© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Stapfia 10	243 — 247	30.11.1982

PFLANZENGEOGRAPHISCHE BEZIEHUNGEN DES INDISCHEN SUBKONTINENTS IM LICHTE DER PLATTENTEKTONIK

Harald Riedl, Wien

Wir wollen in der folgenden Untersuchung von ausgewählten Beispielen aktueller Verbreitungsbilder von Arten und Gattungen des Indischen Subkontinents ausgehen und versuchen, auf diese Weise gewonnene räumliche Schemata durch ihr historisches Werden zu begründen, wobei die relative zeitliche Aufeinanderfolge von größerer Bedeutung ist als absolute Datierungen, die uns nur die Geologie liefern kann. Die an die Stelle von WEGENERs Kontinentalverschiebungslehre getretene moderne Plattentektonik zeigt mögliche Landverbindungen in verschiedenen Perioden der Vergangenheit auf, die zum Verständnis heutiger Ozeane überbrückender Areale beitragen können. Die morphologisch-systematische Analyse pflanzlicher Verwandtschaftskreise erlaubt gleichfalls Rückschlüsse auf ihre historische Entwicklung in Raum und Zeit. Dadurch ergibt sich eine Möglichkeit wechselseitiger Kontrolle der verschiedenen Methoden historischer Pflanzengeographie, die ihre Grenzen erkennen läßt.

In einer Computer-Analyse der Verbreitung indischer Gräser unterscheiden CLAYTON und PANIGRAHI (1975) innerhalb der Arten der Paläotropis Vertreter des Deccano-Malayischen Unterreichs, die von Indien über Indonesien bis Australien, daneben aber auch bis Ost- und gelegentlich sogar Westafrika ausstrahlen ("Indo-Australian wide-spread species" nach van STEENIS 1979) neben vier Zentren des Endemismus einerseits und Vertreter des afro-arabischen Unterreichs mit saharo-sindischer, bzw. sudano-zambesischer (sudano-deccanischer nach EIG 1931) Verbreitung andererseits. Innerhalb der Holarktis, speziell der Paläarktis nennen sie neben weitverbreiteten, vor allem aus China und der Mongolei einstrahlenden Gruppen Vertreter der irano-turanischen und der himalayischen Region, in deren Anteil drei Zentren des Endemismus festgestellt wurden. Eigene Erfahrungen betreffen vor allem die Gattungen *Heliotropium, Cynoglossum* und *Arisaema.*

Die gegenüber Untergattung *Heliotropium* s.str. vermutlich ursprünglichere, in den Tropen der Alten und Neuen Welt weitverbreitete Untergattung *Tiaridium* bietet leider systematisch zahlreiche Schwierigkeiten, die vor allem auf die mißglückte Bearbeitung von C.B. CLARKE (1885) in HOOKERs "Flora of British India" zurückzuführen sind. CLARKE setzte zu zahlreiche indische Arten mit australischen gleich und verwischte dadurch den deutlich erkennbaren Endemismus. Neuerdings sind durch Fehldeutungen von *H. paniculatum* R. BR. weitere Quellen der Unsicherheit eingeführt worden. Zweifellos sind die indischen und australischen Arten miteinander nahe verwandt. Zwei Arten, nämlich *H. strigosum* WILLD. (dessen Verhältnis zu *H. marifolium* RETZ. etwas unsicher ist) und *H. ovalifolium*

