

Der Ursprung, die Genesis des arkto-alpinen Florenelementes ist Gegenstand mannigfaltiger Erwägungen gewesen. Eine sehr zentrale Stellung hat bei diesen Auseinandersetzungen besonders der reiche Bestand der für die eurasiatischen Hochgebirge und die Arktis gemeinsamen Arten eingenommen. Durch die verschiedensten Vegetationsformationen und beträchtliche Abstände getrennt, ist ein bedeutender Teil dieses Artenbestandes der arktischen Gebiete, Fennoskandiens und der Alpen, zugleich auch auf den Karpathen, den Pyrenäen, im Kaukasus, im Ural und sogar in den Gebirgsländern des Himalaja und des Altai angetroffen worden.

Schon der Nestor der schweizerischen Pflanzengeographie, Christ (1867), wies auf das reiche sog. nördliche Element in der Alpenflora hin, dessen Anteil dann später Heer (1885) auf etwa 50% vom «nivalen» Artenbestand der Alpen schätzte. Nach den Berechnungen von Marie Jerosch (1903) umfaßt der für das arktische Gebiet und die Alpen gemeinsame Artenbestand 147 Gefäßpflanzen; von diesen sind selbst im entfernten Altai ganze 94 zu finden. Der alpin-arktisch-altaische Artenbestand ist also recht bedeutend. Bei dieser Auslese ist ganz von den Forschungsergebnissen der letzten Jahrzehnte abgesehen worden, in deren Licht sich der Artenbestand sicherlich als noch größer erweisen würde.

Andererseits bezieht sich aber die Auslese auf die Arten im sog. linnéschen Sinne. Die kollektivsten dieser Spezies sind heute bereits in «Kleinarten» aufgespalten worden, die natürlich jede für sich über ein begrenzteres Areal verfügen. Dadurch ergibt sich, daß der gemeinsame Artenbestand, vom Standpunkt der modernen Taxonomie aus betrachtet, seiner Zahl nach nicht ganz so groß zu sein braucht, wie man auf Grund der obigen Zusammenstellung vermuten konnte. Die Hauptsache wird dadurch aber nicht viel verändert, denn die neuen Arten sind aus gemeinsamen Stammarten hervorgegangen. Es ist zu verstehen, daß sich der arkto-alpine Artenbestand in seinen isolierten Refugien jeweils nach seiner eigenen Richtung hin weiterentwickelt. Die Kleinarten sind wohl zum Teil das Ergebnis einer nacheiszeitlichen Formbildung, sie sind somit Neophyten.

Der gemeinsame Artenbestand ist jedoch keineswegs einzig auf Eurasien beschränkt. Einer kräftigen Auszweigung desselben, der cirkumpolaren Arten, begegnet man auch in Nordamerika. Der gemeinsame grön-

ländisch-amerikanische Artenbestand Fennoskandiens wurde schon von BLYTT (1893), der, wie später auch NORDHAGEN (1933, 1935), ihm ein tiefgreifendes Studium gewidmet hat, auf 88% geschätzt.

Dem Ursprung des gemeinsamen Artenbestandes [1] kommt im vorliegenden Zusammenhang lediglich eine nebensächliche Bedeutung zu. Dagegen ist die Frage nach seinem Alter weit wichtiger. Hätte sich die kontinuierliche Vermischung des gemeinsamen Artenbestandes in der Spät- und Postglazialzeit vollziehen können, so könnte er als verhältnismäßig jung angesprochen werden. Aber so sehr die Meinungen über seinen Ursprung, über seinen Bildungsherd auch auseinandergegangen sein mögen, darüber darf man sich doch jedenfalls einig sein, daß seine Vermischung nicht nach der Eiszeit stattgefunden haben kann. Das wäre allein schon durch die gewaltigen Abstände zwischen den Refugien unmöglich. Man hat allerdings auf die Möglichkeit eines epizoischen Diasporentransports durch Vermittlung der Vögel hingewiesen. Wäre der gemeinsame Artenbestand lediglich auf die Alpen und Nordeuropa beschränkt, so könnte diese Vermutung ernster genommen werden. Da es sich aber um gemeinsame Arten für die Arktis, Fennoskandien, die Pyrenäen, Alpen, Karpathen, den Kaukasus, Ural, Altai und Himalaja handelt, verliert die Annahme schon zu viel an Möglichkeit. Überdies dürfte die Bedeutung der epizoischen Ausbreitung durch die Vögel im Lichte der neueren Forschungen früher übertrieben worden sein.

