

Carex glacialis Mack., Neufunde einer arktischen Segge in der Schweiz und Italien

Philippe Juillerat, Jérémie Guenat und Beat Bäumler

Carex glacialis Mack., new discoveries of an arctic sedge in Switzerland and Italy: For the first time, we report locations of the predominantly circumboreal *Carex glacialis* Mack. (Glacier Sedge, Gletscher-Segge, Carice glaciale, Laïche des glaciers) in Switzerland and Italy. The new locations were found resulting from a specific search in the field between 2016 and 2019. Until now, this species was known from only a single population in the French Alps, discovered in 2004. Our research allowed the confirmation of two hypotheses based on which our search effort was made, that 1 *Carex glacialis*, an inconspicuous species rather unknown by alpine botanists, must be indigenous to the Alps and 2 this species has most certainly a much wider distribution in the Alps. As a result of our search, this arctic-alpine species is now known to be more widespread in the Alps than previously thought and we regard it as highly likely that even more populations do exist in the Alps (especially in France, Switzerland and Italy). Further extensive search is needed and encouraged in the Alps as well as in more northern and eastern regions, to determine its origin and migration route into the Alps, as well as its possible rarity and its IUCN threat category (especially regarding the potential threats it may face regarding climate change or more direct human impact such as tourism or other land use). Hopefully, this article will be useful to new research efforts, including molecular studies, involving this fascinating arctic-alpine species.

Carex glacialis wurde 2004 zufällig im Alpenraum anlässlich einer Erkundungsmission der Botanischen Gesellschaft Frankreichs in der Combe de Cléry bei Lanslebourg-Mont-Cenis auf einer Höhe zwischen 2400 und 2500 m ü. M. entdeckt (BLANCHEMAIN et al. 2004). Dieser Fund kann aus mehreren Gründen als ausserordentlich angesehen werden: 1 Bis zu diesem Zeitpunkt war diese zirkumboreale Art noch nie aus den Alpen erwähnt worden, obwohl die Alpen eines der floristisch am besten untersuchten Gebirge der Welt sind; 2 Die neu entdeckte Population in Frankreich ist geographisch völlig isoliert, die nächsten bekannten Vorkommen liegen mehr als 1500 km entfernt in Skandinavien.

BLANCHEMAIN et al. (2004) formulierten keine Hypothese zur Erklärung dieses isolierten Vorkommens in den Alpen. Da sich die Fundstellen in unmittelbarer Nähe historischer Militäranlagen befinden, wurde auch die Möglichkeit einer unfreiwilligen Einschleppung durch den Menschen und damit eines anthropogenen Ursprungs dieser Population diskutiert. 2016 formulierten wir zwei Hypothesen: 1 Dieses unscheinbare und bei alpinen Floristen weitgehend unbekannte Taxon ist Teil der indigenen Flora der Alpen und sollte deshalb auch anderswo als am Mont Cenis vorkommen; 2 Es ist zu erwarten, dass *Carex glacialis* in den Alpen weiträumig verbreitet ist. Diese zweite Hypothese basiert darauf, dass der bevorzugte Lebensraum (flache, windexponierte, schneefreie, steinig-kiesige, kalkhaltige Stellen in Tundren und auf Graten) von *Carex*

Keywords

Arctic-alpine Distribution, LGM, Refuge Population, Glacial Relict, Alps

Adresse der Autoren

Philippe Juillerat
Info Flora
Conservatoire et Jardin botaniques
Case postale 71
1292 Chambésy / Schweiz

Jérémie Guenat
Chemin des Libellules 8
1010 Lausanne / Schweiz

Beat Bäumler
Conservatoire et Jardin botaniques
Case postale 71
1292 Chambésy / Schweiz

Kontakt

philippe.juillerat@infoflora.ch
jeremie.guenat@gmail.com
beat.baumler@ville-ge.ch

Angenommen 29. November 2020

Abb. 1. Habitus (links) und Detailaufnahmen des Blütenstandes sowie der Stängel (Mitte) und Blätter und Stängel (rechts) von *Carex glacialis* Mack. am Fundort Saflischpass, zusammen mit *Dryas octopetala*. Fotos J. Guenat, August 2019



glacialis während des letzteiszeitlichen Maximums (LGM = Last Glacial Maximum) zwischen dem skandinavischen Eisschild und den alpinen Gletschern wahrscheinlich recht häufig war (BIRKS & WILLIS 2008). Diese Hypothese schliesst die Annahme mit ein, dass die Art die Alpen aus mehreren peripheren Refugien besiedelt hat und dies unmittelbar nach Beginn des Abschmelzens der Gletscher am Ende des LGM (~19 000–18 000 BP, WIRSIG et al. 2016) stattfand.

Der Nachweis weiterer alpiner Populationen von *Carex glacialis* würde ermöglichen, das Vorkommen in den Alpen als Folge einer Einführung durch den Menschen mit grosser Sicherheit auszu-schliessen. Wir sind uns aber bewusst, dass ohne weiterführende phylogenetische Untersuchungen – unter Einbezug sowohl alpiner als auch zirkumborealer Populationen – eine abschliessende Antwort auf die Besiedlungsgeschichte von *Carex glacialis* in den Alpen nicht möglich ist. Die Voraussetzungen für eine solche genetische Untersuchung werden jedoch erst mit den hier beschriebenen Neufunden aus der Schweiz und Italien geschaffen.

Material und Methoden

Carex glacialis – Taxonomie, Ökologie und Verbreitung

Carex glacialis wurde von WAHLENBERG (1812) aus Lappland unter dem Namen *Carex pedata* beschrieben. Weil dieser Name bereits von Linné für ein anderes Taxon verwendet wurde, benannte MACKENZIE (1910) die Art in *Carex glacialis* um, ohne weitere Beschreibung oder Erwähnung des Typusbelegs (nom. nov.). Diese Art wird üblicherweise zur Sektion Lamprochaenae gestellt, unter anderem zusammen mit *Carex liparocarpos* und *Carex supina* (KOMAROV et al. 1935, BALL & REZNICEK 2002). Eine aktuelle molekulargenetische Untersuchung, welche die Hälfte der etwa 2000 weltweit vorkommenden Seggen berücksichtigt, konnte aufzeigen, dass *Carex glacialis* nicht näher mit *Carex liparocarpos* verwandt ist, sondern eine eigen-



Abb. 2. Habitus von *Carex glacialis* Mack. am Fundort am Mont Cenis in Frankreich (links) sowie in Italien (Val Livigno) (rechts). Fotos B. Bäuml, Juli 2019 (links), P. Juillerat, September 2019 (rechts)

ständige monophyletische Gruppe bildet, zusammen mit Arten wie *Carex supina*, *Carex montana* und *Carex fritschii* (MARTÍN-BRAVO et al. 2019).

Carex glacialis ist eine Kleinsegge, welche selten grösser als 15 bis 20 cm wird (bis 30 cm nach BALL & REZNICEK 2002). Sie wächst in dichten Horsten, die sich im Alter flächig ausdehnen können (Abb. 1–2). Der Stängel ist leicht 3-kantig bis subzylindrisch und längs gerieft. Die Blätter sind kürzer als der Stängel und maximal 1.5 mm breit. Sie sind am Rande mit kleinen Zähnen gesäumt und dadurch etwas rau. Sie krümmen sich am Ende der Blütezeit in Längsrichtung und verfärben sich im Herbst gelblich bis orangefarben. Der Blütenstand besteht aus einer endständigen männlichen, 4–6 mm langen Ähre und zwei bis drei kurz gestielten weiblichen, 6–9 mm langen Ähren. Die weiblichen Ähren tragen 3–6 Blüten. Der Blütenstand besitzt an dessen Basis ein zylindrisches, lang zugespitztes Hochblatt, das meist gleich lang oder länger als die unterste weibliche Ähre ist. Wie alle Arten dieser Sektion hat *Carex glacialis* Fruchtknoten mit 3 Narben. Die Frucht im Fruchtschlauch ist leicht 3-kantig. Die Fruchtschläuche sind bis 2.5 mm lang, verkehrteiförmig, mit einem klar abgegrenzten Schnabel, sowie glänzend und kahl. In reifem Zustand sind sie dunkelbraun bis schwarz (manchmal rötlich getönt) (Abb. 1), unreif sind sie hellgrün, der Schnabel ist braun gefärbt, der braune Bereich ist seitlich und auf der Aussenseite herablaufend ($\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{2}$ der Höhe). Die Tragblätter (Deckspelzen) der weiblichen Blüten sind abgerundet, kurz zugespitzt, braunschwarz, mit einem hellen Mittelnerv und manchmal mit einem schmalen Hautrand.