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

FORSSK. sind von Australien über Indien und das südlichste Arabien bis Ost-, bzw. Südafrika verbreitet, *H. rariflorum* STOCKS fehlt in Australien, ist aber in Ost- und Südafrika heimisch. Für das höhere Alter der Gruppe als ganzes sprechen neben der weiten tropischen Verbreitung der Grad der Verholzung, das Fehlen annueller Arten, das Vorhandensein von Brakteen bei der Mehrzahl der Vertreter und Ähnlichkeiten mit kleineren, reliktär verbreiteten Gattungen. Die überwiegend afrikanische Sektion *Messerschmidia* von *Heliotropium* s.str., zu der etwa *H. zeylanicum* (BURM. F.) LAM., *H. lineare* (A. DC.) C. H. WRIGHT, *H. longiflorum* HOCHST., *H. engleri* GÜRKE und *H. undulatiforme* TURRILL zählen, ist Gegenstand einer im Manuskript fertiggestellten Arbeit des gegenwärtigen Autors, in die auch Verbreitungskarten aufgenommen werden. Sie erreicht Indien nur mit *H. zeylanicum* = *H. subulatum* (HOCHST. ex A. DC.) VATKE, das trotz des irreführenden Namens auf Ceylon fehlt (die Angabe in H. RIEDL 1967 ist irrtümlich), im übrigen vom Punjab über die trockeneren Teile der Halbinsel Dekkan und das tropische Arabien, Sokotra, Somalia und Äthiopien nordwärts bis Ägypten, nach Süden bis Kenya, Malawi, Zimbabwe und von hier nach Westen gehend über große Teile Westafrikas vom Senegal bis Namibia reicht. Vermutlich leitet diese Art zu den fast rein paläarktisch verbreiteten Sektionen der Untergattung *Heliotropium* über, von denen nur die Gruppe um *H. bacciferum* FORSSK., die physiognomisch an *Messerschmidia* anklingt, auf die Trockengebiete von NW-Indien und Pakistan übergreift, wo ihre Ostgrenze liegt. Ihr Areal kann als typisch saharo-sindisch angesprochen werden, der Verbreitungsschwerpunkt liegt im tropischen Arabien und auf Sokotra. Von anderen Verwandtschaftskreisen innerhalb der Untergattung *Heliotropium,* abgesehen von der kleinen, nur zwei Arten umfassenden Sektion *Pterotropium,* ist sie vor allem durch stärkere Verholzung, schmälere, lanzettliche Blätter und häufiges Schwärzen von Blättern und Sproßen beim Trocknen unterschieden. Einen Sonderfall stellt die monotypische Untergattung *Piptochlaena* dar, deren einzige Art, *H. supinum* L., zirkummediterran verbreitet ist, aber auch vom tropischen Arabien her Südindien, nämlich die Malabarküste, erreicht. Sie ist annuell und nimmt auch auf Grund ihrer Fruchtmorphologie eine sehr abgeleitete Stellung ein. *Heliotropium* insgesamt ist ökologisch durch bevorzugtes Vorkommen in verhältnismäßig trockenen Gebieten gekennzeichnet.

Vergleichen wir damit die Verhältnisse bei *Cynoglossum,* so entspricht die Untergattung *Eleutherostylum* einigermaßen *Tiaridium,* wenn auch die Schwerpunkte hinsichtlich der Artenzahlen in den einzelnen Teilarealen etwas unterschiedlich gelagert sind. Allerdings bewohnen die tropischen Arten vor allem höhere Lagen neben trockenen Landstrichen auf Hochebenen, ihr Mannigfaltigkeitszentrum liegt auf Madagaskar. Untergattung *Paracynoglossum* hat ihr Mannigfaltigkeitszentrum im Himalayagebiet. *C. lanceolatum* FORSSK. ist als einzige Art weiter, nämlich in fast ganz Indien, Teilen von Pakistan, Ceylon, Ost- und Südafrika verbreitet, *C. javanicum* THUNB. ist endemisch auf Java, *C. hellwigii* BRAND auf Papua-Neuguinea, während *C. trianaeum* WEDD.[1)] in den chilenischen Anden vorkommt. In Indien und Pakistan sind die beiden Arten *C. zeylanicum* (VAHL) THUNB. und *C. glochidiatum* WALL. ex DC. weit verbreitet. Demgegenüber ist die Untergattung *Cynoglossum* im temperierten Eurasien heimisch und erreicht lediglich mit *C. virginicum* Nordamerika.

Einem völlig anderen Verwandtschaftskreis gehört die Aroideen-Gattung *Arisaema* (RIEDL 1980) an. Sie erreicht die höchste Artenzahl in den Gebirgen des asiatischen und afrikanischen Monsungebietes und fehlt in Australien und der pazifischen Inselwelt. Nach VAN STEENIS (1979) entspricht der Verbreitungstypus der Gattung als ganzer demjenigen indo-malayischer Arten. Ein weiteres Mannigfaltigkeitszentrum liegt in Ostasien, wo *Arisaema*-Arten bis Nordsibirien vordringen und offenbar über die Beringstraße während einer wärmeren Periode nach Nordamerika einwanderten. Nach den heutigen Verbreitungsverhältnissen scheint es fast sicher, daß die nordamerikanischen Arten von Sibirien her eingewandert sind. Ihr südlichster Vertreter in der Neuen Welt kommt in Mexiko vor. Allerdings ist ungewöhnlich, daß zwischen nordamerikanischen Arten und solchen aus dem asiatischen

---

[1)] Diese Art konnte ich bisher nicht selbst untersuchen und betrachte ihre systematische Stellung als etwas zweifelhaft.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Monsungebiet zum Teil engere verwandtschaftliche Beziehungen bestehen dürften als zu solchen aus dem gemäßigten Ostasien. Das heutige Areal ist bei den meisten Arten vermutlich durch das Klima bestimmt und es unterliegt keinem Zweifel, daß Klimaschwankungen auf die Ausbreitung in der Vorzeit großen Einfluß hatten.

