

Abriss der chorologischen Entwicklung der Gattung *Thesium* (*Santalaceae*) in der Paläoholarktis

Thesium - Studien XXI.

Nástin chorologického vývoje rodu *Thesium* v Paleoholarktidě

Radovan H e n d r y c h

Botanisches Institut der Karls-Universität, Benátská 2, Praha 2

Eingegangen am 21. Juli 1967

Abstrakt — Die vorliegende Arbeit enthält eine Gesamtübersicht der phytogeographischen Verhältnisse innerhalb der Gattung *Thesium* und in dieser Richtung sowohl ihre Stellung im Tribus *Thesieae* als auch in der ganzen Familie *Santalaceae*. Der geographische Aspekt der Gattung *Thesium* weist auf ihr hohes Alter, zumindest auf den Anfang des Tertiärs hin. Das primäre Zentrum der Gattung *Thesium* lag wahrscheinlich in Südafrika, von wo sie auf die nördliche Halbkugel imigrierte. Hier verlief die weitere Entwicklung, hauptsächlich im Gebiet des Paläomediterrans, sowie in der breiten Gebirgszone der Alpenfaltung angefangen vom Atlas bis zum Himalaja. Diese Entwicklung war jedoch keine sehr gleichmässige und zahlreiche Hiäte zwischen den Arealen und morphologische Verschiedenheiten der Arten weisen auf eine breite und häufige Extinktion hin, welche wahrscheinlich hauptsächlich in der Glazialperiode des Quartärs entstand.

In dieser Arbeit lege ich einige Ergebnisse eines mehrjährigen Studiums der Gattung *Thesium* mit ihren auf der nördlichen Halbkugel verbreiteten Arten vor. Ich befasse mich hier besonders mit den geographischen Fragen unter Berücksichtigung des Gesamtcharakters der studierten Gattung.

Aus der ganzen Verteilung des Areals und hauptsächlich aus der zahlenmässigen Vertretung der Arten ist ersichtlich (Fig. 1), dass *Thesium* eine Gattung mehr extratropischen Charakters darstellt, und zwar besonders auf der nördlichen Halbkugel, die ja ausdrucksvoll an die gemässigte Zone gebunden ist. Wenn man verhältnismässig nur die wenigen Arten des tropischen Afrikas betrachtet (siehe z. B. ROBYNS et LAVALRÉE 1944, 1961 etc.), so kommen in den Tropen der nördlichen Halbkugel, d. i. in Asien, nur vier bekannte Arten dieser Gattung vor, u. zw. *T. radicans* HOCHST., *T. unicaule* HAINES, *T. wightianum* WALLICH und *T. psilotoides* HANCE. Auf der südlichen Halbkugel wächst zwar auch eine bedeutende Mehrheit der Arten im südlichsten, nittropischen Teil Südafrikas, aber auch eine nicht allzugrosse Reihe von Arten dringt gegen Norden, bis über den Wendekreis des Steinbockens vor, ja selbst bis zum Äquator, in den Kongo und nach Tanganjika.

Die meisten Arten sind auf der nördlichen Halbkugel in Gegenden mit einer durchschnittlichen Jahrestemperatur von 7° bis 20° C verbreitet. Auf der südlichen Halbkugel ist dies beinahe in analoger Weise der Fall, aber mit dem Unterschied, dass sie auch stark in die Zone mit einem Durchschnitt um 28° C reichen; das heisst, sie reichen in das Gebiet des thermalen Äquators, dem sie auf der nördlichen Halbkugel sonst sehr ausdrücklich ausweichen.

Ähnlich wie es sich mit der Wärme verhält, verhält es sich auch mit den Niederschlagsgebieten. Auf der nördlichen Halbkugel ist die grosse Mehrheit der Arten mit ihren Arealen in Gebieten mit



Fig. 1. — Areal von der Gattung *Thesium* L.

jährlichen durchschnittlichen Niederschlägen von etwa 25 bis 100 cm verbreitet; ähnlich ist dies auch auf der südlichen Hemisphäre, obwohl hier viele Arten in Richtung zum Äquator auch bis in Gebiete mit einem Jahresmittel bis 200 cm reichen.

Bezüglich seines Vegetationstyps ist *Thesium* auf der nördlichen Halbkugel grösstenteils an Gebiete mit Waldsteppen- und Halbsteppencharakter gebunden; daher meidet es aber — besonders auffallend — Wüsten. Nur wenige Arten, wie z. B. *T. ebracteatum* HAYNE und *T. repens* LEBED., dringen in Gebiete borealer Nadelwälder, europäischer Laubwälder (z. B. *T. bavarum* SCHRANK) und Mischwälder ein. Ähnlich ist dies auf der südlichen Halbkugel der Fall, wo es aber bis in die tropischen Dschungel reicht.

Die meisten Arten sind in ihrem Areal an Lagen in Seehöhen über ca 500 m gebunden. Einige Arten steigen in die alpine Zone auf (*T. alpinum* L., *T. pyrenaicum* POURRET, *T. rostratum* MERT. et KOCH und andere), einige Arten sind überhaupt nur an alpine Lagen gebunden (z. B. *T. corsalpinum* HENDRYCH, *T. emodi* HENDRYCH, *T. kernerianum* SIMONKAI, *T. libanoticum* EHRENB., *T. parnassi* A. DC., *T. rupestre* LEBED. etc.). Es scheint, dass die hauptsächlichste Verbreitzone der ganzen Gattung die montane und submontane Zone ist, was sowohl auf der südlichen als auch auf der nördlichen Hemisphäre sehr auffallend ist; dies weist auf einen montanen oreophyten Charakter der ganzen Gattung hin.

Abschliessend kann man das Vorhergesagte so zusammenfassen, dass den meisten Arten nach *Thesium* eine extratropische Gattung der gemässigten Zone ist; sie ist an subxerophile bis xerophile, seltener an submesophile Gebiete und Standorte gebunden. Sie besitzt eine subkontinentale bis kontinentale Verbreitung und stellt eine Gruppe mit montanem oreophyten Charakter dar. Von diesem Gesichtspunkt aus hat die mengenmässige Vertretung der Arten in ihren beiden Zonen einen ziemlich einheitlichen Charakter.

Die offensbare Bizentrität des ganzen Areals ruft allein schon die Frage hervor, wie es mit der Arealgenese der ganzen Gattung bis zu ihrer Form aus-

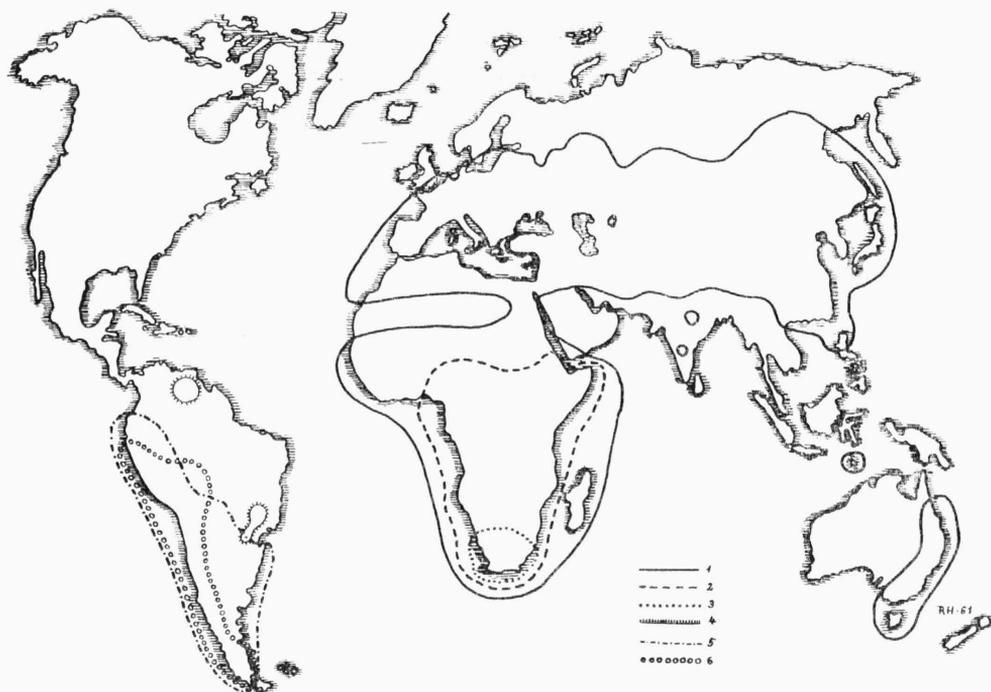


Fig. 2. — Areale der Gattungen von der Tribus *Thesieae* RCHB. 1 — *Thesium* L., 2 — *Osyridi-carpos* A. DC., 3 — *Thesidium* SONDER, 4 — *Austroamericium* HENDRYCH, 5 — *Arjona* COMM. ap. CAV., 6 — *Quinchamalium* JUSS.

sieht, in der wir sie heute kennen. Ein Zentrum mit zahlreichen Arten liegt im südlichen bis südlichsten Afrika. Das artenmässig ärmere zweite Zentrum liegt in den Streifen, der sich von den Hochgebirgen Altai-Himalaja über Kleinasien und die Balkanhalbinsel bis in die Alpen erstreckt. Zwischen diesen beiden Zentren besteht eine beinahe vollkommene geographische Diskontinuität. Wie ich später zeigen werde, scheint der Charakter dieser Kontinuität sekundärer Art zu sein. Beide Zentren sind aber, soweit es sich um die Taxa handelt, nicht ganz voneinander abgeteilt, denn beiden Zentren ist die Untergattung *Thesium*¹⁾ geographisch gemeinsam.

Falls man vor der ganzen Tribus *Thesieae* ausgeht, so ersieht man, in-soweit es sich um das Areal handelt, dass sie ein beinahe ausgeprägtes gondwanisches Gepräge (Fig. 2) hat. Der Schwerpunkt der ganzen Tribus liegt in Afrika und Südamerika, wo sechs diese Tribus bildende Gattungen ihr Areal haben. Wenn man diese heutige Verbreitung mit den paläogeographischen Angaben vergleicht, so erscheint es wahrscheinlich, dass die Grundlage der Tribus *Thesieae* in der heutigen sehr nahen Form bereits vor dem Zerfall der westlichen Hälfte des Gondwanalandes ausgebildet sein musste. Dieses afro-amerikanische Festland soll vor dem Anfang der Periode der Ober-

¹⁾ Die Gliederung der Gattung einschliesslich der einzelnen Series, welche ich hier erwähne, und auch die Nomenklatur der Arten, wurde bereits vor einigen Jahren veröffentlicht (HENDRYCH 1922, 1964a).

