

# Die Hypothese über die Glazialrelikte auf den Voralpengipfeln

Objekttyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Jahrbuch der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft**

Band (Jahr): **57 (1920-1921)**

Heft 2

PDF erstellt am: **22.07.2024**

## **Nutzungsbedingungen**

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

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

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

## **Haftungsausschluss**

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

### III. Die Hypothese über die Glazialrelikte auf den Voralpengipfeln.

#### 1. Problemstellung.

Oswald Heer (S. 582) spricht den Gedanken aus, dass wir in den Kolonien von Alpenpflanzen auf den Hügelkuppen und in den Torfmooren „der ebeneren Schweiz“ ein „sehr merkwürdiges Zeugnis“ dafür besitzen, dass die Alpenflora zur Eiszeit im Tiefland angesiedelt war, ein Schluss, der aus den Fossilien der Letten von Schwerzenbach im Kanton Zürich gezogen worden ist.

Christ nimmt im „Pflanzenleben der Schweiz“ (1879, S. 194 u. 446) eine Unterscheidung dieser Kolonien von Alpenpflanzen vor. Es ist etwas anderes, ob wir „einzelne Felsen- und Alpenpflanzen“ an Gletschergeschieben antreffen, die von der Feld- und Ackervegetation des schweizerischen Plateaus umringt sind, ob wir „kleine Gesellschaften von glazialen Pflanzen“ auf der Tiefebene, vorzüglich in den Mooren, die „die alten Zustände wachrufen“ (S. 277 f. u. 446), vorfinden, oder ob wir eine „subalpine Flora des Uebergangsbereiches des Plateaus zu den Voralpen“ vor uns haben (S. X und 184 ff.).

Das Problem glazialer Relikte knüpft sich an diese drei, geographisch unterschiedenen Pflanzenstandorte. Uns beschäftigt in diesem Kapitel nur die letztgenannte Flora, die der Voralpengipfel.

Bevor wir ihr konkret näher treten, seien die daran geknüpften Vorstellungen beleuchtet und die Voraussetzungen geprüft, die eine Untersuchung im Einzelnen erspriesslich machen können.

Die Gegenüberstellung der verschiedenen topographischen Ausdrücke von Heer und Christ deutet schon an, welche verschiedene Auffassung sie von der in Rede stehenden Flora haben.

Heer betrachtet die Hügelkuppen — die Höhen des Zürcher Oberlandes, Hohe Rone, Albis, Uto, Irchel, Lägern —, die die ebenere Schweiz durchziehen. Sie umgeben die gletscherschuttüberdeckte, wellige Ebene des Mittellandes, sind relativ weit von den Alpen entfernt, und trotzdem beschenken sie dem Floristen eine reiche Ausbeute von Arten, „die wir sonst nur in den höheren Alpen zu sehen gewohnt sind“, wie „das Alpen-glöckli, die Zwergweide (*Salix retusa* L.) und den Felsenehrenpreis“ auf dem Schnebelhorn (Heer, l. c.).

Es ist also naheliegend, diese in den Alpen verbreiteten Pflanzen, die in der Nähe eiszeitlicher Ablagerungen vorkommen, in das Anschauungsbild der Diluvialzeit aufzunehmen und sie für Ueberbleibsel, die Flächen, die sie einnehmen, für Arealreste einer einst über grössere Teile unseres Plateaus und der umgebenden Hügelzüge ausgedehnten glazialen Vegetation zu halten (Heer, l. c. S. 583 ff.).

Dieser Auffassung schliessen sich für die nördlichen Voralpen, mit mehr oder weniger Einschränkungen, folgende Autoren an: Gutzwiller (1873, S. 153), Schröter (1883, S. 36), Keller (1896, S. 17), Hegi (1902, S. 276 u. 278), Kägi (1903—1905, S. 88), Beck (1904, S. 159), Rytz (1912, S. 112). Nach Gradmann (1905—1914, S. 76) auch Kerner in „Über die Flora der Diluvialzeit in den östlichen Alpen“.<sup>1)</sup> Zu der gleichen Auffassung neigt auch Schmid (1905 u. 1907). Die Einschränkungen, die gemacht werden, betreffen die Zusammensetzung der Artengruppe und das Ansetzen der Wanderungszeit.

Christ hat seiner Bearbeitung des Pflanzenlebens der Schweiz eine Gliederung des Landes nach dem Relief zu Grunde gelegt. Das Land südöstlich von der Linie Lausanne-Bern-Luzern-Zug-Winterthur-St. Gallen und bis zum Alpenrand ist ebensogut zu den äusseren Stufen der Alpen als zum Plateau zu zählen. Christ nennt dieses Gebiet „obere Plateaustufe“ und erkennt ihm auch in der Vegetation eine Mittelstellung zu (l. c. S. 173 u. 184).

Die Beschränkung der in Frage stehenden Kolonien auf kleine Flächen, auf eine geringe Zahl von Arten deutet für Christ den Uebergang von der Vegetation des Mittellandes zu der der Alpen an. Sie entspricht den klimatischen Verhältnissen der Höhenstufe von 700—1100 m auf der Nordseite der Alpen. Für Christ liegt die Deutung jener Kolonien durch gegenwärtig wirksame Ursachen auf der Hand.

In dieser Auffassung sind ihm vorangegangen: Grisebach (nach Gradmann 1905—1914, S. 75), Schlatter (1874, S. 36). Auf gleiche Weise suchen eine Erklärung: Nägeli (1901—1903, S. 64 ff.), Brockmann-Jerosch (1910, S. 103 ff. und in einem Vortrag Sitzg. Natf. Ges. Zürich 13. XI. 1916), Höhn (1917, S. 44), Schröter z. T. (1908, S. 120).

Der verschiedenen Auffassung bei Heer und Christ entspricht die Namengebung: Heer nennt jene fremd anmutenden Kolonisten der Voralpengipfel „Alpenpflanzen“, Christ dagegen reiht sie ein in „die subalpine Flora einer isolierten Höhe, die gerade hoch genug ist, um die . . . . trivialen und tief herabgehenden Alpenarten zu besitzen, aber nicht alpin genug, um auch nur eine wirklich zentral- oder hochalpine Form zu bieten“ (l. c. S. 186).

Damit sind die sich heute noch gegenüberstehenden Auffassungen skizziert, die sich an einen Teil der Flora der nördlichen Voralpen knüpfen.

Zu den schwierigsten Aufgaben gehören die Zeitbestimmung für die Einwanderung eines Florenbestandteils in ein Gebiet und die Umschreibung des Klimas des betr. Zeitabschnitts.

Die Geobotanik soll, von botanischen Befunden ausgehend, die Uebereinstimmung mit Geologie und Geographie suchen. Solange aber das Wandern der Pflanzen in bezug auf die Zeit und die Schlüsse von Pflanzen auf das Klima noch so problematisch sind, die grosse, allgemeine Gesetzmässigkeit sich in den besonderen Fällen nicht genügend abhebt, entbehrt der botanische Befund der Sicherheit für jene Aufgaben, und nur unter

<sup>1)</sup> Sitzb. der Kais. Akad. d. Wiss. 97 (1883) I S. 7f.

einem sorgfältigen, kritischen Abtasten aller Verhältnisse kann es gelingen, darüber Schlüsse zu ziehen, die sich behaupten.

Wenn also Heer (im oben angeführten Zitat) in unserer Voralpenflora ein „Zeugnis“ dafür fand, dass einst die Alpenflora im Tiefland angesiedelt war, wenn Gutzwiller (1873, S. 153) von „Findlingen der Pflanzenwelt“ sprach, die beweisen, „dass das Klima einst ein anderes, ein kälteres war als gegenwärtig“, wenn Schröter (1883, S. 36) sie „lebende Fossilien“, „Zeugen der Eiszeit“ nannte, so erscheint das heute als zu weit gegangen, und ich pflichte Brockmann-Jerosch bei, der die umstrittenen Glazialrelikte als Beweismittel in der Palaeoklimatologie nicht gelten lassen will (1910, S. 105).<sup>1)</sup>

„Alpenpflanzeninseln“ ist dagegen ein neutraler Ausdruck, den Schröter (1883, S. 36) anwendet, und den wir auch für die „alpinen“ Arten der nördlichen Voralpengipfel brauchen werden.

Wir sehen die Alternative der Deutung von Christ oder Heer vor uns.

Die Deutung Christ's ist gegeben, wenn wir die Alpenpflanzeninseln in Uebereinstimmung sehen mit heute an Ort und Stelle wirkenden Ursachen. Sie ist für Studien im Feld heuristisch wertvoller, da sie der induktiven Forschung zugänglich ist.

Erst negative Resultate dieser Erklärungsweise können die Deutung Heer's mehr und mehr zur Gewissheit werden lassen, sie präzisieren und selbständige, geobotanische Schlüsse auf die früheren Zustände und deren Umweltfaktoren zu ziehen gestatten.

Mit der erwähnten Unterscheidung glazialer Relikte bewirkt Christ eine Trennung der Probleme, die methodisch berechtigt ist und die die Sonderstellung hervortreten lässt, die die „alpinen“ Arten der nördlichen Voralpenregion im Gesamtproblem der Glazialrelikte einnehmen.

In den Mooren haben wir die Möglichkeit stratigraphischer Verfolgung der Vegetation, in günstigen Fällen bis auf die Unterlage, die dem Moor seine Entstehung gab. Da ist also die Möglichkeit geologischer Datierung vorhanden. Die Pflanzen der Voralpengipfel dagegen sind nicht zur Fossilisation gelangt, entweder sind die Arten oder die Standorte oder dann beides nicht geeignet dazu. Die Erforschung der Besiedelungsgeschichte eines Berghanges ist daher auf andere Wege angewiesen als die, die man bei einem Moore einschlagen kann. Der exakte Beweis kann nicht geliefert werden.

Aus der Tatsache, dass die Voralpen, ausser den „alpinen“ Arten ihrer Gipfel, gerade die ausgeprägtesten und ausgedehntesten Moorlandschaften der Alpen besitzen, sollte man Beziehungen zwischen „Glazialrelikten“ der Moore und den „alpinen“ Arten erwarten, wenn sie als Relikte angesehen werden müssten.

Meine Untersuchungen im Obertoggenburg waren floristisch und synoekologisch und nicht besonders auf das Studium von „Alpenpflanzen-

<sup>1)</sup> Die Erscheinung der Naturalisation (vergl. Diels 1908, S. 6 ff.: „Das Areal der Sippe hat in der Regel nicht die vom Klima gesetzten Schranken erreicht“ [S. 9]) und die sich über Gebiete mit recht verschiedenem Klima erstreckenden Areale vieler Pflanzen mahnen überhaupt zu grosser Vorsicht, einzelne floristische Funde als Beweis für das Gesamtklima einer Gegend zu benützen (s. Nölke 1912 in Pet. Mitt. 58. Jahrg., S. 124).



inseln“ gerichtet. Im Folgenden soll aber die Sachlage nach Autoren, die sie in den schweizerischen Voralpen untersucht haben, zusammenfassend dargestellt und durch meine Beobachtungen ergänzt werden.

Die Arbeiten, die vorwiegend die Flora, weniger die Vegetation schweizerischer Molasseberge zum Gegenstand haben und die von mir verwertet wurden, sind: Schlatter 1874, Keller 1891 und 1896, Hegi 1902 und 1914, Nägeli 1903, Kägi 1905 und 1913, Schmid 1905 und 1907, Rytz 1912, Schlatter 1915, Höhn 1917.

Hegis auf eingehender floristischer Erforschung beruhende Monographie des obern Tösstales hat die Diskussion über unser Problem neu angeregt und bis jetzt wachgehalten. Die angeführten neueren Arbeiten liefern in kleinerem Rahmen Beiträge zur umstrittenen Frage.

Das Zürcher Oberland ist am interessantesten, weil am kritischsten wegen seiner vorgeschobenen Lage und seiner beträchtlichen Entfernung von den Bergen, die eine ursprüngliche alpine Stufe besitzen (Schnebelhorn-Speer 18 km). Darin gleicht ihm nur noch der Napf im Kanton Bern, während in den andern Kantonen die Molasseberge nicht solch ausgesprochene Vorgebirge bilden, sondern sich den Alpen enger anschliessen. Ich wähle darum die Arbeit von Hegi als Ausgang der Betrachtung.

## 2. Die Hypothese von Hegi.

Die Bergkette des Zürcher Oberlandes findet in südöstlicher Richtung ihren Anschluss an die Alpen durch Vermittlung des Speermassivs, dessen östlich von der Kammlinie Ricken-Speer gelegener Teil in mein Exkursionsgebiet gehört.

Hegi hat insbesondere die Flora von 6 Berggruppen erforscht und verarbeitet. Es sind die Kreuzegg-, Schwarzenberg-, Hüttkopf-, Schnebelhorn-, Hörnli- und Bachtelgruppe.

Auf 21 Gipfeln dieser Berggruppen (S. 291–294) — Ob Allenwinden ist mit 1014 m der niedrigste, Tweralpspitz mit 1335 m der höchste — findet man vereinzelt hie und da oder auch vereinigt zu einer ganzen Anzahl Pflanzenarten, „die den angrenzenden Tälern und Abhängen fast gänzlich abgehen“ (S. 276) und dem Gebiet seinen „alpinen Anstrich“ (S. 277) geben.

Hegi wählt aus der Gesamtzahl der in seinem engern Gebiet konstatierten Gefässpflanzen 80 Arten aus, die den „alpinen Anstrich“ der Höhen dartun. Es sind nach der Nomenklatur in Schinz und Keller, Flora der Schweiz II (1914) die folgenden: *Phyllitis Scolopendrium*, *Asplenium viride*, *Botrychium Lunaria*, *Lycopodium Selago*, *Lycopodium annotinum*, *Selaginella selaginoides*, *Poa alpina* var. *vivipara*, *Nardus stricta*, *Carex brachystachys*, *Carex sempervirens*, *Carex ferruginea*, *Veratrum album*, *Polygonatum verticillatum*, *Orchis globosus*, *Coeloglossum viride*, *Gymnadenia albida*, *Nigritella nigra*, *Salix arbuscula* var. *Waldsteiniana*, *Salix retusa*, *Salix reticulata*, *Alnus viridis*, *Rumex arifolius*, *Polygonum viviparum*, *Sagina saginoides*, *Aconitum Napellus*, *Ranunculus geraniifolius*, *Ranunculus alpestris*, *Lunaria rediviva*, *Arabis alpina*, *Sedum atratum*, *Saxifraga Aizoon*, *Saxifraga aizoides*, *Saxifraga rotundifolia*, *Ribes alpinum*, *Potentilla*

caulescens, *Potentilla Crantzii*, *Potentilla aurea*, *Sieversia montana*, *Dryas octopetala*, *Sorbus Chamaemespilus*, *Alchemilla Hoppeana*, *Trifolium badium*, *Geranium silvaticum*, *Viola biflora*, *Epilobium alpestre*, *Circaea alpina*, *Chaerophyllum hirsutum* ssp. *Villarsii*, *Rhododendron hirsutum*, *Rhododendron ferrugineum*, *Primula Auricula*, *Soldanella alpina*, *Gentiana lutea*, *Gentiana Clusii*, *Gentiana Kochiana*, *Veronica fruticulosa*, *Veronica fruticans*, *Veronica aphylla*, *Bartsia alpina*, *Tozzia alpina*, *Euphrasia salisburgensis*, *Globularia nudicaulis*, *Globularia cordifolia*, *Galium pumilum* ssp. *alpestre*, *Valeriana tripteris*, *Valeriana montana*, *Scabiosa lucida*, *Campanula cochleariifolia*, *Campanula Scheuchzeri*, *Adenostyles glabra*, *Adenostyles Alliariae*, *Petasites niveus*, *Homogyne alpina*, *Senecio alpinus*, *Carduus Personata*, *Cirsium spinosissimum*, *Willemetia stipitata*, *Cicerbita alpina*, *Crepis aurea*, *Hieracium villosum*, *Hieracium bupleuroides*.

