

Der Einfluß der Eiszeiten auf die Lebewelt der Alpen.

Von *Helmut Gams*, Innsbruck.

Während der Eiszeiten ist ein großer Teil der früheren Alpenbewohner, die in den beiden ersten Beiträgen dieser Aufsatzreihe (1931 und 1933) behandelt worden sind, entweder aus dem ganzen Gebirge oder doch aus großen Teilen verschwunden. Es sind aber auch viele früher in den Alpen nicht heimisch gewesene Pflanzen und Tiere zugewandert. Zum Verständnis dieser wechselvollen Schicksale ist die Kenntnis der jüngsten geologischen Geschichte der Alpen unerläßlich.

1. Der Ablauf der Eis- und Zwischeneiszeiten in den Alpen.

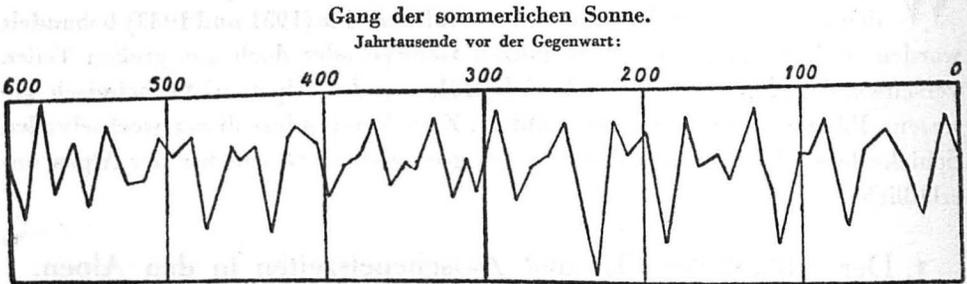
Die schon vor 90 Jahren aufgetauchte, aber erst durch das klassische Werk Pencks und Brückners zu allgemeiner Annahme gelangte Erkenntnis, daß die Gletscher im Alpeninnern mehrmals ein zusammenhängendes Eisstromnetz gebildet haben und bis ins Vorland vorgestoßen sind, gehört heute zum gesicherten Gemeingut der Wissenschaft. Nur über die Zahl, das Alter und die Intensität der einzelnen Vergletscherungen und die Dauer und den Verlauf der Zwischeneiszeiten gehen die Meinungen noch auseinander.

Wir gliedern heute die geologische Neuzeit (Känozoikum) in das Tertiär oder Zeitalter der Säugetiere und das Quartär oder Zeitalter des Menschen und dieses in das Pleistozän oder Eiszeitalter und das sehr viel kürzere Holozän oder die Nacheiszeit. Ins Tertiär fallen die letzten und größten der durch viele Jahrmillionen getrennten Phasen der Gebirgsbildung, welche die Alpen aufgetürmt haben. Gewaltige Schuttmassen haben sich vom jungen Gebirge in die umliegenden Seen und Meere ergossen und sind zu Mergeln, Sandsteinen und Nagelfluhen (Flinz, Molasse) erstarrt. Die in ihnen und den eingelagerten Kohlenflözen erhaltenen Pflanzen- und Tierreste beweisen, daß damals Mitteleuropa ein subtropisches, sich schrittweise dem heutigen näherndes Klima besessen hat.

Über die Molasse breitet sich eine einst zusammenhängende, durch die seitherige Durchtalung zerschnittene und bis auf kleine Reste abgetragene Decke von vorwiegend zu „löcheriger Nagelfluh“ verfestigten Schottern. Diese leider fast ganz fossilfreien „Deckenschotter“ wurden in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts von der Mehrzahl der Alpengeologen für pliozän, d. h. jungtertiär gehalten, bis in ihnen unzweifelhafte Moränen gefunden wurden. Penck und Brückner begründeten auf solche Moränen die Erkenntnis der Günz- und die

Mindel-Eiszeit und erklärten diese für die ersten Eiszeiten des Quartärs, worin ihnen die große Mehrzahl der europäischen Eiszeitforscher folgte.

Die Lebewelt dieser ersten Eiszeiten und der auf sie folgenden, nach dem Ausmaß der Verwitterung und des Abtrags ungeheuer langen Zwischeneiszeit nach ihnen blieb aber so gut wie unbekannt. Ebenso rätselhaft war, daß sich in andern Vereisungsgebieten, vor allem dem großen nordeuropäischen, keine Spur der Günzeiszeit finden ließ. Dann fanden mehrere Forscher am Nordrand der Alpen unzweifelhafte Spuren von mehr als 4 Eiszeiten. F. Mühlberg schob eine solche nach der Mindel-, B. Eberl vor der Günzeiszeit ein.