Die quartäre Klimaverschlechterung bewirkte eine schonungslose Auslese unter dem damaligen eurasiatischen Artenbestand. Der Artenbestand verarmte. Der einzige, der aus dem eingetretenen Zustand Nutzen zog, war das alpine Florenelement. Dieses wurde von den vorrückenden Alpengletschern in die Ebene hinabgedrängt. Während der letzten Eiszeit lag die Schneegrenze in den Alpen niedriger als heute. Und vom Norden her drang der Eisrand südwärts vor und trieb das «nivale» Element Fennoskandies vor sich hin. Zwischen den beiden Eisrändern bil-

---

[1] In der nachfolgenden Darstellung werden die Moose vom Standpunkt der historischen Pflanzengeographie als ungefähr gleichwertige Objekte mit den Samenpflanzen behandelt, dessenungeachtet, daß sie als Sporenpflanzen theoretisch ein weit größeres Verbreitungsvermögen als die Samenpflanzen besitzen. Meine Auffassung bezüglich der Eignung der Moose als Objekte einer derartigen Untersuchung habe ich bereits früher (KOTILAINEN 1929) weitläufig begründet. Von einer Wiederholung der einschlägigen Gesichtspunkte absehend, erwähne ich nur, daß die Verbreitungsgebiete der Moose ihrem Charakter nach gar nicht wesentlich von den Verbreitungscharakteren der Samenpflanzen abweichen, vgl. auch HERZOG (1925). Ebenso wie unter den Samenpflanzen können unter den Moosen endemische, ubiquistische, alpine, arktische, arktisch-alpine, bipolare u. dgl. Elemente unterschieden werden. Offenbar sind indessen die fertil auftretenden Moose besser als die Samenpflanzen, und solche Moose, bei denen Sporogone, bzw. reichliche Brutkörperbildung selten sind oder nachweislich überhaupt fehlen, etwas leichter befähigt, geeignete Standorte in Besitz zu nehmen und die Areale auszubreiten.

dete sich in Mittel- und Süddeutschland ein Florenmischungsgebiet des alpinen Elementes zwischen Alpen und Arktis.

Eine Vermischung des arktischen und alpinen Florenelementes hat somit durch die Einwirkung der Vereisungsperioden stattgefunden, darüber streitet man sich wohl nicht. Aber es ist auch möglich, die Zeitperioden der Vermischung aus dem Spät- und Postglazial in viel weiter zurückliegende Perioden zu verlegen. Ziehen wir nämlich in Betracht, daß sich das Landeis während der letzten Glazialzeit nicht annähernd bis zum Ural erstreckte, daß sich zwischen dem Eisrand und dem Kaukasus im Südosten ein ausgedehntes Lößgebiet befand, und daß sowohl der Altai als auch das Himalaja-Gebirge weit entfernt hinter noch ausgedehnteren unvereisten Gebieten lagen, so kann man nicht umhin, den Zeitpunkt der Vermischung noch weiter zurück bis in die Interglaziale, möglicherweise bis ins Tertiär, zu verlegen. Der gemeinsame arktisch-alpine Artenbestand ist jedenfalls älter als die letzte Eiszeit.

Die Vermischung des alpinen und arktischen Florenelementes stellt sicher das Ergebnis langwieriger und durch die Einwirkung der Eiszeiten und der Interglaziale nach entgegengesetzten Richtungen hin stattgefundener Florenwanderungen dar. Darüber dürfte man sich heute wohl einig sein können.