Hegi erörtert ihre Verbreitung besonders genau und findet sie im grossen und ganzen beschränkt auf die nach Gutzwiller's Karte (v. 1873) während der Eiszeit nicht vergletscherte Gipfelregion des Zürcher Oberlandes.

Daraus leitet Hegi eine Datierung ab: die „alpinen“ Arten haben die Gipfel während der Eiszeit bezogen (S. 276 u. 278). Es ist also eine „Glazialflora“, die einzelnen Vertreter sind „Glazialrelikte“, ihre kleinen Arealflächen im Voralpengebiet sind „Exklaven älteren Ursprungs“ (Diels 1908, S. 16), Bruchstücke eines einst anders gelegenen Gesamtareals.

Da die Datierung den wesentlichsten Inhalt der Hypothese in der Hegi'schen Form ausmacht, wird sie hinfällig, wenn entweder das Urteil über die Deckung der Gipfelfloren mit dem eisfreien Gebiet oder der kausale Zusammenhang vom Erraticum mit den Alpenpflanzeninseln nicht anerkannt wird.

### 3. Methodisches.

Nur zu leicht wird man verleitet, durch die Masse überzeugen zu wollen. Das ist auch bei der Zusammenstellung einer Gruppe von 80 Glazialrelikten der Fall gewesen. Warum soll, was für die einen Arten recht ist, nicht für andere billig sein? Die Hypothese verliert aber an Ueberzeugungskraft, wenn ihre Stütze — Veranlassung kann man wohl nicht sagen —, nämlich die Lage der Standorte der betreffenden Arten über den obersten Findlingen, verschwommen wird.

Alle diese Arten, die sich nicht strikt oberhalb der obern Findlingsgrenze halten, geben der Kritik eine Handhabe: was für die wenig typischen Arten anfechtbar ist, wird leicht für alle sog. Glazialrelikte bezweifelt. Dabei kann aber ein möglicherweise wahrer Kern der Hypothese übersehen werden.

Einigen Andeutungen Gradmann's zufolge (1905—1914, S. 17 Anm. 2 u. S. 119 Anm. 1) darf man sich bei pflanzengeographischen Gruppierungen nicht von einem starren Prinzip leiten lassen. Kleine Ausnahmen sind zulässig, und der Name einer Artgruppe braucht nicht für alle darin enthaltenen Arten gleich gut zu passen.

Die grosse Zahl von Faktoren, die die Detailverbreitung der Pflanzen bestimmen, ergibt ein unendlich vielfältiges Ineinandergreifen der Art-

areale. Je subtiler daher die Kartierung in einem kleinen Gebiet ausgeführt wird, desto geringer wird die Kongruenz der Areale sein. Dem gegenüber nimmt die wirtschaftliche Nutzung des Landes der Vegetation die natürlichen Uebergangsstandorte, drängt Arten auf kleine Räume zusammen, fördert somit deren Uebereinstimmung.

Vergleichende Arealstudien werden erst, wenn sie über grössere Gebiete ausgedehnt werden, Bedingtheiten grösseren Stils aus auffälligen Arealdeckungen erschliessen lassen; z. B. in Arbeiten wie: Pampanini; Eichler-Gradmann-Meigen 1905—1914; Braun-Blanquet 1916 u. 1917.

Die Untersuchung wird meistens statistisch geführt. Des nur bedingten, relativen Wertes dieser Methode sollte man sich immer bewusst sein. In der Florengeschichte ist die Statistik aus folgenden Gründen schwankend: Die systematischen Einheiten, die den Zählungen zu Grunde liegen, sind nicht gleichwertig; der ihnen zuerteilte Rang ändert mit der Zeit und dem Forscher; die niedersten Einheiten, aus denen Kollektivarten bestehen, verlieren einen Teil ihrer geographischen Bedeutung, entweder durch die Annahme polytopischen Artentstehens oder durch den Mangel gesicherter Kenntnis ihrer Verbreitung.

Die umstrittene Frage der Tragweite der Windverbreitung macht das Urteil unsicher; vielfaches Ungenügen der Durchforschung verbietet, aus negativen Befunden Schlüsse zu ziehen; Standortwechsel im Kleinen seit der Erforschungszeit kann die Klarheit des Verbreitungsbildes beeinträchtigen.

Die Statistik dient aber zur Gewinnung von Uebersicht während dem Arbeiten und zu wissenschaftlich verwertbarer Festlegung von Einsichten, die meist durch Anschauung gewonnen werden und nachher durch ziffermässige Darstellung Beweiskraft erlangen.

Unsere Aufgabe ist die Beurteilung von Arealen. Auf Grund ähnlicher oder zusammengehöriger Standorte stellt man Artgruppen auf. Als das Einheitlichere erscheinen in unserm Fall die Standorte, als das Mannigfaltigere die Arten. Wir beginnen darum mit der

#### **4. Natur der Standorte der alpinen Arten der Voralpengipfel.**

Aus der am Schlusse der Tösstal-Arbeit von Hegi beschriebenen botanischen Exkursion gewinnt man ein Bild der Standorte der als „alpin“ und als Glazialrelikte angesprochenen Arten. Gruppiere ich die einzelnen Angaben, so sind 3 Bedingungen, für sich oder verbunden, immer wiederkehrend:

**I. Felsiger Untergrund.** Die Felsenrisse der Nagelfluh der untern Scheidegg (S. 390), die glatte Felswand der vordern Töbßchlucht (S. 390), überhängende, nasse Felsen (S. 391), der stark durchfurchte Abhang der Hirzegg (S. 394), der Rand des wildzerklüfteten Frühtobels (S. 395).

**II. Feuchtigkeit.** Feuchtes Gebüsch bei Ueberzütt (S. 389).

I und II vereinigt: an der botanisch reichsten Lokalität, der Schindlenbergerhöhe 1237 m, ist der Standort der „alpinen“ Arten eine steilabfallende Halde auf der Ostseite des Berges, die nach unten in hohe Nagelfluhwände

übergeht. Der lange liegenbleibende Schnee spendet dem Orte länger Feuchtigkeit und verkürzt die Vegetationszeit (S. 303 u. 392).

III. **Der Standort trägt den Stempel der Halbkulturformation.** Die Alpweide des Hüttkopfs (S. 385), die Weide Grossegg im Schnebelhorngebiet (S. 394), Bergwiesen ob Bärloch zwischen Warte und Ragenbuch (S. 395).

Innerhalb seiner Glazialreliktgruppe erkennt Hegi eine Scheidung in Pflanzen trockener und in solche feuchter Standorte (S. 303). Unter den letzteren fallen Moore ausser Betracht, denn für *Aconitum Napellus* auf dem Gibswilerried wird eine besondere Annahme gemacht (S. 311).

Die Feuchtigkeitsverhältnisse jener Standorte sind von der Exposition abhängig. Die Südlagen sind höherer örtlicher Erwärmung und direkter Zufuhr trockener Luft durch die Föhnströmungen ausgesetzt.

Die oben gegebenen Standortbedingungen nach Hegi lassen sich durch Beobachtungen und Gedanken anderer Autoren noch ergänzen.

Nach Schlatter (1874, S. 376 u. 377) sind es zwei Bedingungen, die die Alpenpflanzen auf den Vorbergen und in der Tiefe erhalten: der nackte Fels, der von der Konkurrenz der Ebenenflora verschont ist, und das Wasser: als fliessendes den Transport bedingend und überhaupt den Standort feucht erhaltend. Er unterscheidet vom hauptsächlich trockenen Felsstandort die feuchten Moore und Kiesufer der Flüsse. Die arktischen Arten bewohnen vorzüglich die Moore, die mittel- und südeuropäischen Gebirgsarten den trockenen Fels.

Schröter nennt (1883, S. 30) die feuchtigkeitsgetränkte Umgebung einen Schutz unserer Alpenbewohner in den Voralpen.

Das Fehlen der Konkurrenz der Ebenenflora betrachten Schlatter (1874, S. 377) und Nägeli (1903, S. 67) als ein Kennzeichen der Standorte der „alpinen“ Arten. Diese Bedingung sieht Schlatter in der offenen Felsenvegetation, Nägeli in der im Schnebelhorngebiet beobachteten Lage der Standorte an „geschützter“ Stelle verwirklicht. Die beiden Angaben Hegi's über „an ganz versteckten Plätzchen“ wachsende Pflanzen (S. 388 u. 391) scheinen mehr für den Sammler als für den Forscher gesagt.

Die Untersuchungen Hegi's setzt Kägi 1905 im Hörnligebiet floristisch ergänzend fort, 1913 bearbeitet er das gesammelte Material über die Felsenformation des Zürcher Oberlandes im Zusammenhang. Nach ihm sind die Standorte der „alpinen“ Arten „die Stellen, die am wenigsten mit der Kultur in Berührung kommen“ (1915, S. 70). Die Bezeichnung einzelner Orte wiederholt die oben angeführten Bedingungen. Es sind: einschürige Weiden, lange schneefeuchte Abhänge, sonnige Felsen mit Grasbändern, schattige, nasse Waldstellen. Als häufige Lage solcher Orte mit „alpinen“ Arten gibt Kägi die Nordabhänge der Berge an.

Schmid nennt als Standorte der „alpinen“ Pflanzen am Gäbris: Felsen, Weiden, torfige Riedwiesen, abgeholzte Hänge, kleine Schluchten (1905, S. 155) und hebt hervor, wie die felsbewohnenden Arten sich nach Expositionen gruppieren (S. 154—155). Interessant ist der von ihm beschriebene Standort von *Primula integrifolia* am Kronberg im Appenzeller Nagelfluhgebirge. Der höchste Punkt dieses Berges ist 1666 m ü. M. Am



Nordabhang wächst zwischen 1400 und 1450 m die ganzblättrige Primel. Die Stelle ist waldfrei und durch ungünstigere klimatische Bedingungen gekennzeichnet. Am 28. Mai 1905 ist die Vegetation bei 1200 m in Nordexposition ebenso weit entwickelt wie oben auf dem Grate bei 1600 m, *Gentiana Kochiana* blüht hier wie dort. Bei 1400 m liegt dagegen noch ziemlich viel Schnee, und die Vegetation ist noch weit zurück (Schmid 1907, S. 130 u. 131). Schmid hebt für den eigentlichen Kronberg und dessen östlichen Ausläufer (Scheidegg bis Sollegg 1300—1400 m) als Tatsache hervor, dass die Nordseite mehr „alpine“ Arten beherberge als die Südseite (1907, S. 132, 133 u. 141).

An den alpinen und montanen Standorten des bernischen Hügellandes findet man nach Rytz Wald, Weiden und Alpenmatten, in relativ geringer Ausdehnung Felsen. Die höchsten Berge sind Gurnigel (mit P. 1550, 1621 und 1752 m) und Napf (1411 u. 1357 m). Rytz hebt hervor, dass sie die grösste Niederschlagsmenge erhalten: die Gruppe der Gurnigelberge 120 cm, der Napf, „ein den Alpen vorgelagertes sekundäres Zentrum reichlicher Niederschläge“, 160 cm (Rytz, S. 16 u. 28).

Die „alpinen“ Arten der Hohen Rone bespricht Höhn. Er sieht ihre Standorte — vom Klima abgesehen — in erster Linie durch die Bodengestaltung bestimmt, die der Mensch nach seinen Absichten beeinflusst (S. 33). So verteilt Höhn die seiner Ausdrucksweise zufolge „subalpinen“ Florenelemente seines Gebietes auf den Fichtenwald, die Hochstaudenfluren, die Felsfluren, die Bergwiesen und die Moore (S. 35) und weist an ihnen die standortschaffende und standortzerstörende Tätigkeit des Menschen in all diesen Formationen nach.

Von ausserschweizerischen Voralpen sind die Niederösterreichs von Kerner und Beck untersucht. Kerner führt von dort Hochalpenpflanzen an, deren Standorte „nach Norden liegende, in schattig-feuchte Talschluchten abfallende Gehänge“ sind (Schröter 1883, S. 37).

Beck sagt in der Flora von Hernstein (S. 75) von den arktisch-alpinen Pflanzen, die inmitten der präalpinen Zone angetroffen werden: „Entweder nehmen sie die höchsten Felsgipfel der Voralpen ein und wählen daselbst die feuchten, meist nordwestlichen Abstürze, um vor der ihnen Raum und Licht streitig machenden Masse der präalpinen Gewächse geschützt zu sein, oder sie ziehen sich in die engeren, feuchten und kühleren Felsschluchten zurück, wo für ihre Erhaltung die nötigen Bedingungen vorhanden sind.“

In einem Vortrage (1904, S. 154 ff.) nennt Beck die Standorte der Hochgebirgspflanzen in tiefen Lagen „vegetationsarme Orte“, „steinige Orte, Fels und Felsschutt, das Geschiebe der Flüsse, lockere Torfböden“ und als Bedingungen an diesen Orten: Feuchtigkeit und Licht (zur raschen Entwicklung) und Schutz vor der „massig entwickelten“ Tieflandsflora.

**Ergebnisse.** Ueberblicken wir diese Feststellungen, so treten zwei Argumentationen besonders hervor, die die aktuellen Momente zur Erklärung der Alpenpflanzeninseln vor den historischen begünstigen:

1. *Nach Beschaffenheit und Lage der Wuchsorte zu schliessen, stimmen die „alpinen“ Arten an ihren vorgeschobenen Posten zu den örtlichen Verhältnissen ebenso wie in den Alpen.*

„Die „Mikroklimata“ (Stoll 1901 und Rytz 1912, S. 18) sind aber noch nicht genügend untersucht, um dies in grösserem Umfang darzutun.

2. Die „alpinen“ Arten reagieren, erscheinend oder entfliehend, auf die Umgestaltung der Landschaft durch den Menschen oder auf ähnliche, heute seltener beobachtete Eingriffe der Naturkräfte. Sie schmiegen sich also den bestehenden Verhältnissen an.

Die beiden Argumentationen lassen sich in einzelnen Punkten belegen.

