

Problematik des Dealpinismus in der tschechoslowakischen Flora

Problematika dealpinismu v československé květeně

Vladimír Skalický

SKALICKÝ V. (1990): Problematik des Dealpinismus in der tschechoslowakischen Flora. (Problems of dealpinism in the Czechoslovak flora.) — Preslia, Praha, 62 : 97–102.

Keywords: Dealpine, demontane and penalpine species, dealpine taxogenesis, dealpine communities, Czechoslovakia

In a number of plant species and communities, the term “dealpine” is used incorrectly. However, recent dealpines occur within some meadow species the origin of which requires further examination. Dealpine plants mostly show conspicuous light requirements. Modern taxonomical methods (e.g. karyology) should be used to evaluate the dealpine taxogenesis.

Lehrstuhl für Botanik, Naturwissenschaftliche Fakultät der Karls-Universität, Běnátská 2, 128 01 Praha 2, Tschechoslowakei

Der Begriff „Dealpin“ ist in der Phytogeographie scheinbar klar, annähernd in einer Hälfte aller Fälle wird er jedoch falsch benützt. Es genügt, schon die von den selben Autoren des Begriffs, d.h. von SCHUSTLER und DOMIN, angeführten Beispiele, vor allem jedoch die von THORN (1957) veröffentlichte zusammenfassende Tabelle durchzugehen. SCHUSTLER (1918: 49, 54, 122 →) bezeichnet als Dealpine irrtümlich z.B. *Hieracium bifidum* KIT., *H. pallidum* BIV., *Hackelia deflexa* (WAHLENB.) OPIZ, *Biscutella laevigata* s.l., *Libanotis pyrenaica* (L.) BOURGEOU, *Cotoneaster integerrimus* MED., *Sorbus aria* (L.) CR., *Allium strictum* SCHRADER, das Paar *Allium montanum* F. W. SCHMIDT und *A. angulosum* L., später ergänzt er (SCHUSTLER 1923) noch *Pulsatilla vernalis* (L.) MILL., aber er selbst versetzt richtig unter andere Elemente *Bupleurum longifolium* L., *Pleurospermum austriacum* (L.) HOFFM. und *Saxifraga rosacea* MOENCH. PODPĚRA (1921 : 59) führt als Dealpine weiter *Asplenium viride* HUDS., *Phyllitis scolopendrium* (L.) NEWMAN, *Polystichum aculeatum* (L.) ROTH, *Berberis vulgaris* L., *Thalictrum aquilegifolium* L. und *Sedum album* L. ein. Es besteht heutzutage auch Bestrebung um eine kritische Bewertung der Dealpine Mitteleuropas, z.B. HOLUB et JIRÁSEK (1967), Vergleichende Chorologie... von MEUSEL und Kollektiv oder ROTHMALER's Exkursionsflora... in Arealdiagnosen. Dieser Begriff bezieht sich nicht auf die Alpen, sondern auf den Begriff die Alpiden, d.h. die Hochgebirge. Er stellt eine Bezeichnung für die Pflanzen der alpinen (bzw. der alpinen und subalpinen) Stufe dar, d.i. der Stufen oberhalb der Waldgrenze, die mindestens in irgendwelchem Teil ihres Arealis die florogenetisch später entstandenen Lokalitäten in wesentlich tieferen Vegetationsstufen besitzen. Die dealpinen Pflanzen sind vorwiegend ausgeprägte Heliophyten (Lichtnummer

nach Ellenberg 6—9). Diese Eigenschaft behalten sie zumeist, während die anderen Eigenschaften (z.B. die Beziehung zur Feuchtigkeit des Standortes) bei ihnen schwanken.

Von den dealpinen Pflanzen müssen die demontanen unterschieden werden, d.h. die Pflanzen von Bergwaldstufen (wenn auch sie oft in die subalpine Stufe reichen), die ihren genetisch abgeleiteten Ursprung in tiefen Lagen meistens an schattigen oder halbschattigen Standorten haben. Die demontanen Pflanzen in der Tschechoslowakei sind z.B. *Dentaria enneaphyllos* L., *Ribes alpinum* L., *Rosa pendulina* L., *Pleurospermum austriacum* (L.) HOFFM., *Bupleurum longifolium* L., *Cicerbita alpina* (L.) WALLR., *Lunaria rediviva* L. u.a.