Deutung als Eiszeiten nach:

Köppen und Eberl:	Günz	Mindel		Riß I u. II	Würm I	II	III
Beck u. Gams:							
Ältere und jüngere Deckenschotter (Donauzeit) (Günz)			Ober-Pliozän	Mindel		Riß	Würm
Interglaziale:	A			I = Kander	II = Glütsch		
				C	D	E	(F)

Abb. 1. Der Gang der sommerlichen Sonnenstrahlung in 65° n. Br. nach Milankovitch und die Deutung der Strahlungsminima durch verschiedene Autoren.

Bei gemeinsamen Begehungen P. Becks, Eberls und des Verfassers im klassischen Mindelgebiet und in der Nordostschweiz ergab sich nun die überraschende Feststellung, daß in diesen Gebieten ganz verschiedenalterige Bildungen „Mindel“ genannt worden sind: Die klassischen Mindelschotter des Allgäus und Oberbayerns sind jünger, die jüngern Deckenschotter der Nordschweiz aber ebenso sicher älter als das „große Interglazial“. Aus weiteren Beobachtungen, namentlich auch Pflanzenfunden im Rhone-, Rhein- und Maingebiet und am Südalpensaum, ergab sich weiter, daß die alte Ansicht, nach welcher die Deckenschotter (Günz und Mindel im Schweizer Sinn, Donau und Günz nach Eberl) und die nachfolgende lange Zwischeneiszeit (B-Interglazial nach Beck) ins Tertiär (Pliozän) zu stellen sind, trotz den in den Deckenschottern enthaltenen Moränen zu Recht besteht und wir also mit zwei pliozänen Eiszeiten und zwar mit je zwei Vorstößen rechnen müssen. Nach der astronomischen Berechnung von Milankovitch entsprechen die beiden ersten Eisvorstöße Minima der Sonnenstrahlung vor 590 und 549, die beiden folgenden solchen vor 475 und 433 Jahrtausenden (Abb. 1). In der folgenden pliozänen Zwischeneiszeit erfüllte die warme Adria den größten Teil der heutigen Poebene und drang in mehreren Fjorden tief in die Südalpentäler ein.