Ein grosser Teil der „alpinen“ Arten des Zürcheroberlandes, 44 an der Zahl, ist nach Kägi an die Felsenformation gebunden. Kägi definiert als Felsenpflanzen im weitern Sinne die Bewohner felsiger Abhänge überhaupt. Felsige Abhänge aber sind der verbreitetste Standort der alpinen Stufe. Es ist also vorauszusetzen, dass ein beträchtlicher Teil der „alpinen“ Arten auf dem Fels vorkommen wird, weil er sich für diesen Standort eignet.

Nägeli (1903, S. 67f.) und Schröter (1883, S. 36 u. 1908, S. 119) haben das Vorkommen von „alpinen“ Arten auf den steilen Nagelfluhwänden z. B. des Zürcheroberlandes als ein Argument gegen die Reliktauffassung geltend gemacht. Nach ihnen würden die alpinen Arten viel zusammenhängender verbreitet sein, wenn sie nicht von der Weide-, Wiesen- und Waldvegetation aus dem Felde geschlagen und auf die Felsstandorte beschränkt würden. Eine ihnen zugedachte geringe Konkurrenzkraft ist demnach an ihrer Anwesenheit auf dem Fels schuld.

Ganz aufgehoben ist der Konkurrenzkampf auf den Felsen nicht (Oettli, S. 226). Wenn auch nicht mit ganzen geschlossenen Pflanzengesellschaften, so kämpfen die alpinen Felsarten doch mit andern, auf Fels übergehenden Arten um den Raum.

Meines Erachtens ist die zweite Erklärung eine negative oder fiktive, die erst in Betracht kommt, wenn keine andere zu finden ist. Ich ziehe ihr die oben gegebene positive vor. Es führen aber beide zur Verwerfung der Relikthypothese.

Die *Auslage* spielt eine Rolle in der Verteilung der „alpinen“ Arten unter sich. Am trockenen südexponierten Fels sind stärkere Temperatur-extreme im Lauf von 24 Stunden durchzumachen als am länger feuchtgehaltenen, mittags weniger erwärmten in Nordexposition. Die in der Alpinstufe bevorzugte Auslage wird von den Arten auch in den Voralpen beibehalten.

Während die Abhänge, die alpenwärts in der Hauptrichtung Süd gelegen sind, sofort der Deutung: „es sind Windschirme für Samenanflug durch Föhn“ rufen — das Beispiel Schlatters (1874, S. 375) von *Centaurea Rhaponticum* L., das sich an den südlichen Abhängen der Curfirsten und genau in südlicher Windrichtung gegenüber der Saxerlucke auf der Alp Mans im Säntisgebirge findet, ist oft wiederholt worden —, entgehen die Pflanzen der Nordabhänge dieser, in Einzelfällen wohl zugegebenen, aber in der Tragweite immer noch umstrittenen Erklärung.

Die Deutung der „alpinen“ Arten an Nordhängen (NW, N, NE) muss also besonders kritisch erwogen werden. Dass es ein häufiges und charakteristisches Vorkommen ist, bezeugen Angaben von Hegi, Kägi,



Schmid und Kerner. Ein Beispiel aus dem Obertoggenburg wird weiter unten ausgeführt werden.

Eine Annäherung an das Klima der Alpinstufe ist an ihnen entschieden vorhanden. Grössere Boden- und Luftfeuchtigkeit und kürzere Vegetationszeit als in der Umgebung sind beobachtet worden. Die ausserwinterlichen Schneefälle lassen an den Nord- und Ostabhängen der Voralpengipfel am längsten Schneedecken zurück. An der Ostseite der Schindlenbergerhöhe bis gegen den Juni (Hegi 1902, S. 392); Nordabhang des Kronbergs bei 1400 m noch am 28. Mai (Schmid 1907, S. 130 u. 131); am Hinterfallengrat zwischen 1500 und 1550 m im Schatten von Bäumen ein Neuschneerest am 25. September 1916. Das damit übereinstimmende Auftreten „alpiner“ Arten zeigt ein ungünstigeres Lokalklima nicht für den obersten Teil der Nordabhänge bis zum Gipfel, sondern für einen darunter gelegenen Höhenstreifen an.

Trifft eine Lücke des Voralpenwaldes mit solchen Stellen zusammen, so sind annähernd alpine Bedingungen gegeben.

Die voralpinen Berggipfel sind mit meteorologischen Stationen wenig versehen. Das Jahresmittel der Temperatur könnte aus dem von Talstationen in gleicher Breite, bei Annahme von  $0,6^\circ$  Temperaturerniedrigung pro 100 m für freistehende Gipfel berechnet werden, doch ist für das Pflanzenleben der jährliche Temperaturgang aufschlussreicher.

Die den Alpen vorgelagerten Inseln „alpiner“ Arten decken sich mit Zentren reicher Niederschläge. Rytz (S. 826—28) hebt dies von Gurnigel und Napf hervor. Für das Zürcheroberland gilt das gleiche. Cl. Hess (S. 58 ff.) hat nach Pegelmessungen an der Thur die Niederschlagsverhältnisse ihres Auffanggebietes abgeleitet und auf einer Karte die Kurven gleicher Niederschlagshöhe gezogen. Die Isohyete von 160 cm, auch noch die von 150 cm, zeigt nördlich vom Speer Ausbuchtungen, die bis zum Hörnli vorspringen. Dies das Beispiel eines Klimafaktors, der dafür spricht, dass der vorgeschobene Höhenzug Tweralp-Hörnli an die südlich gelegene höhere Kette Regelstein-Speer anzugliedern ist. Die gleichen Kurven weisen südwärts gerichtete Ausbuchtungen, niederschlagsärmeres Gebiet umschliessend, in den benachbarten Tälern auf.

*Im Vorstehenden haben wir oekologische Gründe gefunden, die das Vorkommen „alpiner“ Arten in den Voralpen erklären helfen.* Es fragt sich noch, wie dieses Vorkommen überhaupt anzusehen sei, ob bodenständig oder zigeunerhaft, ob wachsend oder schwindend.

## 5. Zeit- und Zahlverhältnisse.

### Ansässigkeit der Artengruppe an diesen Standorten.

Vor allem gilt, dass die floristische Durchforschung unserer ostschweizerischen Voralpen noch zu wenig weit gediehen und zu kurze Zeit betrieben ist, um ein sicheres Urteil in diesen Fragen zu erlauben. Was wir beobachten, wird in einem Lande mit intensiver Weide-, weniger Waldwirtschaft in den meisten Fällen die Vermutung direkten oder in direkten anthropogenen Einflusses erwecken können.

Neuansiedelung von Arten ist beobachtet worden oder wird durch spärliches Auftreten in wenigen Exemplaren, die seit der Beobachtung den Ort hie und da wechseln, auf Felsen oder an den Alpen zugekehrten Hängen, besonders Waldrändern, wahrscheinlich gemacht. So *Arabis alpina* 1899 auf dem Bachtel in 1—2 Exemplaren an nicht zu übersehender Stelle neu von Benz und Kägi gefunden. *Carduus Personata* und *Cicerbita alpina* vermehren ihre Standorte im Zürcheroberland (Nägeli 1903, S. 68).

Unter Erstansiedlern in der Sukzession der Felsenformation treten einige unserer alpinen Arten auf: *Campanula cochleariifolia*, *Saxifraga aizoides*, *Arabis alpina* (Kägi 1913, S. 588f.). Ich fand bei Lichtensteig *Campanula cochleariifolia* an Nagelfluhfelsen eines Eisenbahneinschnitts.

*Cicerbita alpina* tritt auf Waldschlägen auf. Die Standorte am Grat der Schindlenbergerhöhe, am Grat des Schwarzenberges sind unbedingt neue Ansiedelungen (Kägi 1905, S. 82). Die Hochstaudenflur, die einige der Hegi'schen Glazialrelikte enthält, tritt an natürlichen Standorten, z. B. Bachrinnen, und an künstlichen, wie Waldwegen auf, ausserdem an natürlichen Standorten in künstlichen Beständen, so in den Forsten an Schnee- und Duftbruchlücken, die nur ephemeren Charakter haben (Höhn 1917, S. 35 u. 36).

Die „alpinen“ Weidearten der Hohen Rone müssen Neuanflug zugeschrieben werden. Sie haben erst seit der Entwaldung passende Wuchsorte vorgefunden und gehen ihrer durch Aufforstung der Weiden wieder verlustig. Sieben Arten unserer Liste sind, wo früher beobachtet, nicht wieder gefunden. Wo ausgedehntere Felspartien fehlen, fehlt auch der entsprechende Teil der Hegi'schen Reliktarten. Auf Holzschlägen breitet sich *Alnus viridis* aus (im Jahre 1851) (Höhn 1917, S. 34, bezw. 45, bezw. 38).

Schmid hält für *Sieversia montana* am Gäbris Windtransport aus der Fähnern für möglich (1905, S. 153).

Nach Schlatter (1915, S. 126) hat sich *Alchemilla alpina* s. l. am Ringelsberg bei St. Gallen seit 15 Jahren wesentlich ausgedehnt.

Schon bei Hegi begegnen wir mehrmals der Ableitung sekundärer Standorte von primären durch Herabsteigen, Herabschwemmen oder Windtransport auf kürzere Distanz. Höhn gibt ein Beispiel von sukzessiver Besiedelung von Felsen durch Aufsteigen der Pflanzen vom Ufer aus: *Arabis alpina* im Sihlsprung (S. 41). Analog wird der Besiedelungsgang für *Ranunculus geraniifolius*, *Saxifraga aizoides* und *Campanula cochleariifolia* angenommen. Die Annahme Kägi's, dass *Petasites niveus*, die sich am Tössufer und 40—50 m darüber im Felsschutt findet, von der Töss herabgeschwemmt worden sei, als die Töss erst bis dahin erodiert hatte, würde demnach einfacher durch die Annahme des Aufsteigens zu ersetzen sein (s. Kägi 1905, S. 89).

Hegi gewann die Ansicht, dass seine glazialen Reliktpflanzen „eher im Rückgange statt in weiterer Ausdehnung begriffen sind“ (1902, S. 304 u. 308). Was dafür zum Zeugnis angeführt wird, ist nicht positiv beweisend. Kerner sagt von den Kolonien, die oben zitiert wurden, an gleicher Stelle: es „dokumentieren diese Kolonien ihre Greisennatur durch das Fehlen des Nachwuchses, durch allmähliches Aussterben.“

Eine Beobachtung über Abnahme der Zahl der Stöcke von *Rhododendron hirsutum* an verwitternder Felswand durch Abrutschen ihres Wurzelbodens liegt von Kägi aus dem obern Tösstal vor. Nach ihm ist es sicher, dass einzelne Felsenpflanzen vor Jahrhunderten noch an Stellen vorgekommen sind, wo sie gegenwärtig fehlen.

Die in grösseren Trümmern abbröckelnde Nagelfluhfelswand ist als ein Standort anzusehen, den dauernd zu behaupten der Pflanze nur gelingen kann, wenn genügend entwicklungsfähige Keime ihrer Art angeweht oder von ihr ausgestreut werden. Wie soll sich bei unserer kurzfristigen Beobachtungszeit wahrscheinlich machen lassen, dass dieses bis in die Eiszeit zurück der Fall gewesen? Gehen einzelne auf unsere Arten bezügliche Angaben in Niederösterreich auch bis auf Clusius (1584), (Beck 1884) zurück, so beweist das nur 300-jährige Ansiedelung auf einem Gebirgsstock, aber nicht an einem eng begrenzten isolierten Standort wie unsere Alpenpflanzeninseln, und vollends beweist es nichts für eine Vergangenheit von Jahrtausenden.

Einige Anhaltspunkte darüber, wie die postglaziale Erosion im Molassegebiet zu bewerten ist, mögen folgen. Kägi äussert, dass im Schnebelhorngebiete die Felswände noch so seien, wie sie vor Jahrhunderten ausgesehen haben mögen (1903, S. 581). Er macht darauf aufmerksam, dass die horizontale Molasse, z. B. im Schnebelhorngebiet, der Verwitterung weniger rasch nachgibt als die stufig auswitternden, dem Wasser eine grössere Angriffsfläche bietenden Hänge der dislozierten Molasse in der Kreuzegg-Gruppe. Tatsächlich datiert dort ein Felsrutsch von 1845. Die Armut dieser Berggruppe an Felsenpflanzen und damit an „alpinen“ Arten überhaupt (von Hegi 1902, S. 302 auch erwähnt) ist nach Kägi darauf zurückzuführen (1913, S. 579, 581, 585).

Im Tössgebiet hat Arnold Escher von der Linth feststellen können, dass die Wasserfälle während eines Zeitraumes von 20 Jahren um 10–12 cm rückwärtswandern (Hegi 1902, S. 235).

Der Tiefenbetrag der postglazialen Erosion ist für die Goldach im Maximum 120 m, für die Steinach 80 m, für die Sitter 70 m (Falkner u. Ludwig, S. 385 f.). Er ist von der Wassermenge des Flusses (je nach Niederschlagsmenge und Grösse des Einzugsgebiets), vom Gefälle und der Gesteinsbeschaffenheit abhängig. Flüsse mit auf die Voralpen beschränktem Auffangsgebiet werden, zumal bei resistenten Gesteinen wie Nagelfluh, eine verhältnismässig geringe Erosionswirkung haben. Das würde für die Töss und den Necker und einige Bäche des Napf zutreffen, und Kerner führt das Gleiche aus Niederösterreich an: die 50 Hochalpenpflanzen seiner Voralpen finden sich in Tälern, die weit entfernt von der Kette der Hochalpen liegen, deren angrenzende Berge auf ihrem Scheitel keine einzige dieser Alpenpflanzen beherbergen, welche auch nicht von aus den höhern Alpen kommenden Gewässern durchzogen werden.

Am Fuss des Hinterfallenkopfs bei Bernhalden-Bruderschwendi (1000 m) im Luterntale sieht man mächtige, steilabfallende Nagelfluhwände nach SW exponiert grossenteils kahl, während kleine Absätze, Nischen, Rinnen, stufige, geröllüberschüttete Säume überwachsen sind. In dieser Exposition,

kann man annehmen, sei die zum Abbröckeln der Rollsteine führende Sprengwirkung des Sickerwassers grösser als in Nord- oder Nordost-Exposition, da sich dort Tauen und Wiedergefrieren öfter wiederholen.

*Aus den vorgebrachten Daten geht hervor, dass sowohl Vermehrung als Verminderung der Fundstellenzahl einer Art vorkommt. Diese Verschiebungen sind ein geringfügiges Platzwechseln und kommen selten rein, sondern mit dem anthropogenen Einfluss verkettet zur Beobachtung. Am veränderlichen Felssubstrat kann eine Kolonie nur für alt angesehen werden, wenn den optimalen ähnliche Lebensbedingungen dauernd für sie vorausgesetzt werden. Der Erosionsbetrag an den Standorten ist aber nicht so gross, dass nur ephemere Kolonisation möglich wäre.*

*Aus allem leite ich das Urteil ab, dass die Gruppe „alpiner“ Arten an ihren vorgeschobenen Arealinseln sich im Ganzen besiedelungstüchtig erweist. (Ausnahmen sind jedenfalls nicht die am meisten für eine Relikthypothese in Betracht kommenden Arten.)*

Das spricht *gegen* die Notwendigkeit, zur Erklärung die eiszeitlichen Verhältnisse zu Hilfe zu nehmen.