Im Gelände kann die Gletscher-Segge mit mehreren anderen Taxa morphologisch verwechselt werden, mit welchen sie ähnliche ökologische Ansprüche teilt. Vor allem wenn die Fruchtschläuche bereits abgefallen sind, erinnern die Blätter von *Carex glacialis* stark an jene von *Elyna myosuroides*, einerseits aufgrund ihrer Form und Grösse, andererseits ab Ende Sommer wegen ihrer Farbe.

Tabelle 1: Differenzialmerkmale für die Unterscheidung von *Carex glacialis* von morphologisch ähnlichen Arten (grau hinterlegte und **fette Schrift** = wichtigste Merkmale)

Art	Ähren, Anzahl	Ähren, Anordnung	Habitus
<i>C. glacialis</i>	≥ 2	endständig gruppiert, aufrecht, gestielt	dichte Horste, ohne Ausläufer
<i>E. myosuroides</i>	1	endständig	dichte feste Horste, ohne Ausläufer
<i>C. rupestris</i>	1	endständig	kurze Ausläufer, locker rasig
<i>C. humilis</i>	≥ 2	entfernt stehend	dichte feste Horste, mit kurzen Ausläufern
<i>C. capillaris</i>	≥ 2	hängend, unterste abgesetzt, gestielt	dichte Horste, ohne Ausläufer
<i>C. liparocarpos</i>	≥ 2	endständig gruppiert, aufrecht, gestielt	lange Ausläufer, sehr locker rasig
<i>C. supina</i>	≥ 2	endständig gruppiert, aufrecht, sitzend	meist lange Ausläufer, locker rasig

Im gleichen Entwicklungsstadium können sich auch die Fruchtstände dieser zwei Arten sehr ähnlich sehen. Die Verwechslungsgefahr ist auch deshalb gross, weil die beiden Taxa dieselben Lebensräume besiedeln und regelmässig zusammen vorkommen. Ebenfalls nach dem Abfallen der Fruchtschläuche kann der Fruchtstand von *Carex glacialis* demjenigen von *Carex capillaris* oder *Carex rupestris* ähneln. Mit ihrem feinen und gefalteten (fast eingerollt-borstenförmigen) Aussehen sowie der Form ihrer Spitzen erinnern die Blätter, abgesehen von ihrer Grösse, an *Carex mucronata*.

Öfters sind die Früchte von *Elyna myosuroides* durch Pilze parasitiert, was den Eindruck von Fruchtschläuchen erweckt. In diesem Fall ist der Unterschied dank dieser «Früchte» leicht zu erkennen. Bei *Elyna* sind diese Auswüchse matt, während die Früchte von *Carex glacialis* glänzend sind.

Laut der Originaldiagnose der Art besteht die grösste morphologische Ähnlichkeit mit *Carex supina*, einem Taxon derselben Sektion (WAHLENBERG 1812). Eine Verwechslung im Gelände kann für die Schweiz und Europa weitestgehend ausgeschlossen werden, da diese Art hier völlig andere Lebensräume besiedelt als *Carex glacialis*. Sie wächst an wärmeren und trockeneren Standorten mit tiefgründigerem Boden und ist kollin (–montan) verbreitet.

Die Übersicht ausgewählter Merkmale in Tab. 1 soll helfen, *Carex glacialis* eindeutig identifizieren zu können.

Laut der Originaldiagnose (WAHLENBERG 1812) wächst *Carex glacialis* in den Bergen Lapplands an südseitigen trockenen Hängen. In Nordamerika (BALL & REZNICEK 2002) gedeiht die Art auf Eskern

Hochblatt	Fruchtschlauch	Blatt	Stängel
so lang oder länger als die unterste ♀ Ähre	kahl, glänzend, 3–6 pro Ähre	5–15 cm, ≤ 1.5 mm breit	5–20 cm
fehlend	kahl, glänzend, 3–12 pro Ähre	5–25 cm, ≤ 1.5 mm breit	5–25 cm
fehlend	kahl, matt, 3–6 pro Ähre	5–15 cm, 1–2 mm breit	5–15 cm
fehlend	behaart, glänzend, 3–6 pro Ähre	20–40 cm, 1–2 mm breit	3–10 cm
länger als die unterste ♀ Ähre	kahl, glänzend, 5–10 pro Ähre	5–15 cm, 1.5–2 mm breit	5–20 cm
länger als die unterste ♀ Ähre	kahl, glänzend, 6–12 pro Ähre	10–20 cm, 1–3 mm breit	10–30 cm
länger als die unterste ♀ Ähre	kahl, glänzend, 4–10 pro Ähre	10–20 cm, ≤ 1.5 mm breit	8–20 cm

(Bereich mit Kies und Schotter zwischen Endmoräne und Gletscher), auf kalkhaltigem Substrat und in tieferen Lagen. In Sibirien und Lappland bevorzugt sie besonders steinige Tundren (KOMAROV et al. 1935) und kalkreiche Trockenhänge mit Gabbro, seltener bewaldete Trockenhänge (MALYSHEV & PESCHKOVA 2001) und aus frischem kalkreichem Kies geformte trockene und windexponierte flache Stellen (MOSSBERG & STENBERG 2018). Auch aus den schwedischen Gebirgen wird *Carex glacialis* als eine der seltenen Blütenpflanzen-Arten angegeben, der es gelingt, auch die windexponiertesten und praktisch immer schneefreien Standorte zu besiedeln (CARLSSON et al. 1999).

Die zirkumboreal verbreitete Gletscher-Segge kommt überwiegend nördlich des 60. Breitengrads vor und besiedelt fast lückenlos den Norden Kanadas, Alaska, die russische Arktis, Skandinavien, Spitzbergen (Svalbard), Island und Grönland. Zwischen 50° und 60° nördlicher Breite wird die Art seltener, ausser im Osten Kanadas, wo sie von der Hudson Bay bis in die Gegend von Neufundland noch sehr häufig ist. Entlang verschiedener Gebirgszüge konnte sie ihr Verbreitungsgebiet stellenweise nach Süden ausweiten. So erreicht sie die kanadischen Rocky Mountains, die Kamtschatka-Halbinsel, den Ural und die südsibirischen Gebirge zwischen Baikalsee und Altai. Südlich des 50. Breitengrads ist die Art sehr selten. Nebst einigen Fundorten im Osten Kanadas kommt sie weiter südlich nur noch in den Europäischen Alpen vor (um 45–46° Nord) (Abb. 3).