Vor allem die Geobotaniker benützen viele phytogeographische Begriffe unrichtig. Da keine Waldgesellschaft alpin ist, kann sie auch dealpin nicht sein. Zlatníks Begriff des dealpinen Buchenwaldes oder dealpinen Kiefernwaldes (zumeist die Gesellschaften des Unterverbandes *Cephalanthero-Fagenion* oder des Verbandes *Erico-Pinion*) bedeutet, dass in diese Bestände einige dealpine (oft jedoch auch demontane, penalpine und andere) Arten eintreten, natürlich überwiegen hier die Arten der Waldgesellschaften. Das betrifft allerdings auch die Nichtwaldgesellschaften. Keine alpine Gesellschaft in derselben Gestalt kommt in der kollinen oder submontanen Stufe vor. Bei der Anwendung des Terminus „dealpin“ in der Phytozönologie sollte eine gehörige Analyse durchgeführt und eine Begründung beigebracht werden, warum und in welchem Sinne dieser Begriff benützt wird. Die alpinen Arten, d.h. die Arten des alpinen waldlosen Gebiets, einschliesslich der arкто-alpinen Arten (d.i. der Arten der alpinen und arktischen waldlosen Gebiete) können in der weiteren Auffassung auch die subalpinen bzw. subarktischen Arten einschliessen. Bedient man sich einer feineren Klassifizierung, dann können die eigentlichen dealpinen Elemente im engeren Sinne von den desubalpinen unterschieden werden, wie es z.B. bei MEUSEL et al. (1978) zu finden ist.

Als Apodealpine werden die Arten bezeichnet, bei denen ihre alpine Hauptverbreitung durch einen erheblichen Hiatus getrennt ist von einzelnen Lokalitäten oder ganzen isolierten, in tieferen Lagen in der Regel relikten, d.h. schon während des Glazials entstandenen und durch den Hiatus im Verlaufe der postglazialen Entwicklung abgetrennten Arellen. Die Syndealpine sind dagegen durch die mehr oder weniger kontinuierliche Verbindung ihres Vorkommens in den tieferen Stufen mit dem ursprünglichen Kern der alpinen Verbreitung gekennzeichnet. Hierher zählt man fast alle rezenten Dealpine, bei denen der Dealpinismus im Holozän bis zur Gegenwart entsteht, und zwar am häufigsten infolge der Entwaldung in der prähistorischen oder bis in der historischen Zeit. Absichtlich übergehe ich hier die gebräuchlichen und oft mechanisch und unrichtig benützten Vorstellungen von der „Herabschwemmung“ aus dem Hochgebirge in tiefere Lagen längs der Wasserläufe. Es ist wahr, dass durch die Linienmigration längs der Wasserläufe besonders dort, wo es noch heute die Kiessandanschwemmungen mit ungeschlossener Vegetationsdecke gibt, die in der Tschechoslowakei nur auf das Karpatensystem beschränkt sind, das dealpine Vorkommen der ihrer Herkunft nach alpinen Pflanzen entstand und bis heutzutage entsteht. Auf dem Gebiet des Böhmisches Massivs gibt es jedoch keine Standorte von diesem Charakter in der historischen Zeit, da diese durch lehmige Anschwemmungen in der histo-

