Fig. 2. Schematische Figur des Querschnittes durch einen größeren Nerv des Blattes. *s* Sekretgang.

Fig. 3–5. Die aufeinander folgenden Entwicklungsstadien eines Sekretganges. Vergr. bei Fig. 3 und 4 $60/1$, bei Fig. 5 $95/1$.

Fig. 6. Querschnitt durch einen jungen Gang. *wb* Wandbeleg, *ih* innere Haut. Vergr. $540/1$.

Fig. 7 und 8. Fertiger Sekretgang im Quer- und radialen Längsschnitt mit ungleich dickem Wandbeleg. Vergr. $540/1$.

Fig. 9–12. *Klugia zeylanica* Gardn.

Fig. 9. Anordnung der Sekretgänge in einem der unteren Internodien. Die Sekretgänge sind wieder schwarz eingezeichnet.

Fig. 10–12. Entwicklungsstadien der Sekretgänge. Vergr. bei Fig. 10 $60/1$, bei Fig. 11 $95/1$, bei Fig. 12 $540/1$.

Fig. 13. *Rhynchoglossum obliquum* Bl.

Ausgebildeter Sekretgang mit einer Sekretkappe. Vergr. $335/1$.

Über die Artenarmut der ostalpinen Ausläufer der Zentralalpen.

Von Dr. R. Scharfetter. (Villach).

Les réimmigrations postglaciaires des Flores en Suisse, ist eine Schrift betitelt, in der jüngst John Briquet¹⁾ die allmähliche Wiederbesiedlung der Schweiz nach der Eiszeit mit einer Pflanzendecke in großen Zügen bespricht; er wirft die Frage auf, wo haben die Pflanzen die Eiszeit überdauern können und gibt darauf nach einer Polemik gegen Brockmann²⁾, welcher für viele Arten ein Überdauern der Eiszeit an günstigen Stellen in den Alpen annimmt, die Antwort, daß an den Rändern im Norden, Westen und Süden der Schweiz sich Zufluchtsorte (refuges) fanden, von denen aus die Wiederbesiedlung des Gebietes nach der Eiszeit stattfand; die heutige Verteilung der Arten läßt diese Einwanderungswege noch erkennen. Briquet unterscheidet für die Schweiz vier solche Erhaltungsgebiete:

1. Im Norden le territoire (ou la lisière) de refuge septentrional.
Von den Moränen des Bodensees bis zu denen des Aargletschers bei Wangen.
2. Im Nordwesten le territoire de refuge du Napf.
Das Massiv der Napf zwischen Wangen, Berthoud, Worb, Entlebuch und Willisau.

¹⁾ Briquet John, Actes de la société helvétique des sciences naturelles. 90 me, session 1907 à Fribourg, pag. 112.

Herrn Prof. Dr. Karl Schröter-Zürich bin ich für wertvolle Anregung und Zusendung einschlägiger Literatur zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

²⁾ Brockmann, Die Flora des Puschlav und ihre Pflanzengesellschaften, Leipzig (Engelmann), 1907.

3. Im Westen la lisière de refuge jurassienne ou rhodanienne.
Französischer Jura von Basel bis Bugey und das Massiv der Grande-Chartreuse.

4. Im Süden der Alpen le territoire pennin, le territoire insubrien et le territoire bergamasque.

Wenn wir von den Gesichtspunkten, die Briquet in dieser Abhandlung gibt, ausgehen, so kommen wir zum Schlusse, daß sich für den Ostrand der Alpen nur zwei solcher Erhaltungsbezirke unterscheiden lassen:

1. Im Nordosten: Schneeberggebiet, Raxalpe.¹⁾

2. Im Südosten: Karawanken, Karstgebiet, Illyrische Gebirge²⁾.

Die östlichen Ausläufer der Zentralalpen aber bildeten, trotzdem sie eisfrei waren, kein irgendwie bedeutendes Erhaltungsgebiet für Alpenpflanzen. (In der montanen Region *Zahlbrucknera paradoxa* und *Waldsteinia ternata* als Tertiärrelikte.) Diese merkwürdige Tatsache soll im folgenden näher erörtert werden.