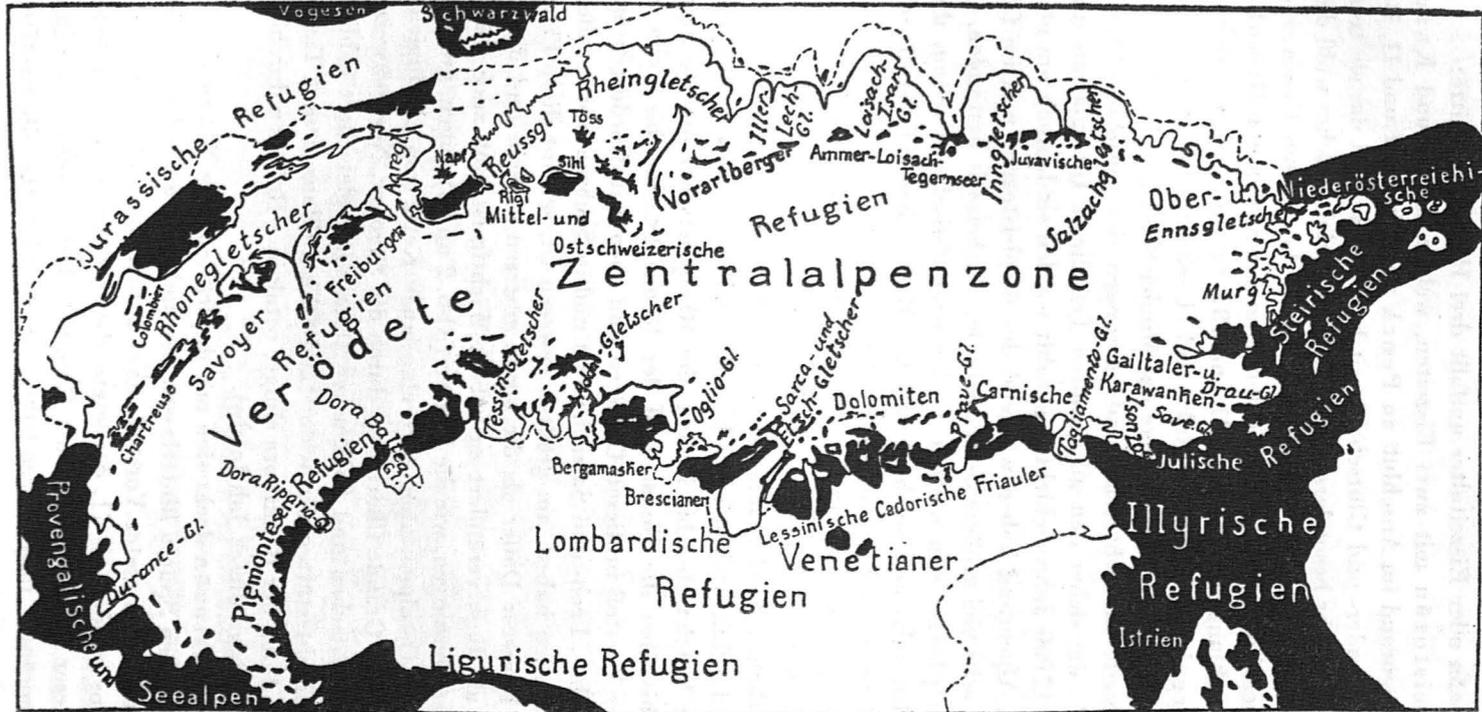


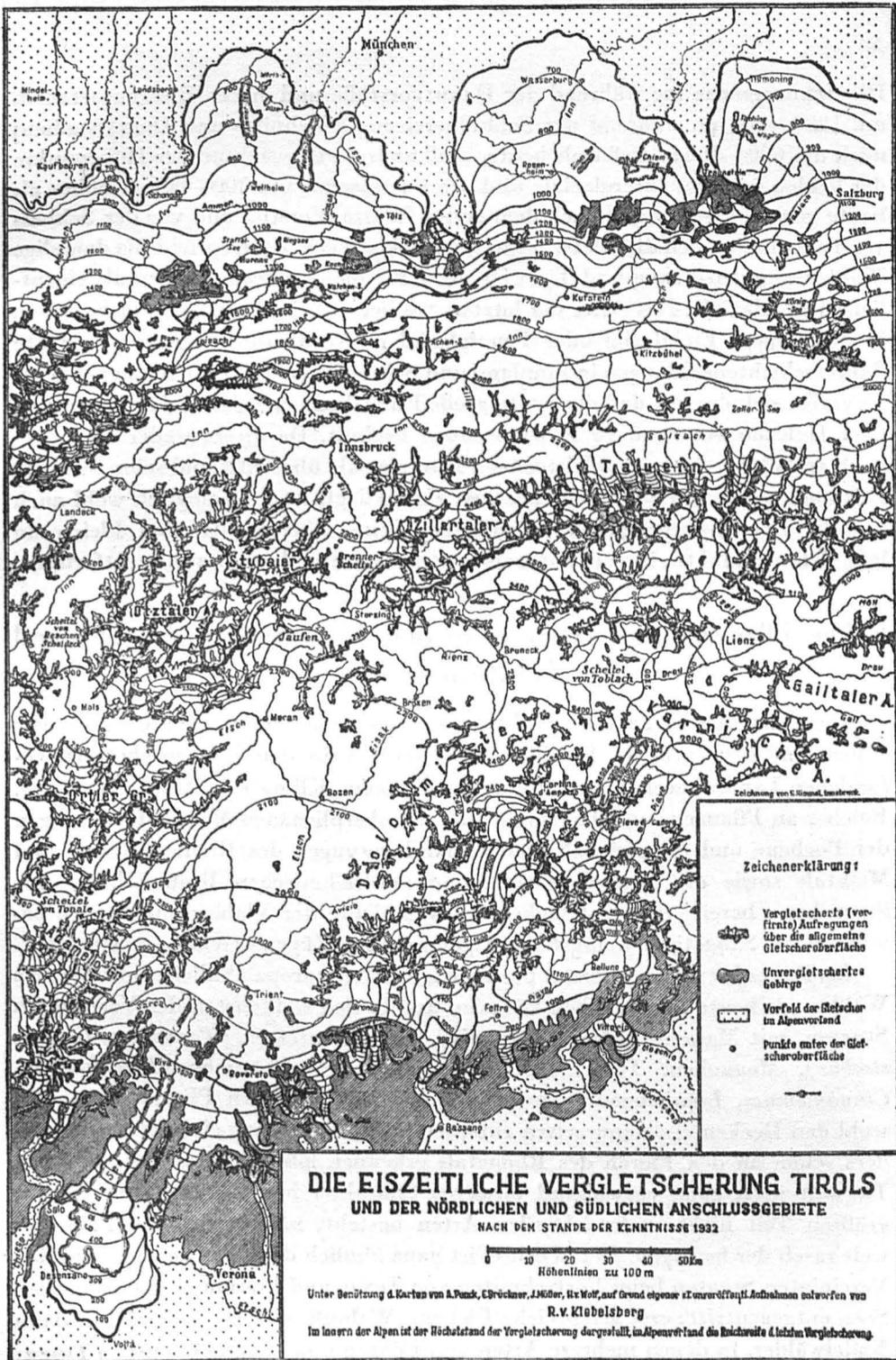
Abb. 2. Die eiszeitliche Vergletscherung der Alpen. Die Ausdehnung der letzteiszeitlichen Gletscher ist durch die geschlossene Linie, die maximale (teils RiB, teils Mindel) durch die gestrichelte Linie angedeutet. Die nicht vergletschert gewesenen Gebirgsteile (Rand-Refugien und Nunatakgebiete) schwarz. Nach Penck, Heim, Klebelsberg u. a. zusammengestellt vom Verf.