Die kausale Auseinandersetzung der Vermischung und des Einwanderungsmechanismus des alpinen Florenelementes weist jedoch noch Lücken auf. Schon Schröter (1926) weist auf die Tatsache hin, daß viele alpine Pflanzenarten Standortsspezialisten, stenözische Spezies mit sehr fixierten Standortsansprüchen sind, indem sie z. B. an einen bestimmten Gesteinsgrund und den diesen bedeckenden Detritus — oft an eine kalkhaltige und zugleich feuchte Unterlage — gebunden sind. Im Hinblick darauf sieht sich auch Schröter auf die Annahme einer sprunghaften Ausbreitung der alpinen Arten über weite Entfernungen hinweg angewiesen. Beim Erwägen des Problems des borealen Florenelementes in Ladoga-Karelien plagte auch ich (Kotilainen 1929) mich oft mit ähnlichen Gedanken. Ein Rätsel schien jedoch stets zu bleiben, wie es dem alpinen Artenbestand möglich war, dem zurückweichenden Eisrand durch die Ebenen Rußlands, Deutschlands und Asiens zu folgen, da doch geeignete Standorte, das feste Felsengerüst, namentlich den Felsmoosen dieser Gruppe dort offenbar nicht zu Gebote standen.

Auch die Vorkommnisse der «Glazialrelikte» Deutschlands vermögen uns weder bei den Gefäßpflanzen, noch bei den Moosen einen Erklärungsgrund zu liefern. Sie haben sich gegenwärtig auf sehr ähnliche Standorte wie bei uns die sog. Kuusamo-Relikte (Kotilainen 1929, Tuomikoski 1939), nämlich auf Felsen, Schluchttäler, Quellen und eutrophe Moore konzentriert. Diese geeigneten Standorte hätten aber einander in langen, annähernd zusammenhängenden Reihen folgen müs-

sen, um als zu einer derart großen Vermischung des Artenbestandes führende Einwanderungswege Bedeutung erlangen zu können. Aus fennoskandischen Verhältnissen war meinen Kenntnissen und der einschlägigen Literatur gemäß kein Schlüssel zur Lösung des Rätsels zu erhalten. Fennoskandien endigt oben im Norden an den Fjeldufern Finnmarkens, wo diesen stenözischen Arten geeignete Standorte hinreichend zur Verfügung stehen. Der Umstand, daß diese Pflanzen der Fjelde in Finnmarken oft bis zum Meeresniveau hinabsteigen, bedeutet noch keine Erklärung, hat es doch in Mitteleuropa beim Abschmelzen des Landeises kein fortschreitendes Ufer gegeben, welchem entlang eine schrittweise Wanderung hätte stattfinden können.

Die Einwanderungsmöglichkeiten der alpinen Arten quer durch Mitteleuropa und Rußland lassen sich wahrscheinlich überhaupt nicht aufklären, falls es uns nicht nachzuweisen gelingt, daß Arten, die in den Alpen und in Fennoskandien stenözisch sind, in arktischen Klimabereichen unter scheinbar fremden Verhältnissen zu gedeihen vermögen, demzufolge z. B. die von einem festen Felsenstandort dargebotenen Standortsbedingungen in manchen Fällen durch rein aus losen Ablagerungen aufgebaute Standorte ersetzt werden könnten. In der Waldvegetation der Ebene läßt sich eine derartige Invasion alpiner Arten in einem temperierteren Klima im allgemeinen nicht voraussetzen, und auch eine baumlose Ebene, z. B. die Steppe, eignet sich natürlich infolge ihrer Trockenheit und Wärme nicht als Einwanderungsweg für den alpinen Artenbestand. Vereinzelte Vorkommnisse alpiner Arten in der Ebene vermögen an der Hauptsache selbst nichts zu ändern. Nur in Hochfjeld- und arktischen Verhältnissen, wo die Unterlage konstant gefroren und dadurch feucht ist und die relative Luftfeuchtigkeit größer ist, kann man sich eine Ausbreitung des alpinen Artenbestandes auf ziemlich ebener Moränenunterlage dicht in den Spuren eines zurückweichenden oder in der Nähe eines vorrückenden Eisrandes denken. Aber auch dann werden die Möglichkeiten der zart gebauten alpinen Arten durch die überlegene Konkurrenz der kräftigeren Lebensformen beeinträchtigt. Man denke nur an die artenreichen *Cassiope tetragona*- und *Dryas*-Heiden des Kölen. Aber Felsmoosen begegnet man dort nur stellenweise. Die Fjeldmoose sind, wenn man von den xeromorphen Formen absieht, im allgemeinen überhaupt geneigt, von den Bachbetten abzusehen, sich auf mehr oder weniger ebener, aus losen Bodenarten gebildeter Unterlage auszubreiten — sie ziehen feuchte, abschüssige Flächen und Böschungen vor.