Das Tatsachenmaterial für meine Ausführungen habe ich³⁾ in einem Aufsatz: „Die Verbreitung der Alpenpflanzen Kärntens“ beigebracht und kann mich an dieser Stelle darauf beschränken, die Ergebnisse meiner Zählung, soweit sie hier in Betracht kommen, anzuführen. Ich fand für die Zentralalpen, von Ost nach West vorschreitend, folgende Zahlen. Es besitzen

die Lavanttaleralpen 113,

die Gurktaleralpen 230,

die Gruppe der Hohen Tauern 283

Arten von Phanerogamen, wobei ich bemerke, daß meine Zählungen nur die dem Kronlande Kärnten angehörigen Teile dieser Alpengruppen berücksichtigen⁴⁾. In zweierlei Hinsicht ist dieses Ergebnis auffallend:

1. die inneren Teile der Zentralalpen sind artenreicher als die Ränder;

2. die unvergletscherten Gebiete sind artenärmer als die vergletscherten.

Die Tatsache, daß die zentralen Teile der Alpen artenreicher sind als die peripherischen, war schon De Candolle, Heer, Christ und anderen Schweizer Forschern bekannt und auffällig.

¹⁾ Wettstein R. v., Die Geschichte unserer Alpenflora. Schriften des Vereines zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse. Wien, 1896. Separatabdruck, pag. 15.

²⁾ Vgl. Beck, Die Vegetationsverhältnisse der illyrischen Länder, und Hayek, Die Saanttaleralpen.

³⁾ Österr. botan. Zeitschr., 1907, Nr. 7/8 und 9.

⁴⁾ Welche Pflanzen den Lavanttal- und Gurktaleralpen gegenüber der Tauerngruppe fehlen, ist aus den Tabellen zu entnehmen; die Zuweisung der Arten zu den einzelnen Formationen, sowie die Schilderung der letzteren muß einer monographischen Bearbeitung des Gebietes vorbehalten bleiben. Einiges darüber in Jabornegg, Die Alpenwirtschaft in Kärnten.

Schlatter¹⁾ hat 1872/73 darauf hingewiesen, daß die St. Galler und Appenzeller Alpen ihre Alpenpflanzen von Graubünden aus erhalten haben, also die Ränder vom Zentrum aus besiedelt wurden. Brockmann²⁾ hat jüngst die Tatsache, daß das Oberengadin und die Walliser Alpen an seltenen alpinen Arten reich sind, dahin gedeutet, daß diese Gebiete die Überreste einer reicheren alpinen Flora der Interglazialzeit enthalten, die sich hier dank der günstigen orographischen und klimatischen Verhältnisse erhalten konnten. Zu dieser Ansicht hat Briquet in der oben zitierten Abhandlung Stellung genommen. Zur Erklärung derselben Erscheinung in den zentralalpinen Ostalpen griff ich zur Annahme, daß infolge der postglazialen Einwanderung unsere drei Alpengruppen zunächst eine annähernd gleiche (orographisch natürlich abgestufte) Zahl von Arten auswies, daß aber beim Eintritt der postglazialen warmen Periode (xerothermen und aquilonaren Periode) die Ränder ihre Alpenpflanzen zum Teil verloren, während dieselben im Innern der Alpen (Tauerngruppe) infolge der mit der Höhe abnehmenden Temperatur erhalten blieben. Ich stellte also den Erhaltungsbezirken der Alpenflora während der Eiszeit, Erhaltungsbezirke der Alpenflora während der xerothermen Periode gegenüber.

Die Betrachtung der eben erschienenen Karte der ostalpinen Vergletscherung zur Eiszeit in Penck und Brückners Werk „Die Alpen im Eiszeitalter“, welche gerade unsere artenarmen Gebiete im schroffen Gegensatz zu der vollständig vergletscherten, aber artenreichen Tauerngruppe unvergletschert zeigt, hat mich zu einer andern, wie ich meine, einfacheren und natürlicheren Erklärung geführt.

Großer Artenreichtum an einer wenig umfangreichen Stelle zeigt uns im allgemeinen ein jungbesiedeltes Gebiet an. Um ein recht auffälliges Beispiel zu wählen, sei an den Artenreichtum eines Holzschlages im Vergleiche zur Artenarmut des Waldes erinnert. Hier gilt gewiß der Satz, je älter die Formation, desto artenärmer wird sie. Die an den Standort bestangepaßten Arten verdrängen die weniger gut angepaßten Arten immer mehr und mehr. Schon Kerner hat in seinem Pflanzenleben der Donauländer darauf hingewiesen und in Beziehung auf die alpinen Vegetationsverhältnisse gesagt, „daß unter allen Massenverbindungen von Pflanzen, welche wir von den Niederungen am Nordfuße der Alpen bis hinauf zu den Jöchern der Zentralalpen beobachten, nur die immergrünen Buschformationen der Ericaceen (Alpenrose, Heidekraut) als etwas Abgeschlossenes anzusehen sind — — — und sie würden allmählich sowohl die Wiesen wie die Wälder des

¹⁾ Schlatter, Über die Verbreitung der Alpenflora. Ber. d. St. Gallischen naturw. Ges., 1873.