Pflanzen in Erosionstälern der Neuzeit, so in der Tößschlucht *Viola biflora* und *Carex tenuis*, von denen im gleichen Einzugsgebiet höher gelegene Fundorte fehlen oder nicht bekannt sind, brauchen deshalb doch nicht, wie Nägeli 1903, S. 68 und 69 argumentiert, unbedingt jungen Datums zu sein. Sie können von höher gelegenen Fundorten, die jetzt eingegangen sind, abgeleitet sein und wieder solche erwerben. Denn nur der unterste Teil der Tößschlucht wird postglazial entstanden zu denken sein.

**Frequenz und Abundanz** der „alpinen“ Arten sind im Katalog der Flora des oberen Tösstals nicht streng unterschieden.

Ueber die Frequenz nach Anzahl der Berge, auf denen jede Art im Gebiet gefunden wurde, findet sich im Text S. 306 eine Zusammenstellung. Die Zahlen ergeben weder ein Vorwiegen der seltenen noch der häufigen Arten, und auch die zwischen beiden vermittelnde Frequenz umfasst eine beträchtliche Anzahl Arten.

Die Abundanz habe ich aus dem Katalog schätzungsweise annähernd ermittelt und gefunden, dass sie bei 66 Arten gering, bei 35 mittel bis gross, bei 21 Arten sowohl gering als gross ist ( $66 + 35 - 21 = 80$ ).

*Daher darf das Urteil über die Artengruppe doch dahin lauten, dass die Arten inmitten der andern Vegetation selten sind, wie es dem inselförmigen Auftauchen ihrer bezeichnendsten Standorte aus dem Waldgebiet entspricht.*

## 6. Vertikale und horizontale Verbreitung.

Ich habe oben die Ansicht ausgesprochen, dass die Aufstellung einer grossen Artengruppe, z. B. von 80 Glazialrelikten, der Einführung und Behauptung einer Relikt-These hinderlich sei, denn je grösser eine Gruppe, desto weniger wird sie in allen Verhältnissen übereinstimmen können.

Andererseits ist es gerade die häufig beobachtete Scharung gewisser Arten, die zur Bildung von Gruppen mit gemeinsamer Florengeschichte auffordert und benutzt wird.



Die Florengeschichte setzt sich aus der Wandergeschichte der Arten zusammen. Gemeinschaftliches Wandern darf vorausgesetzt werden, ob-  
schon es nur die wenigen symbiotisch abhängigen Arten sind, die nicht  
selbständig, sondern nur mit ihrem Wirte wandern können.

Arten, die unter gleichen Bedingungen miteinander lebten, werden  
sich auch bei ihrer Ausbreitung am ehesten an Orten mit den heimatlichen  
ähnlichen Umständen erhalten und mit ihren Kommensalen zusammen-  
treffen. Unterstützt wird dies durch die regelmässigen, den Tälern und  
Pässen folgenden Luftströmungen und das sich an eine gewisse Vegetation  
anschliessende Tierleben. Uebertrieben wäre jedoch die Vorstellung, dass  
grössere, geschlossene Genossenschaften sich gleichzeitig von einem Orte  
zum andern verpflanzen. Noch weniger als bei einem Vogelzug, der auch  
nicht ganz kompakt wandert, kann man bei Pflanzen erwarten, dass es  
nicht Abtrünnige gebe, die ihren eigenen Weg gehen und dem Zuge der  
ganzen Genossenschaft vorausseilen, dahinter zurückbleiben, nachziehen  
oder ihn bloss seitlich eskortieren.

Die Untersuchungen von P. Jaccard haben z. B. ergeben, dass Gebirgs-  
landschaften, in bestimmter Auswahl auf 50 bis höchstens 200 km Ent-  
fernung voneinander gelegen, hinsichtlich ihrer Totalflora eine Gleichheit  
bis zu 50% des Artbestandes an Blütenpflanzen besitzen, dass dieser  
Gemeinschaftskoeffizient aber auf 17,5 bis 22,5% aller Arten sinkt, wenn  
nur eine Formation, z. B. die alpinen Matten der ausgewählten Land-  
schaften, in Vergleich gebracht wird, weil viele der beiden Landschaften  
gemeinsamen Arten in andere elementare Assoziationen eingetreten sind  
(s. Drude 1913, S. 206).

Nach Keller (1896, S. 49f.) ist das Wandern der von Höck<sup>1)</sup> aufge-  
stellten Buchenbegleiter mit der Buche illusorisch und „in der heutigen  
genossenschaftlichen Vereinigung der Pflanzen zu Pflanzenformationen  
spiegeln sich nicht die Artkomplexe wieder, die gemeinschaftlich nach  
der Glazialzeit unser Gebiet besiedelten.“

Es besteht ein Fluktuieren der Pflanzendecke. In den natürlichen  
Beständen ist aber ein gewisser, ziemlich stabiler Gleichgewichtszustand  
erreicht. Daneben besteht ein auffallender Wechsel des Artbestandes der  
Vereine durch Neueinwanderung in Kultur- und Halbkulturformationen  
(Wangerin 1912, S. 1, 4, 5). Jener Gleichgewichtszustand kann für unsere  
Augen durch die vom Menschen geschaffenen Wanderungshindernisse  
verschärft sein.

Das Beispiel von der relativ raschen Ausbreitung von *Robinia Pseud-  
acacia* mit andern amerikanischen Adventiven ist ein anthropogen beein-  
flusster Fall.

Der Gedanke liegt nahe, dass mit der Dauer der Ortsansässigkeit  
einer Wandergruppe ein Teil der Mitgewanderten im Kampf mit einer  
vorher ansässigen oder nachfolgenden Flora unterliegt, die Ueberlebenden  
am ehesten im Hauptwanderstrich geschart erhalten werden und ihre  
Gruppe mehr und mehr den Charakter einer festgefügtten annehmen wird,  
dass aber auch Reduktion bis auf eine Art vorkommen kann.

<sup>1)</sup> In „Begleitpflanzen der Buche“ im bot. Centralblatt 1892.

Gradmann legt bei der Reliktdeutung seiner alpinen und hochnordisch-subalpinen Gruppe auf „das eigentümlich zerstreute Vorkommen und die so regelmässige Scharung zu Genossenschaften“ das meiste Gewicht (1905 bis 1914, S. 76 u. 117).

Betrachte ich die Hegi'schen Glazialrelikte daraufhin, so finde ich bei Kägi (1905, S. 60), dass „diese seltenen Gewächse oft in kleinen Gesellschaften beisammen“ sind. Auf die wichtigsten unter ihnen, die einen Teil der Felsenformation des Zürcheroberlandes ausmachen, hat der Satz Bezug, dass die Gesamtzahl der Felsenpflanzen und die Zahl der seltenen Arten mit der Grösse der Felsabhänge zunehme. Kägi schreibt dies der Mannigfaltigkeit der Standortsbedingungen auf grösserer Fläche zu (1913, S. 574f.).

Wer darauf hinzielt, die Alpenpflanzeninseln für Ueberreste einer einst gleichmässig über die benachbarten Hänge, Täler und das Mittelland verbreiteten Vegetation zu erklären, wird für diese grosse Fläche eine gewisse Variation der Standortsbedingungen voraussetzen müssen, die Verbundenheit dieser Arten also nicht ganz eng gestalten wollen. Sie könnten gegenwärtig Mitglieder verschiedener Assoziationen sein.

Das würde ihre Anpassungsfähigkeit und ihren Ausgleich mit den jetzigen Verhältnissen bedeuten, ihnen aus diesem Grunde den Reliktcharakter nehmen, für die Datierung aber kein Anhaltspunkt sein.

Die an „alpinen“ Arten reichste Lokalität des Zürcheroberlandes, die Schindlenbergerhöhe mit 50 Arten im Umkreis von 0,5 km (Kägi 1905, S. 70) ist nach Kägi eine merkwürdige Vereinigung von Felsen-, Wald- und Weideformation (1913, S. 586).

Die Liste der Hegi'schen Glazialrelikte ist zu gross, als dass sich die Gruppe in unserm engeren Gebiete häufig gleich geschart und ohne scheinbar ebenso bezeichnende andere Arten vorfinden könnte. Z. B. ist *Sesleria coerulea*, eine praealpin-alpine Art und Produkt der Alpenkette (Schröter 1908, S. 269), auf den Felsen meist mit den Glazialrelikten vereint zu finden und doch nicht dazu gerechnet worden.

Von der Scharung allein in einem kleineren Gebiete ausgehend, kommt man zu Assoziationen, für die wegen Beimengung weitverbreiteter Arten Reliktnatur nicht angenommen werden kann.

Es muss zur beobachteten Scharung gewisser Arten eine genetische Gemeinsamkeit hinzukommen, damit für eine Artengruppe gleiches Schicksal — Ausgang, Wanderung, Ruhe (Gleichgewicht oder Aussterben) — wahrscheinlich gemacht werden kann.

Bei Betrachtung eines kleinen Gebietes tritt die *Mischung verschiedener Elemente am meisten hervor*. Es ist deshalb notwendig, die ganzen nördlichen Voralpen und nicht nur einen Streifen daraus der Untersuchung dienstbar zu machen, eine noch unerfüllte Voraussetzung.

#### **Der alpine Charakter der Arten.**

Bis jetzt sprachen wir von „alpinen“ Arten in Anführungszeichen.

Der Gebrauch des Wortes „alpin“ beschränkt sich immer mehr auf „alpine Höhenstufe“. Dies bezweckend hat Braun-Blanquet (1917, S. 279 Anm.)



für alpin im horizontalen Sinne, dem Alpenbogen eigentümlich, den Terminus „alpigen“ eingeführt.

Nach der bekannten Definition von Christ (v. 1867) sind alpine Arten solche, die vorwiegend die alpine Stufe bewohnen.

Die Arten der Voralpengipfel, für die Glazialreliktnatur behauptet worden ist, sind von den Autoren Hegi, Kägi, Schmid „alpine“ genannt worden.

Will man unter alpin im weitesten Sinne auch subalpin begreifen, so ist Gebirgspflanze<sup>1)</sup> gegenüber Ebenenpflanze der richtigere Ausdruck. Höhn bespricht z. B. viele der gleichen Arten als subalpines Florenelement (S. 32).

Damit ist aber für die Reliktgruppe keine genügende Besonderheit ausgedrückt. Um Verhalten und Wesen der Arten an vorgeschobenen Posten zu beurteilen, müssen wir, für jede einzeln, prüfen, welcher Höhengürtel ihr Wohngebiet ist.

In die alpine Stufe ragen die Zürcheroberländlergipfel mit 1335 m als höchstem Punkt nicht hinein. Dägelsberg 1253 m und Tößstock 1152 m sind noch jetzt ganz bewaldet. Auf der topographischen Karte ist das Waldbild ein typisch durch Rodung in bergigem Gelände zerrissenes. In den nordschweizerischen Voralpen wird die Waldgrenze von Imhof<sup>2)</sup> auf 1650, im Säntisgebirge als Minimum der Schweiz auf 1560 m festgesetzt (in Brockmann-Jerosch 1919 Tafel IV ist eine Isohyle von 1500, im Jura eine von 1400 m gezogen). Die Subalpinstufe ist für die Nordschweiz zwischen 1350 und 1800 m gelegen. Da das Mittelwerte sind, so kann für den nördlichsten Streifen der Voralpen eine Abweichung der untern Grenze der subalpinen Stufe nach unten vorausgesetzt werden, sodass das Zürcheroberland noch daran teil hätte.

Die scharfe Trennung zwischen der alpinen und den darunter gelegenen Höhenstufen, die wir durch die Baumgrenze markiert sehen, wird von der Gesamtheit der Gefäßpflanzen nicht gleicher Weise eingehalten, und von allen Arten, die uns im vollen Einklang nur mit dem alpinen Klima (oder dem ihm ähnlichen arktischen) zu stehen scheinen, beschränkt sich nur ein Teil auf die alpine Stufe.

Gleichviel durch welches ein Klima die Arten unserer Gruppe geprägt sein mögen — es gilt festzustellen, ob ihr Vorkommen in der subalpinen oder montanen Stufe Ausnahme oder Regel ist.

Um den Höhengürtel, an dem eine Art primär wohnt, zu bestimmen, darf man sich nicht nur an die obersten Höhenzahlen ihres Vorkommens in den Alpen halten,<sup>3)</sup> sondern muss auch die untere Grenze ihres heutigen natürlichen Vorkommens berücksichtigen.

Statt auf Zahlen habe ich den Hauptwert auf Urteile verschiedener Autoren gelegt, die in einer Manuskript gebliebenen Tabelle zusammengestellt wurden.

<sup>1)</sup> Heer, 1879, S. 582. Gradmann 1905—1914, S. 16. Diels gebraucht „Oreophyten“, um den Gegensatz der oberen Zonen eines Berggeländes zu den unteren — also der „alpinen“ zu den „montanen“ — allgemein auszudrücken (1910, S. 9).

<sup>2)</sup> Die Waldgrenze in der Schweiz. Gerland's Beiträge zur Geophysik, Bd. IV. Heft 3, 1900.

<sup>3)</sup> S. Hegi 1902, S. 287, Kol. 2.

In einer kurzen Publikation von 1904 hat Hegi 13 subalpine Arten, die er zu den Glazialrelikten gerechnet hatte, wieder von diesen getrennt. „Die vollständige Identität der Verbreitungsareale mit den übrigen Glazialpflanzen“ hatte Hegi 1902 (S. 300) bewogen, subalpine Arten den alpinen gleichzustellen. Aus dem gleichen Grunde behalte ich alle 80 Arten in der Uebersicht bei, um zu zeigen, dass noch mehr Arten unter den Gesichtspunkt subalpiner und sogar montaner Arten fallen.

**Zusammenstellung der Glazialrelikte Hegis nach den Höhenstufen ihres Wohngebietes in den Alpen.**

Von 80 Arten (Hegi 1902) bewohnen  
 37 die Montanstufe, davon 3 ± ausschliesslich,  
 74 die Subalpinstufe, „ 15 ± „  
 48 die Alpinstufe, „ 2 ± „

Von 67 Arten (Hegi 1904) bewohnen  
 26 die Montanstufe, davon 3 ± ausschliesslich,  
 61 die Subalpinstufe, „ 14 ± „  
 41 die Alpinstufe, „ 2 ± „

Die Nivalstufe der Rätisch-Lepontischen Alpen berühren 33 Arten (nach Braun 1913).

In der Flora von Hernstein in Niederösterreich hebt Beck 1884 im Standortskatalog die praealpinen und alpinen Arten hervor. Die Formationen der Legföhre und der Voralpenkräuter gehören dem praealpinen Florenreiche an (S. 73).