Bemerkenswert ist in Hinblick auf seine geographische Lage vor allem die Situation auf Madagaskar, wo zwar *Cynoglossum* subgen. *Eleutherostylum* reichlich vertreten ist, *Arisaema* aber völlig fehlt und auch die in Frage kommenden *Heliotropium*-Arten nicht gefunden wurden. Der Wanderweg dieser Gattung geht sicherlich über die arabische Halbinsel, Sokotra und Somalia; bei *Arisaema* ist lediglich *A. flavum* auch in Arabien heimisch, das überhaupt als der einzige Vertreter der Gattung mit saharo-sindischer Verbreitung anzusehen ist.

Stellen wir nun diesen Befunden unsere Kenntnisse der Kontinentalverschiebungen gegenüber. Bereits seit langer Zeit war von Biogeographen das Bestehen von Landbrücken nach dem Muster der Verbindung zwischen Eurasien und Nordamerika über die Beringstraße, die erst im Pleistozän einem flachen Schelfmeer wich, postuliert worden. Vom Standpunkt des Botanikers hat VAN STEENIS (1962) die wichtigsten Tatsachen darüber zusammengefaßt. In einer späteren Arbeit (VAN STEENIS 1979) ersetzt er die Forderung nach Landbrücken durch die Ergebnisse der Plattentektonik, die ein Auseinanderdriften der Kontinente durch Ausdehnung der Meeresböden annimmt, betont aber, daß gerade diese Erkenntnis das früher aus Arealen von Pflanzen Abgeleitete bestätigen, also nur die tatsächliche Natur der Landverbindungen eine andere ist. Er kritisiert aber gleichzeitig das Vorgehen von RAVEN und AXELROD (1979, 1974), die geologische Befunde praktisch als alleinige Grundlage zur Interpretation heutiger Pflanzenareale heranziehen.