Es ist seit langem bekannt, daß der alpine Artenbestand in eine konkurrenzkräftigere Vegetation am leichtesten unter Benutzung der Bachufer und Flußböschungen eindringt. Kommt man aber in die Ebene hin-

ab, so tritt eine rasche Verarmung des alpinen Artenbestandes der Flußufer ein. Bei weitem nicht etwa, daß es in der Ebene an konkurrenzfreien und tauglichen Standböden oder einer genügenden Diasporenzufuhr fehlte — es sind die veränderten ökologischen, zunächst klimatischen Verhältnisse, die hier die besagte Verarmung des fraglichen Artenbestandes bedingen. Doch reicht allerdings die Erwärmung des Flußwassers beim Übergang in die Ebene nicht als hauptsächlicher Erklärungsgrund aus, wie man behauptet hat.

Den Flüssen gebührt aber unsere größte Aufmerksamkeit; denn die Flußtäler der eurasiatischen Tieflandgebiete haben offenbar als verhältnismäßig einheitliche Einwanderungswege des alpinen Artenbestandes und der Pflanzen überhaupt gedient, wie bei uns vor allem Cajander (1916) kräftig hervorgehoben hat. Namentlich wird man an dem Teil des alpinen Artenbestandes davon überzeugt, wenn man sich in die veröffentlichten Resultate der von Nordenskiöld 1876 ausgesandten Jenissei-Expedition vertieft. An dieser sog. «Landexpedition» (die Reise ging nämlich von Krasnojarsk am mittleren Lauf des Jenissei entlang bis Tolstojnos an der Flußmündung) beteiligten sich als Botaniker Mag. phil. Magnus Brenner und der nachher bekannte schwedische Bryologe, Lektor H. V. Arnell. Außer ihnen exkurrierte zu der gleichen Zeit im Jenissei-Tal Professor J. R. Sahlberg, ein bekannter Entomologe, zugleich aber glücklicher Finder zahlreicher Gefäßpflanzen und sogar mancher Moos-Seltenheiten sowohl in der Heimat und Ostkarelien als auch jetzt auf dieser seiner ausländischen Reise.

Die Moosfunde der Expedition wurden gemeinsam von S. O. Lindberg und Arnell (1889), die Gefäßpflanzenfunde (1888) von N. J. Scheutz und ein floristischer Reisebericht (1910) von Brenner veröffentlicht. Von diesen Veröffentlichungen ist die erstgenannte dank Arnell vom Standpunkt des vorliegenden Themas die ergiebigste.

In der Tundraregion am unteren Lauf des Jenissei, zwischen den Dörfern Dudinka und Tolstojnos, stieß Arnell auf einen überraschend reichen und mannigfaltigen arkto-alpinen Moosbestand. Wie er ausdrücklich hervorhebt, gedeihen die weiter oben (also südlicher) ausschließlich auf Felsen vorkommenden Arten in der Tundraregion in Ermangelung eines nackten Felsbodens als Erdmoose auf der Bodenoberfläche, wo sie zum Teil auf den steilen Uferböschungen wachsen, wo loslösende und herabfallende Teile des Böschungsrandes unablässig neue, im Hinblick auf die Konkurrenz- und natürlich auch edaphischen und klimatischen Verhältnisse geeignete freie Bodenflächen entstehen lassen. Die Entstehung solcher konkurrenzfreien Standorte ist gewissermaßen auch von den weichen, kalkhaltigen Schieferhalden des Kölen her als Fließerdebildung bekannt, der man auch in Finnland vor allem auf den Schieferfjelden

von Enontekiö und dazu in bescheidenerem, obwohl für die Fjeldmoose sehr bedeutsamen Ausmaß auch an den Wandungen der Schluchttäler von Kuusamo begegnet.