Danach trifft von 80 Glazialreliktarten auf 42 das Merkmal „praealpin“ zu, auf 19 das Merkmal „alpin“, worunter *Homogyne alpina* mit Fragezeichen versehen ist. Praealpin sind ausserdem noch Arten wie *Bellidiastrum*, die Hegi nicht mitgezählt hat.

In der Gruppenbildung zu florengeschichtlichen Ermittlungen sind Eichler, Gradmann, Meigen weiter gegangen.

Von den 80 Arten unserer Gruppe sind 41 unter den Gebirgspflanzen von Baden, Württemberg und Hohenzollern, deren Verbreitung ermittelt wurde. Davon sind 6 montan (alle von Hegi 1904 ausgeschieden), 5 montan, speziell praealpin, 10 (hochnordisch-) subalpin, 20 alpin.

*An der Allgemeinverbreitung in den Alpen gemessen ist die grosse Mehrzahl der Glazialreliktarten des Zürcheroberlandes regelmässig, nicht ausnahmsweise, in der subalpinen Stufe zu treffen.*

*Die Gruppe ist auch nach der Verminderung (Hegi 1904) richtiger mit „subalpin“ zu bezeichnen.*

Nach meinen im Florenkatalog niedergelegten Untersuchungen habe ich die Höhererstreckung der 80 Arten studiert und mein Augenmerk besonders auf die tiefsten Fundorte gerichtet. Einzelne tiefe Vorkommnisse, z. B. von *Soldanella* und *Crepis aurea*, halte ich für ausnahmsweise verschleppt. Sie sind in der umstehenden Uebersicht nicht ausgeschaltet worden, weil gezeigt werden soll, welche Tiefen die Arten tatsächlich erreichen und ± dauernd auch bewohnen.

Die tiefsten Punkte liegen, je nach der Natur des Standortes, auf den Vorbergen, an den Hängen oder im Tale.

Lasse ich 4 Arten, für die nicht genug Höhenzahlen vorliegen, weg, nämlich *Phyllitis Scolopendrium*, *Carex brachystachys*, *Circaea alpina* und *Petasites niveus*, so gibt die folgende Zusammenstellung über die bis jetzt bekannten tiefsten Fundorte im Obertoggenburg Aufschluss:

**Die tiefsten Fundorte von 76 Glazialreliktarten Hegi's 1902 nach Standort und Höhenlage im Obertoggenburg.**

	Fels	Weide	Arten (-Wald u. Kies)	Wald	Moor	Waldrand Gebüsch	Geröll	Hoch- standflur	Waldschlag	Jäger	Wiese	Ruderalplatz	Artenzahl	Tiefste Fundorte zwischen
	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1600 u. 1800 m
	3	2	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	6	1400 u. 1600 m
	6	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9	1200 u. 1400 m
	3	7	1	1	4	—	—	1	1	1	—	—	19	1000 u. 1200 m
	7	5	1	1	3	2	1	—	—	—	2	—	22	800 u. 1000 m
	4	—	6	4	—	2	—	—	—	—	—	2	18	600 u. 800 m
Artenzahl	24	17	8	7	7	4	2	1	1	1	2	2	76	

Bei 17 dieser Arten stammen meine tiefsten Höhenangaben aus dem südlichen Gebietsteil, z. T. weil da für das Tiefherabsteigen Gefälle und einzelne Standortbedingungen wie südexponierter Fels günstiger sind, z. T. weil Angaben aus dem nördlichen Gebietsteil ohne Höhenzahlen im Zweifelsfalle nicht benutzt werden konnten.

Die Uebersicht zeigt, dass die tiefsten Fundstellen nicht für die meisten Arten (nur 8) die Flussufer sind, sondern dass Fels (24) und Alpweiden (17) einen grösseren Anteil daran haben, und dass Wald mit Waldrand und Gebüsch mit 11, Moor mit 7 Arten ebenso in Betracht kommen.

Welchen Raum nimmt die Gruppe der 80 Arten in jedem Höhengürtel ein? Um dafür ein Mass zu bekommen, bediente ich mich einer graphischen Darstellung der Höhenverbreitung dieser Arten im Obertoggenburg. Auf Millimeterpapier zog ich für jede Art einen Strich von der Höhe des obersten bis zu der des untersten Vorkommnisses. Ich liess Interpolation zwischen den einzelnen Fundstellen gelten unter der Voraussetzung, dass in einem natürlichen Talsystem mit einer (geradlinig gemessenen) Axe von 25—30 km die Lücken biologisch überbrückbar seien. Lässt man die Annahme gelten, so können die folgenden Zahlen als Werte dafür angesehen werden, wie stark jede Höhenstufe von der Gruppe der 80 Arten bewohnt oder gleichsam von ihren Keimen durchzogen ist.

**Berechnung eines Verhältnisses zwischen der möglichen und der tatsächlichen Erstreckung der Glazialreliktarten durch die einzelnen Höhenstufen.**

	Lage der Stufen im Gebiet	bei vollständiger Besetzung möglich	tatsächlich besetzt	%
Alpinstufe . .	1890—2300 m	25 . 80 = 2000 Punkte	841 Punkte	42,05
Subalpinstufe	1350—1800 m	22,5 . 80 = 1800 Punkte	1522 Punkte	84,55
Montanstufe .	620—1350 m	36,5 . 80 = 2920 Punkte	2103 Punkte	72,02

Verkleinerung: 20 m = 1 mm.

Wenn alle 80 Striche den Höhengürtel ganz durchziehen, ist er vollständig besetzt, für die Alpinstufe z. B. ergeben 25 mm mal 80 = 2000 Punkte. Länge der summierten Striche dieser Stufe = 841 Punkte. Prozentuales Verhältnis = 42,05 %.

Diese Aufstellung lässt die Subalpinstufe noch ausgesprochener als Wohngebiet der in Rede stehenden Gruppe erscheinen und vergrößert den Anteil der Montanstufe gegenüber dem der alpinen, umgekehrt als es bei der Aufstellung nach Allgemeinurteil geschah.

Die Betrachtung der 80 Arten nach Standorten, an denen sie im Obertoggenburg heimisch sind, lehrt, dass 32 Arten vorwiegend Fels und Felsschutt bewohnen, 6 Weide-, 15 Waldarten sind, 9 den die Waldgrenze begleitenden Strauchgürtel charakterisieren, 5 die Streuematten und 3 die alpinen Riedbestände auszeichnen.

Die Bedeutung der Felsenvegetation in der Frage der Relikte auf Voralpengipfeln, die schon von Kägi (1913) hervorgehoben wurde, bestätigt sich hier wieder.

Eine Prüfung der 80 Arten auf ihre Allgemeinverbreitung, ausgeführt nach den Angaben in Schinz und Keller, Flora der Schweiz II (1914) ergibt, dass 45 Arten mit geringen Ueberschreitungen mittel- und südeuropäische Gebirgspflanzen sind, 1 Europa und die Arktis und 3 Eurasien und die Arktis bewohnen, 12 Arten Europa und Teile von Asien ohne die Arktis bewohnen, 17 Arten eine weite, zum grössern Teil auch arktische Verbreitung auf der Nordhemisphäre besitzen, und 2 Arten Kosmopoliten sind. Von den 45 erstgenannten sind nur 3 Alpenendemen: *Salix arbuscula* ssp. *Waldsteiniana*, *Rhododendron hirsutum*, *Cirsium spinosissimum*.

Ueber einen speziell die Voralpen auszeichnenden Endemismus, der sich in Bildung von Subspezies oder Varietäten äussern würde, ist mir nichts bekannt, wenn man von den in den Alpen überhaupt polymorphen Formenkreisen von *Alchemilla* und *Hieracium* absieht.

Die angeführten Verbreitungstatsachen führen mich zu folgendem Schlusse:

*Die Gruppe der 80 Glazialreliktarten von Hegi 1902 ist nach Höhenverbreitung, Standort und allgemeiner Verbreitung zu wenig einheitlich, als dass sich die Relikthypothese in seiner Fassung damit verteidigen liesse.* Obschon bei jeder Gruppenbildung Ausnahmen zugegeben werden müssen, so doch nicht in dem Masse.

Zu den von Hegi 1904 ausgeschlossenen Arten (13) stelle ich noch: die montanen *Gymnadenia albida*, *Carduus Personata*, *Cicerbita alpina*; die montan-subalpinen *Orchis globosus*, *Saxifraga rotundifolia*, *Potentilla caulescens*, *Epilobium alpestre*, *Gentiana lutea*, *Globularia nudicaulis*, *Valeriana tripteris*, *Campanula cochleariifolia*, *Adenostyles Alliariae*; die subalpinen *Carex brachystachys* und *ferruginea*, *Salix arbuscula* ssp. *Waldsteiniana*, *Rumex arifolius*, *Trifolium badium*, *Primula Auricula*, *Veronica fruticans* und *fruticulosa*, *Tozzia alpina*, *Homogyne alpina*, *Willemetia stipitata*, *Petasites niveus*, *Cirsium spinosissimum*, *Hieracium bupleuroides*, weil sie nicht vorwiegend alpin sind; *Selaginella selaginoides*, *Nigritella*



nigra, *Alnus viridis*, *Sagina saginoides*, *Sorbus Chamaemespilus*, *Polygonum viviparum* und *Potentilla aurea*, weil sie im Zusammenhang mit dem Alpweidebetrieb stehen; *Rhododendron hirsutum*, *Soldanella alpina*, *Veronica aphylla* wegen Vorkommen im Walde, *Arabis alpina* wegen offensichtlichem und *Sieversia montana* wegen sehr wahrscheinlichem Windflug.

Betrachten wir positiv, welche Merkmale die Artengruppe am meisten auf sich vereinigt, so finden wir: subalpin (74), praealpin nach Beck (41 bis 42) (ohne oder mit *Nigritella*), mittel- und südeuropäische Gebirgspflanzen (45); Fels und Felsschutt bewohnend (32), im Obertoggenburg die Montanstufe berührend (59), abundant (42), frequent (über 10 Fundstellen gezählt) (52), abundant und frequent zugleich (39).

Als wichtigster Gesichtspunkt geht nach meinem Dafürhalten die Uebereinstimmung mit den praealpinen Arten des Krummholzgürtels nach Beck hervor. Dieser macht auf die pflanzengeographische Wichtigkeit der Voralpengewächse (= praealpinen) aufmerksam, die durch ihr geselliges Auftreten wichtige Anhaltspunkte zur Erkennung des Beginnes der Vor-alpenregion (Subalpinstufe) geben (1890—93, Bd. II, S. 16 u. 1884, S. 57). Die hochnordisch-subalpine Gruppe Gradmanns ist auf den Verbreitungszusammenhang mit *Pinus montana* gegründet (1905—14, S. 79). 11 unserer Arten aus der alpinen Gruppe Gradmanns sind nach Beck auch praealpin.

*Alnus viridis* und *Pinus montana* sind im Obertoggenburg noch reichlich und zerstreut wohnhaft, sodass ich sie für heimisch halte. Beginnende Vermoorung an Legföhren tragenden Hängen (Brämacherhöhe im Speergebiet 1644 m), Bestände von aufrechter Bergföhre neben Mooren mit niederliegenden Formen (Rietbachmoos ob Ebnat 1116 m) (vergl. S. 175) deuten darauf hin, dass die Moorstandorte der Bergföhre von deren Felsstandorten abzuleiten sind. Ein Vorkommen von Voralpengewächsen im Areal der Bergföhre darf daher mit dieser Art verbunden betrachtet werden.<sup>1)</sup>

## 7. Das Verhältnis der vorgeschobenen Posten zum Hauptareal.

Im „Pflanzenleben der Alpen“ erwähnt Schröter bei der Besprechung des Areals der Alpenpflanzen häufig die vorgeschobenen Posten. Die Verbreitung der Alpenrosen gibt ihm Gelegenheit, die Beziehungen dieser vorgeschobenen Posten zum Hauptareal logisch zu erörtern. Seine Gliederung beruht 1. auf der Einwanderungsrichtung, 2. auf der Einwanderungszeit. Beides sind bis anhin subjektive, der Auffassung der Forscher entspringende Kriterien.

Die kurze Bezeichnung der möglichen 4 Fälle ist folgende (l. c. S. 119):

I.	{ 1. Vorposten . . . . . } { 2. Glazialreliktvorposten . }	Expansionsstandorte . . . . . Reliktstandorte . . . . .	} Centrifugale } Verbreitung } (Vorposten).
II.	{ 3. Glazialreliktnachzügler . } { 4. Restflora . . . . . }	Reststandorte . . . . . (Isolierung durch Kultur)	} Centripetale } Verbreitung } (Wanderreste)

<sup>1)</sup> M. Jerosch zitiert Heer (1866), der in dem häufigen Vorkommen von *Pinus montana* in den Pfahlbaufunden auf eine Klimaänderung gegenüber der Jetztzeit schliessen will.

Die Annahme, dass centripetale Verbreitung vorliege, steht und fällt mit der Vorstellung eines einstigen, das jetzige in der Richtung der vorgeschobenen Posten überschreitenden Hauptareals. Die Seltenheit oder das Fehlen von Fossilien der Arten der Alpinstufe macht die Lagebestimmung dieses Hauptareales sehr hypothetisch oder unmöglich.

Im Prinzip ist die Verbindung der Zentren des einstigen und des jetzigen Areales die Einwanderungsrichtung. Je näher sich die beiden Areale sind und je mehr sie sich in der Grösse unterscheiden, desto mehr werden sich Abweichungen von jener Haupteinwanderungsrichtung ergeben.

Ob ein Reliktstandort vorliegt oder nicht, wird von der klimatischen Argumentation abhängig gemacht. Den Reliktbegriff präzisierend sagt Schröter (1908, S. 119), dass „Relikte“ nur Pflanzen an Standorten genannt werden sollen, die sie nur unter der Herrschaft anderer, klimatisch von der Gegenwart abweichender Besiedelungsbedingungen erreicht haben können.

Auch da verlässt uns der objektive Maßstab. Die Erscheinung der Naturalisation, das Gedeihen vieler Alpenpflanzen in Tieflandskulturen spricht gegen das beschränkte Angepasstsein der Arten an ein eng umschriebenes Klima. Die Schlüsse, die aus der Schätzung der klimatischen Bedingungen der Arten auf deren Wanderungsfähigkeit und aus der Voraussetzung schrittweiser Wanderung auf ehemalige, klimatisch günstigere Wanderungsbedingungen gezogen werden, sind nicht zwingend, zumal da für Areallücken mittlerer Grösse die Möglichkeit der Ueberbrückung bei Umständen wie in der Gegenwart eingeräumt werden muss.

Ebensowenig kann uns ein zweites Merkmal für Fall 2 und 3, nämlich die Erklärung der Erhaltung der vorgeschobenen Posten, die Reliktnatur der Standorte sicherstellen.