Während der Mittel- und Oberkreide brach die noch im früheren Mesozoikum bestehende Verbindung über den heutigen zentralen Pazifik zwischen Australien und Südamerika auseinander, blieb aber noch als Kette von Inseln für Wanderungen von Pflanzen mit entsprechenden Verbreitungseinrichtungen erhalten (die Vorstellung großräumiger Verbreitung durch derartige Einrichtungen lehnt er prinzipiell und wahrscheinlich mit Recht ab). Dieses Schicksal teilte auch die transatlantische Einheit der Landmassen von Südamerika und Afrika, die WEGENER ursprünglich zur Begründung seiner Kontinentalverschiebungslehre inspiriert hatte. Allerdings waren Australien und Südamerika noch im subantarktischen Bereich miteinander verbunden (?). Wichtig ist für uns, daß Indien und Afrika im Zusammenhang gestanden sein dürften. In seiner Arbeit von 1962 nimmt VAN STEENIS als Stützpfeiler der damals geforderten Landbrücke allerdings nur Ceylon und Madagaskar an. Bereits im frühen Tertiär sind alle diese südhemisphärischen Landverbindungen unterbrochen und bestenfalls im südpazifischen Bereich durch Inselbrücken noch in Teilstücken als Wanderwege funktionsfähig. Die Verbindungen, die zwischen Australien und dem malayischen Bereich bestanden haben müssen, werden von VAN STEENIS (1979) so eingehend diskutiert, daß ich mich hier kurz fassen kann. Ein nachweisbarer Kontakt bestand vor allem in der Mittelkreide, vielleicht auch früher, und wurde später im mittleren Tertiär erneuert. Neuguinea spielte dabei wie auch in den Perioden zwischen diesen beiden Kontakten eine wichtige Rolle, da hier vor allem im Mitteltertiär asiatische Formen das alte australische Gondwana-Element oft weitgehend verdrängten und andererseits australische Sippen in den malayischen Bereich einwanderten. Seltsamerweise ist diese Bedeutung Neuguineas geologisch nur schwer zu belegen. Aber auch im ausgehenden Tertiär gab es als Folge des absinkenden Meeresspiegels und dadurch neu auftauchender Landmassen einen regen Florenaustausch zwischen Australien und dem malayischen Raum, bei dem australische Arten aber deutlich in der Minderheit blieben. Gebirgsbildungsprozesse führten zu einer verstärkten Eigenentwicklung auf der malayischen Inselwelt. Leider hat VAN STEENIS in diesen jüngeren Perioden allfälligen indisch-malayischen Beziehungen nur geringe Beachtung geschenkt, da er seine Betrachtungen auf den östlichen Teil dieses Raumes konzentrierte, der eine von den weiter westlich gelegenen Abschnitten abweichende Entwicklung durchgemacht hat. Jedenfalls war der Austausch von Pflanzensippen in der ganzen Breite des Pazifik zwischen Asien und Australien zumindest stark behindert.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Schwerer zeitlich zu reihen sind die Wanderungen, die vor allem entlang der Küste des Indischen Ozeans über Arabien oder nördlich an diesem vorbei erfolgten. Klimatische Bedingungen, nämlich die Trockenheit im Inneren der arabischen Halbinsel im Gegensatz zu den vergleichsweise feuchteren, subtropischen bis tropischen Bedingungen an deren Küste machten zumindest in jüngerer Zeit wechselseitige Beziehungen zwischen den Benützern des südlichen Weges entlang der arabischen Südküste nach Ostafrika und des nördlichen Weges, der über die Sinai-Halbinsel nach Nordafrika führte, unmöglich, obwohl von einzelnen Arten in älterer Zeit durchaus eine breite, beide Wege einschließende Straße benützt worden sein könnte und die Trennung bzw. das Verschwinden auf einem der beiden Wege erst später anzusetzen wäre. Arten, die den südlichen Weg nahmen, wanderten in der Regel über Sokotra und breiteten sich von hier aus in Ostafrika, manchmal über den Süden Afrikas bis Westafrika aus, während die Arten, die auf dem nördlichen Weg einwanderten, nur selten südlich der Sahara gefunden werden. Es gilt das etwa für Arten der von mir näher untersuchten Gattung *Ephedra,* deren Sektion *Alatae* in der Sahara selbst eine nicht unwesentliche Rolle vor allem in den Gebirgen, wie Tibesti und Hoggar, spielt. Es sind kurz gesagt die Taxa mit saharo-sindischer Verbreitung, die manchmal auch in die Trockengebiete Innerasiens vordringen. Für den südlichen Weg lassen sich am besten die Beispiele zitieren, die eingangs genauer erläutert wurden. Es ist unklar, ob für diese Wanderungen bereits der Anschluß der indischen Halbinsel vollzogen sein mußte. Für ihre Ausbreitung ist in erster Linie eine einschneidende Klimaänderung verantwortlich zu machen, die zur Austrocknung der Randgebiete der alten Tethys führte und die noch heute nicht abgeschlossen ist. Das gilt für die saharo-sindischen Arten in ganz besonderem Maße, deren Zugstraße genau dem betroffenen Bereich entspricht. Bei weniger xerophilen Arten dürfte ein früheres, weiteres Areal häufig zerstückelt worden sein. Alle Gruppen, für die das hier Gesagte gilt, fehlen in den tropischen Regenwäldern Zentralafrikas und der Guineaküste Westafrikas, da sie durchwegs offenere Vegetationsformen benötigen. Vermutlich können wir (nach relativen Datierungen auf Grund der Beziehungen dieser Gruppe zu verwandten Formenkreisen) den Beginn der genannten Vorgänge im ausgehenden Tertiär ansetzen und annehmen, daß sie sich während des gesamten Pleistozäns bis ins Postglazial fortsetzen.

Schon auf Grund ihrer Morphologie und Ökologie sind die Gruppen als die jüngsten anzusehen, bei denen durch Wanderungen von Nord nach Süd und umgekehrt ein reger Genaustausch zwischen Florenelementen Halbinselindiens und der weiter nördlich gelegenen Teile Asiens nach deren Vereinigung stattfand. Es sind Pflanzen, die sowohl in Indien, als auch in Zentral- und Ostasien vorkommen. In welchen Fällen dabei die Auffaltung des Himalaya eine neue Barriere bildete, ist nicht immer leicht anzugeben. In den von mir selbst bearbeiteten Formenkreisen sind es nur selten Arten, die in beiden Bereichen vorkommen, sondern Gruppen mehr oder minder nahe verwandter Arten, die teils diesseits, teils jenseits des Himalaya auftreten, was eher für eine wichtige Rolle der Gebirge als Grenze spricht. Schließlich fand im Himalayagebiet selbst eine reiche und im Verhältnis zu allen anderen späte Entwicklung statt, die durch die pleistozänen Vereisungen begünstigt wurde, die sibirische Arten weit nach Süden drängten und damit die Voraussetzung für die Besiedlung höherer Lagen, die heute nördlicheren Breiten entsprechen, lieferten. Auch die Vegetation der orographischen Wüsten in Zentralasien hängt stärker mit den Wüstengebieten der Mongolei zusammen als mit saharo-sindischen Formenkreisen, die zumeist in den nordindischen Trockengebieten von Rajastan ihre Ostgrenze finden. Die Frage, wie es zu einer relativ scharfen Verbreitungsgrenze zwischen West- und Osthimalaya kam, ist in diesem Rahmen nicht zu beantworten.