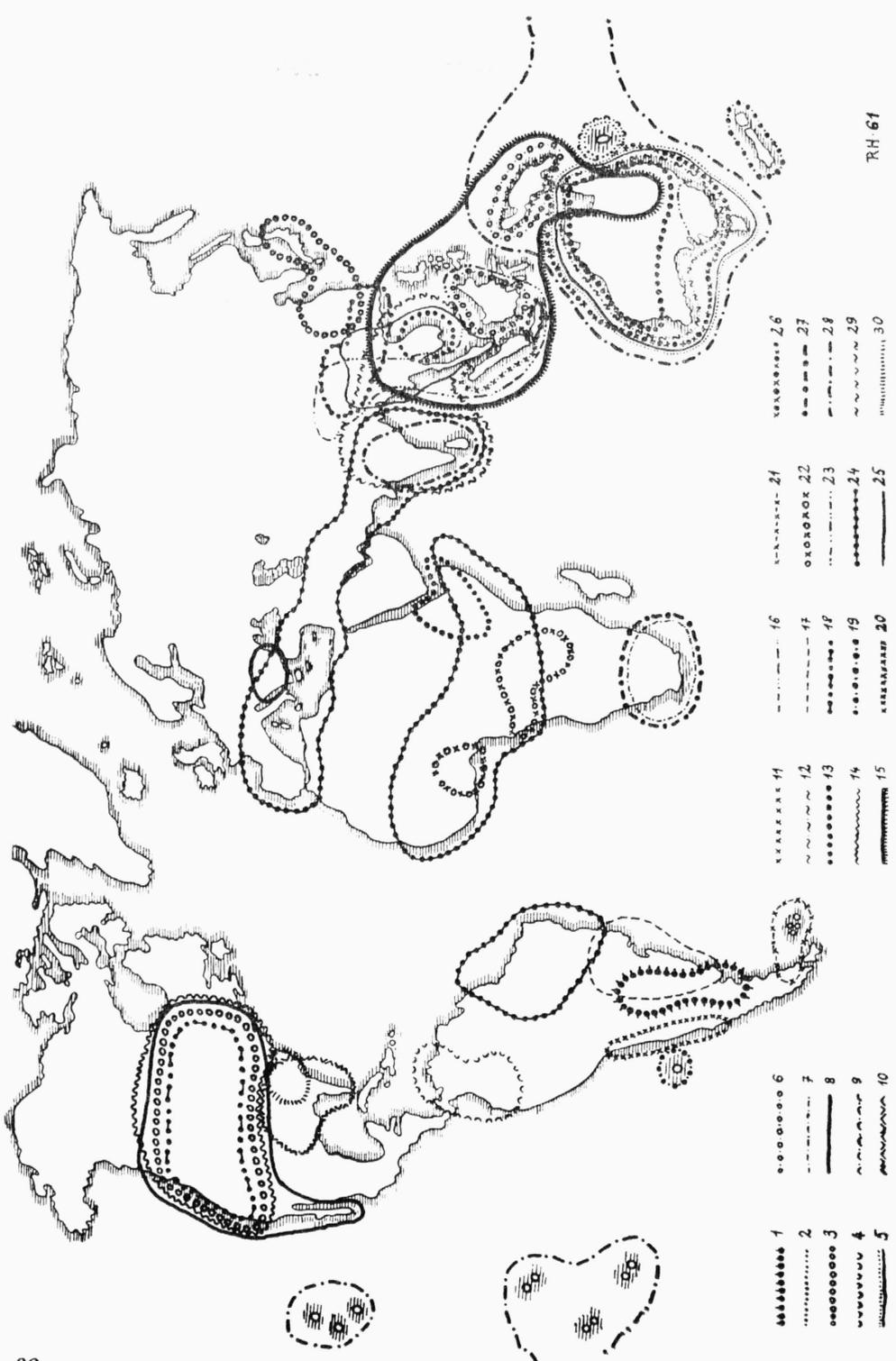
kreide bestanden haben (STRACHOV 1948 : 225); aber später, während der neuen Etappe der Entwicklung des ganzen Gondwanalandes, die von der Hälfte der Kreideperiode ihren Anfang nahm, als ausgedehnte Teile des Gondwanalandes anfangen, in die Ozeane unterzutauchen (LEONOV 1956 : 296), war es bereits zerrissen. (STRACHOV 1948 : 233). Es scheint daher dass die Vertreter der Tribus *Thesieae* aus der Neuen Welt (*Arjona* CAV., *Quinchamalium* JUSSIEU und *Austroamericium* HENDRYCH) sich von den anderen ganz selbständig entwickelten, zumindest von dem Ende der Kreideperiode oder dem Anfange des Tertiärs, in das VULF (1944 : 102) das späteste Bestehen der Verbindung Afrikas mit Südamerika verlegt (HENDRYCH 1963b).

Die den ancestralen Typen der Tribus *Thesieae* nahen Typen fehlen auf dem indischen Subkontinente, im malesischen Inselgebiet und in Australien, wo nur sehr abgeleitete Arten der Gattung *Thesium* vorkommen. Daraus folgt wahrscheinlich, dass diese Tribus erst nach der Trennung des Gondwanalandes in einen indischen, australischen und afro-amerikanischen Kontinent entstand. Diese endgültige Abtrennung soll etwa während der Juraperiode vorsichgegangen sein (STRACHOV 1948 : 156, 198) oder spätestens am Anfang der Kreideperiode (VULF 1944 : 476). Daraus folgt, dass im Grunde die *Thesieae* innerhalb der ganzen Familie *Santalaceae* später als die *Osyrideae* entstanden, die auf allen Postgondwanateilen vertreten sind.

Von der ganzen Familie *Santalaceae* reicht die Tribus *Osyrideae* (Fig. 3) am meisten auf die nördliche Halbkugel; man begegnet bei dieser Tribus einigen, ungewöhnlich grossen, intragenerischen Arealdisjunktionen. So ist z. B. die verhältnismässig zahlreiche Gattung *Osyris* L. (mit ca 18 Arten) hauptsächlich in Afrika verbreitet, von wo sie ins Mediterran reicht, aber über den Mittelosten auch nach Indien; eine einzige Art kommt in Brasilien vor, aber ich kann die Beziehung dieser amerikanischen Art zu den andern nicht verlässlich angeben. Die Gattung *Buckleya* TORR. ist mit drei Arten im chinesisch-japanischen Raum vertreten; eine Art ist in Nordamerika, wohin sie aus ihren westlichen Arealteil eindrang, unter ehemals analogen Zusammenhängen der Kontinente Ostasiens mit Nordamerika. Es ist wahrscheinlich, dass durch *Buckleya* TORR. die ihr und dem Endemiten von Nordamerika verwandte monotypische Gattung *Darbya* A. GRAY entstand. Die Gattung *Pyrrularia* MICHX., die in drei Arten im Gebiete des Himalaja und Chinas wächst, in einer Art auch auf der Insel Jawa, ist die einzige auch in Nordamerika vertretene Art, wahrscheinlich hat sie den gleichen Ursprung wie die bereits angeführte *Buckleya* TORR. Die interessante Gattung *Comandra* NUTTALL kommt in Nordamerika in einer einzigen Art, *C. umbellata* (L.) NUTTALL vor, die konspezifisch (!) mit *Comandra* aus dem Mediterran ist (PIEHL 1965). Eine Erklärung, woher der Ursprung der angeführten Disjunktion stammt, gibt neuerlich auch PIEHL (1965: 58).

Dass die *Thesieae* mehr abgeleitet und daher auch jünger als die *Osyrideae* sind, davon zeugt auch der morphologische Vergleich beider Tribus. Die dritte Tribus, *Anthoboleae* (Fig. 4) stellt gegenüber den *Thesieae* eine fast vikariierende Gruppe dar, die umgekehrt an die östlichen Reste des Gondwanalandes (STAUFFER 1959 : 76–79) gebunden ist. Auch diese Tribus ist gegenüber den *Osyrideae* mehr abgeleitet (STAUFFER 1959 : 96). Aus allen diesen Vergleichen scheint sich zu ergeben, dass es für die *Santalaceae*, als Familie, daher notwendig wäre, zumindest das Jura-zeitalter anzunehmen. Eine derartige Schlussfolgerung kann man gewiss nicht als übereilt betrachten, wenn man weiss, dass für die *Angiospermae* in den letzten Dezenien bis das Perm-zeitalter bzw. das Karbonzeitalter als Zeitpunkt ihres Entstehens erwogen wird (SWINGLE 1946 : 91, MČEDLIŠVILI 1960 : 37–38). Schliesslich könnte die Juraperiode, besonders im Areal des Gondwanalandes und seiner Reste, schon deswegen für die Genese der *Santalaceae* günstig gewesen sein, da zu dieser Zeit noch sein erhöhtes und sehr reich gegliedertes Relief bestand (LEONOV 1956 : 281). Dies bot viele Möglichkeiten zu mannigfaltigen Isolierungen, die gewöhnlich zu weitreichenden, auch klimatischen und anderen sie begleitenden Änderungen führen, also auch zu rascheren Evolutionsprozessen, sowohl der Mikro- als auch Makroevolution.

Diese Schlussfolgerung allein würde genügen, wenn *Thesium* durch sein Gattungsareal nicht so auffällig und vereinzelt von den Hauptzentren des Areals seiner Tribus abweichen würde; mit anderen Worten, diese Erklärung



- | | | | | | | | |
|---|-------|----|-------|----|-------|----|-------|
| 1 | | 16 | ----- | 21 | ----- | 26 | |
| 2 | | 17 | ----- | 22 | | 27 | |
| 3 | | 18 | | 23 | | 28 | |
| 4 | | 19 | | 24 | | 29 | |
| 5 | | 20 | | 25 | | 30 | |

RH 61

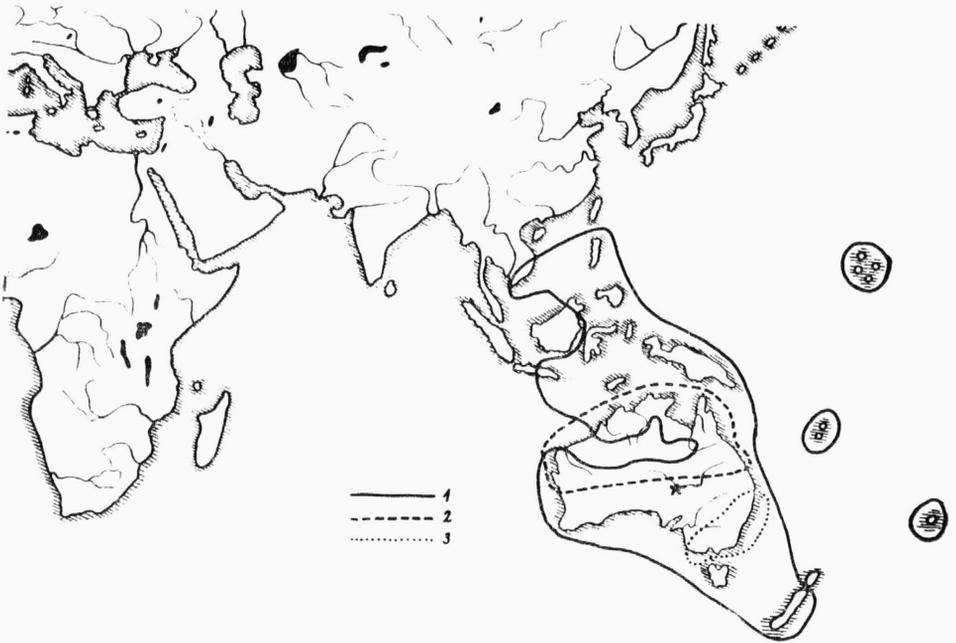


Fig. 4. — Areale der Gattungen von der Tribus *Anthoboleae* BARTL. 1 — *Exocarpos* BILLARD., 2 — *Anthobolus* R. BROWN, 3 — *Omphacomeria* (ENDL.) A. DC. (sec. STAUFFER 1959).

kompliziert das andere Arealzentrum der *Thesieae*, das ausserhalb der Reste des Gondwanalandes liegt.

Die phylogenetisch ersichtlich älteste Gruppe, das Subgenus *Frisea* und besonders seine Sektion *Barbata*, sind in Südafrika endemisch. Die am weitesten abgeleitete Gruppe, das Subgenus *Chrysothesium* ist disjunkt in Mitteleuropa und im Tjan-Schan in Zentralasien verbreitet. Die in der Gattung phylogenetisch intermediäre Untergattung *Thesium* erfüllt das ganze Areal und ist so gegenüber den beiden Untergattungen sympatrisch.