Das Pleistozän oder Eiszeitalter umfaßt drei Hauptabschnitte:

Das **Altpleistozän** mit zwei Eiszeiten, welche Eberl und Knauer am bayerischen Alpenrand im Anschluß an Penck als Mindel I und II, Beck im Aaregebiet als Kander- und Glütsch-Eiszeit bezeichnen, und das sie trennende, relativ kurze und nicht besonders warme C-Interglazial, welches wohl dem nach dem Schwemmholzlager von Cromer in England benannten Cromerien entspricht. Wahrscheinlich gehören die beiden Eiszeiten zu den von Milankovitch errechneten Strahlungsminima vor 231 und 187 Jahrtausenden, welche freilich Köppen, Sörgel und Eberl als Riß I und II gedeutet haben. Gegen die sich aus dieser Datierung ergebende Länge des Mindel-Riß-Interglazials spricht vor allem, daß bereits in mehreren Seeablagerungen des nordeuropäischen Vereisungsgebietes, die sicher den allergrößten Teil dieses Interglazials umfassen, nur 10000 bis 12000 Jahresschichten gezählt worden sind. Auch am nördlichen und südlichen Alpenrand haben während des Altpleistozäns und im folgenden D-Interglazial sehr viel größere Seen als in der Nacheiszeit bestanden.

Das **Mittelpleistozän** umfaßt zwei warme Zwischeneiszeiten, die Beck als D- und E-Interglazial bezeichnet, welchen Buchstaben zufällig die schon vor mehr als 60 Jahren für nach unsern heutigen Kenntnissen hiehergehörige Bildungen eingeführten Namen Dürntenien (nach der schon von O. Heer untersuchten Schieferkohle von Dürnten im Kanton Zürich) und Eemien (nach den zwischeneiszeitlichen Nordseeablagerungen im Eemtal in Holland) entsprechen. Zwischen D und E fällt, wahrscheinlich vor 116 Jahrtausenden, die Riß-Eiszeit, in welcher der Inngletscher bis Erding, der Rheingletscher um Riedlingen und Sigmaringen bis über die Donau und der Rhonegletscher bis Lyon vorstieß. Obgleich dieser Vorstoß in diesen Gebieten und ebenso in Nordosteuropa, nicht aber z. B. im Iller-, Lech- und Salzachgebiet und in Sachsen, wo ihn die Mindelvorstöße übertroffen haben, am größten gewesen ist, scheint diese Eiszeit doch von sehr viel kürzerer Dauer als die letzte gewesen zu sein und die Lebewelt weniger stark als diese verändert zu haben. Wichtig ist, daß auch während der größten Vergletscherungen, wie die Karten (Abb. 2 und 3) zeigen, große Teile der West-, Süd- und Ostalpen, aber auch eine lange Kette von „Refugien“ in den Nordalpen von der Grande Chartreuse durch die Savoyer, Nordschweizerischen, Vorarlberger, Bayrischen und Salzburger Alpen unvergletschert geblieben sind und so als Zufluchtsstätten für widerstandsfähige Pflanzen und Tiere dienten (vgl. die Behandlung der Reliktflora einiger ostalpiner Refugien durch Gentner und Paul im 2. Band dieses Jahrbuchs).

Das **Jungpleistozän** deckt sich mit der letzten oder Würm-Eiszeit, die überall die stärksten Spuren hinterlassen hat und wohl auch die weitaus längste gewesen ist, indem ihr erster Vorstoß, über dessen Ausmaß die Ansichten noch geteilt sind, vor mindestens 71, der letzte aber erst vor rund 10 Jahrtausenden erfolgt ist. Dieser ist von den beiden Hauptvorstößen, welche die „innern und äußern Jungmoränen“ hinterlassen haben, um ein vielfaches übertroffen worden.