Von den Glazialreliktvorposten heisst es: „... sie haben sich nur durch die Gunst des Standortes gegen die Konkurrenz halten können“, von den Glazialreliktnachzüglern: „die Zerstückelung ihres ehemaligen Hauptareals ist Folge der Konkurrenz klimatisch begünstigter Arten“ (Früh und Schröter 1904, S. 385). Die die Konkurrenz ausschliessende Gunst eines Standortes muss bis auf die Gegenwart wirken, um die vorgeschobenen Posten zu erhalten, kann also ebensogut für Besiedelung in der Gegenwart als in der Vergangenheit sprechen.

Ueber Fall 4 kann nach archaeologischen und historischen Dokumenten geurteilt werden.

Als pflanzengeographisch bestimmbar bleiben nur die Expansionsstandorte übrig.

Mit grosser Wahrscheinlichkeit zum heutigen Areal als Ausläufer gehören nach Schröter alle Standorte, „welche durch geringe Entfernung und zahlreiche Zwischenstationen, durch Wasserläufe und Waldschluchten in klarem biologischem Zusammenhang mit dem alpinen Hauptareal stehen“ (1908, S. 120).

Den biologischen Zusammenhang klar zu machen, darauf muss es ankommen. Dieser Weg ist der pflanzengeographischen Forschung offen. Ist sein Ergebnis negativ und auch nicht durch Fall 4 verursacht, so ist man berechtigt, Reliktflora anzunehmen.



Der biologische Zusammenhang zwischen vorgeschobenen Posten und Hauptareal wird mit der Ueberbrückbarkeit der Lücken augenscheinlich,<sup>1)</sup> sei es, dass Fels und Feuchtigkeit in Waldschluchten oder Wasserläufe selbst das weite Herabsteigen „alpiner“ Arten erklären, sei es, dass geringe Entfernung für aktives Samenausstreuen mit passiver Beförderung auf kleine Distanz (M. Jerosch, S. 10) Gewähr bietet. Auch Samenverfrachtung durch Tiere auf grössere Distanz, wenn sie, wie bei Gewohnheitsflügen der Vögel (vergl. Braun 1913, S. 149f.), nicht rein zufällig sind, gehören in den biologischen Zusammenhang.

„Der Unterschied von Kontinuität und Disjunktion kann kein scharfer sein.“ „Es ist also zum Teil Sache der Willkür, wo man die Kontinuität als gestört betrachtet,“ sagt Diels (1908, S. 15 f.). Die Werte für die kritische Zone abzustecken, wird mehr und mehr versucht.

Die Standorte der Alpenrose im Zürcheroberland findet Schröter im Zusammenhang mit dem Hauptareal. Die Entfernung vom nächst südlichen beträgt 12 km. *Rhododendron ferrugineum* in Schneisingen (Kt. Aargau) befindet sich 30—40 km von den Alpen entfernt. Sie wird als Glazialrelikt gedeutet, ebenso wie die gleiche Pflanze bei Neukirch-Buhwil bei Bischofszell (Kt. Thurgau), deren nächster Standort am Wattbach bei St. Gallen (Schmid 1905, S. 196) 18—20 km südöstlich liegt.

Ich habe die Kartendistanzen zwischen dem südlichsten Standort der subalpinen Arten im Zürcheroberland nach Hegi und dem nächsten, wenn möglich vom Rücken Regelstein-Speer gewählten Fundort im Obertoggenburg gemessen und gefunden, dass die Entfernung im Mittel 12,59 km beträgt. Bei 31 Arten liegt sie zwischen 4,5 und 10 km, bei 41 Arten zwischen 10,5 und 20 km, bei 6 Arten zwischen 20,5 und 25 km. Die letzten 6 sind: *Phyllitis Scolopendrium*, *Lunaria rediviva*, *Arabis alpina*, *Sorbus Chamaemespilus*, *Potentilla Crantzii*, *Gentiana Clusii*. Von diesen sind nur die drei letztgenannten Arten, die den Reliktgedanken nahelegen könnten.

Nach Standorten der betreffenden Arten geordnet, ergeben sich Mittel

für Fels- und Felsschuttpflanzen	von	14,5	km
„ Waldarten	„	12,5	„
„ Alpenheidepflanzen	„	12,38	„
„ Weidepflanzen	„	12	„
„ auf Streurieden wachsende	„	6,2	„

Durch Auffinden von Zwischenposten können sich diese Distanzen noch verringern.

*Gerade die für eine Relikthypothese im Sinne von Hegi wichtigsten Fels- und Felsschuttpflanzen haben Entfernungen, deren andauernde Ueberbrückung kritisch ist. Ihr Mittel 14,5 km liegt zwischen den von*

<sup>1)</sup> „Im allgemeinen lässt sich Kontinuität annehmen, solange die Individuen nur so weit voneinander getrennt sind, dass die Lücken mit Hilfe ihrer natürlichen Verbreitungsmittel andauernd überbrückt werden.“ „Zahlreiche Pflanzen zeigen gegen die Grenzen des absoluten Areales eine unverkennbare Auflockerung ihres Bestandes.“ „Weit entlegene Vorposten oder Exklaven beruhen entweder auf sprunghafter Vorschubung des Areales, oder sie bezeichnen als letzte Relikte den Rückzug der Hauptmacht der Art.“ Diels 1908, S. 15 f.

Schröter gebrauchten Beispielen verschiedener Deutung. Beck teilt die Luftliniendistanzen mit, die die niederösterreichischen Voralpengipfel mit „arktisch-alpinen“ Arten von der Alpinstufe des Wiener Schneeberges oder des Gippels entfernen (1884, S. 76). Sie liegen zwischen 4 und 51,5 km, das Mittel aus 7 Zahlen ist 15,8 km, also meinem Resultat sehr ähnlich.

Ueber die Streckenlänge von Windverfrachtungen der Samen einige Angaben: nach Vogler (1908, S. 738 f.) ist in der alpinen Stufe Windtransport von leichten Gegenständen, wie trockenen Blättern auf 10—25 km nachgewiesen. Braun (1913, S. 67) urteilt, dass Laubblattverfrachtungen über Zwischenräume von 5—10 km nichts Ueberraschendes haben.

Gräntz (S. 118) gibt zu bedenken, dass im Hochgebirge die horizontalen Entfernungen, die durch Windwanderung überwunden werden, wegen dem zerklüfteten, dem Winde überall Hindernisse bietenden Bau des Gebirges meist nur gering sein können.

Demgegenüber trifft für die Nordabdachung der Alpen die Ueberlegung von Vogler (1908, S. 732) zu, dass Samen, die von erhöhten Standorten, wie Gipfeln und Gräten, weggeblasen werden, während der längeren Fallzeit, bis sie am Boden anlangen, viel grössere Horizontalabstände zurücklegen können.

Die zürcherisch-st. gallisch-appenzellischen Voralpen kommen nach Liez<sup>1)</sup> zwischen die Massenerhebungskurven von 750—1000 m zu liegen. Das ist ihre mittlere Höhe, wenn sie eingeebnet würden. Der Speergipfel überragt diese Höhen um 1200—950 m, der Säntis um 1750—1500 m. Treffend schildert Christ das Relief der Nordostschweiz: „die schroffe Zinne der Kalkalpenwand“, „der Sentis, zu dem sich die waldigen und felsigen Vorberge in reichen und wechselnden Coulissen erheben“ (1879, S. 173 u. 175). Das allmähliche Absinken der Landschaft nach Norden, die wenig tiefe Durchtalung können für die Weite der Ueberstreuung von den genannten Gipfeln aus nur günstig wirken.

Es ist gar nicht gesagt, dass die vorgeschobensten Posten vom nächstgelegenen abgeleitet werden müssen. Der undichte Rand, der ein Hauptareal umgibt, kann von diesem selbst her besiedelt worden sein; die hier erzeugte Samenfülle macht es wahrscheinlicher. Schlatters Vergleich: „der über unsere Höhen verbreitete Schleier von Alpenpflanzen“ gibt dieser Anschauung Ausdruck. „Unterdrückt, vertrieben an einer Stelle erscheinen sie an passenden, freigewordenen Plätzchen wieder“ (1915, S. 130).

Bei dieser Auslegung wären die mitgeteilten Kartendistanzen kleiner als die biologisch überbrückten. Für die Dichte des nach aussen aufge-lockerten Artareals geben sie aber doch einen Anhaltspunkt.

Rytz macht den Vorschlag, dass die untere Grenze des Vorkommens alpiner Arten so zu ziehen sei, dass noch alle Standorte inbegriffen werden, an denen sich eine Art selbst schrittweise weiter verbreiten kann. Alle andern Standorte sollen nicht mehr zum arteigenen Areal gehören. Jenes

<sup>1)</sup> Liez H. Die Verteilung der mittleren Höhe in der Schweiz. Jahresber. der geogr. Ges. von Bern. XVIII. 1903. Diss. Bern. (zitiert nach Brockmann 1919, S. 48).

treffe für die Schuttstandorte der Alpen, dieses mit seltenen Ausnahmen für die Kiesalluvionen zu.

Einbürgerung alpiner Pflanzen in tiefen Lagen von den Ufern aus kommt doch öfter vor. Braun führt Beispiele vom Rhein zwischen Landquart und Fläsch, vom Isonzo, von Feldkirch im Vorarlberg, von den bergamaskischen Voralpen an (1913, S. 221 f.); Höhn eines vom Sihlsprung. Hegi räumt der alpinen Heideflora Bayerns eine Mittelstellung zwischen den an Flussufern herabgeschwemmten Arten und der als Glazialrelikte ausgelegten Hochmoorflora ein, ist also auch geneigt, die Besiedlung der Heide mit „alpinen“ Arten vom Flussufer her anzunehmen (1905, S. 136).

Ein Flussuferstandort, durch Eigenausbreitung dauernd erworben, gehört zu dem biologisch-arteigenen Areal (Rytz). Während es Schröter a. a. O. nur auf die Sonderung zwischen neuzeitlich und glazial besiedelten Standorten ankommt, deutet Rytz mit seinem Vorschlag zwei ungleichwertige untere Grenzen alpiner Arten an, ähnlich wie Braun, der an der obern Grenze der Beerensträucher die generative Grenzlinie von der durch Vögel höher getragenen vegetativen, an der sie nicht mehr Frucht tragen, unterscheidet.

Die Pflanzenwanderung berührte uns hier nicht prinzipiell, sondern im Hinblick auf die Kartierung der Arealränder. Sie wird im Abschnitt „Beurteilung der Areale“ erörtert werden.

## 8. Einzelbeschreibungen von Stellen mit „alpinen“ Arten im Obertoggenburg.

1. Auf dem Höhenzug zwischen dem Speer und der Einsattelung von Ricken sticht nördlich der auf der Wasserscheide liegenden ebenen Alp Tanzboden bei 1410 m eine Sandsteinrippe flach und nur wenig aus dem Weideboden hervor.

Die Alp war am 10. Juli 1914 stark düngerüberführt und bot eine triviale Weideflora mit *Leontodon hispidus*. Auf dem Felsen fanden sich: *Poa alpina*, *Festuca rupicaprina*, *Salix retusa*, *Ranunculus geraniifolius*, *Dryas octopetala*, *Trifolium repens*, *Anthyllis vulneraria*, *Lotus corniculatus*, *Gentiana verna*, *Veronica aphylla*, *Bartsia alpina*, *Plantago montana*, *Galium pumilum*, *Bellidiastrum Michellii* und *Antennaria dioeca*.

Auf dieser Felsenschwelle von geringer Ausdehnung die gestutzt-blätterige Weide, die Silberwurz und den Felsenschwingel anzutreffen, war überraschend.

Der Höhenzug muss im Urzustand bewaldet, jene Felsrippe beschattet gewesen sein, sodass die Ansiedlung der genannten Pflanzen nach der Rodung anzusetzen ist. Die Kartendistanzen von den mir bekannten nächstsüdlicheren Fundorten messen aber nur bis zu 3,8 km bei einem Relief, das nur durch das Steintal schwach eingeschnitten ist. Der biologische Zusammenhang ist demnach garantiert.

2. Die Möglichkeit alter Ansässigkeit „alpiner“ Arten auf Gipfeln der Voralpen, die nicht unter den eiszeitlichen Gletschern begraben waren,

wurde mir nirgends auffälliger als am Hinterfallenkopf, einem Gipfel aus dem Quellgebiete des Neckers.

Der Necker greift nicht ins Säntisgebirge wie Thur und Sitter, entspringt auch nicht an dessen Fuss wie seine Nachbarflüsse Lutern und Urnäsch. Sein Quellzirkus ist im N durch Hochalp 1523 m, ob Oberkenner 1531 m, ob Oberhirzen 1437 m, im E durch Hochfläschli 1474 m und Spicher 1523 m, im S durch Punkt 1464 ob Pfingstboden und Hinterfallenkopf 1533 m umschrieben, ein Gebiet, das aus mächtigen Bänken polygener Nagelfluh aufgebaut ist. Dieser Berg gleicht einer, mit Fallen gegen die Alpen schiefgelegten Lanzenspitze, deren keilförmig zusammenlaufende Ränder die oberen Kanten steiler Felswände darstellen, die nach N und NE zum Necker, nach SW zur Lutern abfallen. Vom höchsten Punkte führt auf schmalem Grat, der sich nordwestwärts senkt, ein Pfad 70 m hinab auf die Alp Ober-Schirlet.

Die Südabdachung trägt eine Nardusweide mit *Calluna*, *Campanula barbata* und *Arnica*. Reste von der einstigen Bewaldung sind als Baumstümpfe, kleine Waldpartien und farnkrautreiche Abhänge erhalten.

Der Abstieg auf der entgegengesetzten Seite führt zuerst durch Wald. An der schmalsten, nur wenige Meter breiten Stelle bei 1480 m ist eine Lichtung, ausgewittertes Nagelfluhgeröll liegt auf dem Boden, von den folgenden Pflanzen bekleidet: *Sesleria coerulea*, *Carex sempervirens*, *Tofieldia calyculata* +, *Gymnadenia conopsea*, *Thesium alpinum*, *Polygonum viviparum* +, *Gypsophila repens*, *Ranunculus alpestris*, *Saxifraga mutata*, *Saxifraga aizoides* +, *Parnassia palustris* +, *Dryas octopetala* +, *Alchemilla Hoppeana*, *Anthyllis vulneraria*, *Linum catharticum*, *Polygala Chamaebuxus*, *Rhododendron hirsutum*, *Soldanella alpina*, *Gentiana ciliata*, *Gentiana germanica*, *Thymus Serpyllum*, *Bartsia alpina* +, *Rhinanthus angustifolius* s. str., *Euphrasia salisburgensis*, *Galium pumilum*, *Scabiosa lucida*, *Campanula cochleariifolia*, *Campanula Scheuchzeri* +, *Leontodon hispidus*.

Von diesen 29 Arten gehören die 13 kursiv gedruckten der Hegi'schen Reliktgruppe an. Ein besonderer Reichtum von arktischen Arten ist nicht vorhanden. Weit und auch arktisch verbreitet sind nur die 7 mit einem Kreuz bezeichneten Arten, also  $\frac{1}{4}$ .