Im Falle von *Heliotropium* ist sicherlich als Ursprung für die eurasiatischen Arten ein alter Grundstock von Gondwana-Elementen anzunehmen, die durch den Anschluß Indiens an Asien in nördlichere Breiten vordrangen und hier eine ganz neuartige Entwicklung mit neuen geographischen Zentren durchmachten. Wie weit dieses Vordringen auch weiter westlich von Afrika her erfolgte, ist durch die Ausbreitung des Wüstengürtels anhand der heutigen Verbreitung der Arten kaum mehr zu rekonstruieren und wäre vor allem im Rahmen einer Florengeschichte des Mediterrangebiets zu behandeln. Die Entwicklung führte zu krautigen und annuellen Formen, die den überwiegenden Anteil der Untergattung *Heliotropium* s.str. ausmachen und an das Leben im gemäßigten Klimabereich angepaßt sind.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Bei *Cynoglossum* verlaufen die Verbreitungsgrenzen zwischen den größeren systematischen Einheiten weniger scharf, doch ist vermutlich eine ähnliche Geschichte anzunehmen.

Die erste große Entfaltung von *Arisaema* scheint insgesamt jüngeren Datums zu sein, als die Landverbindung zwischen Indien und Asien insgesamt hergestellt war, aber Wandermöglichkeiten nach Afrika noch durchaus bestanden. Die Gattung kann nicht mehr dem alten Gondwana-Kontinent oder einer zeitlich entsprechenden geographischen Einheit zugerechnet werden, sondern ist vermutlich im indomalayischen Raum entstanden zu denken, von wo sie sich bald nordwärts ausbreitete und sich schließlich durch die Auffaltung des Himalaya beiderseits der Gebirgskette und in dieser selbst neue Entfaltungszentren herausbildeten. Zur Deutung ihrer chronologischen Verhältnisse kann die moderne Plattentektonik nur wenig beitragen. Aber auch in anderen Gruppen liefert sie nur ein Gerüst, das die grobe Gliederung verständlich macht, während für die Interpretation der meisten heutigen Areale auf spezifischer Ebene im Sinne von VAN STEENIS (1979) klimatologische und geomorphologische Gegebenheiten herangezogen werden müssen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die zeitliche Zuordnung von Taxa innerhalb der untersuchten Formenkreise auf dem indischen Subkontinent den von CLAYTON und PANIGRAHI (1975) unterschiedenen Einheiten in der Reihenfolge ihrer Nennung zu Beginn dieses Vortrages recht gut entspricht.

LITERATUR

CLARKE, C.B. (18859: *Boragineae,* in HOOKER, J.D., Flora of British India **4**:134—179.

CLAYTON, H.D., & PANIGRAHI, G. (1975): Computer-aided chrology of Indian grasses. — Kew Bull. **29**: 669—686.

EIG, A. (1931): Les éléments et les groupes phytogéographiques auxiliaires dans la flore palestinienne. — Rep. spec. nov. Beih. **63:** 1—201.

RAVEN, P., & AXELROD, D.J. (1972): Plate tectonics and Australasian paleobiogeography. — Science **176:** 1379—1386.

RAVEN, P., & AXELROD, D.J. (1974): Angiosperm biogeography and past continental movements. — Ann. Missouri Bot. Garden **61:** 539—673.

RIEDL, H. (1967): *Boraginaceae,* in K.H. Rechinger, Fl. Iranica Lfg. **48:** 1—281.

RIEDL, H. (1980): The importance of ecology for generic and specific differentiation in the *Araceae — Aroideae. — Aroideana* **3:** 49—54.

VAN STEENIS, G.C.C.J. (1962): The land-bridge theory in botany. — Blumea **11:** 235—542.

VAN STEENIS, G.C.C.J. (1979): Plant-geography of East Malesia. — Bot. Journ. Linn. Soc. **79:** 97—178.

Adresse des Autors:
Doz. Dr. H. RIEDL
Naturhistor. Museum

Burgring 7
A-1014 WIEN

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Stapfia

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: 0010

Autor(en)/Author(s): Riedl Harald

Artikel/Article: Pflanzengeographische Beziehungen des Indischen Subkontinents im Lichte der Plattentektonik 243-247