Aus dem Werk „Tirol“, Verlag F. Bruckmann A.-G., München.

Abb. 3. Die eiszeitliche Vergletscherung Tirols und der Nachbarländer. Am Alpenrand ist nur die letztezeitliche, im Alpeninnern dagegen die maximale Vergletscherung gezeichnet. Aus R. v. Klebelsberg, Geologie von Tirol (Verlag Borntraeger, Berlin), zugleich in dem vom D. u. Ö. Alpenverein herausg. Werke „Tirol“ (Verlag Bruckmann, München) erschienen.*

* Für die Erlaubnis der Wiedergabe der Karte sagen wir Herrn Prof. Dr. von Klebelsberg-Innsbruck und dem Verlag Bruckmann-München besten Dank.

Die Schneegrenze lag während der Hauptvorstöße und ersten Rückzugsstadien um 1200—900 m, während der Schlußvereisung (Gschnitz- und Daun-Stadien) noch um 600—300 m tiefer als heute, muß andererseits während der Höhepunkte der beiden warmen Interglaziale und des Postglazials um 300—600 m höher als heute gewesen sein. Auch nach dem ersten Würm-Vorstöß und vor der Schlußvereisung haben sich die Gletscher weit zurückgezogen, doch spricht die damalige Waldzusammensetzung und Tierwelt mehr für bloße Schwankungen als eigentliche Interglaziale. Das Alter der letzten Stadien (Gschnitz, Daun und Eggessen in den Alpen, Finiglazial oder Fenniglazial in Nordeuropa) ist durch direkte Jahresschichtenzählungen in Finnland und Schweden schon recht genau bekannt. Es ergibt sich daraus, daß der letzte große Eisrückzug und damit das Postglazial oder Holozän vor rund 10 Jahrtausenden beginnt. Da dieses weder an Länge noch an Wärme die mittelpleistozänen Interglaziale übertrifft und seine wärmste Zeit auch schon um 4—6 Jahrtausende zurückliegt, ist es geologisch wohl auch nur als eine Zwischeneiszeit aufzufassen. Seine Abtrennung vom Pleistozän läßt sich nur praktisch, vom anthropozentrischen Standpunkt aus, rechtfertigen.

2. Die Pflanzen- und Tierreste in den Ablagerungen der Eis- und Zwischeneiszeiten.

Die meisten pliozänen und altpleistozänen Ablagerungen im Umkreis der Alpen sind sehr arm an Fossilien. Die wenigen in den Deckenschottern gefundenen Landschnecken sagen über das damalige Klima so gut wie nichts aus. Reicher an Pflanzen- und Tierresten sind die oberpliozänen Meeresablagerungen der Poebene und die gleichaltrigen Flußablagerungen des Rhone-, Rhein- und Maintals sowie die mitteldeutschen und nordböhmischen Braunkohlen. Aus ihnen kann bereits eine fast lückenlose Geschichte der Wälder und der sie bevölkernden Säugetiere wenigstens in ganz groben Zügen erschlossen werden.

Im Mitteltertiär (Miozän) bestanden in Mitteleuropa ähnliche subtropische Wälder wie heute im südlichen Ostasien und in den südlichsten der Vereinigten Staaten, mit Mammutbäumen (*Sequoia*), Sumpfyzypressen (*Taxodium*, *Glyptostrobus*), Magnolien, Tulpen-, Kampfer- und Styraxbäumen (*Liriodendron*, *Cinnamomum*, *Liquidambar*) und vielen andern. Im ältern Pliozän setzt eine wohl den Deckenschottereiszeiten entsprechende Abkühlung ein, die sich besonders schön an den Floren des Rhonetals erkennen läßt. Während die pliozäne Tierwelt noch ganz vorwiegend tertiären Charakter hat und aus zum weitaus größten Teil nicht mehr lebenden Arten besteht, nähert sich die Pflanzenwelt rasch der heutigen. Der Wechsel ist ganz ähnlich dem, der uns heute in den Vereinigten Staaten beim Fortschreiten von Texas und Florida gegen die großen Seen entgegentritt: erst artenreiche Eichen-, Walnuß- und Hickorywälder, dann Nadelwälder, in denen mehrere Arten von Föhren und Hemlocktannen (*Tsuga*) herrschen und neben einzelnen Fichten und Tannen bereits auch Lärchen auf-



Phot. H. Meusel 1932.

Gletscherweiden: *Salix reticulata* L. (mit *Saxifraga aizoides*)
an der Ofenbergstraße im Schweizerischen Nationalpark.



Phot. H. Meusel 1932.