Die Vereinigung all dieser Arten auf kleinem Raum, auf einer Lichtinsel auf bewaldetem Grat, etwas unterhalb des Gipfels auf der dem Anflug aus dem Säntisgebiet abgewandten Seite erscheint eigenartig genug.

Auf späteren Exkursionen konnte ich den Zusammenhang dieser Florula mit einer ausgedehnteren Felswandvegetation an der N- bis NE-exponierten Seite des Berges ob der Alp Hinterkühis feststellen.

**Flora am N-Hang des Hinterfallenkopfgrates bei 1430 m.** 28. IX. 1916. Auf dem, am Fusse der Wand angehäuften, überwachsenen Geröll fand ich: am Alpweg neben jungen *Picea* und *Fagus*, die unter der Beweidung gelitten haben, *Selaginella selaginoides*, *Agrostis tenuis*, *Sesleria coerulea*, *Carex sempervirens*, *Carex flava*, *Luzula silvatica*, *Gypsophila repens*, *Aconitum Napellus*, *Parnassia palustris*, *Saxifraga rotundifolia*, *Saxifraga*



*aizoides*, *Alchemilla Hoppeana*, *Dryas octopetala*, *Anthyllis Vulneraria*, *Lotus corniculatus*, *Linum catharticum*, *Viola biflora*, *Rhododendron hirsutum*, *Primula elatior*, *Soldanella alpina*, *Prunella vulgaris*, *Thymus Serpyllum*, *Bartsia alpina*, *Euphrasia salisburgensis*, *Rhinanthus angustifolius*, *Scabiosa cf. lucida*, *Campanula cochleariifolia*, *Campanula Scheuchzeri*, *Centaurea montana*, *Homogyne alpina*, *Chrysanthemum Leucanthemum*, *Leontodon hispidus glabratus*, *Tussilago Farfara*.

Dazu kamen in einem dichten moosigen Rhododendron-Bestand: *Athyrium Filix mas*, *Calamagrostis varia*, *Geum rivale*, *Geranium silvaticum*, *Valeriana sp. (tripteris oder montana)*, *Knautia silvatica*.

Gegen die Wand nimmt *Carex sempervirens* zu, an erdigen Stellen findet sich *Juncus alpinus*, auf Geröll wächst *Carduus defloratus* reichlich mit *Salix retusa*, *Ranunculus alpestris*, *Gentiana verna*, *Galium pumilum*, *Phyteuma orbiculare*, *Bellidiastrum Michellii*, während an der Felswand *Saxifraga oppositifolia*, *Primula Auricula*, *Gentiana Clusii* (noch sicherzustellen) vorkommen.

Die Beeinflussung durch die Weidenähe sieht man an den genannten Lotus, Prunella, Chrysanthemum und Leontodon.

Die 22 kursiv gedruckten Arten sind in Hegi's Reliktgruppe von 1902.

Der beschriebene Ort liegt in der Subalpinstufe und ist durch den Uebergang von Wald zu Geröll- und Felsvegetation gekennzeichnet.

Der Vergleich mit der Flora auf dem Kies des Ampfererbodens (s. oben S. 210), der 390 m tiefer, horizontal aber nur einen Kilometer von jenem Felshang entfernt liegt, zeigt, dass einige Arten, die feuchtes Geröll bewohnen, wie die genannten Steinbreche, bis hier herab reichen.

*Saxifraga oppositifolia* kommt auch von Ampfererboden neckeraufwärts an einer feuchten, beschatteten Schluchtwand vor (s. oben S. 218).

### Besiedlungsmöglichkeit während dem Glazial.

Während der breite Rücken von Regelstein in 1318 m zur Risseiszeit und der Höhenzug zwischen Thur und Necker in der Breite von Ebnat zur Würmeiszeit vom Eise bedeckt waren (Frey 1916, S. 66 u. Beil. II), gehören die oben besprochenen Pflanzenstandorte doch je nach der orographischen Beschaffenheit entweder zu nur sommers schneefreien Stellen unterhalb der Firngrenze<sup>1)</sup> oder zu den dem Schnee keine Lagerstatt bietenden Kämmen im Nährgebiet (l. c. Beil. I).

Auf der Karte des Säntisgletschers von Gutzwiller (1873) ist das Sammelgebiet des Neckers wie auch das Kronberggebiet als unvergletschert eingetragen, und Frey gibt auf seiner Karte am Hinterfallenkopf-Südhang einen erratischen Block zwischen 1300 m und 1400 m an.

Für die Datierung der Hinterfallenkopfflora stünde also das Feld bis in die letzten Gletscherzeiten frei. Die Zeitbestimmung ist aber belanglos, solange nicht synoekologische oder systematische Gründe eine sicherere Grundlage dafür geben als die umstrittene klimatische es ist.

<sup>1)</sup> Nach Frey, S. 90, lag sie bei einem gewissen Gletscherstand bei 1200—1250 m.

An synoekologischen Gründen ziehe ich einen ehemals dichteren Krummholzgürtel in Frage<sup>1)</sup>, an systematischen das Auffinden von Anzeichen des Endemismus an den Pflanzen der vorgeschobenen Posten.<sup>2)</sup>

*Saxifraga oppositifolia* hat sich am Bodensee zu einer robusteren Rasse (var. *amphibia* Sündermann) ausgeprägt, was für ein höheres Alter der Ansiedlung spricht und die Deutung dieses Postens als Glazialrelikt erhärtet.

## 9. Bilanz der Argumente.

Wir wollen die Ansichten der Forscher, die sich am meisten mit der Reliktfrage auf Voralpengipfeln beschäftigt haben, über folgende 4 Punkte in Erwägung ziehen:

Einwanderungsrichtung, Wanderungsart, Wanderungszeit, Areale.

1. *Schlatter* (1874, S. 371 f.) gewinnt aus einer für die Kantone St. Gallen und Appenzell durchgeführten Verbreitungstatistik die Ansicht, „dass für unsere Gegend die arktische Flora denselben Verbreitungsgesetzen unterlag, wie sie für die alpine Flora gelten; d. h. der nordische Teil unserer Flora ist ebenfalls aus den Zentralalpen, aus Bünden, eingewandert.“

*Hegi* (1902, S. 276 u. 305) lässt die Einwanderung der diluvialen Alpenflora ins Schnebelhorngebiet von S nach N erfolgen, die der nordischen Arten von N nach S.

Ein Teil der Meinungen über die Einwanderungsrichtung hängt mit der Anschauung über das Transportmittel zusammen.

Für *Heer* (S. 579) sind es die Endmoränen und eiszeitlichen Gletscherwasser, *Kägi* (1905, S. 87) spricht von Pflanzentransport durch Gletscher mit seinem Schutt, für *Schlatter* (1874, S. 376) ist es hauptsächlich das strömende Bach- und Flusswasser. Schreibt man dem Wind eine grössere Rolle zu, wie *Nägeli* (1903, S. 69) und *Höhn* (S. 45), so ist Besiedelung von den höheren Alpenketten her, dem „alpinen Ausstrahlungsgebiet“ nach *Kägi* (1913, S. 585), sowieso gegeben.

*Beck* (1904, S. 158) konstatiert die zahlenmässige Abnahme der alpinen und der voralpinen Arten von S nach N in den nördlichen Kalkalpen Nieder- und Oberösterreichs. In den Appenzeller Voralpen nehmen nach *Schmid* (1905, S. 162) die Alpenpflanzen auch von den südlichen zu den nördlichen Ketten ab.

*Schröter* (1883, S. 36) nennt die vorgeschobenen Posten „Nachzügler“, weil ihre Verknüpfung mit der diluvialen alpin-arktischen Flora im Vorland der Alpen nahe liegt. Es wäre eine passive Rückwanderung durch Aussterben, das Wieder-Einziehen eines zur Eiszeit ausgesandten Ausläufers.

*Rytz* (S. 110) ist für den Alpenflor von Napf und Gurnigel im bernischen Hügelland der gleichen Ansicht. Vorstoss oder Rückzug lassen sich aus

---

<sup>1)</sup> Im Kruzelried bei Schwerzenbach, Kt. Zürich, folgt auf die Dryasflora zuerst Torf mit ziemlich häufigen Kiefernresten (Brockmann-Jerosch 1910, S. 109). Das sind aber gemeine Kiefern.

<sup>2)</sup> „Ist der progressive Endemismus geringfügig, so gelingt das Auffinden der von ihm geprägten Formen erst bei peinlicher u. minutiöser Detailforschung.“ Diels 1908, S. 24.



einem stabilen Verbreitungsbilde überhaupt nicht ablesen, wenn nur ein Zentrum in Frage kommt.

Für die Alpenrosen urteilt *Schröter* (1908, S. 120), dass wir kein Mittel haben, den Weg ihrer Einwanderung in das alpine Vorland zu ermitteln, ob er sich zum jetzigen Hauptareal zentripetal oder zentrifugal verhalte. Einwanderung von West nach Ost sei auch nicht ausgeschlossen.

*Gradmann* (1905—14, S. 73) sagt, dass sich Schwarzwald und Alb genau wie Bestandteile des Alpengebietes selbst verhalten, von dem sie doch durch erhebliche Zwischenräume (100 km) getrennt seien: Bei sämtlichen Arten der alpinen Gruppe sprächen die tatsächlichen Verbreitungsverhältnisse durchaus nur für die Wanderungsrichtung von S, SE oder SW.

Für eine Einwanderung N-S ins Schnebelhorn-Gebiet müsste die Abnahme arktischer Arten in dieser Richtung zeugen. Die von *Hegi* (1902, S. 278 f.) angeführten Beispiele von *Rubus Chamaemorus*, *Saxifraga nivalis*, *Cornus suecica* und *Pedicularis sudetica*, die nur bis in die Sudeten gelangten, können die Einwanderungsrichtung ins Zürcheroberland nicht bestimmen. *Schlatter's* Statistik (1873, S. 370) hat nachgewiesen, dass die Anreicherung arktischer Arten nach Norden nur scheinbar ist, weil die mittel- und südeuropäischen Gebirgspflanzen hinter den meist weit und auch arktisch verbreiteten zurückbleiben.

*Braun* (1916, S. 83) nimmt an, dass das Inntal eine Haupteinfallspforte für die *nordisch-alpine* Flora in Graubünden gebildet habe, also eine Wanderung entlang der NE-SW verlaufenden Talfurche.

*Die Auffassung, dass die vorgeschobenen Posten „alpiner“ Arten von den Alpen ausgestrahlt sind, hat am meisten für sich. Der genauere Weg der Wanderung kann aus einem kleinen Gebiet nicht erschlossen werden. Neben der Hauptkomponente S-N können andere von NE oder SW, parallel dem Längsverlaufe der Voralpenketten, bestehen.*

2. Den florensgeschichtlichen Hypothesen liegen mehr oder weniger gefestigte Anschauungen über die Wanderungsart der Pflanzen zu Grunde. Auf den vorhergehenden Seiten wurden schon berührt: das aktive Wandern und passives Wandern durch Transport von Keimen oder Pflanzen mit ihrem Substrat durch die physischen Kräfte der Luft-, Wasser- oder Eisströme und der Verwitterung und Schwerkraft.

Dass die Alpenströme bei Hochwasser Pflanzen herabschwemmen, ist zu augenfällig, um bezweifelt zu werden, nur darf man nicht ausser Acht lassen, dass die Kiesbänke auch durch den Wind besiedelt werden. Das Urteil von *Siegrist* (S. 66): „Ich habe über die Schwimmfähigkeit von Samen der Ufervegetation keine Untersuchungen unternommen, indem nach meinen Beobachtungen die Samenverbreitung durch Wasser eine geradezu unbedeutende Rolle spielt gegenüber der Verbreitung durch den Wind“ lässt sich erklären, da sich Alpenflüsse nach ihrer Läuterung durch einen See, wie an *Siegrist's* Untersuchungsgebiet Schachen bei Aarau, anders verhalten als vorher.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Die bekanntesten Beispiele herabgeschwemmter Alpenpflanzenkolonien finden sich oft beim Eintritt, nie nach dem Durchgang des Flusses durch einen See: Kandergrien b. Thun, Gäsi b. Weesen, Rheinmündung in d. Bodensee, Isar b. München, Enns, Ybbs, Save u. Isonzo im ehem. Oesterreich (diese nach Beck 1904, S. 155).

Im allgemeinen wird der Pflanzenverbreitung durch Tiere noch wenig Wichtigkeit beigemessen.

*Vogler* (1908, S. 736) urteilt, dass die Verbreitung durch Tiere in der alpinen Stufe ganz zurücktrete im Einklang mit dem geringen Tierleben, das dort herrsche. Aus den Prozentzahlen der Arten mit zoochoren Verbreitungsmitteln ergibt sich dies wohl, das Weidevieh kann aber mit der Erde Samen vertragen, ohne dass Häkel- oder Klettanpassungen nötig sind.

Es ist schon öfter darauf aufmerksam gemacht worden. *Gradmann* sagt darüber (1900, S. 98): „Endlich dient häufig der Erdboden als Befestigungsmittel, mit dessen Hilfe sich kleine Früchte und Samen an die Hufe und Klauen der Tiere, an das Schuhzeug der Waldarbeiter und die Räder der Holzwagen anheften.“

*Braun* (1913, S. 207) stellt fest, dass in den Rätisch-Lepontischen Alpen die Verbreitung von *Ranunculus geraniifolius* mit dem Schafweidgang übereinstimme.

*Roth* (S. 88) übernimmt die von *Schlatter* gemachte Bemerkung, *Aconitum Napellus* unter den Felsen von Gräplang sei durch Vieh dahin verschleppt, *Amberg* (S. 120) spricht für dieselbe Art die gleiche Vermutung aus. „*Senecio cordatus* (= *alpinus*) wird offenbar vom Vieh verschleppt,“ „aus den Alpen heimkehrendes Sömmerungsvieh kann in seinen Klauen die Samen (alpiner Pflanzen) in einem halben Tage auf die hiesigen Weiden bringen (Umgebung St. Gallens)“ (*Schlatter* 1915, S. 128 f.).

Auf die Möglichkeit der Verschleppung von Pflanzen durch das Weidevieh machte mich die Umgebung des mit Vieh viel befahrenen Selunwegs aufmerksam. Er führt durch Wald, der gegen die Alp hin an Dichte verliert. Zu beiden Seiten des Weges reicht die Hochstauden-Lägerflur der Alp in wüsten Dickichten in das Unterholz des Waldes hinein. Der Weg ist gepflastert, der Boden in seiner Umgebung aufgerissen, zerstampft, kotig.

Die Alpen sind am Ende des Sommers, besonders nach Regenperioden, kaum zu begehen, so aufgeweicht und verwüstet sind Erde und Vegetationsdecke durch den Tritt des Weideviehs. Die grossen Herden bringen bei der Abfahrt von der Alp eine Versetzung von Weide-Erdreich in den Wald zustande, und damit ist die Möglichkeit der Samenübertragung gegeben.