²⁾ Brockmann, Über die an seltenen alpinen Pflanzenarten reichen Gebiete der Schweizeralpen. Verh. d. schweiz. naturf. Ges., St. Gallen 1906, pag. 203.

ganzen Alpengebietes überwuchern, wenn nicht — — der natürliche Entwicklungsgang unterbrochen würde.“

Schalten wir nun eine kurze Schilderung der Vegetation unserer Alpengruppe nach M. v. Jabornegg¹⁾ ein, welcher nach einer kurzen geologischen Beschreibung des Sau- und Koralpenzuges fortfährt: „Es kann uns daher nicht überraschen, wenn wir die Höhenzüge der Kor- und Saualpe mit einer fast ununterbrochenen Vegetationsdecke überzogen sehen, welche auf den luftigen Alpenrücken und obersten sanften Gehängen teils wirkliche Grasnarbe, teils ausgetrockneter Moorboden fast ausschließlich bewachsen mit der rasenbildenden Binse *Scirpus caespitosus* und dem Bürstling *Nardus stricta* ist, leider aber auch allenthalben von der so humusbedürftigen Formation der immergrünen Alpensträucher (*Loiseleuria procumbens*, *Rhododendron ferrugineum*, *Calluna vulgaris*), durchwoben von zahlreichen Flechten *Evernia ochroleuca*, *Cladonia rangiferina*, *Cetraria cucullata*, *nivalis*, *juni-perina*, *islandica* etc., auf weite Strecken total verdrängt erscheint Auf der Koralpe nimmt die Weide in den nordöstlichen Felsengehängen einen ganz eigentümlichen prachtvollen Charakter an, den wir in der Stangalpengruppe und den Hochgebirgen Oberkärntens wiederfinden, wo sich nämlich, wie es auf der Saualpe schon der Konfiguration des Alpenbodens nach nicht der Fall sein kann, zwischen den Felsen mehr oder weniger breite Bänder der prächtigsten Grasnarbe anschmiegen . . .“ pag. 15). Von besonderem Interesse ist es, zu hören, daß auch die Stangalpengruppe in ihrem zentralen und westlichen Teile eine artenreiche Flora besitzt, an den südlichen Rändern und im östlichen Teile aber eine ebenso eintönige artenarme Vegetationsdecke wie die Saualpe trägt, wie ich durch eigene Beobachtungen auf der Görlitzen bei Villach bestätigen kann. Der Grund hiefür ist nicht nur in der geologischen Beschaffenheit und verschiedenen leichten Verwitterung der Gesteine zu suchen, wie dies v. Jabornegg hervorhebt, sondern diese Erklärung läßt sich durch die Eisbedeckung der einzelnen Teile, bezw. durch das Fehlen einer solchen Eisdecke viel tiefer begründen.

Die Lavantaler und Gurktaleralpen trugen, soweit sie eisfrei waren, zur Zeit des Rückganges der Gletscher eine Pflanzendecke mit zum größten Teil „abgeschlossenen“ Formationen, in welche einzudringen für die in die Alpen zurückkehrenden Formen kein Raum war. Geradeso wie man anderwärts geschlossene Waldformationen als Wanderungshindernisse bezeichnet hat, dürfen wohl auch in den Alpen Ericaceenbestände als solche Hindernisse angesehen werden.

Ein zweiter, nicht minder wichtiger Umstand ist in der Bearbeitung des Bodens durch das Eis zu erblicken. Gerade in den

¹⁾ Jabornegg, Die Alpenwirtschaft in Kärnten. Klagenfurt, 1873—1891.

Urgebirgsalpen sind die Gebirgsformen eines unvergletscherten Gebietes grundverschieden von denen eines ehemals vergletscherten Gebietes. Schroffe Gebirgskämme, steile Felsenhänge, Gratbildungen und übertiefte Trogtäler sind die Kennzeichen des letzteren. Diese indirekte Wirkung der Eiszeit hat bisher meines Erachtens viel zu wenig Beachtung in der pflanzengeographischen Literatur der Alpen gefunden. Die Eiszeit muß in den Urgebirgsalpen wenigstens als die Schöpferin einer großen Anzahl von Standorten angesehen werden; die langgezogenen Rücken der Kor- und Saualpe, sowie des Flattnitzzuges, die kuppenförmigen Berge des „Nockgebietes“ (Gurktaleralpen) lehren uns, wie wir uns die Urgebirgsalpen ohne die Wirkungen der Eiszeit vorzustellen haben. Es unterliegt für mich keinem Zweifel, daß mit dieser Armut an verschiedenen Standortsformen auch unmittelbar eine verhältnismäßige Armut an Pflanzen verbunden war und ist.