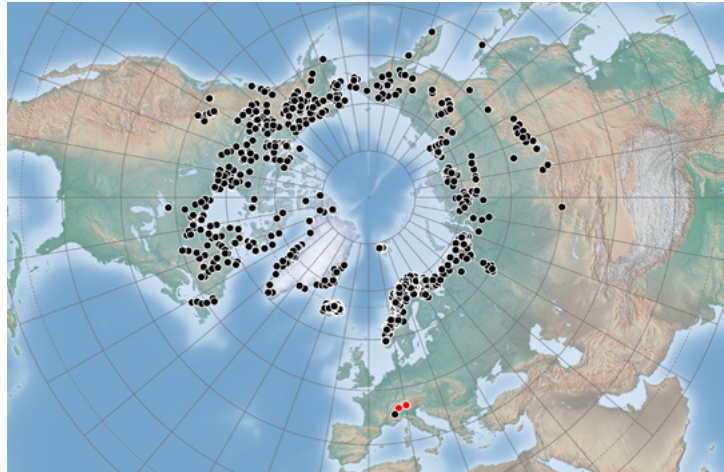
Aus pflanzensoziologischer Sicht wird *Carex glacialis* als Charakterart der Klasse Carici rupestris-Kobresietea bellardii angesehen

Abb. 3: Weltweite Verbreitung von *Carex glacialis* Mackenzie.

Schwarze Punkte: Angaben zusammengestellt aus HULTÉN & FRIES (1986), TOLMACHEV et al. (1996) und GBIF.org (2. Feb. 2020, GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.kgtdr>)
Rote Punkte: neu entdeckte Vorkommen in den Alpen.

Kartenhintergrund:

Natural Earth @ naturalearthdata.com



(MUCINA et al. 2016). Man kann daher erwarten, sie in Begleitung von anderen charakteristischen Arten dieser Klasse anzutreffen, wie *Carex rupestris*, *Elyna myosuroides* oder *Dryas octopetala*.

Pflanzensoziologische Vegetationsaufnahmen

Zur genaueren Charakterisierung der ökologischen Nische von *Carex glacialis* in den Alpen wurden an den Fundorten mehrere pflanzensoziologische Vegetationsaufnahmen nach der klassischen Methode von BRAUN-BLANQUET (1964) erstellt. Die Nomenklatur der Pflanzennamen folgt der Checkliste der Gefäßpflanzenflora der Schweiz (JUILLERAT et al. 2017). Die Nomenklatur der pflanzensoziologischen Einheiten (Syntaxa) folgt der europäischen Synthese von MUCINA et al. (2016).

Auswahl potenzieller Fundstellen für die Erkundungen

Die Auswahl von potenziellen Fundstellen erfolgte überwiegend auf Basis einer visuellen Analyse digitaler Orthofotos (u. a. Luftaufnahmen von map.geo.admin.ch, www.geoportail.gouv.fr, www.google.com/maps). Es wurde speziell nach lückiger Vegetation mit angenommenem Vorkommen von *Dryas octopetala* auf steinigen Flächen gesucht, welche sich visuell durch eine hellere Farbe vom umgebenden Gelände abheben. Die Identifikation der erfolgversprechendsten Fundstellen basierte auf der Verknüpfung verschiedener Informationen: ¹ Höhenlage > 2000 Meter, ² Substrat besteht bevorzugt aus Kalk, Dolomit oder Rauhwanke, aber auch Gips, Sandstein, Tonstein und Kieselkalken unter Verwendung der zur Verfügung stehenden geologischen Karten (z. B. map.geo.admin.ch), ³ Vorkommen bekannter Begleitarten wie *Carex rupestris* oder *Elyna myosuroides*.

Zur Überprüfung unserer zweiten Hypothese, d. h. eine weiträumige Verbreitung des Taxons in den Alpen, haben wir unsere Nachforschungen nicht nur auf eine bestimmte Region der Alpen beschränkt, sondern nach günstigen Fundstellen im gesamten Alpenraum gesucht. Auf elf Tagesexkursionen wurden potenzielle



Abb. 4: Aktuell bekannte Verbreitung von *Carex glacialis* Mack. in den Alpen. Schwarzer Punkt: Population am Mont Cenis, entdeckt durch BLANCHEMAIN et al. (2004). Rote Punkte: 2019 neu entdeckte Populationen, im Westen jene am Saflischpass (CH/VS), im Osten die Populationen vom Munt Buffalora (CH/GR) und aus dem Val Livigno (I/SO). Die schwarzen Linien bezeichnen die Landesgrenzen, der Balken unten links stellt 100 km dar.

Fundstellen in der Schweiz und Italien aufgesucht (siehe Kap. Resultate und Tab. 2). Aus Zeitgründen war es uns nicht möglich, die ausgewählten Standorte im Briançonnais in Frankreich und den Dolomiten in Italien zu besuchen.

Resultate

Entdeckung

Die Suche nach neuen alpinen Populationen von *Carex glacialis* begann 2016. Die Region des Col du Pillon (CH/VD), bekannt durch seine anstehenden Gipsformationen, wurde am 16. Juli 2016 durch einen von uns (Philippe Juillerat) gemeinsam mit drei weiteren Botanikern abgesucht. Weitere Nachforschungen erfolgten am 25. Juni 2018 in der Region Schwarzsee bei Zermatt an bekannten Fundstellen von *Carex rupestris*. Alle Exkursionen, die vor unserem Besuch der einzigen bekannten Fundstelle am Mont Cenis am 31. Juli 2019 durchgeführt wurden, blieben erfolglos (Tab. 2).

Am 30. August 2019 wurde die Art von Jérémie Guenat und Beat Bäumler auf dem Saflischpass im Wallis entdeckt (Abb. 4–6, 8). Am 14. September 2019 wurde sie ausserdem bei Nachforschungen im Graubünden von Philippe Juillerat in der Region des Munt Buffalora nachgewiesen sowie im nahegelegenen Val Livigno im angrenzenden Italien (Abb. 4–5, 7–8). Es handelt sich hierbei um Erstnachweise sowohl für die Schweiz wie Italien. Belege aus diesen Fundgebieten sind in den Herbarien Lausanne (LAU) [LAU-0123204] und Genf (G) [G00624002] abgelegt.

Nach dem aktuellen Stand der Kenntnisse besiedelt *Carex glacialis* vier Gebiete in den West-, Zentral- und Ostalpen, das Verbreitungsgebiet erstreckt sich somit über mehr als 300 Kilometer (Abb. 4). Es wurden keine systematischen Zählungen der Anzahl Individuen durchgeführt, aber wir schätzen, dass alle Populationen 1000 Individuen überschreiten, ausser am Saflischpass, wo nur etwa 100 Individuen angetroffen wurden. In dieser Region konnten jedoch keine weitergehenden Nachforschungen durchgeführt wer-

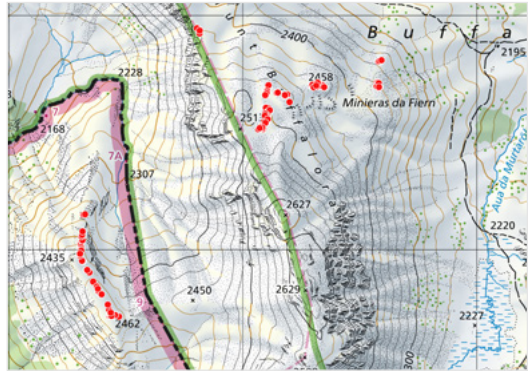
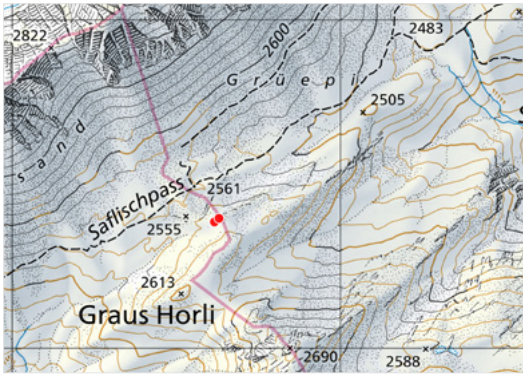


Abb. 5: Lokalisierung der Populationen von *Carex glacialis* Mack. in der Schweiz und Italien.

Links: Saflischpass (CH/VS).

Rechts: Im SW liegt die Fundstelle des Val Livigno (I/SO), im NE die Populationen am Munt Buffalora (CH/GR).