Dort auf der kalkhaltigen und feuchten losen Ablagerung des unteren Jenissei-Tales traf ARNELL u. a. folgende mehr oder minder seltenen «borealen» Moose an: *Sauteria alpina, Arnellia fennica, Cinclidium hymenophyllum, Timmia norvegica* (bezieht sich wahrscheinlich auf *T. comata,* die erst 1890 und gerade auf Grund von dort eingesammelten Proben als neu für die Wissenschaft beschrieben wurde), *Encalypta procera, E. rhabdocarpa, E. alpina, E. affinis, Tortula norvegica, T. mucronifolia, Swartzia inclinata, S. montana, Campylium chrysophyllum, Scorpidium turgescens, Myurella tenerrima* und *Rhytidium rugosum,* die mit Ausnahme von *Scorpidium* in auffälliger Weise auch im «borealen» Moosbestand von Kuusamo enthalten sind. Die fraglichen Arten sind in den Alpen und in Fennoskandien fast durchgehendes stenözische Felsenmoose, mit Ausnahme von *Swartzia inclinata,* die in Fennoskandien auch ein charakteristisches Meeresstrandvorkommen besitzt. Die Vorkommnisse sind naturgemäß nicht so zu deuten, daß die Arten in Dudinka und Tolstojnos etwa andere Standortsansprüche besäßen, sondern so, daß die in den Alpen und in Fennoskandien als Unterlage tauglichen Felsenflächen und Detritusflecken in den arktischen Verhältnissen des Jenissei-Unterlaufes den feuchten, kalkhaltigen, dauernd gefrorenen Böschungswänden der Flußufer und den teilweise entblößten Bodenflächen der Tundraerhebungen entsprechen, die nur während des Sommers an der dünnen Oberfläche schmelzen können. Dadurch, daß solche geeignete Böden den Arten in Dudinka und Tolstojnos vielfach reichlicher (kahle Felsenflächen fehlen!) als auf den Fjelden zu Gebote stehen, erhält die üppige Reichlichkeit (ARNELL bedient oftmals sich des Ausdruckes «massenhaft») dieser ± seltenen alpinen Moose am unteren Lauf des Jenissei auch eine befriedigende kausale Erklärung. Der dauernd gefrorene Eiskern der losen Ablagerungen entspricht somit teilweise auch pedologisch dem festen Felsengerüst.

Noch auf ein Detail mag in diesem Zusammenhang hingewiesen werden. Nicht alle Arten scheinen ihr optimales Gebiet am unteren Lauf des Flusses, also in der Regio arctica zu haben. So wird für *Arnellia fennica* an den Fundorten des unteren Flußlaufes nicht die Bezeichnung «massenhaft» angewandt. Hingegen war dieses Moos außerordentlich reichlich und überdies fertil etwas weiter oben, also südlicher, in der Waldregion auf den Kalkfelsen von Stolba zu finden. Die bei der Art hier zum erstenmal angetroffenen Sporogone gelten wohl als Ausdruck für optimale Verhältnisse in dieser subarktischen Region. Das Analogon in Fennoskandien ist interessant. Ein Teil der für «boreale» bzw. Fjeldmoose gehaltenen Arten ist nicht alpin in dem Sinne,

daß ihre optimale Wachstumsstufe in der Regio alpina gelegen wäre, sondern sie fällt in den Bereich der subalpinen Region, ja, bei manchen Arten sogar in die obere Waldregion. Ohne näher auf die Arten selbst einzugehen, mag festgestellt werden, daß es in dieser Gruppe auch nicht an Gefäßpflanzen fehlt. Unter den Moosen gehört gerade *Arnellia* hierher, eine Art, die zwar in den nördlichen Teilen Fennoskandies vorkommt, überall aber selten und spärlich zu finden ist und kaum bis in die alpine Region hinaufsteigt. Dagegen ist sie auf den Kalkfelsen in Kuusamo, und noch dazu in der Nadelwaldregion, ein außerordentlich häufiges und zugleich reichlich auftretendes Moos. Außerdem wurde sie hier 1938 zum erstenmal in ganz Europa sporogonetragend an drei Stellen von mir angetroffen (Auer 1944). Man kann nicht umhin, die Häufigkeit und Fertilität der Art gerade auf den Kalkfelsen des Jenissei und in Kuusamo nebeneinander hinzustellen. Diese Fertilität besiegelt gleichsam die nahe Verwandtschaft des «borealen» Moosbestandes dieser zwei weit voneinander entfernten Gegenden, seinen gemeinsamen Bildungsherd und seine lange, obwohl nach abweichenden Richtungen hin stattgefundene Wanderung in den Spuren des zurückweichenden Eisrandes.