rischen Zeit und oft dank der prähistorischen Besiedlung schon vorher überdeckt wurden. Diese Tatsache wurde in den phytogeographischen Erwägungen unserer Botaniker überhaupt nicht in Betracht gezogen. Eine Reihe von Syndealpinen verbreitete sich an geeignete Standorte in den tieferen Lagen vor allem als Folge der mit der Viehweidetätigkeit des Menschen (in der prähistorischen oder erst in der historischen Zeit) verknüpften Entwaldung, die nicht nur die flussnahe Landschaft betraf. Viele ursprünglich alpine Arten fanden ihre Nische in diesem waldlosen Gebiet und gliederten sich als Bestandteil der natürlichen Ersatzgrasgesellschaften der tieferen Lagen ein. Ihr dealpiner Charakter ist deshalb oft verwischt durch ihre oft sehr ausgedehnte Verbreitung an Standorten, die den relikten Charakter entbehren im Gegensatz zu den Apodealpinen. Ein kritischer Zutritt ist hier angebracht. Der Entwaldungsprozess in tieferen Lagen im Zusammenhang mit der Viehzucht und mit der Entstehung von Wiesen seit den prähistorischen Zeiten bis zum Anfang unseres Jahrhunderts hat einer Anzahl von Arten der waldlosen Hochgebirgsgebiete ermöglicht, dass sie sich schritt- oder auch sprungweise (bei anemochoren Arten) in ungewöhnlichem Mass auch in den tieferen Lagen der Waldvegetationsstufen verbreiteten. Bei einigen Arten kam es sogar so weit, nachdem sie eine bedeutende Komponente der Wiesenphytonosen gebildet haben, dass sie eher für Tiefenben- bis Vorgebirgsarten gehalten werden als für Arten der Gebirgsgrasgesellschaften oberhalb der Waldgrenze. Diese Fälle des rezenten bzw. subrezentent Dealpinismus meistens gehören zu den Syndealpinen. Als Beispiele können z.B. *Gentiana verna* L., *Phyteuma orbiculare* L. (s.l.) oder *Trollius altissimus* Cr. angeführt werden. Es gibt jedoch auch Arten, bei denen in der Wertung ihres Dealpinismus (einschliesslich des Desubalpinismus) Vorsicht am Platze ist, wenn auch hier mit einer grösseren oder kleineren Wahrscheinlichkeit auch z.B. *Polygonum bistorta* L. (SKALICKÝ 1980), *Linum catharticum* L., *Parnassia palustris* L., *Nardus stricta* L., *Juncus alpino-articulatus* CHAIX, *Calycoorsus stipitatus* (JACQ.) RAUSCHERT, *Anthoxanthum odoratum* L., *Festuca rubra* agg., *Hypericum maculatum* Cr., *Tofieldia calyculata* (L.) WAHLENB., *Thesium alpinum* L., *Gentianella* sp. div., *Primula farinosa* L., *Allium schoenoprasum* L., *Carex ornithopoda* WILLD. sowie die desubalpinen Arten *Veratrum album* L. und *V. lobelianum* BERNH. gehören.

Zahlreiche erweisbare Syndealpine mit allen Übergängen zu den Apodealpinen auf den Kiesbänken der Alpenflüsse sind in den Karten von BRESINSKY (1965) erfasst. Diese Erscheinung ist verhältnismässig selten im Böhmischem Massiv (Desubalpine sind z.B. *Aconitum callibotryon* REICHENB., *Delphinium elatum* L., *Viola biflora* L., wohl auch *Polemonium caeruleum* L. an der oberen Moldau), oft begegnet man ihr dagegen in den Karpaten (von den bisher nicht genannten Arten sind es z.B. *Tozzia alpina* L., *Pinguicula alpina* L., *Leontopodium alpinum* CASS., *Primula auricula* L., *Aconitum firmum* REICHENB., *Cortusa matthioli* L., *Kernera saxatilis* (L.) REICHENB., *Gentiana clusii* PERR. et SONG. usw.). Es ist jedoch zu betonen, dass die Bezeichnung einer bestimmten Pflanzenart als eines Dealpins sich oft nur auf einen Abschnitt ihrer Verbreitung, nicht auf das ganze Areal bezieht.