Die rosafarben gesäumte Linie stellt die Landesgrenze zwischen Italien und der Schweiz dar, die grüne Linie die Grenze des Schweizerischen Nationalparks.

Reproduziert mit Bewilligung von swisstopo (BAT200009 und BAT200010).

den, doch lassen geologisch günstige Standorte das Vorkommen weiterer Teilpopulationen vermuten. Wie eingangs erwähnt konnten wir *Carex glacialis* bei den anderen Erkundungen nicht feststellen, was jedoch ein Fehlen der Art an anderen Orten noch nicht beweist. Diese Nachforschungen sind in Tab. 2 zusammengestellt.

Ökologie und Begleitvegetation

Insgesamt wurden in diesen vier alpinen Lokalitäten 189 geolokalisierte Beobachtungen erfasst. Die am tiefsten gelegene Fundstelle liegt auf 2355 m ü. M. am Munt Buffalora (CH/GR), die höchste erreicht 2586 m am Saflischpass (CH/VS). Die Populationen liegen mehrheitlich an nicht zu steil geneigten Abhängen ($< 30^\circ$) – mit generell nördlicher Exposition (WNW–NE) – oder auf flachen Stellen im Gipfelbereich von Graten und Kämmen. In Südlage wurden trotz spezifischer Nachforschungen bisher keine Fundstellen beobachtet. Das besiedelte Substrat basiert jeweils auf einem Bodenskelett aus Dolomit oder Kalkgestein mit einer Korngrösse zwischen 1 und 10 cm. Die Vegetation war immer sehr lückig mit einer Gesamtdeckung von unter 50% (Abb. 9).

Fünf pflanzensoziologische Vegetationsaufnahmen an den vier Lokalitäten sind in Tab. 3 aufgeführt in der Abfolge Süd–Nord. Sie sind relativ artenarm mit einem Mittel von 9.6 Taxa pro Aufnahme. Die dominierenden Arten sind charakteristisch für Kältesteppen-Windkanten (*Carici rupestris*-*Kobresietea bellardii*). Die Begleitflora entstammt den offenen kalkreichen Polsterseggenrasen mit *Carex firma* (*Caricion firmae*) mit Einschlüssen von einigen Arten aus Schuttgesellschaften (*Thlaspietetea rotundifolii*).

Diskussion

Die Entdeckung von drei neuen Vorkommen von *Carex glacialis* in den Alpen bestätigt unsere erste Hypothese, dass es sich bei der Art um ein indigenes Florenelement dieses Gebirges handelt. Der Fundort im Val Livigno liegt schwer zugänglich auf einem isolierten



Abb. 6: Blick Richtung SE auf den Saflischpass (CH/VS). Im Vordergrund von rechts nach links Graus Horli, Seewijhorn und die Geländerippe mit der Fundstelle von *Carex glacialis* Mackenzie. Im Hintergrund rechts der Monte Leone, links die Helsenhorngruppe. Foto B. Bäumler, August 2019



Abb. 7: *Carex glacialis* Mack. vom NE-Abhang des Munt Buffalora (CH/GR), im Hintergrund der Munt Chavagl im Schweizerischen Nationalpark. Foto P. Juillerat, September 2019



Abb. 8: Übersichtsaufnahmen von Populationen von *Carex glacialis* Mackenzie. Links: Saflischpass (CH/VS). Rechts: Munt Buffalora (CH/GR). Fotos B. Bäumler, August 2019 (links), P. Juillerat, September 2019 (rechts)



Abb. 9: Lebensraum von *Carex glacialis* Mack. von drei heute bekannten Lokalitäten in den Alpen. Links: Mont Cenis F (Juli 2019). Mitte: Munt Buffalora CH/GR (September 2019). Rechts: Saflischpass CH/VS (August 2019). Fotos B. Bäumler (links und rechts), P. Juillerat (Mitte)

Tabelle 2: Erfolglos abgesuchte potenzielle Fundstellen von *Carex glacialis* Mack. in den Alpen (PJ: P. Juillerat, JG: J. Guenat, BB: B. Bäumler).

Besuchte Regionen	Datum	Durch	Gründe für die Auswahl
Col du Pillon (VD), 1550–2180 m	16. 7. 2016	PJ	Vorkommen von Gips
Zermatt (VS), Schwarzsee, 2500–2672 m	25. 6. 2018	PJ	Begleitarten, im Speziellen <i>Carex rupestris</i>
Grimentz (VS), Basset de Lona, 2645–2792 m	3. 8. 2019	PJ, JG, BB	Vorkommen von Rauhwanke
Zermatt (VS), Gornergrat, 2695–3138 m	31. 8. 2019	PJ, JG, BB	Vorkommen von Rauhwanke
Nufenenpass (VS), Passo del Corno, 2471–2600 m	3. 9. 2019	PJ, JG	Vorkommen von Rauhwanke
Valle del Gries (Italien), Alpe dei Camosci, 2300–2470 m	3. 9. 2019	PJ, JG	Lückige Vegetation mit Polstern von <i>Dryas octopetala</i> über Dolomit und Sandstein
Anzeindaz (VD), Tête des Filasses, 1980–2340 m	4. 9. 2019	JG	Lückige Vegetation mit Polstern von <i>Dryas octopetala</i> über Kalk
Sanetsch (VS), Tita da Terra Naire, 2290–2320 m	10. 9. 2019	PJ	Lückige Vegetation mit Polstern von <i>Dryas octopetala</i> über Mergelkalk
Plaine Morte (VS), 2450–2530 m	17. 9. 2019	PJ	Lückige Vegetation über Tonstein und Kieselkalk
Simplonpass (VS), Tochuhorn, 2440–2500 m	22. 9. 2019	BB	Lückige Vegetation mit Polstern von <i>Dryas octopetala</i> über Mergelkalk
Albulapass (GR), 2300–2401 m	27. 9. 2019	PJ	Lückige Vegetation mit Polstern von <i>Dryas octopetala</i> über Dolomit
Bernina, Gess (GR), 2157–2416 m	27. 9. 2019	PJ	Lückige Vegetation mit Polstern von <i>Dryas octopetala</i> über Gips
Ofenpass (GR), Motta Lischia, 2400–2520 m	27. 9. 2019	PJ	Lückige Vegetation mit Polstern von <i>Dryas octopetala</i> über Dolomit

Berggipfel, auf den kein Wanderweg führt. Auch die Fundorte am Saflischpass und dem Munt Buffalora liegen relativ abgelegen und werden nur selten von Wanderern besucht. Man muss die Wanderwege verlassen, um überhaupt auf Vorkommen von *Carex glacialis* zu stossen. Unter diesen Bedingungen erscheint es uns als sehr unwahrscheinlich, dass die Art – auch unabsichtlich – vom Menschen eingeschleppt worden ist.