Und dann die Gefäßpflanzen! Die Veröffentlichung von Scheutz bietet uns vom Standpunkt der vorliegenden Darstellung kaum Interesse, denn Scheutz sorgte nur für die taxonomische Durcharbeitung des eingesammelten Materials. Wichtiger hingegen ist Brenners Reiseschilderung. Aus ihr ist zu entnehmen, daß auch der Gefäßpflanzenbestand manche interessante Züge darzubieten hat. An den Böschungswänden des Flußufers sowie an sonstigen geeigneten Standorten fand Brenner u. a. folgende Arten: *Minuartia rubella, M. biflora, M. stricta, Dryas octopetala, Antennaria carpathica, Koenigia islandica, Salix polaris, Luzula arcuata, L. confusa, Carex Lachenalii, C. pedata, Poa glauca, P. rigens, Hierochloë alpina, Trisetum spicatum, Carex atrata, C. atrofusca, Wahlenbergella affinis, W. apetala, Draba alpina, «Draba hirta», Cerastium Regelii, Saxifraga stellaris, S. cernua, Arnica alpina, Castillea pallida, Erigeron uniflorus, Gentiana tenella* und *Juncus castaneus.*

Auch hier handelt es sich also nicht bloß um vereinzelte Arten, wie *Cerastium alpinum* und *Poa alpina,* deren zerstreuten Vorkommnissen man hier und da auch bei uns in der Waldregion begegnet, sondern es wandert der Gedanke bei einem Blick auf das Artenverzeichnis nach den Fjelden des Kölen sowie zum Hiipinä-Umptek-Massiv auf der Kolahalbinsel. Es ist bemerkenswert, wie der in Fennoskandien mehr oder minder fest an Fjeldstandorte und vor allem an eine felsige Unterlage gebundene alpine Artenbestand in den günstigen arktischen Verhältnissen am Unterlauf des Jenissei auf loser Unterlage weit von jeglichen Felsenstandorten entfernt auftritt. Hierher hat er quer durch das Tief-

land, den Flußtälern entlang dem zurückweichenden Eisrand folgend, aus den südlichen Gebirgen gelangen können; — die Vermischung zwischen den Flußtälern dagegen hat offenbar eben durch Vermittlung der kahlen Tundrahügel unter arktischen Verhältnissen stattgefunden.

Einen bedeutenden Teil des «borealen» Artenbestandes hat Finnland sicherlich in der oben angedeuteten Weise von Osten und Südosten her den Flußläufen entlang erhalten, wie auch schon CAJANDER bemerkt hat.

Die Vermischung und die Einwanderungswege des alpinen Artenbestandes dürften in der vorliegenden Studie auch an dem Teil des alpinen Gemein-Artenbestandes auch in Alpen und Fennoskandiens einen wesentlichen Beitrag erhalten haben. Es ist offenbar, daß die Urstromtäler Mittel- und Osteuropas Einwanderungswege dargestellt haben, längs welchen sich der alpine Artenbestand auf den Uferböschungen nach Westen und Norden hin ausgebreitet hat.

Die Urstromtäler der felsenlosen Tiefebene Mittel- und namentlich Norddeutschlands, die sich als das Ergebnis der abwechselnden Eiszeiten und Interglazialperioden gebildet haben, sind Gegenstand eines intensiven Studiums gewesen. Man kann vermuten, daß dort während der Eiszeiten ähnliche Verhältnisse wie gegenwärtig an den unteren Läufen der großen sibirischen Flüsse geherrscht haben. Die von den Eisfeldern herkommenden reichen sommerlichen Schmelzwasserströme haben durch ihre erodierende Tätigkeit zur Bildung von Uferböschungen geführt, die gerade den konkurrenzschwachen alpinen Arten gelegen gekommen sind, ganz wie es heute in den sibirischen Flußtälern der Fall ist. Die arktischen Verhältnisse in Mitteleuropa während der Glazialzeit haben eine Vermischung der Arten begünstigt. Die Analogien zwischen den rezenten arkto-sibirischen und den vorzeitlichen europäischen Böschungs- und Tundrastandorten liegen somit deutlich auf der Hand.