Durch Klimaänderungen im Quartär kam es nicht nur zu dynamischen Änderungen in den Arealen einzelner Arten, sondern auch zur Entstehung neuer Unterarten und Arten, die im Raum der Gebirge und in deren Umgebung ihr spezifisches Milieu — sowohl im geographischen als auch im öko-

logischen Sinne — einnahmen. Nur einige Gruppen stehen mit dem Dealpinismus und mit dem an diesen anknüpfenden Speziationsvorgang (dealpine Taxogenese) im Zusammenhang. So steht die Sache z.B. bei der Entstehung der Arten des Aggregats *Sesleria caerulea* agg., nicht jedoch bei der Entstehung z.B. von *Biscutella laevigata* s.l.. Eine neue Einsicht in diese Problematik hat die Karyologie gebracht. Die ursprünglicheren Typen sind unter den Arten mit einer niedrigeren Stufe der Ploidie zu suchen, die mehr abgeleiteten weisen eine höhere Stufe der Ploidie oder bei derselben Stufe einen mehr abgeleiteten Karyotyp auf. Beim Komplex *Sesleria caerulea* agg. ist die niedrigste Ploidie eben bei *Sesleria albicans* KIT., *S. caerulea* (L.) ARD. s.s. (= *S. uliginosa* OPIZ) und *S. heuffleriana* SCHUR (bei allen $2n = 28$), während bei *S. tatrae* (DEGEN) DEYL., *S. bielzii* SCHUR, *S. sadleriana* JANKA, *S. hungarica* UJHELY, *S. kalnikensis* JÁV. die Stufe höher ist ($2n = 56$). Der ancestrale Typ entstand offensichtlich im Hochgebirge und war wahrscheinlich der heutigen Art *S. albicans* KIT. nächstverwandt, angesichts ihres beträchtlichen Alters und ausgedehnten Areals (isolierte Lokalitäten auf Island, auf den Britischen Inseln und im Sierra Nevada-Gebirge in Spanien), das am weitesten gegen Westen vorgeschoben ist. Viele vikarisierende oder substituierende Arten besitzen kleinere Areale (bzw. einige kleinere Arellen) in den Gebirgen des Mittelranns bis des Südtails von Mitteleuropa. Die einzige weitere Art mit einem grösseren Areal und mit den abweichendsten ökologischen Ansprüchen ist *S. caerulea* (L.) ARD. s.s., die jedoch unter den dealpinen Arten oder Artenkreisen von ihrem ökologischen Benehmen nicht abschweift: Kalksteinfelsen oberhalb der Waldgrenze, isolierte basiphile relikte Felsstandorte in tieferen Lagen, basiphile Flachmoorwiesen. Alle *Sesleria*-Arten sind heliophil in einer Amplitude vom Volllicht bis höchstens in den Halbschatten; ihre gemeinsame Eigenschaft ist die Gebundenheit an karbonathaltige Mineralböden. Einige Arten tieferer Lagen, die im Hochgebirge nicht wachsen, weisen höhere Chromosomenzahlen auf, was auf ihre Ableitung (bei uns *S. sadleriana* JANKA) von den Hochgebirgsarten hindeutet, nicht umgekehrt (s. auch DEYL 1946). — Weitere Beispiele der möglichen dealpinen Taxogenese: *Myosotis alpestris* F. W. SCHMIDT ($2n = 24$), *M. stenophylla* KNAF ($2n = 48$); *Minuartia verna* agg. [*M. gerardii* (WILLD.) HAYEK, *M. caespitosa* (WILLD.) DEGEN, *M. smejkalii* DVOŘÁKOVÁ ($2n = 24$), *M. glaucina* DVOŘÁKOVÁ ($2n = 48$)]; *Trisetum alpestre* (HOST) P. B. ($2n = 14$), *T. flavescens* (L.) P. B. ($2n = 28$); *Leucanthemum vulgare* LAM. subsp. *alpicola* (GREMLI) Á. LÖVE et D. LÖVE ($2n = 18$), *L. ircutianum* DC. ($2n = 36$). Es wäre notwendig auch die Artenpaare *Vaccinium gaultherioides* BIGELOW ($2n = 24$) — *V. uliginosum* L. ($2n = 48$) oder *Oxycoceus microcarpus* RUPR. ($2n = 24$) — *O. palustris* PERS. ($2n = 48$) zu untersuchen. Vormalis schien es, dass ebenfalls der Fall des Artenpaares *Anthoxanthum alpinum* Á. et D. LÖVE und *A. odoratum* L. hierher gehört, aber bei den beiden Arten wurden im Alpengebiet die Chromosomenzahlen sowohl von $2n = 10$ als auch von $2n = 20$ gefunden, so dass die Verhältnisse hier weit verwickelter sind (FELBER 1986) und die Chromosomenzahlen nicht einmal für die Unterscheidung beider Arten anwendbar sind. Bei der Mehrheit von Taxa ermöglicht uns nicht die blossе Kenntnis der Chromosomenzahl die Möglichkeit der dealpinen Taxogenese zu beweisen, und ebenfalls nur manchmal, bei einer übereinstimmenden Ploidie, kann sie bei der Unterscheidung des ursprünglicheren oder abgeleiteten Karyotyps