Es entsteht daher die Frage, auf welchem Wege und wie die Gattung *Thesium* in dieses zweite und auch sekundäre Gebiet kam. Das Bestehen der Untergattung *Chrysothesium* (Fig. 5) in diesem zwar nicht gesamten Gebiete zeigt, dass das Auftreten der ersten *Chrysothesium* und der Untergattung *Thesium* nahen Ausgangstypen, zumindest in ihren der ancestralen Form

Fig. 3. — Areale der Gattungen von der Tribus *Osyrideae* RCHB. 1 — *Acanthosyris* GRISEB., 2 — *Amphorogyne* STAUFFER et HURLIMANN, 3 — *Buckleya* TORREY, 4 — *Cervantesia* RUIZ et PAV., 5 — *Choretum* R. BROWN, 6 — *Cladomyza* DANSER, 7 — *Colpoon* BERG., 8 — *Comandra* NUTTALL, 9 — *Daenikera* HURLIMANN et STAUFFER, 10 — *Darbya* A. GRAY, 11 — *Dendromyza* DANSER, 12 — *Eucarya* MITCHELL, 13 — *Fusanus* R. BROWN, 14 — *Geocaulon* FERNALD, 15 — *Henslowia* BLUME, 16 — *Hylomyza* DANSER, 17 — *Jodina* HOOKER, 18 — *Pyralaria* MICHAUX, 19 — *Mida* ENDL., 20 — *Myoschilos* RUIZ et PAV., 21 — *Nanodea* GAERTN., 22 — *Okoubaka* NORMAND et PELLEGRIN, 23 — *Omphacomeria* A. DC., 24 — *Osyris* L., 25 — *Phacellaria* BENTH. et HOOKER, 26 — *Leptomeria* R. BROWN, 27 — *Rhoiacarpos* A. DC., 28 — *Santalum* L., 29 — *Scleropyrum* ARNOLD, 30 — *Nestronia* RAF.

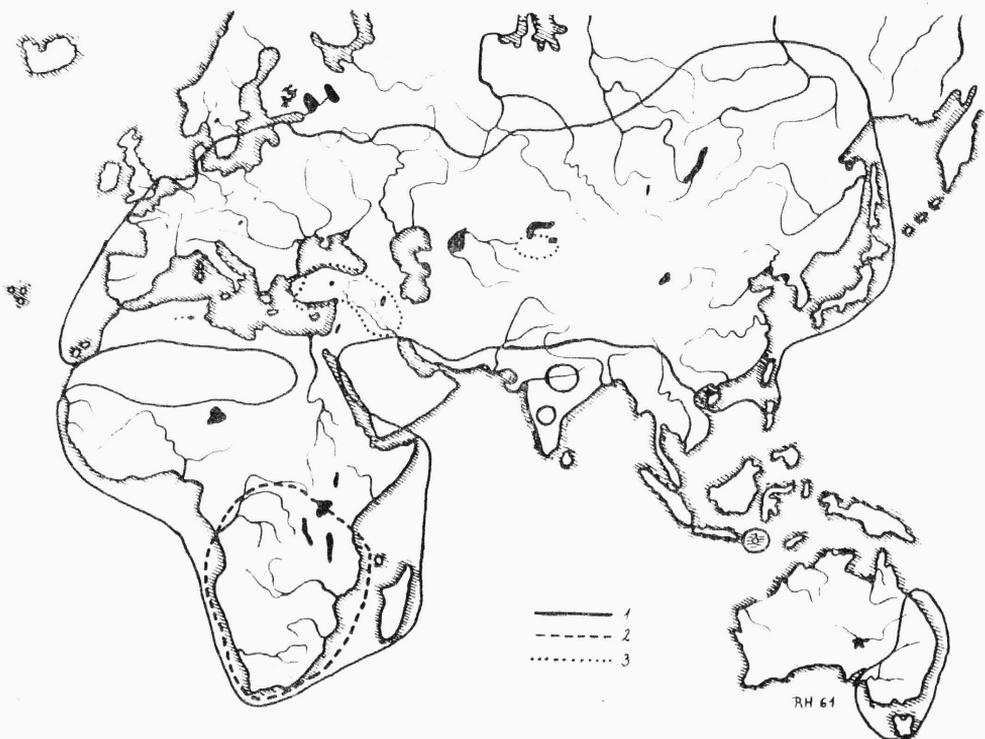


Fig. 5. — Areale der Untergattungen von der Gattung *Thesium* L. 1 — *Thesium*, 2 — *Frisea* (RCHB. ap. ENDL.) PETERMANN, 3 — *Chrysothesium* (JAUB. et SPACH) HENDRYCH.

sicherlich nahen Typen, in längst vergangenen Zeiten liegt. Ich folgere auch deswegen so, soweit es mir bekannt ist, weil sich unter den afrikanischen Typen auch kein Vertreter befindet, welcher der Untergattung *Chrysothesium* näher als die euroasiatischen Typen wäre. Ich sehe auch keinen Grund zur Annahme, dass solche Typen in den ansonsten für die Gattung *Thesium* sehr konservablen Gebieten Afrikas ausstarben. Hinzu kommt noch, dass der Unterschied dieser Untergattung von dem übrigen überwiegend grösseren Teil der Gattung gross ist.

Andererseits kann man die ganze Untergattung *Thesium*, nach meinen bisherigen Erfahrungen, auf Grund irgendeines Merkmales morphologisch und dem natürlichen Stand der Dinge entsprechend nicht in zwei Gruppen teilen, deren Areale übereinstimmen würden. Die ganze Nominatuntergattung erscheint daher als eine einheitliche Gruppe. Dies allein zeugt eindeutig davon, dass die euroasiatischen Typen ein Ergebnis der Evolution der Imigranten afrikanischen Ursprung sind.

Für die rezente Verbreitung liegen für diese Migration in den vorausgesetzten Gebieten keine Unterlagen vor. Man kann dies so erklären, dass diese Migration in geologisch sehr weit entfernten Zeiten vor sich ging und dass die späteren geologischen, klimatischen und anderen, sich gegenseitig bedingenden und sich durchdringenden Änderungen die territorialen Verbindungsglieder vernichteten. Man kann zugeben, auch wenn dies nur eine

Annahme ist, dass die Typen der Untergattung *Thesium* von Afrika an die Gestade des damaligen Meeres Tethys bereits vielleicht schon in der Kreideperiode gelangten (vergl. TERMIER 1952, Tab. XXV et sequen.). Sie konnten vielleicht auf das damalige Cathasia-Sibirien-Festland vordringen, insbesondere in seinen südwestlichen Teil; von dort drangen Sie später in die Gebirge des Alpensystems ein, wie sich dieses im Laufe des Tertiärs bildete. Auf diesem Wege schritten sie weiter gegen Westen vor und boten so die Basis den vielen weiteren Typen, aus denen sich ihr heutiger Stand entwickelte. Die Gattung *Thesium* erscheint uns daher als ein Teil des florogenetisch sehr alten Bestandteiles der mediterranen Flora (Fig. 6).

Bereits ETTINGHAUSEN (1875) befasste sich mit der Frage der Genese solcher und ihnen ähnlicher afrikanischer Elemente der europäischen Flora. Auf Grund von vergleichenden Studien der rezenten, aber auch der tertiären Flora folgerte dieser Autor, dass die Arten mit südafrikanischem Charakter nicht nach Europa kamen, sondern da direkt ursprünglich entstanden. Er verwendet weiter (1875 : 613) ausdrücklich die Bezeichnung „Arten“, womit man bis zu einem bestimmten Grade übereinstimmen kann. Weiter (S. 614) führt er einige Gattungen an, wie *Geranium* L., *Pelargonium* BURM., *Apteranthes* MIK., *Erica* L. und auch weiter *Thesium*, die er als „südafrikanisches Nebenelement der Tertiärflora Europas“ bezeichnet. Diese Gattungen sind laut diesem Autor nur Reste des von ihm so benannten Elementes, denn die Mehrheit der übrigen starb seiner Meinung nach aus. ETTINGHAUSEN ging von der Annahme der polyphyletischen Entwicklung aus und vermutete, dass das angeführte Element bereits anfangs des Tertiärs in Europa war; dann entwickelte es sich durch Differenzierung aus dem Vegetationselement der Kreideperiode, wurde später aber verdrängt und starb grösstenteils bis auf kleine Reste aus.

Eine andere Ansicht über die phytogeographische Beziehung Südafrikas zum Mediterran und damit zu ganz Europa vertrat ENGLER (1879 : 77); von den von ihm angegebenen Gattungen, die durch ihre Verbreitung diese Beziehung aufzeigen, kann man besonders folgende anführen: *Crassula* L., *Erica* L., *Erodium* L., *Gladiolus* L., *Lotononis* ECKL. et ZEYH., *Monsonia* L., *Moraea* MILL., *Oligomeris* CAMBESS., *Pelargonium* L., *Romulea* MARATT. Dies gilt aber auch von den Gattungen *Argyrobium* ECKL. et ZEYH., *Forskahlea* L., *Helichrysum* L. u. a. Dieses Genoelement bezeichnet später CHRIST (1897) als afrikanisches xerophiles Element, POPOV (1927, 1929) nennt es Element der „Welwitschia-Flora“ und MARKGRAF (1934) Altmittelmeerelement. Ich glaube, dass sie treffendste Bezeichnung die von NÉVSKIJ (1937) ist, der es als Gondwana-Element bezeichnet; seiner Meinung nach ist dieses Element der mediterranen Flora ihr ältestes Element, neben ihrem aborigenem Bestandteil, der direkt an der Küste des schwindenden Meeres Tethys entstand.

VON den angeführten Autoren befasste sich POPOV (1927) am eingehendsten mit der Frage des afrikanischen Migranten in der Flora des Mediterrans. Er fasste das Mediterran als Teil des Paläomediterrans auf, das anstelle des verschwundenen Meeres Tethys, an der Grenze des Gondwanalandes und der Arctogea (Laurasien) entstand. In dieses Gebiet soll gerade dieses Element zu Ende des Miozäns und während des Pliozäns aus Afrika, nach Austrocknung des Meeresbodens der Tethys eingedrungen sein, wie POPOV (1923) schon früher angab. Später schreibt POPOV (1927), dass die Welwitschia-Flora im Tertiär und wahrscheinlich auch in der Kreideperiode an den Rändern des zerstückelten Gondwanalandes (einschliesslich Lemurien) verbreitet war, und zwar von Indien bis Arabien, von Äthiopien bis zum Kapland. Diese Annahme erscheint zweifellos am wahrscheinlichsten. Vom Gesichtspunkt der Gattung *Thesium* ist das Erscheinen dieser Flora schätzungsweise, erst im Laufe des Miozäns, ziemlich spät angesetzt; es scheint nicht, dass von dieser Zeit an bis heute eine solche Mannigfaltigkeit der Typen entstehen konnte, wie man sie auf dem Gebiete der Paläoarktis in den Typen der Gattung *Thesium* kennt. Auch die Tatsache, dass dieses Gondwana-Element der paläoarktischen Flora heute sehr schwach vertreten ist, zeigt, dass es hier viel älteren Ursprunges sein muss als aus dem Ende des Tertiärs. Schliess-