Nach unseren aktuellen Erkenntnissen weist *Carex glacialis* eine disjunkte alpine Verbreitung auf, die an Verbreitungsmuster anderer arktisch-alpiner Arten erinnert wie *Artemisia borealis*, *Carex atrofusca*, *Carex vaginata*, *Saxifraga cernua* oder *Thalictrum alpinum* (AESCHMANN et al. 2004). Die Art ist gegenwärtig aus vier Lokalitäten in den West-, Zentral- und Ostalpen bekannt. Das Verbreitungsgebiet erstreckt sich somit über mehr als 300 Kilometer. Zum jetzigen Zeitpunkt können wir nicht sagen, ob *Carex glacialis* eine noch grössere Verbreitung in den Alpen hat. Die Tatsache, dass unsere intensiven Nachforschungen nur anderthalb Monate dauern konnten

Tabelle 3: Pflanzensoziologische Aufnahmen der Gesellschaft mit *Carex glacialis* Mack. in den Alpen

Lokalität	Mont Cenis, Combe de Cléry (F)	Saflischpass (CH/VS)	Valle della Tagliate (I/SO)	Munt Buffalora (CH/GR)	Munt Buffalora (CH/GR)
Datum	31. 7. 2019	30. 8. 2019	14. 9. 2019	14. 9. 2019	14. 9. 2019
Geographische Breite	45.25964	46.323059	46.626306	46.63568	46.634665
Geographische Länge	6.88491	8.096041	10.239159	10.254661	10.254591
Meereshöhe (m ü. M)	2480	2586	2462	2356	2384
Aufnahmefläche (m ²)	4	25	4	4	4
Neigung (°)	28	20	0	0	10
Exposition	WNW	NNW	–	–	NE
Deckungsgrad Vegetation (%)	50	50	25	25	30
Charakterarten der Carici rupestris-Kobresietea bellardii					
<i>Carex glacialis</i> Mack.	3	2	2	2	2
<i>Dryas octopetala</i> L.	2	2	2	2	2
<i>Elyna myosuroides</i> (Vill.) Fritsch	+	1	r	r	.
<i>Carex rupestris</i> All.	1	.	+	1	.
Charakterarten des Caricion firmae					
<i>Saxifraga caesia</i> L.	1	.	1	1	1
<i>Carex firma</i> Host	.	.	r	+	+
<i>Crepis kernerii</i> Rech. f.	.	.	.	r	.
<i>Chamorchis alpina</i> (L.) Rich.	+	.	.	.	.
Charakterarten der Thlaspietea rotundifolii					
<i>Gypsophila repens</i> L.	1	+	.	.	.
<i>Saxifraga oppositifolia</i> L. subsp. <i>oppositifolia</i>	.	1	.	.	.
<i>Carex ornithopodioides</i> Hausm.	.	+	.	.	.
<i>Ranunculus alpestris</i> L.	.	.	.	1	.
<i>Trisetum distichophyllum</i> (Vill.) P. Beauv.	.	.	.	+	+
Begleitarten					
<i>Anthyllis vulneraria</i> subsp. <i>alpestris</i> (Schult.) Asch. & Graebn.	1	+	r	+	+
<i>Polygonum viviparum</i> L.	+	.	.	.	.
<i>Bartsia alpina</i> L.	.	+	.	.	.
<i>Helianthemum alpestre</i> (Jacq.) DC.	.	+	.	.	.
<i>Carex mucronata</i> All.	.	.	+	.	.
<i>Euphrasia salisburgensis</i> Hoppe	+	.	.	+	.
<i>Gentiana clusii</i> E. P. Perrier & Sonegon	.	.	.	.	+
<i>Campanula cochleariifolia</i> Lam.	.	.	.	.	+
<i>Festuca</i> sp.	r	.	.	.	r

(Abbruch Ende September nach Wintereinbruch), lässt diese Möglichkeit durchaus als realistisch erscheinen. Um ihre Verbreitung in den Alpen genauer zu erfassen, werden weitere Nachforschungen an potenziell günstigen Standorten notwendig sein, z. B. im Briançonnais in Frankreich, im Kanton Graubünden in der Schweiz oder in den italienischen Dolomiten.

Besiedlung der Alpen

Mindestens drei Szenarien können in Betracht gezogen werden, um das Vorhandensein von *Carex glacialis* in den Alpen sowie ihre derzeitige stark fragmentierte Verbreitung zu erklären.

Hypothese 1 – Fernausbreitung nach dem LGM: Die erste Hypothese beinhaltet, dass *Carex glacialis* die Alpen und insbesondere ihre derzeitigen Standorte durch mehrere Fernausbreitungsereignisse aus nordischen Populationen erreicht hat. Die heutigen Vorkommen in den Alpen befinden sich oberhalb von 2300 m ü. M., was bedeutet, dass diese Regionen am Ende des LGM noch vergletschert waren. Ein Fernausbreitungsereignis hätte also deutlich später als das LGM stattfinden müssen, zum Beispiel während einer wärmeren Periode des Holozäns. Auch wenn die Überwindung einer Ausbreitungsdistanz von mehr als 1500 km mit Ursprung in Skandinavien auf den ersten Blick recht unwahrscheinlich erscheint, sind solche Ereignisse nicht so aussergewöhnlich, wie man vermuten könnte. Für andere *Carex*-Arten konnte Fernausbreitung über noch viel grössere Distanzen nachgewiesen werden (VILLAVERDE et al. 2015, MÁRQUEZ-CORRO et al. 2017).

Hypothese 2 – Schrittweise Besiedlung der Alpen am Ende des LGM aus eisfreien Refugien zwischen dem skandinavischen Eisschild und dem Alpenvorland: Die zweite Hypothese nimmt an, dass *Carex glacialis* während der letzten Kaltzeit eisfreie Gebiete zwischen dem skandinavischen Eisschild und den Alpen besiedelte (BIRKS & WILLIS 2008). Das Vorkommen zahlreicher auf das LGM oder etwas später datierte Makroreste von *Dryas octopetala* (TRALAU 1962, LOTTER 1999) weist auf geeignete basenreiche Standorte in diesem Teil Europas hin. Am Ende des LGM, als Folge des Abschmelzens der Gletscher durch die rapide Klimaerwärmung (WIRSIG et al. 2016), hätte sich *Carex glacialis* dann zugleich nordwärts nach Skandinavien und südwärts in die Alpen zurückgezogen. Aufgrund weiterer Erwärmung wäre die Art dann in grössere Höhenlagen ausgewichen, der Verlagerung ihres bevorzugten Lebensraums folgend. An dieser Stelle bleibt die Frage offen, warum *Carex glacialis* nicht so weit verbreitet ist wie andere arktisch-alpine Arten wie *Carex rupestris* oder *Elyna myosuroides*, mit denen sie manchmal gemeinsam vorkommt. Ein möglicher Grund ist, worauf die nachfolgende Analyse der pflanzensoziologischen Vegetationsaufnahmen hinweist, dass *Carex glacialis* im Vergleich zu den meisten anderen arktisch-alpinen Arten noch engere und ausgeprägtere ökologische Ansprüche hat.

Hypothese 3 – Vorkommen der Art in den Alpen vor dem LGM und Überdauerung auf Nunataker und/oder in peripheren Refugien während des LGM: Die dritte Hypothese geht davon aus,

dass *Carex glacialis* eine vor der letzten Kaltzeit im Alpenbogen weit verbreitete Art war. Dabei hätte sie das Gebiet entweder vor dem LGM durch ein Fernausbreitungsereignis erreicht oder das Gebirge schrittweise während eines der vorangegangenen Interglaziale besiedelt. Während des LGM hätten sich die Populationen dann in eisfreie Regionen zurückgezogen, entweder auf Nunataker oder auf günstige Standorte in peripheren nord- oder südalpinen Gebieten.

Nunataker: Wie bereits erwähnt, ist *Carex glacialis* in der Lage, in der Arktis extrem exponierte, windige und im Winter nicht von Schnee geschützte Standorte zu besiedeln (CARLSSON et al. 1999). Unter den arktisch-alpinen Arten ist *Carex glacialis* ausserdem eine derjenigen Arten, die am besten an eine gewisse Trockenheit angepasst zu sein scheint (LANDOLT 2010). Somit ist die Art zumindest theoretisch einer der wahrscheinlichsten Kandidaten für eine Überdauerung auf Nunataker in den Alpen, mit dem Potenzial, die extremen Lebensbedingungen zu überleben, welche zu dieser Zeit herrschten. Obwohl schon öfters vorgeschlagen, konnte für arktisch-alpine Arten bislang die Überdauerung auf alpinen Nunataker nicht eindeutig nachgewiesen werden. Eine aktuelle molekulargenetische Studie zu *Carex fuliginosa* konnte diese Hypothese weder bestätigen noch widerlegen (PAN et al. 2019). Die wahrscheinlichste Erklärung für diese Art ist die Überdauerung in peripheren Refugien. Dies ist auch der Fall bei weiteren arktisch-alpinen Arten wie *Saxifraga cernua* (BAUERT et al. 1998), *Ranunculus glacialis* (SCHÖNSWETTER et al. 2004), *Carex atrofusca* (SCHÖNSWETTER et al. 2006a), *Minuartia biflora* und *Ranunculus pygmaeus* (SCHÖNSWETTER et al. 2006b). Auch wenn die Hypothese einer Überdauerung auf Nunataker für *Carex glacialis* nicht ausgeschlossen werden kann – die Populationen in den West- und Zentralalpen vom Mont Cenis und auf dem Saflischpass befinden sich in der Nähe von zur Zeit des LGM eisfreien Gebieten (EHLERS & GIBBARD 2004) – kann sie das Vorkommen der Art in den Ostalpen, im Kanton Graubünden und in Italien nicht erklären, da diese Region zum LGM vollständig mit Eis bedeckt war (EHLERS & GIBBARD 2004).