behilflich sein. Bei denjenigen Taxa, wo sich an der Speziation ausser der Polyploidisation auch die Hybridisierung beteiligte, sind die Verhältnisse ebenfalls komplizierter, und es ist notwendig, in solchen Fällen (z.B. in den Gattungen *Knautia* oder *Avenula*) das Wort der Spezialisten zu hören.

Nun zu einigen Fällen der möglichen penalpinen Taxogenese. Zur Lösung der Artenproblematik des Komplexes *Biscutella laevigata* trug die Karyologie vor allem dadurch bei, dass die Korrelation zwischen $2n = 18$ und den Pflanzen tieferer Lagen nachgewiesen wurde, während die Mikrospesies der Hochgebirge eine höhere Stufe der Ploidie aufweisen — siehe z.B. BRESINSKY 1965, auch wenn z.B. *B. laevigata* L. subsp. *laevigata* im Alpenraum und im Vorgebirge auch den Charakter eines Syndealpins trägt. Ein analoger Fall ist ebenfalls in der Gattung *Globularia* zu finden: *G. punctata* LAPEYR. ($2n = 16$, während der alpine Typ *G. cordifolia* L. die Chromosomenzahl von $2n = 32$ hat).

Bei einer Anzahl heliophiler Arten kam es zur Unterscheidung von Typen oberhalb der Waldgrenze (die eventuell durch die Tätigkeit des Menschen nach unten verschoben werden kann) und von Typen der waldlosen Standorte (oder von sehr lichten Wäldern) in tieferen Lagen, aufgrund der gegenwärtigen Kenntnisse kann jedoch keiner der beiden Typen als älter oder jünger bezeichnet werden. Manchmal haben sich diese Typen auch morphologisch unterschieden. Dies betrifft z.B. die intraspezifischen Taxa von *Pulsatilla vernalis* (L.) MILL., *Viola saxatilis* F. W. SCHMIDT, *Trifolium pratense* L., die Mikrospesies von *Carex flava* agg., *Leontodon hispidus* agg., Differentiation einiger *Gentianella*-Arten, die Artenpaare *Vicia cracca* L. and *V. oreophila* ŽERTOVÁ, *Linum perenne* L. und *L. extraaxillare* KIT., *Dianthus superbus* L. und *D. speciosus* REICHENB., *Rumex acetosa* L. und *R. alpestris* JACQ., *Pinus rotundata* LINK und *P. mugo* TURRA und viele andere. Gelingt es jedoch die Ursprünglichkeit des Hochgebirgstyps und den abgeleiteten Charakter des Typs in tieferen Lagen nachzuweisen, ist in solchem Falle der abgeleitete Typ evolutionsmässig ein Dealpin.

Was für ein Schlusswort ist zu sagen?

Zahlreiche Typen der primär waldlosen (und schütter bewaldeten) Gebiete, d.i. des alpinen, arktischen, kontinentalen, mediterranen, felsigen, aber auch des durch die anthropische Tätigkeit entstandenen waldlosen Gebiets, hängen ökologisch wie auch phytogeographisch zusammen. Die Fragen des Dealpinismus (d.h. einzelne Typen der Dealpine und der dealpinen Taxogenese) sowie der verwandten Erscheinungen (Penalpinismus) sind bei jeder Art in verschiedenen Teilen des Areals selbständig und komplex zu lösen. Ohne Kenntnis der Quartärentwicklung der Natur von Mitteleuropa, das durch den Menschen sehr stark beeinflusst wurde und wird, kann man besonders an die Beurteilung der rezenten Dealpinen nicht herantreten. Zwischen den Apodealpinen und den Syndealpinen gibt es nicht immer eine scharfe Grenze. Die dealpine Taxogenese muss mit Hilfe sämtlicher Methoden beurteilt werden, mit denen die moderne Taxonomie arbeitet. Es wäre deshalb jetzt noch vorzeitig, die Übersichtstabellen von Dealpinen und Erscheinungen des Dealpinismus in der tschechoslowakischen Flora am Schluss dieses Beitrags zusammenstellen zu wollen.