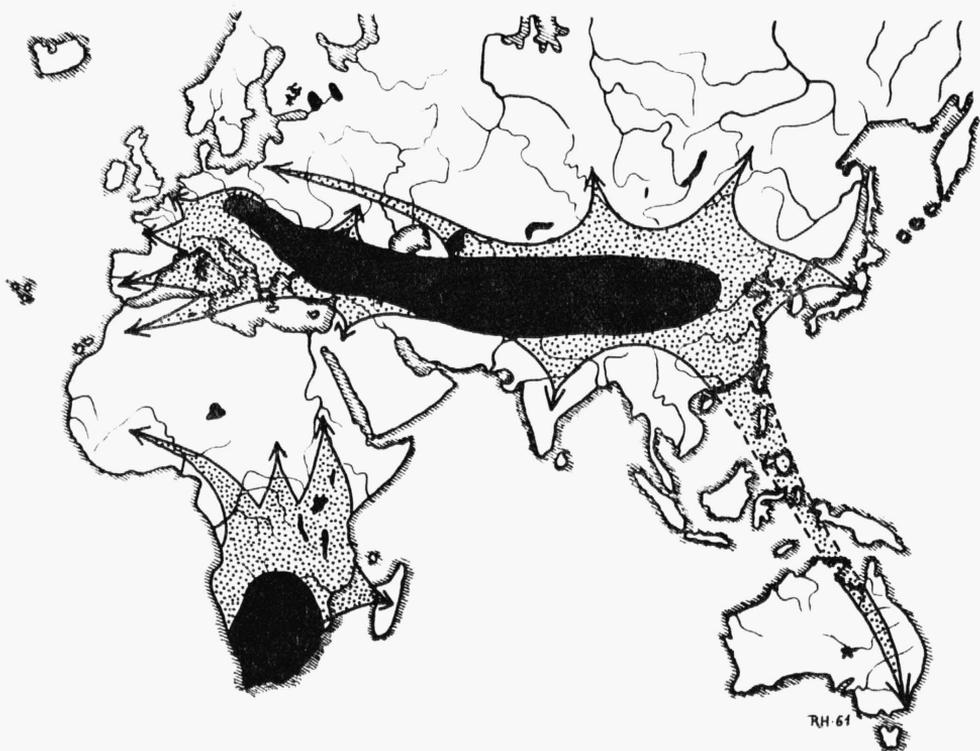


Fig. 6. — Postprimäre Entwicklungszentren und die Migratzionrichtungen der Entwicklung von der Gattung *Thesium*.

lich gibt auch POPOV (1927) selbst zu, dass dies bereits in der Zeit des Eozäns geschehen sein konnte; damals wurde durch den Untergang des lemurischen Festlandes und der Senkung der Gebirge Ostafrikas, womit auch ein Austrocknen des Klimas verbunden war, die Flora Südafrikas von der Flora des Paläomediterrans isoliert. Diese Darlegung ist für die Erklärung des relativen Hiatus der geographischen Diskontinuität besonders geeignet, auf die ich bei der Gattung *Thesium* bereits hinwies.

Im Laufe des Tertiärs verbreitet sich die Gattung *Thesium* nach und nach über das Paläomediterran, insbesondere in die jungen sich dort formenden Gebirgsmassive. Ihre Vertreter waren hier vermutlich, mit Rücksicht auf das damalige Klima, an die mittleren trockeneren Gebirgszonen gebunden; dort entstanden bereits damals Grundlagen für die sich später von daher verbreitenden Typen der Steppen- und Waldsteppenvegetation. Man kann zugeben, dass die ausgedehnten orographischen Änderungen, die im Laufe des Tertiärs im Raume des Paläomediterrans entstanden, einerseits zu seiner Verbreitung, andererseits aber gleichzeitig zum Entstehen der geographischen Isolierung beitrugen; diese kann man (MAYR 1959, OLENOV 1961) als eine der günstigsten Bedingungen für die Entstehung weitgehender Artbildungen betrachten. Diese orographischen Änderungen beteiligten sich an der Isolierung und bewirkten auch die damit verbundenen klimatischen Veränderungen, die sicherlich auch die Migration und ihre Richtung beeinflussten.



Fig. 7. — Areale der Sektionen von der Untergattung *Thesium*. 1 — *Thesium*, 2 — *Macranthia* (BOBROV) HENDRYCH, 3 — *Compressia* HENDRYCH, 4 — *Psilotoidia* HENDRYCH, 5 — *Wightiania* HENDRYCH.

Als den qualitativ bedeutendsten Evolutionsprozess der Gattung *Thesium*, im Laufe ihrer paläoarktischen Geschichte, muss man das Entstehen der Untergattung *Chrysothesium* betrachten. Diese Untergattung kann man als den am weitesten abgeleiteten Typ der *Thesien* nicht nur in Euroasien, sondern in der ganzen Gattung überhaupt betrachten. Die geographische Verbreitung ihrer wenigen Arten zeigt (Fig. 5) bereits durch die grosse Disjunktion, dass diese Gattung viel mehr verbreitet war, dass sie in ausgedehnteres Areal besass und vermutlich auch zahlreicher war. Sie entstand früh am Anfang der Migration der Gattung in das heutige Eurasien und verbreitete sich später in einem sichtlich wesentlich grösseren Areal, als es das heutige ist. Ich vermute, dass zuletzt die Periode des Pleistozäns ihren Anteil auf die Einengung und das Zerreißen ihres Areales hatte.

Mit der Geschichte der Untergattung *Chrysothesium*, ich meine zeitlich und territorial, kann auch die Geschichte und die Genese der Sektionen *Compressia* und *Macranthia* der Untergattung *Thesium* (Fig. 7) zusammenhängen. Diese Sektionen scheinen jüngeren Ursprungs zu sein, als es die Sektion *Thesium* ihrem Wesen nach ist, von der sie abgeleitet sind.

Auch die Erklärung der monotypischen Sektion *Psilotoidia* ist kompliziert, die von allen übrigen euroasiatischen Sektionen, sowohl morphologisch als auch geographisch, wenn auch nicht isoliert, so doch eine ziemlich ausnahm-

weise Stellung einnimmt. Geographisch dadurch, dass sie im ausserafrikanischen Areal sogar in der ganzen Gattung eine Art mit der grössten und gegliedertsten marinen Disjunktion (ausser des *T. australe* BROWN) ist, dabei schliesst sie sich an den eigentlichen am meisten vorgeschobenen südöstlichen Rand des ganzen Areals an. Auf dem Kontinent kommen diese Sektionen im südlichen China vor, weiter im nördlichen Teil der Insel Luzon der Philippinen und von dort noch weit (ca 3000 km) im Süden, ganz abgetrennt auf der Insel Sumba; es ist wahrscheinlich, dass sie in dem durch diese Punkte begrenzten Gebiet noch anderswo vorhanden sein wird. Man fragt sich, wie sie in dieses Gebiet gelangte. Es scheint ziemlich unwahrscheinlich, dass ihre Verbreitung durch ihre Genese direkt mit Afrika zusammenhängen würde. So alt ist nicht einmal die ganze Gattung, geschweige denn die Untergattung *Thesium*, zu der *T. psilotoides* HANCE, als einziger bekannter Vertreter der Sektion *Psilotoidia*, zusammen mit zahlreichen afrikanischen und euroasiatischen Arten gehört. Es scheint glaubhafter, dass diese Art auf ihre heutigen Fundorte auf den Inseln vom südöstlichen Festland in der Periode des Neogens kam, als auf dem Gebiete Malesiens sich das Festland und das Meer schieden (STRACHOV 1948, Karte 12). Es könnte aber, soweit es sich um Fundorte ausserhalb des Festlandes handelt, auch später erfolgt sein, erst im Laufe des Pleistozäns, als die Inseln Malesiens und die Philippinen mit dem asiatischen Festland zusammenhingen (TERMIER 1952 : 618 u. Tab. XXXV; SINICYN 1962, Karte 23). Die Zeit ihrer Migration ist aber nicht die Zeit ihres Entstehens, die sicherlich wesentlich älteren Datums ist.

Die Sektion *Wightiania* ist geographisch ziemlich isoliert, dabei entspricht diese Isolierung auch ihrer Stellung innerhalb der Untergattung. Ausser *T. unicaule* HAINES ist ihr Vertreter *T. wightianum* WALLICH die einzige Art, die direkt auf die indische Halbinsel vorgeschoben ist; sie stellt dort wahrscheinlich ein geographisches Relikt dar. Es ist nicht ausgeschlossen, dass *T. wightianum* WALLICH ein ziemlich hohes Alter hat und ein Relikt aus der letzten Migrationsphase der *Thesien* auf das heutige euroasiatische Festland darstellt. Diese Möglichkeit könnte die Lösung der Frage der Beziehung von *T. wightianum* WALLICH zu den afrikanischen Typen bringen, die mir vorläufig unklar ist.

Die nominate Sektion *Thesium* ist die ausgedehnteste Gruppe der paläoholarktischen *Thesien* und der Gattung *Thesium* sonst; ausser dieser gehören hieher zahlreiche Arten des tropischen und südlichen Afrikas. Series, die in der Paläoholarktis die Sektion *Thesium* bilden, sind auf ihrem Gebiete, im Rahmen des dortigen Arealteiles der ganzen Gattung ziemlich unregelmässig verbreitet. Von diesem Gesichtspunkte aus kann man sie in zwei Gruppen teilen: die erste bildet diejenigen Series, deren Arten in einen grossen Teil der Paläoholarktis, wenn auch meistens mit grossen oder kleineren Disjunktionen, verbreitet sind. Es sind dies die Series z. B. *Repentia*, *Limophylla*, *Divaricata*, *Saxatilia*, *Alpina* und *Rostrata*.

Eine zweite Gruppe bilden die Series, die meistens eher artenärmer oder überhaupt nur monotypisch und die an einen grösseren oder kleineren Teil der Paläoholarktis gebunden sind (z. B. *Alatavica*, *Mauritanica*, *Procumbentes*, *Caespitosa*, *Longifolia*, *Ramosa*, *Pannonica*, *Micrantha*, *Humilia*, *Himalensia*, *Auriculata* und *Macrocarpa*). Es scheint nicht, dass sich diese beiden Gruppen dadurch voneinander unterscheiden würden, dass eine älter, die andere jünger ist. Die Schätzung des Alters, die bei der Gattung *Thesium*

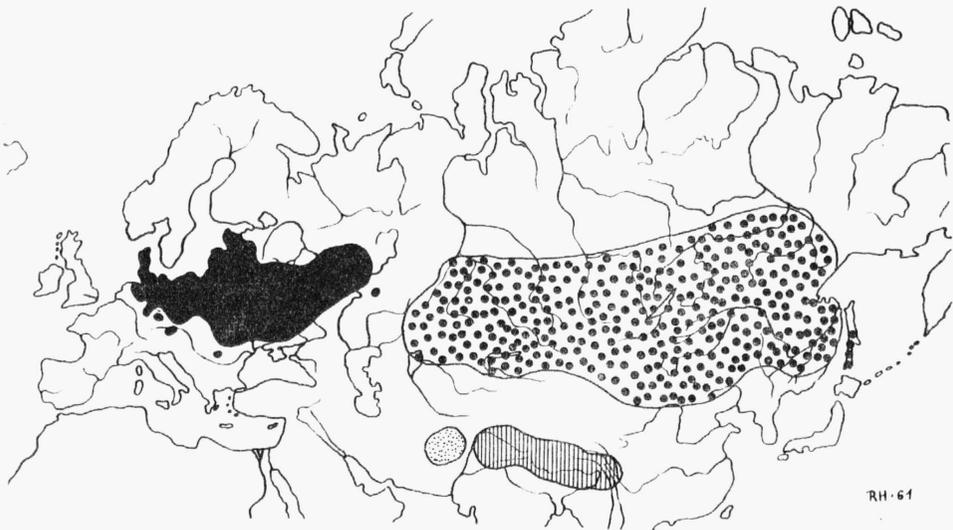


Fig. 8. — Areale der Arten von der Series *Repentia* BOBROV. *T. ebracteatum* HAYNE (schwarz), *T. repens* LEDEBOUR (grosse Punkte), *T. afghanicum* HENDRYCH (punktiert), *T. hookeri* HENDRYCH (schraffiert).

bereits bei den Sektionen kompliziert und schwierig ist, wird dadurch namentlich bei niedrigeren Taxa noch schwieriger; obwohl man sich da, wenn auch mit Auferlegung einer grossen Reserve, um eine annähernde, meistens sehr relative Schätzung bemühen kann.