Gletscherweiden: *Salix herbacea* L. (mit *Polygonum viviparum*, *Soldanella pusilla*
und *Gnaphalium supinum*) auf Schneeboden am Kaiserjoch (Arlberggebiet).

treten. Im „großen Interglazial“ finden wir dann nochmals *Ginkgo*, *Sciadopitys* und viele, größtenteils seither aus Europa verschwundene Laubbölzer bis ins Main- und Niederrheingebiet.

Auch aus dem Altpleistozän (Mindel I und II, Cromerien) haben wir bisher aus den Alpen selbst nur von wenigen Orten Pflanzen- und Tierreste. Zu den wichtigsten gehören die von Leffe und einigen andern Orten in den Südalpen und von Güttenstall und Wangen zwischen Zürich- und Walensee. Die Pflanzen und Tiere von Leffe haben ähnlich wie die gleichaltrigen Faunen der Toscana und Ungarns noch sehr altertümlichen Charakter, wogegen mehrere, nach ihrer Lagerung gleichaltrige Floren der Schweiz (Noranco bei Lugano, Güttenstall bei Uznach), Westdeutschlands (älteste Floren von Cannstatt und Lüneburg), Englands (Cromer forest bed) und Polens (Hamarnia) so modern anmuten, daß einige von ihnen irrtümlich für sehr viel jünger gehalten worden sind. Besonders bezeichnend für die meisten dieser Floren ist ihr Reichtum an heute teils verschwundenen, teils selten gewordenen Nadelhölzern. Wahrscheinlich waren damals Hemlocktannen (*Tsuga*-Arten) und Verwandte der heute nur noch auf wenigen balkanischen Gebirgen lebenden Omorika-Fichte (*Picea omorica*) und einer ebendort durch *Pinus Peuce*, im Himalaya durch die Tränenkiefer (*Pinus excelsa*) und in Nordamerika durch die Weiß- oder Weymouthkiefer (*P. Strobus*) vertretenen Gruppe 5-nadliger Föhren auch in den Bergwäldern der Alpen und Sudeten häufig. Ob die schon in den altpleistozänen Eiszeiten aus ihrer sibirischen Heimat ins Karpatengebiet eingewanderte, ebenfalls 5-nadlige Zirbe (*P. Cembra*) auch schon damals oder erst in einer der jüngern Eiszeiten die Alpen besiedelt hat, ist noch nicht bekannt.

Die Waldentwicklung in den beiden mittelpleistozänen Zwischeneiszeiten ist im großen der schon sehr viel besser bekannten der Nacheiszeit sehr ähnlich. Der Dürntner Zwischeneiszeit gehören wohl weitaus die meisten Schieferkohlen des Alpengebiets und die alten Gehängebreccien der nordöstlichen Kalkalpen an (s. Karte Abb. 4). In der von Hötting hat schon 1857 Adolf Pichler eine reiche, erst von Unger, Ettingshausen und Stur, dann von R. Wettstein, Murr u. a. untersuchte Flora gefunden. Unger und Stur hielten sie zufolge unrichtiger Bestimmungen für tertiär, wogegen Ettingshausen und alle späteren Untersucher das schon von A. Escher von der Linth erkannte, von A. Penck bewiesene interglaziale Alter bestätigt haben. Die meisten der in Abdrücken erhaltenen Pflanzenarten leben noch heute am Höttinger Gehänge. Unter den verschwundenen, deren Zahl durch jede der letzten Revisionen vermindert worden ist, die sich aber bei weiteren Untersuchungen doch wieder erhöhen dürfte, ist am auffallendsten *Rhododendron ponticum* L. (nicht zu verwechseln mit *Azalea pontica* L. = *Rhododendron flavum* Don, welches vor kurzem als noch in Kärnten wildwachsend entdeckt worden ist!). Da die pontische Alpenrose in gleichaltrigen oder etwas älteren Seeablagerungen der Südalpen vom Iseosee (Pianico-Sellere) bis zum Langensee sehr häufig ist, sonst aber nir-

gends in den Nordalpen gefunden worden ist, hat sie offenbar in der D-interglazialen Wärmezeit den Brenner überstiegen. Heute wächst sie wild nur noch auf den Bergen um das Schwarze Meer und in einer etwas abweichenden Form im Süden der Iberischen Halbinsel. Daß sie in den Südalpen, wie einige Geologen glauben, bis zum Beginn der letzten Eiszeit gelebt hat, ist keineswegs erwiesen. Buchsbaum, Silberpappel, Hagebuche und wilde Weinrebe scheinen im Mittelpleistozän in den Nordalpen viel verbreiteter gewesen zu sein als heute. Im