Dealpínskými rostlinami rozumíme takové druhy, které mají těžiště svého primárního rozšíření v stupních nad hranicí lesa a alespoň v některé části svého areálu později vzniklé lokality nebo arely na příhodných stanovištích nižších lesních stupňů. Jsou výraznými heliofyty, naopak demontánní druhy jsou vesměs druhy stinné. Použití termínu dealpínský pro společenstva je nutno vysvětlit a doložit řádným rozbořem, u lesních společenstev je použití nesprávné. Asi polovina druhů označovaných v naší květeně jako dealpínské patří do jiných skupin, ale naopak je řada jiných, hlavně ze skupiny recentních dealpínů (včetně desubalpinů), které by sem mohly náležet. Nejsložitější je posouzení dealpínské taxogeneze, při níž je nutno využívat různá kritéria současné taxonomie (studium vývojového centra ancestrálního druhu, centra maximální variability, kritická aplikace karyologických zjištění, kritické zhodnocení ekologického chování taxonů, jejich cenologické vazby i charakteru stanovišť). U řady vývojově příbuzných taxonů došlo k rozlišení na typy reliktních stanovišť bezlesí, ale není možno podle současných znalostí označit žádný z nich za původnější nebo za odvozenější; zde není možno hovořit o dealpínské taxogenezi, i když ani zde není vyloučená.

LITERATUR

- BRESINSKY A. (1965): Zur Kenntnis des circumalpinen Florenelementes im Vorland nördlich der Alpen. — Ber. Bayer. Bot. Ges., München, 38 : 5—67.
- DEYL M. (1946): Study of the genus *Sesleria*. — In: Opera Bot. Čech. 3 : 1—257, Praha.
- DOMIN K. (1922): On dealpine types. — Acta Bot. Bohem., Praha, 1 : 60—63.
- FELBER F. (1986): Distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L.s. lat. en Suisse. — Bot. Helv., Zürich, 96 : 145—158.
- HOLUB J. et JIRÁSEK V. (1967): Zur Vereinheitlichung der Terminologie in der Phytogeographie. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 2 : 69—113.
- MEUSEL H. et al. (1978): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. II. Text + Karten. — 418 p., map. p. 259—421, Jena.
- PODPĚRA J. (1921): Fytogeografický rozbor nálezu *Cortusa Matthioli* L. na Moravě. — Sborn. Klubu Přírod. Brno 3(1920) : 51—70.
- SCHÖNFELDER P. (1968): Adalpin — dealpin, ein historisch-chorologisches Begriffspaar. — Mitt. Florist.-Soziol. Arb.-Gem., Todenmann/Rinteln, ser. n., 13 : 5—9.
- SCHUSTLER F. (1918): Xerothermni květena ve vývoji vegetace české. — 131p., Praha.
- (1923): The dealpines, their nature and importance. — In: Věstn. I. Sjezdu Čs. Bot. v Praze, p. 57—58, Praha.
- SKALICKÝ V. (1980): Galérie horských druhů. Rdesno hadí kořen — *Polygonum bistorta* L. (= *Bistorta major* S. F. Gray). — Živa, Praha, 28 : 15.
- THORN K. (1957): Praealpin — Dealpin. Wandlungen eines Arealbegriffes. — Mitt. Florist.-Soziol. Arb.-Gem., Stolzenau/Weser, ser. n., 6—7 : 79—89.
- (1958): Die dealpinen Felsheiden der Frankenalb. — S.-B. Phys.-Med. Soz. Erlangen 78(1955—1957) : 128—204.
- ZLATNÍK A. (1960): Waldtypengruppen der Slowakei, — 195 p., Brno.

Eingangen am 10. August 1989