Ich möchte im vorhinein im allgemeinen sagen, dass es mir auf Grund des Studiums vorläufig scheint, dass man, obwohl die artbildenden Prozesse bei der Gattung *Thesium* bis heute fortschreiten (*T. linophyllum* L., *T. dollineri* MURBECK, *T. pyrenaicum* POURRET u. a.), annehmen kann, diese Prozesse sind in ihrer Mehrheit auf den Gebiete der auroasiatischen Arealsfraktion bereits während des Tertiärs vorsichgegangen; ich bin der Meinung, dass diese Prozesse im Verlaufe des Pleistozäns oder Holozäns nur wenige Arten formbildend (keinesfalls arealmässig) beeinflussten. Diese Zeit hatte wahrscheinlich nur auf den Umfang und die Formbarkeit der Areale, auf die infraspezifischen bzw. interspezifischen Disjunktionen, sowie auf das Aussterben wahrscheinlich mancher Typen und fehlender Zwischenglieder Einfluss.

Die Series *Repentia* (Fig. 8) erscheint als Gruppe, die durch ihre Genese an das Altai-Himalaja-Hochgebirgssystem gebunden ist, wo sie disjunkt verbreitet ist. Von diesem ihrem wahrscheinlichen Zentrum verbreitet sie sich durch die Art *T. ebracteatum* HAYNE gegen Westen, die arealmässig den Zusammenhang mit ihrem genetischen Gebiet sichtlich verlor und als Typ, in dieser Series heute wahrscheinlich die Mittelzone Osteuropas einnimmt.

Ihr Gegenstück ist *T. repens* LEBED., das in der Series eine arealmässig sehr breite Art ist, die annähernd vom Altai gegen Osten bis auf die Insel Sachalin reicht. Die beiden restlichen Arten *T. hookeri* HENDRYCH und *T. afghanicum* HENDRYCH, die nicht nur geographisch wahrscheinlich einander ziemlich nahe sind, sind bisher geographisch (und nicht nur geogra-

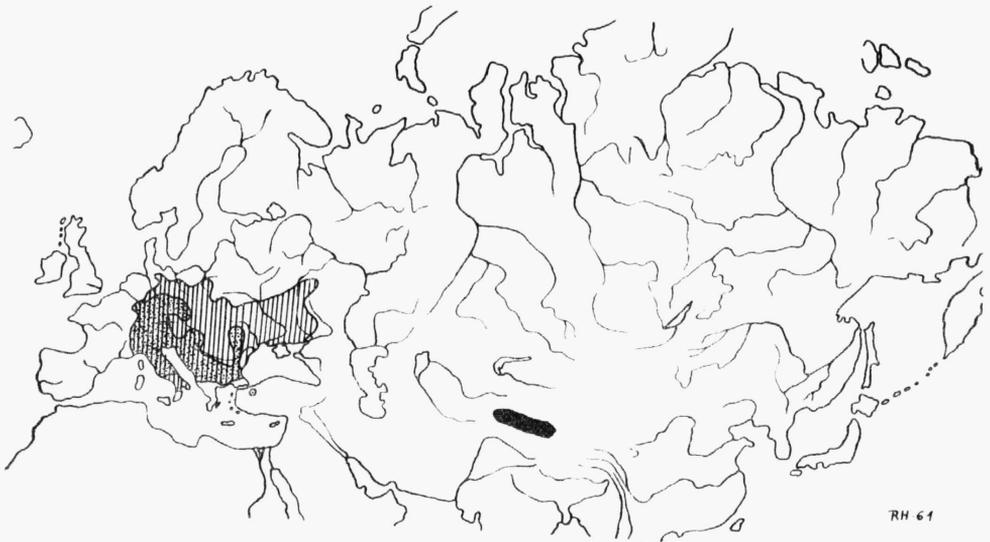


Fig. 9. — Areale der Arten von der Series *Linophylla* BOBROV. *T. linophyllum* L. (schraffiert), *T. bavarum* SCHRANK (punktiert), *T. ferganense* BOBROV (schwarz).

phisch) wenig bekannt. Trotzdem weisen gerade diese beiden Arten sehr überzeugend auf den Charakter der ganzen Series vom Gesichtspunkte des Geoelementes hin. Hierher gehört auch die Anmerkung, dass diese Series entgegen der Mehrheit der übrigen Arten der Sektion *Thesium* in der Paläoholarktis als relativ ziemlich mesophile Typen erscheinen. Die Verbreitung und wahrscheinlich hauptsächlich ihre Richtung bei *T. repens* LEBED. und *T. ebracteatum* HAYNE ist, wie heute bekannt, wahrscheinlich postglazialen Datums, auch wenn es sich bezüglich ihrer Grundlage um sehr alte Arten handelt, ich möchte sagen ohne Zweifel aus dem Tertiär.

Komplizierter und bis heute sich entwickelnd ist die Series *Linophylla* (Fig. 9). Auf Grund ihrer geographischen Verbreitung scheint es klar zu sein, dass es sich um einen in seinem Ursprung ziemlich alten Typ handelt, dem auch einige morphologische Merkmale entsprechen, die ich als genügend ursprünglich betrachte. Die ganze phylogenetische Geschichte dieser Series möchte ich mir vorläufig etwa so denken, dass es sich um einen innerhalb der euroasiatischen *Thesien* relativ ursprünglichen Typ handelt. Die auffallende Ähnlichkeit seiner Vertreter und die Verteilung seines Areales zeigt, dass sie aus einem hypothetischen Vorfahren entstanden sein konnten, als Arten zu Ende des Tertiärs. Gleichzeitig entstanden bei dem westlichen Derivat dieses ancestralen Typs schnell weitere Änderungen, die ich in artbildender Hinsicht als nicht beendet ansehe.

Einen ähnlichen Prozess setze ich auch bei der Series *Divaricata* (Fig. 10) voraus, die im Eumediterran durch die Art *T. divaricatum* JAN und *T. humifusum* DC. in Westeuropa vertreten ist, in Zentralasien (vorläufig nur aus dem Gebirge Pamir-Alai) durch *T. gontscharovii* BOBROV und in China durch die geographisch bisher sehr wenig bekannte Art *T. ramosoides* HENDRYCH. Weiter gehört hierher auch die Art *T. italicum* A. DC. (vergl. HENDRYCH

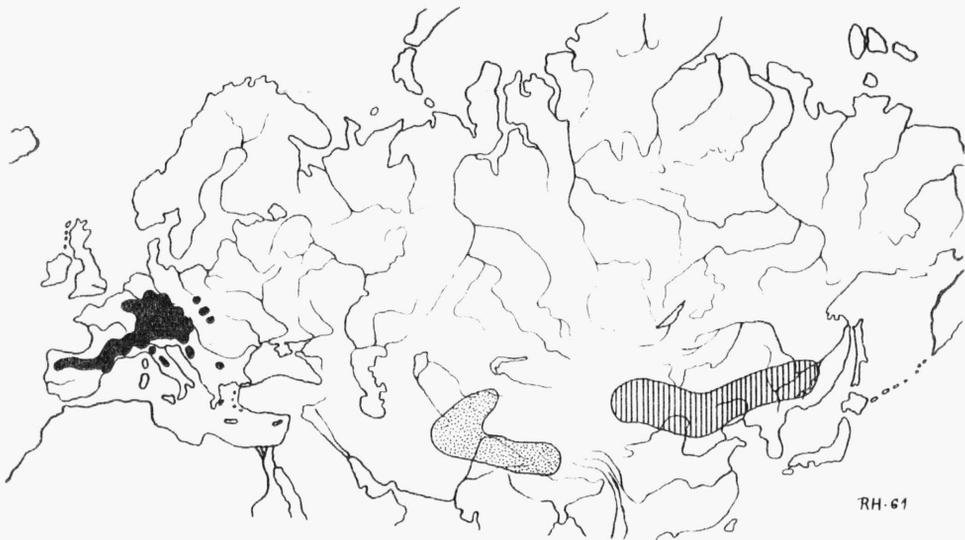


Fig. 10. — Areale der Arten von der Series *Divaricata* HENDRYCH. *T. divaricatum* JAN (schwarz), *T. humifusum* DC. (schraffiert), *T. gontscharovii* BOBROV (zähnlige Linie), *T. ramosoides* HENDRYCH (punktirt).

1964b), eine stenoendemische Art Sardinien und der Insel Tavolara. Das am meisten beachtenswerte an dieser Series ist aber, dass sie mit vielen Merkmalen, ähnlich wie die vorangegangene Gruppe, auf die im Rahmen der nominaten Sektion *Thesium* sehr archaische Gruppe hinweist; ausserdem ist sie mit grossen interspezifischen Disjunktionen auf dem ganzen Streifen des Paläomediterrans verbreitet.

Von beiden nahe stehenden Arten scheint *T. divaricatum* JAN die ursprünglichere zu sein, die Art *T. humifusum* DC. die mehr abgeleitete. Falls diese Auffassung richtig ist, so würde dies zeigen, dass die Entwicklung nicht einen Progress und eine Weiterentwicklung der Xerophilie durchmachte, wie in solchen Fällen erwogen wird, sondern eher, wenn auch absolut auch eine, keinesfalls zu grosse Abweichung von der Xerophilie. Die Ansprüche beider Typen in dieser Richtung sind schon aus dem Unterschied der Areale ersichtlich. Während *T. divaricatum* JAN eine Art des Mittelmeergebietes ist, ist *T. humifusum* DC. die Art eher nur des atlantischen Teiles Europas, auch wenn sie im Rahmen seiner Flora eher einen mehr xerophilen Bestandteil repräsentiert. Von dem westlichen kontinentalen Teil Europas reicht *T. humifusum* DC. als einziger Vertreter der *Thesium* bis nach England, wohin es noch vor der letzten Unterbrechung der Verbindung Englands mit Europa, daher frühzeitig in der Postglazialperiode (VULF 1944 : 399) gelangt sein muss, dabei haben wir die aussergewöhnliche Schwierigkeit der Verbreitung dieser Pflanzen auf eine grössere Entfernung in Betracht zu ziehen. Die Populationen der erwähnten Art aus England kann man vor der kontinentalen nicht gut genug unterscheiden. Die Art *T. divaricatum* JAN, die hauptsächlich im Eumediterran verbreitet ist, reicht als einziger Vertreter dieser Verbreitungsrichtung nach Nordafrika, wodurch zusammen mit *T. humile* VAHL die Berechtigung der Version bestätigt wird, dass Europa bei der Sahara endet und Afrika bei den Pyrenäen seinen Anfang hat (VULF 1944 : 241).

Die Series *Saxatilia* (Fig. 11) kennzeichnet sich innerhalb ihrer Arten durch eine besonders grosse Arealdisjunktion. In Europa ist sie nur durch die Art *T. pyrenaicum* POURRET verbreitet, deren grosser Arealteil in West- und Mitteleuropa liegt, in Südosteuropa jedoch mit grösseren oder kleineren Disjunktionen nur ausklingt. In Asien sind zwei Arten: *T. saxatile* TURCZ. im südlichen Sibirien, der Mongolei und Mandchurei verbreitet, daher in



RH-61

Fig. 11. — Areale der Arten von der Series *Saxatilia* HENDRYCH. *T. pyrenaicum* POURRET (schwarz), *T. rupestre* LEDEBOUR (punktiert), *T. saxatile* TURCZ. (schraffiert).

einem ziemlich grossen, vielleicht mit sicherlich kleinen Disjunktionen, sonst aber relativ geschlossenem Areal; *T. rupestre* LEDEB. war vorläufig nur aus dem Altai als Endemit bekannt, aber ich sahe es auch aus dem Himalaja (aus Tibet). Auf Grund von Analogien vermute ich, dass es sich um eine Art handelt, die wahrscheinlich im Raume des Altai-Himalaja-Hochgebirgsmassivs ihre grössere, doch sicherlich oreodisjunkte Verbreitung besitzt. Die Erklärung der Genese der ganzen Series, soweit es sich um ihre geographische Lokalisierung handelt, könnte man so formulieren: es handelt sich um eine Gruppe, deren Vorfahren, trotz kleineren Unterbrechungen des zusammenhängenden Systems, die ganze alpine-himalajische paläomediterrane Gebirgskette einnahm. Diese ursprünglichen für die rezenten Vertreter vielleicht mehr oder weniger direkten ancestralen Typen verschwanden auf den verbindenden, heute hiatischen Ganzheiten. Ähnlich wie die Series *Repentia* scheint auch diese Series von relativ mehr mesophilen Charakter zu sein (so verhält es sich unter ihnen besonders mit *T. pyrenaicum* POURRET). Insoweit es sich um das Alter der rezenten Arten handelt, scheint es, dass sie insgesamt ein tertiäres Alter haben; die jüngere vielleicht vom Anfang oder aus dem Verlaufe des Pleistozäns ist vielleicht nur die Unterart *T. pyrenaicum* ssp. *alpestre* O. SCHWARZ, die von der Nominatenrasse ihrer Art abgeleitet zu sein scheint und aus ihr durch eine ökologisch-geographische Isolierung (nicht kalkmeidende Pflanze) entstanden ist.