Die Begriffe «sprunghafte» und «schrittweise Ausbreitung» sind natürlich relativ, und eine scharfe Grenze zwischen denselben kann nicht gezogen werden. Bei der Klärung der Disjunktionen und zugleich bemerkenswerten Stärke des alpinen Gemein-Artenbestandes von Eurasien sowie seiner anfangs befremdend wirkenden Verbreitungszüge brauchen wir indessen nicht und dürfen auch nicht in dem Maße wie früher nach der sprunghaften Ausbreitung als Erklärungsgrund zu greifen. Ohne irgendwie die Möglichkeit oder das Faktum einer solchen Ausbreitungsweise in Abrede stellen zu wollen, erscheint unter der beschriebenen Verhältnissen die schrittweise Ausbreitung natürlicher, effektiver und auch wahrscheinlicher, zumal es sich um einen reichen gemeinsamen Artenbestand handelt.

Verzeichnis der zitierten Literatur

AUER, A. V.: Kuusamon maksasammalkasviston aineistoa. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn, «Vanamo» *21*, 1, 1944 (1—44). (Deutsches Referat: Materialien zu einer Lebermoosflora des Kuusamo-Gebietes.)

BLYTT, Axel: Zur Geschichte der Nordeuropäischen, besonders der Norwegischen Flora. Englers Bot. Jahrb. *17*, Beibl. *41*, 1893 (1—30).

BRENNER, Magnus: Anteckningar från Svenska Jenisej-expeditionen 1876. Ark. för Bot. *9*, 9, 1910 (1—108).

CAJANDER, A. K.: Metsänhoidon perusteet I. (Handbuch des Waldbaues I. Grundzüge der Pflanzenbiologie und Pflanzengeographie.) Porvoo 1916 (735 S.).

CHRIST, H.: Über die Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der europäischen Alpenkette. Denkschr. schweiz. Ges. für gesamte Naturwiss. *22*, 1866 (1—84).

HEER, Oswald: Über die nivale Flora der Schweiz. Denkschr. schweiz. Ges. für gesamte Naturwiss. *29*, 1884 (1—113).

HERZOG, Th.: Theorie und Tatsachen der Moosverbreitung und die Rolle des Peristomapparates. Flora *118—119*, 1925 (198—226).

JEROSCH, Marie Ch.: Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora. Eine Übersicht über den gegenwärtigen Stand der Frage. Leipzig 1903 (253 S.).

KOTILAINEN, Mauno J.: Über das boreale Laubmooselement in Ladoga-Karelien. Eine kausal-ökologische und floristische Studie. Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo» *11*, 1929 (1—142).

LINDBERG, S. O. und ARNELL, H. W.: Musci Asiae borealis. Kongl. Svensk. Vet. Akad. Handl. *23*, 5, 1889 (1—69).

NORDHAGEN, Rolf: De senkvartaere klimavekslinger i Nordeuropa og deres betydning for kulturforskningen. Inst. sammanl. kulturforskn. *A*, 12, 1933 (1—246).

— Om Arenaria humifusa Wg. og dens betydning for utforskningen av Skandinavias eldste floraelement. Bergens Mus. Årb. 1935, Naturvid. rekke *1*, 1935 (1—183).

SAURAMO, Matti: Suomen luonnon kehitys jääkaudesta nykyaikaan. Porvoo-Helsinki 1940 (271 S.).

SCHEUTZ, N. J.: Plantae vasculares Jenisenses. Kongl. Svensk. Vet. Akad. Handl. *22*, 1888.

SCHROETER, C.: Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1926 (1288 S.).

TUOMIKOSKI, R. J.: Materialien zu einer Laubmoosflora des Kuusamo-Gebietes. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo» *12*, 4, 1939 (1—124).