Wenn man an den grossen, nach allen Seiten gehenden Viehverkehr im Obertoggenburg denkt — in den Hochalpen Sellamatt, Breitenalp und Selun wird Vieh aus 55 Alpen und Weiden der Umgebung und aus stundenweiter Entfernung aufgetrieben (*Schnider*, S. 38) — und an dessen Dauer<sup>1)</sup>, so wird man die Pflanzenverbreitung durch Weidevieh nicht ganz gering veranschlagen.

Aus der Arbeit von *Linkola* (S. 231) bekommen wir Aufschluss über den Einfluss der beginnenden Kultur auf die Flora in Südostfinland. Er sagt, dass durch regeren Verkehr, namentlich Viehverkehr, die Vegetation der Wege sich ändere: sie werde individuenreicher und die Zusammensetzung

<sup>1)</sup> Mindestens ca. 450 Jahre, da der Name Römer-Hofstatt (Hofstatt b. Starckenbach) 1450 figuriert (*Baumgartner* 1901, S. 328 u. 353 Anm.).

ihrer Flora nähere sich der der Landstrasse, sodass geschlossen werden darf, dass wanderndes Vieh indirekt oder direkt zur Pflanzenverbreitung beiträgt.

Die Gesamtwirkung der Pflanzenausbreitung, die Unmenge der in der Vegetation eines Gebietes verfrachteten Keime halte ich für eine bedeutende expansive Macht, aber Hindernisse orographischer, klimatischer und biotischer Natur halten ihr die Wage.

Die grosse Schwierigkeit, aus dem Vergleich der Fundorte auf die Wanderungsart zu schliessen, besteht darin, dass die Erklärung eines Fundortes in den meisten Fällen nicht eindeutig sein kann, wo, wie in der Schweiz, zu den häufigen Wanderungsarten noch der Einfluss der Gletscherbedeckung und der alter Kultur hinzukommen.

Im Streite um die Rolle der schrittweisen und sprungweisen Wanderung halte ich dafür, dass gemeinschaftliches Wandern langsam vor sich geht und deshalb schrittweis genannt werden darf, während für die einzelnen Arten zwischen häufige Schritte kleine Sprünge, seltener grosse Sprünge eingeschaltet sind, Zwischenräume, die nur zu leicht zu grösseren Lücken werden können. Die Arten verhalten sich aber darin sehr verschieden.

3. An Versuchen, die vorgeschobenen Posten „alpiner“ Flora auf Vor-alpengipfeln zu datieren, fehlt es nicht.

*Keller* (1896, S. 16 f.) rechnet zu praeglazial-alpinen Arten eine Gruppe von 10 Arten der Flora von Winterthur und Umgebung, darunter 2 unserer Gruppe: *Ranunculus geraniifolius* und *Campanula cochleariifolia*.

*Hegi* (1902, S. 276 u. 278) verlegt die Alpenpflanzensiedelung des Zürcheroberlandes in die Eiszeit, *Nägeli* (1903, S. 69) und *Schröter* (Früh und Schröter, S. 385 Anm.) in die Zeit der Rückwanderung der Gletscher, doch schränken beide (letzterer 1908 an verschiedenen Stellen) die Reliktgruppe ein, indem für einzelne Arten Neuansiedelung aus den Alpen in neuerer Zeit viel wahrscheinlicher sei.

*Kägi* (1905, S. 83) vermutet für *Carex firma* am Welschenberg, wo bei 1300 m an SE-exponierten Felsen, allen Stürmen ausgesetzt, eine kleine Kolonie besteht, dass ihre Einwanderung in den letzten Jahrhunderten ziemlich sicher sei.

Auch *Schmid* (1905, S. 188) gibt vereinzelte Neuanflüge zu, die Hauptmasse der Alpenpflanzen in den Vorbergen scheint ihm aber längst ansässig zu sein.

Für das Beispiel des Hinterfallenkopfs bin ich zur Ansicht gelangt, dass diese Kolonie in der Tat für eine längere Ortsansässigkeit spricht.

Als Arten, die einer Reliktdeutung entgegenkommen würden, stelle ich folgende kleine Zahl zusammen: *Carex sempervirens*, *Salix retusa*, *Ranunculus alpestris*, *Dryas octopetala*, *Rhododendron hirsutum*, *Soldanella alpina*, *Gentiana Clusii*. Am bezeichnendsten sind *Ranunculus alpestris* und *Gentiana Clusii*.

Zu einer ähnlichen Reduktion der Reliktgruppe gelangt *Kägi* (1905, S. 87). Er sagt in bezug auf das Zürcheroberland: „Eine kleinere Zahl, wie *Soldanella*, *Dryas*, *Gentiana Kochiana*, *Ranunculus alpestris*, *Salix*

retusa mag vielleicht schon während der Eiszeit die eisfreien Höhen bewohnt haben.“

Nach *Höhn* (1917, S. 44) datieren die „alpinen“ Kolonisten der Hohen Rone aus historischer Zeit.

4. Der Datierung ziehe ich die geographische Erfassung der Areale vor.

Gute Ausführungen über den Reliktbegriff findet man bei *Wangerin*, der auf die Definitionsschwierigkeit hinweist. Sie rührt von den recht verschiedenartigen Erscheinungen reliktpflanzlicher Vorkommnisse her.

Die Einteilung *Schröters* haben wir schon behandelt und stimmen ihm bei, dass die darauf gegründete Beurteilung der Glazialrelikte ganz hypothetisch ist.

Damit, dass das Wort „Glazial“ in der Verbindung mit Relikt für das Glazialphänomen in allen seinen Phasen, auch des Rückzuges, gebraucht werden kann, wie *Schröter* (Früh u. *Schröter*, S. 385 Anm.) wünscht, wird man einverstanden sein.

Erwünscht, aber für allfällige Glazialrelikte auf Voralpengipfeln unerfüllbar, ist, was *Warming* (zitiert nach *Wangerin*, S. 6) in seiner Definition des Reliktbegriffes fordert. Er verlangt den palaeontologischen Nachweis einer ehemaligen weiteren Verbreitung der Art, sowie ferner den Nachweis, dass sich seit jener Zeit das Areal der Reliktpflanze bis zur Gegenwart kontinuierlich verringert hat, und dass die vorhandenen Standorte auch wirklich Ueberbleibsel des ehemaligen zusammenhängenden Wohngebietes sind.

*Rytz* (S. 109) vertritt in seiner Definition eine ideelle Forderung: nicht alle diluvial nachgewiesenen Arten sollen Glazialpflanzen genannt werden, sondern nur solche, „die direkt eine Parallele erlauben mit dem eiszeitlichen Klima.“

Endlich erklärt *Wangerin* (S. 7) über die Glazialrelikte Norddeutschlands: „Selbstverständlich kann die Bezeichnung der fraglichen Arten als Glazialrelikte nur den Sinn haben, dass dieselben sich seit der Eiszeit überhaupt bei uns erhalten haben, nicht aber, dass sie seit jener Periode dauernd dieselben, noch heute von ihnen bewohnten Standorte innegehabt hätten; denn in welcher Weise hier Erhaltung, Verdrängung und sekundäre Ausbreitung ineinandergreifen, wird sich aus den heutigen Verbreitungstatsachen im einzelnen nicht mehr enträtseln lassen.“

Demgegenüber ist zu sagen, dass das Voralpengebiet bevorzugte Standorte besitzt, die aus dem Eis unvergletschert aufragenden Nunataker, an die sich gerade die Alpenpflanzenkolonien anschliessen. Ihre von *Hegi* behauptete Deckung mit dem eisfreien Gebiet wird von *Nägeli* (1903, S. 65) bestritten. Einige Häufungen „alpiner“ Arten treffen mit Nunatakern zusammen — so Schindlenbergerhöhe, Hinterfallenkopf, Kronberg. Abweichungen ergeben sich vielfach, sodass die *Hegi'sche* Reliktgruppe in dieser Beziehung nicht glücklich gewählt ist. *Gäbris* und *Fähnern* sollen nicht Nunataker gewesen sein (*Blumer*) und besitzen die Grosszahl der im Schnebelhorngebiete vorkommenden Pflanzen doch (*Schmid* 1905, S. 171 ff.).

Zerrissene Areale können verschieden interpretiert werden. Entweder wird Kontinuität durch erloschene Standorte hergestellt, oder es wird die



Disjunktion als das Ergebnis der Verbreitungsweise der Art an der Peripherie ihres Areales betrachtet.

Beide Erklärungen haben Wahrscheinlichkeit für sich, die letztere ist aber unbefriedigender als die erstere, solange in der sprungweisen Verbreitung keine geographische Bedingtheit deutlich wird.

*Trientalis europaea*, die in Mitteleuropa gewöhnlich als Glazialrelikt gilt und auch einen Standort am Schwendisee ob Unterwasser besass (in neuerer Zeit nicht mehr gefunden), hat in den Alpen zerstreute Standorte, die mindestens 90 km Kartendistanz von einander entfernt liegen (Pampanini, S. 177 f.). *Brockmann-Jerosch* (1910, S. 104) erklärt ihre Disjunktion durch vereinzelt und mehrfache sprungweise Einwanderung und lässt ihre Reliktnatur nicht gelten (in Übereinstimmung mit Pampanini). Das ist ein Verzicht auf Erklärung, wenn über Wanderungsmittel und -richtung nichts gesagt werden kann. Einschleppung durch den Menschen wird schwerlich vorliegen, denn *Trientalis* ist nach *Linkola* hemerophob. So nennt er in einem Gebiete ursprüngliche Arten, deren Gesamtaufreten unter dem Einfluss der Kultur gelitten hat (S. 238). *Pampanini* betrachtet die Art als ähnlichen Gesetzen unterliegend wie *Oxycoccus quadripetalus* und *Andromeda polifolia*. *Linnaea borealis* liesse sich zur selben Gruppe ziehen (Pampanini, S. 173). Die Gemeinsamkeit mit diesen Arten spricht doch sehr dafür, dass die florensgeschichtliche Entwicklung ihre Areale auf das heutige Mass beschnitten hat.

So gibt es Vorkommnisse, für die man Reliktdeutung annehmen muss, ohne dass ihre heutigen Fundstellen unvergletschert gewesen zu sein brauchen. Umso unwahrscheinlicher macht das teilweise Übereinstimmen der „alpinen“ Pflanzen in den Voralpen mit dem gletscherfreien Gebiet einen ursächlichen Zusammenhang dieser Erscheinung mit der Eiszeit.

„Die Grenzzonen der geschlossenen pflanzlichen Höhengürtel eines Gebirges verlaufen immer in bald auf-, bald absteigenden Kurven, und die Ausbuchtungen benachbarter Regionen greifen oft wie Finger ineinander“ (Gräntz, S. 148, zitiert damit Ratzel).

*Beck* hat dieses Verhalten für die untere Grenze der Voralpenregion in den niederösterreichischen Alpen kartographisch abgeleitet. Er hat das gesellige Auftreten von zwei Voralpengewächsen, *Helleborus niger* und *Gentiana Clusii*, zur Absteckung der unteren Grenze der Voralpenregion benutzt. „Im Verfolg dieser natürlichen Grenzlinie gelangt man“, schreibt er, „zu der bemerkenswerten Tatsache, dass ebenso wie die Region der Ebene und des Hügellandes auch die Voralpenregion zungenförmig in das Bergland einschneidet; freilich mit dem Unterschied, dass erstere in weit geöffnete, wärmere Täler ansteigt, letztere aber in kühlere, mehr eingeeengte Gebirgsschluchten herabgreift.“

Das Zürcheroberland stellt mit seinen subalpin-alpinen Arten eine, zwischen breiten Gletschertälern liegende, weit vorgestreckte Ausbuchtung dieser Flora dar.

Die Ausbuchtung ist mit den Isohypsen gleichsinnig, während beim Herabsteigen jener Pflanzen in Schluchten ungleichsinnig.

## 10. Ergebnisse an Tatsachen, Auffassung und Fragestellung.

Die subalpin-alpinen Arten wählen Standorte, an denen edaphische, klimatische und anthropogene Faktoren, die sie begünstigen, erkennbar sind.

Der wichtigste Umstand ist ihr Vorkommen auf den Nordabhängen der Berge.

Die Ansicht, dass die Arten den gegenwärtigen klimatischen Verhältnissen kaum mehr gewachsen seien, ist für die ganze Gruppe nicht richtig. Ich halte sie vielmehr für besiedelungstüchtig.

Die Artengruppe in der Umgrenzung von *Hegi* hat ihren Schwerpunkt in der subalpinen Stufe. Sie ist für die Verteidigung einer Relikthypothese ungeeignet und muss, wenn diese geprüft werden soll, vermindert werden.

Als Frage ergibt sich, ob die Arten in den Zusammenhang mit *Pinus montana* gestellt werden müssen und ihre vorgeschobenen Posten einem früher weiter herabreichenden Krummholzgürtel verdanken.

Die Entfernung der vorgeschobenen Posten vom Hauptareal liegt auf der Grenze, wo leichter Disjunktion behauptet als Kontinuität nachgewiesen werden kann. Das Urteil darüber, das zu Zwecken der Kartierung nötig ist, ergibt sich aus der jeweiligen Auffassung des Wesens der vorgeschobenen Posten.

Eine neuentdeckte Alpenpflanzeninsel liegt auf der Nordseite des Hinterfallenkopfs im Quellgebiete des Neckers. Das Zusammentreffen ihrer Lage mit einem unvergletscherten Gipfel ist interessant und in seiner Bedingtheit noch unerklärt. Für die Datierung der Kolonie aus der Eiszeit hat dieser Umstand zu wenig Gewicht.

*Ueber Wanderungsrichtung, -art und -zeit darf man annehmen:*

Die vorgeschobenen Posten sind von den Alpen ausgegangen.

Die Wanderungsart ist eine kombinierte. Das Vordringen eines Pflanzenvereins kann nur ein schrittweises, langsam vor sich gehendes sein.

Auf eine Datierung der Alpenpflanzeninseln ist zu verzichten, bis eine sichere Grundlage für die Parallelisierung mit geologischen und palaeoklimatologischen Hypothesen gefunden ist.

Der Augenschein legt die Annahme längerer Ortsansässigkeit nahe. Die Erklärung, die Alpenpflanzeninseln seien rezent, befriedigt nicht.

*Ueber Reliktbegriff und Areale:*

Der Reliktbegriff ist nur in einer weiten Fassung, gelöst vom topographischen Orte, und mit dem Gesamtareal verknüpft, pflanzengeographisch wichtig und zudem nützlicher, weil so für kleine Gebiete aufgestellte Behauptungen, die unbeweisbar sind, verhütet werden.

Der vorgeschobene Posten subalpin-alpiner Arten des Zürcheroberlandes lässt sich als Ausbuchtung der nördlichen Grenze des Areales der Voralpengewächse gegen das Mittelland auffassen.

Die Untersuchung kann auf allen angedeuteten Linien weitergeführt und befestigt werden. Zur Beobachtung des Bestehenden kann das Experiment in der Natur treten. Ein Vorschlag wäre, die Alpenpflanzenkolonie am Hinterfallenkopf zu zerstören und die Besiedelung bis zum Gleichgewichtszustand zu verfolgen.