Die geographisch sehr beachtenswerte und von diesem Gesichtspunkt auch umfangreichste der ganzen Gattung ist die Series *Alpina*. Ihr Areal (HENDRYCH 1966c : 112), das ausser terrestrischen auch grosse marine Disjunktionen aufweist, liegt einerseits in Eurasien, reicht aber bis nach Australien (*T. australe* BROWN). Ähnlich wie bei anderen Series handelt es sich auch hier um Typen, die montane Oreophyten zu sein scheinen. Das Entwicklungszentrum dieser Series scheint wiederum die Alpen-Himalaja-Gebirgskette zu

sein. Obwohl es sich vom morphologischen Gesichtspunkt um eine innerhalb der Gattung ziemlich abgeleitete Gruppe handelt, so scheint es doch, dass sie ein Typ ist, der bereits sehr früh entstand; dies ist in diesem Falle aus der Ausdehnung des Arealen, aber hauptsächlich aus den Disjunktionen, die besonders ausgeprägt sind, ersichtlich. Ich denke, dass die Art *T. chinense* TURCZ. der Series *Alpina* wahrscheinlich der älteste Typ ist oder eher einem solchen Typ verhältnismässig am nächsten steht. Diese Art besitzt von allen hieher gehörenden Arten das ausgedehnteste Areal und ist morphologisch vielleicht in enger Beziehung zu *T. australe* BROWN, aber auch zu *T. unicaule* HAINES. Das disjunkte Vorkommen auf den japanischen Inseln zeigt, dass sie ein Typ ist, der in seiner heutigen Gestalt sichtlich bereits im Neogen gestaltet wurde (vgl. TERMIER 1952, Tab. XXXIV et XXXV; SINICYN 1962, Fig. 22 u. 23). Auf die Berechtigung dieser Ansicht weist indirekt auch *T. australe* BROWN hin. Wie ich bereits bemerkte, handelt es sich bei diesen beiden Arten um sehr geringe morphologische Unterschiede. Dabei sind die Areale dieser beiden Arten ungewöhnlich weit abgelegen.

Wie kann man sich das Vordringen von *T. australe* BROWN nach Australien und Tasmanien erklären? Als Periode, in der noch eine Verbindung Australiens mit Ostasien bestanden haben konnte, wird die Kreideformation angegeben, obwohl in den neueren paläogeographischen Rekonstruktionen die Unterlagen hierfür fehlen (STRACHOV 1948; TERMIER 1952, aber siehe SINICYN 1962, Fig. 23). Auch wenn dies der Fall wäre, kann man von einem solchen Alter für diese Art nicht sprechen. Es gibt sogar Arten, die von Japan bis nach Australien reichen (ENGLER 1882 : 52 etc.). Ebenso könnte man weitere Beispiele finden, die nahe Beziehungen zu asiatischen bis mediterranen Arten aufweisen; man kann diese nicht als aus Australien, aus einer jüngeren als der Zeit der Kreideformation oder dem Anfang des Tertiärs stammend erachten. Man kann sagen, dass zwischen Australien und Ostasien eine gewisse (Kette) Verbindung hat bestehen müssen, über welche diese Arten nach Australien gelangten, und zwar später als in der Periode der Kreideformation.

Aus den paläogeographischen Daten erscheint die Periode des Pleistozäns am allerwahrscheinlichsten (TERMIER 1952, Tab. XXXV; SINICYN 1962, Fig. 23), als eine direkte Verbindung nicht bestand, aber die teilweise Regression des Meeres grössere Möglichkeiten zur Verbreitung der asiatischen Flora über die pleistozäne Sundo-Philippinen nach Australien bot. Diese Schlussfolgerung kann auch auf Grund ihrer augenscheinlichen phylogenetischen Verwandtschaft von *T. chinense* TURCZ. zu den obangeführten nahestehenden Arten entsprechen.

Insoweit es sich um *T. unicaule* HAINES handelt, scheint es, dass es einen diskontinuierlichen Ausläufer in der Verbreitung der ganzen Series bildet; in ihrem Areal stellt es ein Relikt aus der Zeit dar, als die Series *Alpina* im Gebiete und der Umgebung des angenommenen Entwicklungszentrums der paläoholarctischen Arten unserer Gattung regelmässiger verbreitet war. Soweit es sich um *T. alpinum* L. handelt, scheint es mindestens pleistozänen (späten) Ursprungs zu sein und sein heutiges, ungewöhnlich zerstückeltes Areal ist das Ergebnis glazialer und postglazialer Veränderungen.

T. thomsonii HENDRYCH ist vorläufig geographisch wenig bekannt; es scheint aber, dass diese Series im Himalajagebiet, und zwar in einem gewiss grösserem Umfange vertreten sein wird, als dies auf Grund der bisherigen, ganz fragmentarischen Verbreitung scheinen würde.

Im ganzen kann man zusammenfassend sagen, dass die Series *Alpina* vom geographischen Gesichtspunkt Arten vorstellt, die als Oreophyten von der Mehrheit der montanen Arten nicht abweichen, innerhalb der Sektion

Thesium sind sie eine genug alte Gruppe, mit einem stabilisierten artbildenden Prozesse bereits seit dem Ende des Tertiärs.

Diese Anschauung möchte ich auch für die Art *T. corsalpinum* HENDRYCH aus Korsika akzeptieren, die ich beschrieb und die *T. alpinum* verwand ist, mir aber bisher nicht ganz so klar ist, wie ich es wünschen würde; dasselbe gilt auch vom asiatischen *T. cathaicum* HENDRYCH (1965 : 150).

Die weitere Series *Rostrata* ist geographisch (HENDRYCH 1966b : 97) auch sehr beachtenswert, und zwar nicht nur durch die grosse interspezifische Arealsdisjunktion, sondern auch dadurch, dass die ihr angehörenden Arten verhältnismässig stenose Areale haben. Man kann dies besonders von *T. rostratum* MERT. et KOCH sagen, das unter den europäischen *Thesium*-Arten ein verhältnismässig kleines Areal besitzt. Bei *T. longiflorum* HAND.-MAZZ. werden diese Verhältnisse im Vergleich mit der Mehrzahl der übrigen mittel- und ostasiatischen Arten gleich sein. Obwohl die Series *Rostrata* ähnlich wie die Series *Alpina* eine abgeleitete Gruppe ist, so handelt es sich in ihren Ursprüngen auch um eine ziemlich alte Gruppe; das ist bereits aus ihrem Areal ersichtlich, in dem zwischen dem *T. rostratum* MERT. et KOCH und *T. longiflorum* HAND.-MAZZ. die grösste terrestrische Disjunktion besteht, wie man sie innerhalb irgendeiner Series der *Thesien* kennt. Es ist nicht nötig zu betonen, dass es sich auch bei den Arten, die hierher gehören um Typen handelt, die ohne Zweifel ein hohes tertiäres Alter aufweisen.

Eine zweite Gruppe bilden die Series, die nicht auf dem ganzen Streifen des Paläomediterrans, sondern nur in einigen seiner Teile verbreitet sind. Man kann sie zwecks besserer Übersicht in zwei Untergruppen teilen. In der einen sind die (einschliesslich) vom Kaukasus gegen Westen ausgebreiteten Series enthalten und zwar: *Mauritanica*, *Procumbentes*, *Ramosa*, *Pannonica*, *Micrantha*, *Humilia*, *Auriculata*. Die zweite Gruppe bilden die östlich vom Kaukasus (ausser diesem) verbreiteten Series.

Die Series *Mauritanica* besitzt vom geographischen Gesichtspunkt eine besondere Stellung in der Paläoholarktis, da sie die einzige Series des ausschliesslich nordafrikanischen Areals ist. Sie ist durch zwei Arten, *T. mauritanicum* BATTANDIER und *T. erythronicum* PAMPANINI, von stenoendemischem Charakter repräsentiert. Ausserdem zeigt eine dieser Arten in ihren morphologischen Merkmalen im Einklang mit der Geographie, dass es sich um eine Gruppe bzw. um einen sehr kleinen Rest handelt; sie ist im Rahmen der ganzen Untergattung *Thesium* sehr alt und ziemlich ursprünglich. Schon ihre Ausbreitung auf der südlichen Hälfte des Mediterrans schliesst nicht aus, dass sie zumindest in einigen Zügen eine enge Beziehung zur ursprünglichen Migrationsströmung der Gattung *Thesium* ins Paläomediterran haben könnte. Man kann dies nur vermuten, ich selbst kann vorläufig mangels Vergleichsmaterials nicht mit absoluter Sicherheit sagen, welche Beziehungen der Series *Mauritanica* zu den eigentlichen, präaborigenen afrikanischen Arten der Untergattung *Thesium* bestehen.

Die Series *Procumbentia* (Fig. 12) scheint auf Grund einiger morphologischen Merkmale auch eine Gruppe mehr altertümlichen Charakters zu sein, sie kennzeichnet sich durch eine disjunkte Streuung, besonders die Art *T. bergeri* ZUCCAR., wobei nicht einmal marine Disjunktionen fehlen, mit denen zusammen sie eigentlich das ganze östliche, genauer gesagt, das nordöstliche Mediterran vom Kaukasus bis zum Balkan einnimmt. Es scheint, dass es sich ursprünglich um verhältnismässig ziemlich xerophile submontane

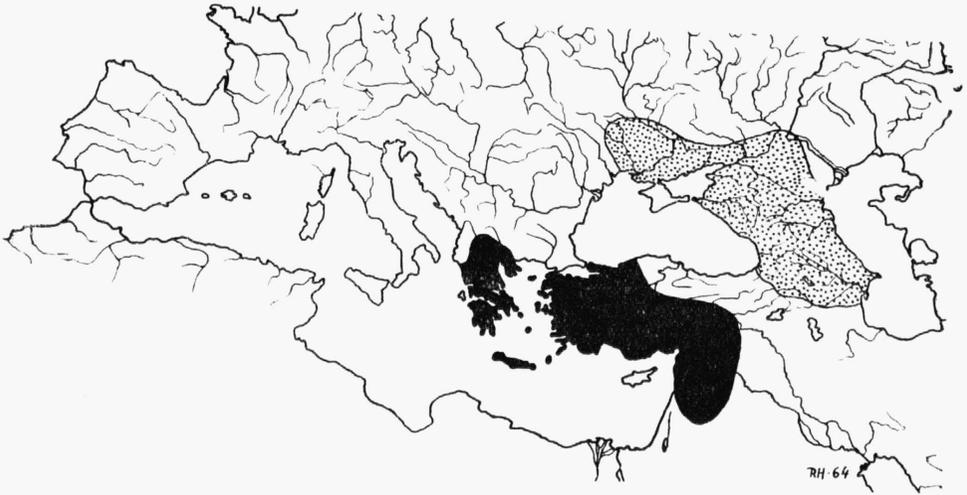


Fig. 12. — Areale der Arten von der Series *Procumbentia* BOBROV. *T. bergeri* ZUCCAR. (schwarz), *T. procumbens* C. A. M. (punktiert).

bis montane Typen handelt, eines ganz zweifellos tertiären Ursprunges. In ihrer rezenten Verbreitung stellen sie vielleicht nur den Rest einer grösseren Gruppe vor, die offenbar durch das Glazial in ihr heutiges Refugium-Areal zusammengedrängt wurde.