Das Vorhandensein von Standorten verschiedener Art ist für die Verschiedenheit der Arten von größter Bedeutung. Ich möchte auf eine Schilderung verweisen, die Pax¹⁾ von der Flora und Vegetation Spitzbergens gibt: „Den großen relativen Pflanzenreichtum der Westküste Spitzbergens vor der Nordküste hat man früher als eine Folge der Wirkung des Golfstromes angesehen, welcher die westlichen Gestade Spitzbergens bespült. Aber Nathorst hat mit Recht betont, daß an der Westküste die tiefsten Fjorde (Eisfjord und Belsund) einschneiden und dadurch die günstigen Standorte erzeugt werden. Je tiefer ein Fjord, desto reicher ist die Flora seiner Abhänge; daher bietet auch die Wijdebay im Norden dem Botaniker mehr Arten als die seichten Fjorde der Westküste.“

Wird man beim Lesen dieser Sätze nicht unwillkürlich an unsere alpinen Verhältnisse erinnert? Spielen in unseren Erklärungen pflanzenreicher und -armer Gebiete nicht warme Perioden eine ähnliche Rolle als wie der Golfstrom? Und wäre es nicht auch für unsere Gebiete einfacher, den Pflanzenreichtum unmittelbar mit dem Standortsreichtum in Zusammenhang zu bringen?

Ich komme hier auf einem anderen Wege zu demselben Resultate wie Jaccard²⁾, welcher auf Grund eingehenderer statisch-floristischer Untersuchungen über die Pflanzenverteilung in der alpinen Region als sein erstes Gesetz aufstellte: Der Artenreichtum eines Gebietes ist direkt proportional der Mannigfaltigkeit der ökologischen Bedingungen innerhalb desselben.

Noch für eine andere Frage bietet unsere Betrachtung den Schlüssel zur Beantwortung. Warum sind die eisfreien Gebiete der Südalpen zu Zufluchtsstätten der Flora während der Eiszeit ge-

¹⁾ Pax, Über die Flora und Vegetation Spitzbergens. Naturw. Wochenschrift, 1891, pag. 503.

²⁾ Jaccard Paul, Gesetze der Pflanzenverteilung in der alpinen Region. Flora oder Allg. bot. Zeitung, 1902, III. Heft, 90. Bd.

worden, warum aber nicht die Gebirge der zentralalpinen Ostalpen?

Warum sind diese Urgebirgszüge, welche unvergletschert waren, so arm an ostalpinen Typen? Der Unterschied ist in der Art der Verwitterung der Urgebirgsgesteine und des Kalkes zu suchen. Der leicht verwitterbare Kalk ist auch gegenwärtig reich an verschiedenen Standorten und täglich bilden sich neue! Bergstürze und langsames Abbröckeln schaffen neue Spalten und Klüfte, schütten neue Schutthalden und Geröllfelder an, schattige Schluchten, dolinenartige Mulden, zerfurchte Karrenfelder wechseln mit steilen, sonnigen Felsenwänden und beweglichen Geröllfeldern; alles befindet sich in einem ewigen Wechsel, Gebirgsformen und Pflanzenformationen.

Unsere Urgesteinsgebirge dagegen rufen den Eindruck der Ruhe und Abgeschlossenheit hervor. Ruhig die Form und langsam die Verwitterung; auf ihrem breiten Rücken tragen sie eine in sich abgeschlossene ausgeglichene Pflanzendecke. Nur wo sie vom Unruhestifter Kalk durchsetzt werden, ändert sich das Bild. Und jenes große Ereignis können die von ihm betroffenen Teile noch immer nicht vergessen und tief sind die Wunden und Narben, welche ihnen die Eiszeit geschlagen. Unablässig ist die Pflanzenwelt bemüht, sie mit neuen und mannigfaltigen Formen zu heilen und zu bedecken.