Periphere Refugien: Eine plausible Erklärung ist daher, dass sich *Carex glacialis* während des LGM in eisfreien Randregionen, sowohl nördlich der Alpen – wie bereits in der zweiten Hypothese erwähnt – als auch in günstigen Regionen der südlichen Voralpen halten konnte. Aber sofern diese tatsächlich existiert haben, müssen sie auf die höchstgelegenen eisfreien Vorgebirge beschränkt gewesen sein. Nachweislich wuchsen Lärchenwälder zur Zeit des LGM bis auf eine Höhe von 950 m in den lombardischen Voralpen oder bis 1100 m in den Südwestalpen (RAVAZZI et al. 2004). Die Lebensbedingungen in den angrenzenden Tiefebene waren ebenso ungünstig. Es herrschten alpine Rasen vor, welche zumindest im Osten von offenen Wäldern mit *Pinus mugo*, von Taiga (RAVAZZI et al. 2004) oder sogar von Flecken temperater Wälder mit *Quercus*, *Carpinus*, *Fagus sylvatica* oder *Alnus glutinosa* bewachsen waren (KALTENRIEDER et al. 2009).

Diese dritte Hypothese kann unserer Meinung nach die heutige, zugleich sehr weiträumige und stark fragmentierte Verbreitung am besten erklären.

Pflanzensoziologische Stellung und Ökologie

Unseren Vegetationsaufnahmen zufolge ist *Carex glacialis* mit einer erstaunlich homogenen Gruppe an Arten vergesellschaftet, obwohl die Aufnahmen aus weit voneinander entfernten Regionen der Alpen stammen. Diese Gruppe offensichtlich kalkliebender Taxa wird angeführt von Arten der Carici rupestris-Kobresietea bellardii, welche in den Alpen normalerweise durch das Oxytropido-Elynion myosuroidis vertreten sind, einer typischen Gesellschaft der Windkanten. Unsere Pflanzengesellschaft mit *Carex glacialis* unterscheidet sich allerdings deutlich vom Oxytropido-Elynion dadurch, dass sie keine zusammenhängenden Rasen bildet, sondern ein niedrigwüchsiges, offenes und dünn besiedeltes (Deckungsgrad < 50 %) Mosaik mit *Dryas octopetala* und wenigen anderen Arten. *Elyna myosuroides* dominiert nie, sondern tritt nur vereinzelt und unscheinbar zwischen den kompakten Teppichen von *Dryas octopetala* auf. Diese Gesellschaft mit *Carex glacialis* weist auch eine gewisse Verwandtschaft mit dem Caricion firmae auf, sei es durch die Artenzusammensetzung oder das Erscheinungsbild mit lückiger, offener Vegetation auf Karbonatgesteinsböden (DELARZE & GONSETH 2008). Hervorzuheben ist, dass *Carex firma* nie häufig auftritt, sie wurde bis jetzt nur in den östlichen Vorkommen zusammen mit *Carex glacialis* beobachtet. Das Auftreten mehrerer für die Thlaspietea rotundifolii typische Arten ist interessant. Es zeigt, dass die Gesellschaft manchmal durch ihre Hangneigung an der Grenze zu beweglichen Kalkschuttfuren liegt (Saflichpass, Mont Cenis) oder gelegentlich Böden besiedelt, welche durch Solifluktionsprozesse beeinflusst sind (Munt Buffalo-). Die dadurch verursachten langsamen Bodenbewegungen sind an feinen wulstförmigen Erdaufwürfen oder stellenweise an hangparallelem girlandenartigem Wuchs von *Dryas octopetala* erkennbar. Aus der Tatsache jedoch, dass *Carex glacialis* vollständig verschwindet, wenn die oben genannten Arten dominieren, lässt sich ableiten, dass die horstförmig und langsam wachsende Gletscher-Segge stabilisierte Böden bevorzugt. Schliesslich deutet das gelegentliche Vorkommen von *Bartsia alpina*, *Ranunculus alpestris* und *Saxifraga oppositifolia* indirekt darauf hin, dass der Boden durch Ansammlung von Feinerde zwischen den Steinen eine gewisse Feuchtigkeit zu speichern vermag (BALAIS & DELAHAYE 2014) und dies trotz den mikroklimatischen Gegebenheiten einer eher trockenen Windkante.

Die erfolglosen Erkundungen in verschiedenen Gebieten ergaben ebenfalls wichtige Hinweise zur Ökologie von *Carex glacialis* in den Alpen und sind nützlich für eine präzisere Auswahl zukünftiger Nachforschungen. Einerseits wurde die Art in den Alpen nie auf Substraten ohne Dolomit oder harten Kalkgesteinen gefunden; Gips, Sandstein, Mergelkalk oder Kieselkalke sind offenbar ungünstige Substrate. Andererseits sind allzu dicht wachsende Vegetation (z. B. Oxytropido-Elynion), allzu bewegliche (z. B. Thlaspion rotundifolii), allzu feuchte (z. B. Drabion hoppeanae, Arabidion caeruleae, Petasition paradoxo) oder allzu trockene Böden (Caricion firmae, Fazies mit *Carex mucronata*, GALLAND 1979) ungünstig für *Carex glacialis*, selbst wenn Arten wie *Elyna myosuroides*, *Carex rupestris* oder *Dryas octopetala* einen geeigneten Standort anzuzeigen scheinen.

Aus diesen Recherchen, sowohl den erfolgreichen wie den erfolglosen, kann geschlossen werden, dass *Carex glacialis* in den Alpen sehr spezifische ökologische Ansprüche hat. Sie benötigt allgemein ein sehr kaltes und trockenes kontinentales Mikroklima. Solche mikroklimatischen Faktoren findet man entsprechend unserer Beobachtungen in den Alpen, wenn folgende Bedingungen vereint sind: 1 Höhenlage zwischen 2300 und 2600 m, 2 topographische Lage auf Graten oder Kämmen oder unmittelbar angrenzend in nordexponierter Hanglage, d.h. in beiden Fällen dort, wo die austrocknende Wirkung des Windes am grössten und die Schneebedeckung verringert ist. Zudem scheint *Carex glacialis* abhängig von Bodenverhältnissen, welche durch aus Dolomit oder Kalkgestein gebildetem Bodenskelett entstehen. Die Gesamtheit dieser Faktoren bedingt, dass die Vegetationsdecke an Stellen, an denen *Carex glacialis* wächst, nie vollständig geschlossen ist (der Deckungsgrad übersteigt nie 50 %) und die Konkurrenz zwischen den Arten gering ist.