Die Series *Ramosa* ist durch *T. arvense* HORVÁT. (von Mitteleuropa gegen Osten bis in die Dsungarei) und *T. carduchorum* HEDGE (Kleinasien) vertreten (HENDRYCH 1968). *T. arvense* HORVÁT. ist eine der Arten, mit dem ausgedehntesten aber verhältnismässig wenig gegliederten Areal ohne grösse Disjunktionen. Dies würde bei dieser Art kein allzu hohes Alter bedeuten. Es handelt sich wahrscheinlich um einen genetisch an die Vorgebirge Zentralasiens gebundenen Typ, von wo er sich später hauptsächlich gegen Westen und Nordwesten verbreitete. Das Maximum, besonders was den nördlichen Teil seines Weges nach Mitteleuropa betrifft, war wahrscheinlich die postglaziale Periode der Steppenvegetation, die diesen Typ bis nach Böhmen (mindestens), an das nördliche Italien oder in die Nähe von Leningrad heranbrachte. Diese Series scheint genetisch-geographisch einigen Series verwandt zu sein, von denen besonders *Divaricata* und *Micrantha*, sowie *Longifolia* gewisse Anzeichen einer morphologischen Verwandtschaft aufzeigen. Vorläufig scheint es, dass *T. arvense* HORVÁT. und *T. carduchorum* HEDGE in der Series *Ramosa* nur einen Rest derjenigen Typen darstellen, die diese keinesfalls junge Series in der Zeit des Optimums ihrer Artenbildung bildeten. Zu dieser Zeit nahm sie wahrscheinlich ein wesentlich grösseres Gebiet als heute ein und es ist nicht ausgeschlossen, dass sie ähnlich wie die Series *Divaricata* über das ganze Paläomediterran verbreitet war, insbesondere in seinem mittleren und östlichen Teil.

An die vorhergehende Series scheint phylogenetisch die Series *Pannonica* anzuknüpfen, die durch eine einzige ziemlich polymorphe Art *T. dollineri* MURBECK vertreten ist. Es handelt sich um die endemische Series von Pannonien und einigen zunächst benachbarten Gebieten; sie ist eigentlich

die einzige Art dieses Charakters unter den *Thesien*-in Europa. Es scheint, dass dies eine verhältnismässig junge Gruppe ist, die wahrscheinlich aus der vorglazialen Entfaltung der Series *Ramosa* abgeleitet ist, zu der sie etwas nähere morphologische Beziehungen hat; zur Series *Humilia* sind ihre Beziehungen schon einwenig entfernter. Man kann dies damit erklären, dass sie während der Glazialperiode ihr Refugium im südlichen Teil ihres heutigen Areals oder in seiner Nähe hatte und sich in der Zeit der postglazialen Entwicklung der pannonischen Steppen gegen Norden verbreitete. An diese Entwicklungsphase des Areals knüpfte die Etappe der synanthropischen Entwicklung des Areals an, die bis heute, wie es scheint, fortschreitet. Die synanthrope Verbreitung der *Thesium*-Arten ist im Hinblick auf die gesamte Biologie eine sehr seltene Erscheinung.¹⁾

Die Series *Micrantha* erinnert in geographischer Hinsicht (HENDRYCH 1964c : 118, 1966a : 73) in vielem an die Series *Procumbentia*, ist aber artenreicher und reicht vom Kaukasus bis in das westliche Mediterran. Sie kennzeichnet sich auch durch areloid-fragmentarische Areale mit ausgeprägten und marinen Disjunktionen. Ihre Vertreter sind beinahe ausschliesslich ausgeprägte Oreophyten, die von montanen in subalpine bis alpine Lagen aufsteigen. Ich vermute, dass dies auf einen paläooreophyten Charakter und ein tertiäres Alter der ganzen Series und aller ihrer Arten hinweist. Ähnlich wie andere Series, so wurde auch diese stark in ihrem Areal und wahrscheinlich auch artenmässig im Laufe des Glazials gestört und so in ihren heutigen Umfang zusammengezogen.

Ich glaube, dass sie im Tertiär in den jungen alpinen Gebirgen Europas wesentlich mehr vertreten war, was z. B. aus dem Areal von *T. parnassi* A. DC. ersichtlich ist, das im balkanisch-appeninischen Gebiet einen offenkundlichen refugialen Charakter hat. Die offenkundige morphologische und arealmässige Gebundenheit von *T. parnassi* A. DC. an die ihm nahe korsische Art *T. kyrnosum* HENDRYCH sowie an *T. sommieri* HENDRYCH und schliesslich an das bisher wenig bekannte *T. hispanicum* HENDRYCH aus dem Gebirge Picos de Europa zeigt einen altertümlichen Charakter, ein tertiäres Alter der ganzen Series und ihrer Arten. Alle zusammen weisen in ihren Anfängen auf eine Zeit hin, als die Tyrrhenis noch ein zusammenhängendes Ganzes bildete (VULF 1944 : 163), was mit gewissen Schwankungen bis ins Pleistozän dauerte (TERMIER 1952; Tab. XXXV, vrgl. s. 600).

Eine besondere Stellung nimmt die Series *Humilia* (Fig. 13) ein, deren Verbreitung einen ausgeprägten mediterranen, besonders an das Afromediterran gebundenen Charakter zeigt, wodurch sie etwas an die Series *Mauritanica* erinnert. Sie wird hauptsächlich durch die Art *T. humile* VAHL repräsentiert, die *T. tuneticum* HENDRYCH und *T. ifrikianum* HENDRYCH nahesteht. Die beiden letzteren sind vorläufig nur als Stenoendemiten aus Tunis bekannt. Hinzukommt noch die neu entdeckte Art *T. macedonicum* HENDRYCH (1964d : 13). Zum Unterschied von der Mehrheit der übrigen Series besitzt diese vorwiegend einen planitiiden bis submontanen Charakter, dem auch das Areal von *T. humile* VAHL entspricht, das sich entlang der Küsten des Mittelmeeres erstreckt und als einzige Art bis auf die Kanarischen Inseln reicht. Weil *T. humile* VAHL oft als Unkraut vorkommt oder an

¹⁾ Ausser bei der Art *T. dollineri* ist dies in grösserem Masse nur bei *T. humile* VAHL auf den Kanarischen Inseln der Fall und man kann eine Verschleppung mit Saatgut als ein nicht indigenes Vorkommen bewerten.



Fig. 13. — Areale der Arten von der Series *Humilia* HENDRYCH. *T. humile* VAHL (schwarz), *T. tunicum* HENDRYCH (Kreuzchen), *T. ifrikianum* HENDRYCH (Punkt), *T. macedonicum* HENDRYCH (Sternchen).

ruderalen Orten wächst, kann es als nicht ausgeschlossen gelten, dass ein gewisser Teil seines Areals synanthropen Ursprungs ist. Vorläufig erscheint es am ursprünglichsten in Nordafrika (besonders im mittleren und westlichen Teil), am Ostrand der Pyrenäenhalbinsel und auf Zypern, wo es der einzige Vertreter der ganzen Gattung ist. Obwohl die hauptsächlichste Gruppe der zyprischen Flora von Arten gebildet wird, deren Areal oder sein wichtigster Teil in Vorderasien liegt (VULF 1944 : 190), ist es doch eigentümlich, wenn man beobachtet, dass sich dies an der Gattung *Thesium* durchaus nicht äussert. Was das Alter anbelangt, so vermute ich, dass es von der Mehrheit der übrigen Typen nicht abweicht.

Die Series *Auriculata* (HENDRYCH 1963a : 36) ist eine sehr beachtenswerte Gruppe und stellt die balkanisch-karpatische Endemitengruppe dar, die in den Südkarpaten und neustens (HENDRYCH 1963c) auch in den Ostkarpaten durch die Art *T. kernerianum* SIMONKAI und im Westen der Balkanhalbinsel durch *T. auriculatum* VANDAS vertreten ist; diese beiden haben eine rein refugiale Verbreitung. Es handelt sich offenkundig um tertiäre Relikte, die ebenso wie z. B. die Arten der Series *Micrantha* Reste der tertiären Gebirgsflora Europas darstellen. Ansonsten ist die Stellung dieser Series unter den paläoholarktischen Arten ziemlich isoliert.

Ich möchte noch kurz einige Series erwähnen, die östlich des Kaukasus verbreitet sind. Es sind die Series *Alatavica*, *Caespitosa*, *Longifolia*, *Indica*, *Himalensia* und *Macrocarpa*. Im Vergleich mit den fast allen vorher behandelten sind diese weniger bekannt, denn es handelt sich um Arten aus Gebieten, die weniger erforscht sind und woher wesentlich weniger Herbarmaterial stammt, das ich zur Verfügung hatte.

Die erste dieser Series ist die Series *Alatavica* aus Zentralasien. Es scheint, dass es sich um eine Series aus der Sektion *Thesium* mit durchschnittlichem Alter handelt; sie ist nur in zwei Arten bekannt, die ziemlich verwandt und sympatrisch sind.

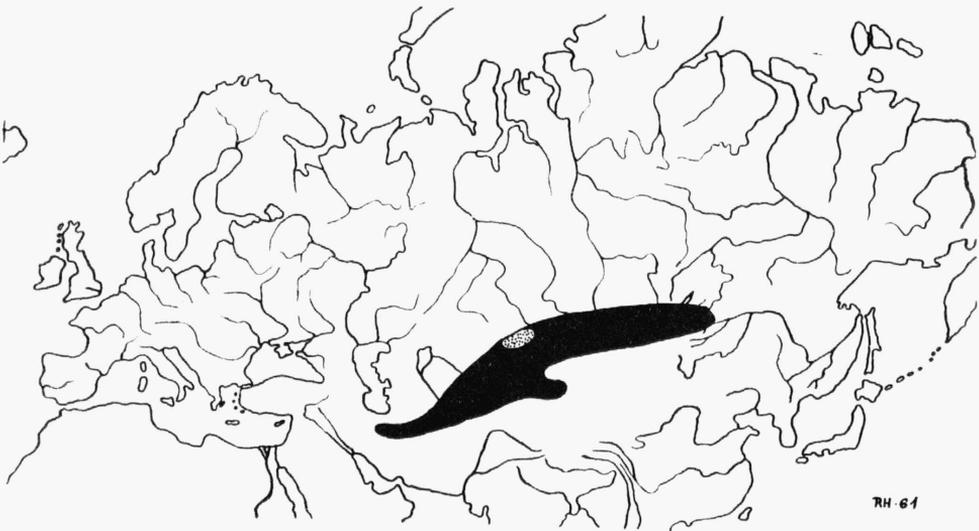


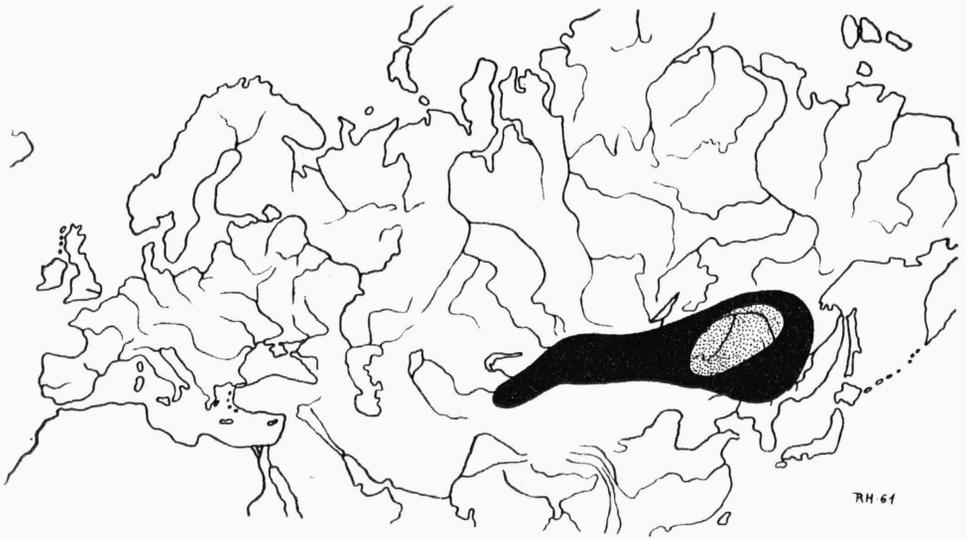
Fig. 14. — Areale der Arten von der Series *Caespitosa* BOBROV. *T. multicaule* LEDEBOUR (schwarz), *T. ramosissimum* BOBROV (punktiert).