Die unvergletscherten Teile der Kalkalpen trugen beim Eintritt der Eiszeit keine geschlossenen, stabilen Formationen, sondern gaben wegen der Beschaffenheit ihres Gesteins Gelegenheit zur Ansiedlung artenreicher labiler Formationen. Der Unterschied zwischen Urgebirgsflora und Kalkalpenflora muß vor der Eiszeit noch größer gewesen sein als heute, weil erst die Eiszeit die ausgeglichenen Gebirgsformen und Pflanzenformationen der Urgesteinsalpen wieder zerstörte. Darum haben auch unvergletscherte Kalkalpen eine wesentlich andere Rolle als Erhaltungsbezirke der Flora während der Eiszeit gespielt als die aus Urgestein bestehenden Alpengruppen.

Nägeli und Peter ist es aufgefallen, daß wir beim Besteigen eines Gebirges aus einer artenreichen in eine artenarme Zone eintreten, welche beim weiteren Aufstieg wieder von einer artenreichen Flora abgelöst wird, und die beiden Forscher haben dies auf die Einwanderungsverhältnisse zurückgeführt. Ich möchte die Frage aufwerfen, ob neben dem Einfluß der Wolkenbänke, welche in den mittleren Lagen vielen xerophilen Pflanzen die Existenz unmöglich machen¹⁾, nicht auch in diesem Falle die Eiszeit ihre Spuren hinterlassen hat, welche die oberen und unteren Teile (Übertiefung und Aufschüttung) des Gebirges am stärksten

¹⁾ Vgl. Marchand E. et Bouget J. L'influence des couches inférieures de nuages sur la distribution des végétaux en altitude dans les Pyrénées centrales françaises. Bull. d. l. Soc. Ram. 1908.

bearbeitet und damit eine größere Mannigfaltigkeit der Standorte geschaffen hat.

Nach dem Gesagten ergeben sich also für die Artenarmut der östlichen Ausläufer der Zentralalpen eine Reihe von Gründen:

1. Die gleichmäßige geologische Unterlage;
2. die geringe Ausdehnung des über der Baumgrenze liegenden Gebietes im Verhältnis zu dem der Hohen Tauern;
3. der Mangel an verschiedenen Standorten, weil eine Bearbeitung des Gebirges durch das Eis unterblieb (Änderung der Vegetationsdecke an Stellen, welche eine lokale Vergletscherung¹⁾ aufweisen);
4. die in sich abgeschlossenen Pflanzenformationen bildeten ein Hindernis für die nach der Eiszeit eindringenden Pflanzenarten. Mangel an ostalpinen Typen.

Ferner ergibt sich aus diesen Untersuchungen, daß die Vegetationslinie, welche die Tauerngruppe von den Gurktaler und Lavanttaleralpen schneidet, und welche, wie ich²⁾ schon gezeigt habe, nicht durch die Lieserspalte markiert ist, sondern die Gurktaleralpen durchschneidet, mit der Grenze der Vergletscherung zusammenfällt.

Es erübrigt, noch einmal auf die Bemerkung zurückzukommen, daß unvergletscherte Gebiete artenärmer sein können als ehemals vergletscherte. Alphonse de Candolle³⁾ hat als Grundsätze aufgestellt: „Les vallées et les groupes de montagnes qui ont aujourd'hui le plus d'espèces rares et la flore la plus variée, appartiennent aux districts, dans lesquels la neige et les glaciers ont duré le moins. Au contraire, les parties pauvres, quant à la flore, sont celles, où l'influence des neiges et des glaciers s'est le plus prolongée.“ Es sind also diejenigen Gebiete, die zuerst eisfrei geworden sind, die reichsten, weil sie am längsten besiedelt werden konnten; er betont insbesondere die Armut der Flora der Moränen und Gletscherböden. Diese Beobachtungen und Erkenntnisse stehen nicht im Gegensatz zu meinen Ausführungen. Nehmen wir das Beispiel von der Besiedlung eines Holzschlages wieder auf: auch hier eine allmähliche Bereicherung an Arten, je älter der Schlag; dann ein Stillstand und schließlich eine Abnahme, bis eine oder mehrere Baumarten alleinherrschend werden. Das eisfrei gewordene Gebiet würde einem solchen Schlag zu vergleichen sein, das unvergletscherte Gebiet aber einem Walde, der sich neuankommender Gäste wehrt.

¹⁾ Penck und Brückner, Die Alpen im Eiszeitalter. S. 1096.

²⁾ Scharfetter, Beiträge zur Geschichte der Pflanzendecke Kärntens seit der Eiszeit. 37. Jahresbericht des k. k. Staatsgymnasiums in Villach, 1906.

³⁾ Alphonse de Candolle, Sur les causes de l'inégale distribution des plantes rares dans la chaîne des Alpes. Florence, 1875.