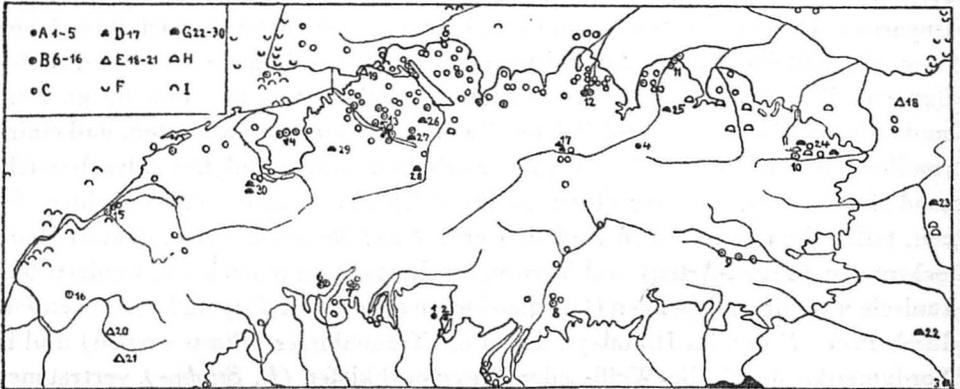


Abb. 4. Fundorte pleistozäner Floren und Faunen im Alpengebiet: A See- und Moorablagerungen des Alt- und Mittelpleistozäns: 1 Leffe, 2 Pianico-Sellere, 3 Sisak an der Save, 4 Hopfgarten im Brixental, 5 Güntenstall und Wangen bei Uznach. B See- und Moorablagerungen des Mittelpleistozäns: 6 Rè im Val Vigezzo, 7 Noranco und Calprino bei Lugano, 8 Civezzano bei Trient, 9 Podlanig, Feistritz usw. im Gailtal, 10 Ramsau bei Schladming, 11 Schambach usw. bei Wasserburg am Inn, 12 Großweil und Ohlstadt bei Kochel, 13 Dürnten, Gossau, Wetzikon usw., 14 Gondiswil und Zell, 15 Bois de la Bâtie usw. bei Genf, 16 Chambéry in Savoyen. C See- und Moorablagerungen des Jungpleistozäns (meist unter solchen des Holozäns). D Gehängeschutt des Dürntner Interglazials: 17 Höttinger Breccie. E Kalktuffe des letzten Interglazials (z. T. von unsicherem Alter): 18 Neustift bei Scheibbs, 19 Flurlingen bei Schaffhausen, 20 Entraigues in der Maurienne, 21 Col du Lautaret. F Löss- und sonstige Freilandstationen des Jungpleistozäns. G Letztinterglaziale Höhlenbärenjäger-Stationen: 22 Krapina, 23 Drachenhöhle bei Mixnitz, 24 Warscheneck- und Dachsteinhöhlen, 25 Schoferhöhle bei Kufstein, 26 Wildkirchli am Säntis, 27 Wildenmannsloch am Selun, 28 Drachenloch bei Vättis, 29 Steigelfadlbalm am Rigi, 30 Ranggiloch und Schnurrenloch im Simmental. H Höhlenbärenhorste ohne sichere Artefakte. I Jungpleistozäne Höhlensiedlungen.

D-Interglazial dürften dort auch die weiter nördlich nachgewiesenen Hemlock (*Tsuga* sp.) und Flügelnuß (*Pterocarya caucasica* C. A. Mey.) gelebt haben, vielleicht auch die kaukasische Buche (*Fagus orientalis* Lipsky), wogegen unsere gewöhnliche Buche damals auffallend selten gewesen zu sein scheint. Auf jeden Fall war dieses Interglazial zwar viel kürzer und weniger warm als das große pliozäne, aber länger und wohl auch etwas wärmer als das letzte und die Nacheiszeit. Seine namentlich aus den Schweizer Schieferkohlen bekannte Tierwelt hat viele Arten, darunter die Dickhäuter *Elephas antiquus* und *Rhinoceros Merckii* und den Höhlenbären, mit dem letzten Interglazial gemeinsam, unterscheidet sich aber durch das Vorhandensein einiger seither aus Mitteleuropa verschwundener Arten, wie des Nilpferds, und das Fehlen von Spuren menschlicher Tätigkeit im ganzen Alpengebiet.