Rein asiatisch ist auch die Series *Caespitosa* (Fig. 14), deren Art *T. multicaule* LEDEB. ein sehr ausgedehntes Areal einnimmt, das vom Iran über Westsibirien bis in die Mongolei reicht. Es handelt sich um eine Series, die der vorangehenden ähnlich und von ausgeprägt montanem Charakter ist. *T. ramosissimum* BOBROV ist vorläufig als Stenoendemit bekannt und ist mit der ersten Art sympatrisch. Es ist wahrscheinlich, dass diese Series eher älter ist, was hauptsächlich ihre Morphologie bekundet.

Eine verhältnismässig weite Verbreitung hat auch die Series *Longifolia* (Fig. 15), die durch zwei Arten vertreten ist, deren arealer Schwerpunkt heute Zentralasien zu sein scheint, von dort strahlt sie gegen Westen und Osten am weitesten mit der Art *T. refractum* C. A. MEYER aus. Ich glaube, dass es sich bei der Series *Longifolia* um eine ziemlich alte Gruppe handelt, die man in Andeutungen als Verbindungsglied zur Series *Ramosa* betrachten kann, in einigen Merkmalen auch zur Series *Saxatilia* und *Alpina*. Vom geographischen Gesichtspunkt ist es beachtenswert, dass die angeführten drei Series sich in den vorausgesetzten Zentren ihrer Genese mit der Series *Longifolia* ziemlich überschneiden oder ihr verhältnismässig nahe kommen.

An die Gebiete der südlichen Hälfte des Himalaja-Hochgebirges sind die ebenso geographisch wie taxonomisch sonst wenig bekannten Series *Indica*, *Himalensia* und *Macrocarpa* gebunden. Die ersten beiden scheinen, insoweit man davon überhaupt sprechen kann, nach den morphologischen Merkmalen mit der Umgebung den Series *Longifolia*, *Ramosa* u. ä. verwandt zu sein. Demgegenüber nähert sich die Series *Macrocarpa* oder scheint sich der Series *Rostrata* zu nähern. Vielleicht handelt es sich um einen Typ, der mehr oder weniger isoliert ist, was auch seine geographische Verbreitung bezeugen würde. In Schlussfolgerungen muss man aber sehr zurückhaltend sein, weil alle angeführten Series aus bisher sehr wenig bekannten Gebieten stammen.

Wenn man aus dem Vorhergesagten irgendeinen allgemeinen Schluss ziehen



RH 61

Fig. 15. — Areale der Arten von der Series *Longifolia* BOBROV. *T. refractum* C. A. M. (schwarz), *T. longifolium* TURCZ. (punktiert).

will, so muss man an erster Stelle konstatieren, dass es, bis auf einige Ausnahmen, scheint, die in Eurasien verbreiteten Series nehmen vom Westen gegen Osten an Zahl zu. Es ist offenkundig, dass sich die östlichen Series im Durchschnitt meist als phylogenetisch älter erweisen oder auch innerhalb der etwas artenreichen Series die östlichen Arten gewöhnlich ursprünglicher und die westlichen eher mehr abgeleitet erscheinen.

Dies würde die Wahrscheinlichkeit aufzeigen, dass die ganze Gattung, besser die nominate Untergattung *Thesium*, sich in Eurasien, allerdings ausser seinen äussersten Ostgebieten, hauptsächlich vom Osten gegen Westen verbreitete und divergierte. Auch die hypothetische Rekonstruktion der Migrationsgenese im nördlichen, eurasiatischen Teil des ganzen Gattungsareales würde dies aufzeigen.

Die eurasiatischen *Thesien* entwickelten sich wahrscheinlich aus Typen subxerophilen Charakters, den einige behielten. Einige Arten vermochten sich auch den ihnen verhältnismässig neuen Bedingungen anzupassen, hauptsächlich den Feuchtigkeitsbedingungen, so dass unter den eurasiatischen Arten auch solche erschienen, die man eher als mesophile Arten bezeichnen kann. Arten ähnlicher ökologischer Ansprüche fehlen wahrscheinlich unter den afrikanischen *Thesien* offenbar ganz. Die Entwicklung von einer ausgeprägten Xerophilie zur Mesophilie, wenn auch nicht ähnlich ausgeprägt, ist sehr beachtenswert. Diese Entwicklung zeigt schon an und für sich, dass man die Phylogenese von diesem Gesichtspunkt nicht als einen Prozess der Xerophytisierung charakterisieren kann, wie dies oft geschieht; dabei kommt, je nach den Bedingungen und Eigenschaften der Organismen, auch eine entgegengesetzte Richtung zur Geltung, wobei der Weg von Xerophyten zu Mesophyten führt.

V pojednání je podán rozbor fytogeografických poměrů, jak se tyto jeví v rodu *Thesium*, jakož i postavení tohoto rodu z fytogeografického hlediska vůči příbuzným rodům v tribu *Thesieae*, jakož i celé čeledi *Santalaceae*. Na základě rozboru geografických aspektů rodu *Thesium*, ale i jeho příbuzenských vztahů dochází autor k závěru, že tento rod je značně starý, minimálně ze začátku třetihor. Tento závěr odpovídá i zřejmému velkému stáří celé čeledi *Santalaceae*. Prvotní centrum rodu *Thesium* lze klást do jižní Afriky, odkud imigroval i na severní polokouli. Na jejím území, hlavně v oblasti Paleomediteránu, jakož i později v širokém pásmu horských masivů alpského vrásnění, od Atlasu po Himálaj probíhal další, do určité míry samostatný rozvoj tohoto rodu. K těmto závěrům je veden autor rozбором morfologických, v této práci pak převážně prokazovaných vztahů areálových, a to jak mezi podrody a sekcemi studovaného rodu, tak i mezi jednotlivými rozlišenými series a i jednotlivými druhy. Velká mezerovitost mezi jednotlivými typy, v některých případech až značná vede autora k předpokladu, že do vývoje směrem k dnešnímu známému stavu, musela zasahovat rozsáhlá extinkce mnoha takových hypotetických typů; tato asi byla nejrozsáhlejší v závěru terciéru, ale hlavně v ledové době, po níž sice následoval (řidčeji během ní) u některých druhů určitý areálový rozmach, ale která asi původní druhové bohatství tohoto rodu na severní polokouli silně zdecimovala.

L i t e r a t u r

- CHRIST H. (1897): Über afrikanische Bestandteile in der Schweizer Flora. — Ber. schweiz. bot. Ges. 7 : 1—48.
- ENGLER A. (1879): Versuch einer Entwicklungsgeschichte . . . Teil I. — Leipzig.
- ETTINGHAUSEN C. (1875): Über die genetische Gliederung der Cap-Flora. — Sitzungsber. math.-natur. cl. Akad. Wiss. Wien 71/1 : 613—638.
- HENDRYCH R. (1962): Divisio generis *Thesium* L., cum specierum euroasiaticorum respectu praecipuo. — Novit. Bot. Horti bot. Univ. Carol. prag. 1962 : 17—24.
- (1963a): On the species *Thesium auriculatum*. — Acta Horti bot. pragensis 1963 : 33—46.
- (1963b): Austroamericium, genero nuevo. — Bol. Soc. argent. Bot. 10 : 120—128.
- (1963c): *Thesium kernerianum* is not endemic of the Transylvania. — Novit. Bot. Horti bot. Univ. Carol. prag. 1963 : 7—9.
- (1964a): Specierum palaeoartearum generis *Thesium* nomina et synonyma. — Novit. Bot. Inst. bot. Univ. Carol. prag. 1964 : 7—18.
- (1964b): Notes on *Thesium italicum*. — Novit. Bot. Inst. bot. Univ. Carol. prag. 1964 : 19—21.
- (1964c): A new endemic *Thesium* species from Italy. — Preslia 36 : 114—122.
- (1964d): On the new species *Thesium macedonicum*. — Biol. Glasnik 17 : 11—15.
- (1965): Two new *Thesium*-species from China and Nepal. — Feddes Repert. 70 : 149—154.
- (1966a): *Thesium hispanicum* sp. nova, a new plant for Spain. — Folia geobot. phytotax., Praha, 1 : 70—77.
- (1966b): A brief study on *Thesium rostratum*. — Acta Univ. Carol. — Biol. 1966 : 95—105.
- (1966c): Systematic study on *Thesium alpinum*. — Acta Univ. Carol. — Biol. 1966 : 107—138.
- (1968): A treatise of *Thesium arvense*. — Acta Univ. Carol. — Biol. 1968 : in press.
- LEONOV G. P. (1956): Istoričeskaja geologija. — Moskva.
- MARKGRAF E. (1934): Genetische Beziehung der Mittelmeerflora. — Ber. deutsch. bot. Ges. 52 : 68—79.
- MAYR E. (1959): Isolation as an evolutionary factor. — Proceed. amer. philos. Soc. 103 : 221—230.
- MČEDLIŠVILI P. A. (1960): K voprosu o probleme proischoždenija pokrytosemennyh rastenij. — In: Problemy filogenii i filogenesa, Moskva, p. 37—41.
- NĚVSKIJ S. A. (1937): Materijaly k flore Kugitanga i ego predgorij. — In: Flora i Sistem. vysš. Rast. 4 : 199—346.
- OLENOV J. M. (1961): Někotoryje problemy evolucionnoid genetiky i darvinisma. — Moskva, Leningrad.
- PIEHL M. A. (1965): The natural history and taxonomy of *Comandra*. — Memoirs Torrey bot. Club 22/1 : 1—97.
- POPOV M. G. (1923): Flora pestrocvětnych toľšč Buchary. — Trudy turkestan. nauč. Obšč. 1. — (1927): Osnovnyje čerty istorii razvitija flory Srednej Azii. — Bjull. sredneazij. gos. Univ. 15 : 239—290.
- (1929): Dikijje plodovye derevja i kustarniki Srednej Azii. — Trudy Priklad. bot. Selek. Genet. 22/3 : 241—294.
- ROBYNS W.—LAWALRÉE A. (1944): Révision des espèces congolaises du genre *Thesium*. — Bull. Jard. bot. État Bruxelles 17 : 135—148.

- — (1961): Nouvelle contribution a l'étude des Thesium du Congo et du Ruanda-Urundi. —
Bul. Jard. bot. État Bruxelles 31 : 511—528.
- SINICYN V. M. (1962): Paleogeografija Azii. — Moskva—Leningrad.
- STAUFFER H. U. (1959): Revisio Anthobolearum. — Aarau.
- STRACHOV N. M. (1948): Osnovy istoričeskoj geologii, vol. 2. — Moskva—Leningrad.
- SWINGLE D. B. (1946): A textbook of systematic botany. — New York—London.
- TERMIER H. et G. (1952): Historie geologique de la biosphere. — Paris.
- VULF E. V. (1944): Istoričeskaja geografija rastenij. — Moskva—Leningrad.