Diese aus unseren Vegetationsaufnahmen abgeleiteten ökologischen Ansprüche entsprechen global dem aus Sibirien (KOMAROV et al. 1935, MALYSCHEV & PESCHKOVA 2001) und Lappland (MOSSBERG & STENBERG 2018) beschriebenen Lebensraum. Wie in diesen Regionen bevorzugt sie eine Art steinige, leicht geneigte, offene alpine Tundra oder eher trockene, windexponierte flache Stellen aus Kies und Schotter. Die ökologische Nische in den Alpen kann jedoch nicht als «thermophil» bezeichnet werden, anders als es für die arktischen Gebiete der Fall ist.

Gefährdungsursachen

Verschiedene Gefährdungsursachen sind denkbar, welche die wenigen alpinen Populationen von *Carex glacialis* beeinträchtigen könnten. Als hauptsächliche Gefährdung kann die Klimaerwärmung angesehen werden. Beim aktuellen Stand der Kenntnisse ist es allerdings nicht möglich, alle potenziellen Ursachen zu identifizieren und zu bewerten.

Die Gletscher-Segge besiedelt Lebensräume in höheren Lagen und kann an den neu entdeckten Lokalitäten nicht weiter in grössere Höhe ausweichen. *Carex glacialis* benötigt niedrige Durchschnittstemperaturen. Es ist vollkommen undenkbar, dass sich die Art in tieferen Lagen halten könnte, falls ihr aktueller Lebensraum zerstört würde. Die durch die Klimaveränderungen verursachte Zunahme der Anzahl verschiedener Pflanzenarten in der Gipfelzone der Berge (STEINBAUER et al. 2018) kann daher erhebliche Auswirkungen auf diese kleine und offenbar konkurrenzschwache Pflanzenart haben.

Manche Populationen können auch durch Vergrösserung von Skigebieten gefährdet sein (Lifتانlagen, Gelände nivellierungen für Pisten). Dieses Risiko existierte in der Region des Mont Cenis, wo ein Erschliessungsprojekt vorsah, zwei nahegelegene Skigebiete miteinander zu verbinden, was die Erstellung von entsprechender Infrastruktur direkt bei den Vorkommen von *Carex glacialis* bedeutet hätte. Glücklicherweise setzten sich verschiedene Naturschutzorganisationen für den Erhalt dieser Populationen ein und diese sind mittlerweile unter Schutz gestellt (BALAIS & DELAHAYE 2014). Die in

der Schweiz bekannten Populationen von *Carex glacialis* sind vorderhand nicht durch Erschliessungsprojekte bedroht, aber es ist möglich, dass weitere Populationen bereits zerstört wurden oder diesem Schicksal zum Opfer fallen, noch bevor sie entdeckt werden.

Schlussfolgerungen

Die Entdeckung von drei neuen Lokalitäten von *Carex glacialis* in den Alpen in so kurzer Zeit ist kein Zufall. Sie ist das Resultat von Überlegungen, daraus formulierten Hypothesen, bibliographischen und floristischen Nachforschungen und ist teilweise auch dem Glück zu verdanken.

Es ist dennoch erstaunlich, dass sich diese Art so lange dem Scharfblick zahlreicher alpiner Botaniker entzogen hat. Vor allem im Ofenpassgebiet, aber auch in der Region des Mont Cenis erfolgten zahlreiche botanische Aufsammlungen und Forschungsarbeiten (BRUNIES 1906, BRAUN-BLANQUET & RÜBEL 1932, REINALTER 2004). An diesen Orten fanden umfangreiche pflanzensoziologische Arbeiten statt, sei es in für diese Art günstigen Lebensräumen (BRAUN-BLANQUET & JENNY 1926) oder in unmittelbarer Nachbarschaft der entdeckten Populationen (GALLAND 1979). Das relativ unscheinbare Aussehen von *Carex glacialis*, die Tatsache, dass die Art mit anderen Taxa der Gattung verwechselt werden kann und vor allem, dass sie in den meisten mitteleuropäischen Florenwerken nicht aufgeführt ist, sind wahrscheinlich die Ursache dafür, dass sie nicht schon früher entdeckt worden ist. In folgenden Herbarien (Internet-Portal oder Besuch) wurde geprüft, ob für die Schweiz Belege unter *Carex glacialis* abgelegt sind: Lausanne (LAU), Genf (G), Musée de la nature du Valais, Zürich (Z/ZT), Neuenburg (NEU), e-ReColNat (recolnat.org). Die Durchsicht von Belegen ähnlicher *Carex*-Arten (siehe Kapitel zur Taxonomie) in diesen und weiteren Herbarien könnte noch unbekannte Vorkommen in den Alpen zutage fördern (mögliche Verwechslungen).

Weiterführende Forschungsarbeiten sind unerlässlich, um den offensichtlich sehr spezifischen Lebensraum von *Carex glacialis* besser zu verstehen und auch um die vollständige alpine Verbreitung und damit ihre Seltenheit zu ermitteln. Alle potenziellen Gefährdungsursachen konnten sicher nicht identifiziert werden, weitere darauf ausgerichtete Studien sind notwendig, um die Art erfolgreich erhalten zu können. Weiter sollte der Art ein entsprechender gesetzlicher Schutzstatus zugewiesen werden und sie sollte in die nationalen oder regionalen Roten Listen durch Bestimmung eines IUCN-Gefährdungsstatus aufgenommen werden.

Dank

Wir danken Gilles Pache und Jérémie Van Es für die Übermittlung der exakten Fundstellen von *Carex glacialis* in der Combe de Cléry bei Lanslebourg-Mont-Cenis und Laurent Juillerat für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Literatur

- AESCHIMANN D, LAUBER K, MOSER D & THEURILLAT J-P (2004) Flora Alpina. Haupt, Bern, Paris, 3 vols
- BALAIS C, DELAHAYE T (2014) Atlas de la flore rare et protégée de Vanoise. Éds Parc National de la Vanoise
- BALL PW & REZNICEK AA (2002) *Carex glacialis* Mack.. In: Flora of North America North of Mexico 23: 557. Ed. Flora of North America Editorial Committee. Oxford University Press, New York
- BAUERT MR, KÁLIN M, BALTISBERGER M & EDWARDS PJ (1998) No genetic variation detected within isolated relict populations of *Saxifraga cernua* in the Alps using RAPD marker. *Molecular Ecology* 7: 1519–1527
- BIRKS HJ & WILLIS KJ (2008) Alpines, trees, and refugia in Europe. *Plant Ecology & Diversity* 1: 147–160
- BLANCHEMAIN J, DELAHAYE T, PÉPIN C & ROYER J-M (2004) Un nouveau *Carex* pour les Alpes: *Carex glacialis* Mackenzie découvert au Mont-Cenis (Savoie - France) lors de la 136e session extraordinaire organisée à l'occasion du 150e anniversaire de la Société Botanique de France. *Journal de Botanique de la Société Botanique de France* 27: 27–29
- BRAUN-BLANQUET, J (1964) Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Springer-Verlag, Wien
- BRAUN-BLANQUET J & JENNY H (1926) Vegetations-Entwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxgebiet des Caricion curvulae). *Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft* 63
- BRAUN-BLANQUET J & RÜBEL E (1932) Flora von Graubünden: Vorkommen, Verbreitung und ökologisch-soziologisches Verhalten der wildwachsenden Gefäßpflanzen Graubündens und seiner Grenzgebiete. Erste Lieferung. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich 7: 1–382
- BRUNIES SE (1906) Die Flora des Ofengebietes (Südost-Graubünden): Ein floristischer und pflanzengeographischer Beitrag zur Erforschung Graubündens. *Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubünden* 48: 1–326
- CARLSSON B, CARLSSON P & SVENSSON B (1999) Alpine and subalpine vegetation. In: Rydin H, Snoeijis P, Diekmann M (Eds) Swedish plant geography. *Acta Phytogeographica Suecica* 84: 75–89
- DELARZE R & GONSETH Y (2008) Guide des milieux naturels de Suisse. Rossolis, Bussigny, 2e éd
- EHLERS J & GIBBARD PL (2004) Quaternary Glaciations – Extent and Chronology, Part I: Europe Series. In: Rose J (Ed) *Developments in Quaternary Science* 2, Elsevier, London
- GALLAND P (1979) Note sur le Caricetum firmae du Parc national Suisse. *Documents phytosociologiques* 4: 279–287
- HULTÉN E & FRIES M (1986) Atlas of north European vascular plants north of the Tropic of the Cancer. Koeltz Scientific Books, Königstein, 3 vols
- JUILLERAT P, BAÜMLER B, BORRAND C, GYGAX A, JUTZI M, MÖHL A, NYFFELER R, SAGER L, SANTIAGO H & EGGENBERG S (2017) Checklist 2017 der Gefäßpflanzenflora der Schweiz
- KALTENRIEDER P, BELIS CA, HOFSTETTER S, AMMANN B, RAVAZZI C, TINNER W (2009) Environmental and climatic conditions at a potential Glacial refugial site of tree species near the Southern Alpine glaciers. New insights from multiproxy sedimentary studies at Lago della Costa (Euganean Hills, Northeastern Italy). *Quaternary Science Reviews* 28: 2647–2662
- KOMAROV VL, SCHISCHKIN BK, GONCHAROV N, JUZEPCUK S, KRECZETOVICZ V, KUZENEVA O, KRYSTOFVICZ A, LARIN I, PALIBIN I, ROSHEVITZ R, SERGIEVSKAYA L, STEINBERG E, SCHISCHKIN B, ZINZERLING G & (1935) Flora of the U.S.S.R. 3: 374–375
- LANDOLT E (2010) Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen: 2. völlig neu bearbeitete und erweiterte Auflage der Ökologischen Zeigerwerte zur Flora der Schweiz (1977). Haupt, Bern
- LOTTER AF (1999) Late-glacial and Holocene vegetation history and dynamics as shown by pollen and plant macrofossil analyses in annually laminated sediments from Soppensee, central Switzerland. *Vegetation History and Archaeobotany* 8: 165–184
- MACKENZIE KK (1910) Notes on *Carex* VI. *Bulletin of the Torrey Botanic Club* 37: 244
- MALYSHEV LI & PESCHKOVA GA (2001) *Carex glacialis* Mack.. In: Flora of Siberia Vol 3 Cyperaceae. Science Publishers, Inc. Enfield USA. pp 131
- MÁRQUEZ-CORROJI, ESCUDERO M, MARTÍN-BRAVO S, VILLAYERDE T & LUCEÑO M (2017) Long-distance dispersal explains the bipolar disjunction in *Carex macloviana*. *American Journal of Botany* 104: 663–673
- MARTÍN-BRAVO S, JIMÉNEZ-MEJZAS P, VILLAYERDE T, ESCUDERO M, HAHN M, SPALINK D, ROALSON EH, HIPPAI & GLOBAL CAREX GROUP (2019) A tale of worldwide success: Behind the scenes of *Carex* (Cyperaceae) biogeography and diversification. *Journal of Systematics and Evolution* 57: 695–718
- MOSSBERG B & STENBERG L (2018) Rabbestarr *C. glacialis* in: Gyldendals store nordiske flora. Gyldendals Norsk Forlag AS, Oslo
- MUCINA L, BÜLTMANN H, DIERSSEN K, THEURILLAT J-P, RAUS T, ČARNI A, ŠUMBEROVÁ K, WILLNER W, DENGELER J, GAVILÁN GARCÍA R, CHYTRÝ M, HÁJEK M, DI PIETRO R, IAKUSHENKO D, PALLAS J, DANIELS FJA, BERGMIEIER E, SANTOŞ GUERRA A, ERMAKOV N, VALACHOVIC M, SCHAMINÉE JHJ, LYSSENKO T, DIDUKH YP, PIGNATTI S, RODWELL JS, CAPELO J, WEBER HE, SOLOMESCHCH A, DIMOPOULOS P, AGUIAR C, HENNEKENS SM & TICHÝ L (2016) Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science* 19 (Suppl. 1): 3–264
- PAN D, HÜLBER K, WILLNER W & SCHNEEWEISS GM (2019) An explicit test of Pleistocene survival in peripheral versus nunatak refugia in two high mountain plant species. *Molecular Ecology* 29: 172–183
- RAVAZZI C, OROMBELLI G, TANZI G & CLIMEX group (2004) An outline of the flora and vegetation of the Adriatic basin (Northern Italy and eastern side of the Apennine) during the Last Glacial Maximum. In: Antonoli F & Vai B (Eds) *Litho-palaeoenvironmental maps of Italy during the Last Two Climatic Extremes: Explanatory Notes*, Bologna, ENEA pp 15–20

REINALTER R (2004) Zur Flora der Sedimentgebiete im Umkreis der Südrätischen Alpen, Livignasco, Bormiese und Engiadin'Ota (Schweiz-Italien). Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft 105: 1–534

SCHÖNSWETTER P, POPP M & BROCHMANN C (2006a) Central Asian origin of and strong genetic differentiation among populations of the rare and disjunct *Carex atrofusca* (Cyperaceae) in the Alps. Journal of Biogeography 33: 948–956

SCHÖNSWETTER P, POPP M & BROCHMANN C (2006b) Rare arctic-alpine plants of the European Alps have different immigration histories: the snow bed species *Minuartia biflora* and *Ranunculus pygmaeus*. Molecular Ecology 15: 709–720

SCHÖNSWETTER P, TRIBSCH A, STEHLIK I & NIKLFELD H (2004) Glacial history of high alpine *Ranunculus glacialis* (Ranunculaceae) in the European Alps in a comparative phylogeographical context. Biological Journal of the Linnean Society 81: 183–195

STEINBAUER MJ, GRYTNES J-A, JURASINSKI G, KULONEN A, LENOIR J, PAULI H, RIXEN C, WINKLER M, BARDY-DURCHHALTER M, BARNI E, BJORKMAN AD, BREINER FT, BURG S, CZORTEK P, DAWES MA, DELIMAT A, DULLINGER S, ERSCHBAMER B, FELDE VA, FERNÁNDEZ-ARBERAS O, FOSSHEIM KF, GÓMEZ-GARCÍA D, GEORGES D, GRINDRUD ET, HAIDER S, HAUGUM SV, HENRIKSEN H, HERREROS MJ, JAROSZEWICZ B, JAROSZYNSKA F, KANKA R, KAPFER J, KLANDERUD K, KÜHN I, LAMPRECHT A, MATTEODO M, MORRA DI CELLA U, NORMAND S, ODLAND A, OLSEN SL, PALACIO S, PETEY M, PISCOVÁ V, SEDLAKOVA B, STEINBAUER K, STÖCKLI V, SVENNING J-C, TEPPA G, THEURILLAT J-P, VITTOZ P, WOODIN SJ, ZIMMERMANN NE & WIPF S (2018) Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. Nature 556: 231–234

TOLMACHEV AI, PACKER JG & GRIFFITHS GCD (1996) Flora of the Russian Arctic: Volume II: Cyperaceae-Orchidaceae. The University of Alberta Press, Edmonton

TRALAU H (1962) The recent and fossil distribution of some boreal and arctic montane plants in Europe. Arkiv för Botanik 5: 533–582

VILLAVARDE T, ESCUDERO M, LUCENO M & MARTÍN-BRAVO S (2015) Long-distance dispersal during the middle-late Pleistocene explains the bipolar disjunction of *Carex maritima* (Cyperaceae). Journal of Biogeography 42: 1820–1831

WAHLENBERG G (1812) Flora Lapponica. Berolini, in taberna libraria scholaria realis. pp 239–240

WIRSIG C, ZASADNI J, CHRISTL M, AKÇAR N & IVY-OCHS S (2016) Dating the onset of LGM ice surface lowering in the High Alps. Quaternary Science Reviews 143: 37–50