Aus der Rißzeit haben wir bisher im Alpengebiet wie aus den ältern Eiszeiten nur sehr wenig Pflanzen- und Tierreste und sind daher auf Schlüsse aus

außer-alpinen Funden (z. B. aus Lothringen, Württemberg und Galizien) und der heutigen Verbreitung angewiesen. Jene besagen, daß schon damals wie in der letzten Eiszeit im nicht vergletscherten Gebiet eine Mischung nordischer und alpiner Elemente und somit ein Floren- und Faunenaustausch stattgefunden hat, der entsprechend der größeren Einengung des Zwischengebiets wohl auch umfassender gewesen ist. Spätestens in der Rißeiszeit haben laut Fossilfunden Zirbe,



Abb. 5. Die Ausbreitung südeuropäischer Gebirgspflanzen im Norden nach Kulczyński 1924.
(Nach der gedruckten Vorlage S. 178.)

Zwergbirke (*Betula nana*), Gamsheide (*Loiseleuria*), Alpenglöckchen (*Linnaea*), Hüllsegge (*Elyna*) usw., unter den Säugern das Mammut und wollhaarige Nashorn das Rheingebiet erreicht. Mehrere dieser Arten, wie *Loiseleuria*, *Eriophorum Scheuchzeri* und wohl auch das Mammut scheinen aus der westlichen Arktis auf einem seither abgebrochenen Landweg gekommen zu sein, wogegen das sibirische Element der Karpaten und Alpen zum größten Teil erst während der letzten Eiszeit eingewandert zu sein scheint. So enthalten z. B. die rißeiszeitlichen Faunen Mitteleuropas noch keine eigentlichen Steppennager.

Aus der letzten oder Eem-Zwischeneiszeit kennen wir im Alpengebiet

neben jungen, oft in Flußschotter eingeschalteten Schieferkohlen, wie denen um Wasserburg am Inn und St. Jakob an der Birs, namentlich pflanzenführende Kalktuffe, wie die von Neustift bei Scheibbs, Flurlingen bei Schaffhausen und am Col du Lautaret (s. Abb. 4). Mehrere dieser Ablagerungen sind früher für bloß interstadiale Bildungen der Würm-Eiszeit gehalten worden, wogegen aber ihre Flora und Fauna spricht. Das gilt insbesondere auch von den zahlreichen Höhlenfaunen, in denen, neben meist stark überwiegenden Resten des Höhlenbären, zum erstenmal in den Alpen Spuren menschlicher Tätigkeit auftreten und zwar auch in sehr hoch gelegenen und nur in wirklichen Zwischeneiszeiten bewohnbar gewesenen Höhlen. Die wichtigsten sind von Westen nach Osten: das Ranggiloch und Schnurrenloch im Simmental, die Steigelfadbalm am Rigi, die Wildkirchlihöhle am Säntis, das Wildenmannsloch an den Churfürsten, das Drachenloch an den Grauen Hörnern (2445 m ü. M.!), die Schoferhöhle („Tischoferhöhle“) im Kaisertal und mehrere Bärenhöhlen der Salzburger, Ober- und Niederösterreichischen Alpen sowie die Drachenhöhle von Mixnitz in Steiermark. Größere Monographien liegen über die von Bächler in der Nordostschweiz ausgegrabenen Höhlen und über die Mixnitzer Drachenhöhle vor. Die Waldentwicklung war nach den bisher vorliegenden Untersuchungen sehr ähnlich der nacheiszeitlichen und auch die Buche war damals wohl schon ähnlich wie heute verbreitet. Ein Gesamtbild der Lebensverhältnisse der Höhlenbärenjäger des „alpinen Paläolithikums“ hat E. Egli zu zeichnen versucht.

Weitaus am meisten Pflanzen- und Tierreste sind naturgemäß aus der letzten oder Würmeiszeit erhalten. Aus der Zeit ihres ersten Gletscher-Hochstandes stammen die Höhlensiedlungen der Moustier-Stufe, von denen die von Cotencher im Neuenburger Jura durch Dubois und Stehlin in einer mustergültigen Monographie dargestellt worden ist, die eine Fülle von Tatsachen zur eiszeitlichen Geschichte der mitteleuropäischen Wirbeltiere enthält. Besonders wichtig ist die Feststellung, daß der Hauptvorstoß von Huftieren und Nagern der sibirischen und osteuropäischen Steppen erst nach dem Moustier-Vorstoß erfolgt ist. Die lange Zeit der folgenden Gletscherschwankungen ist die des Übergangs vom Alt- zum Jung-Paläolithikum (Aurignac-Stufe, Beginn der Plastik), in welcher eine Wiederausbreitung der Laubwälder in Westeuropa bis Holland und Dänemark festzustellen ist, während der größte Teil Osteuropas Waldsteppenverhältnisse mit starker Lößbildung aufwies und eine Ausbreitung von Steppenelementen bis England, Belgien und Frankreich ermöglichte. Während sich diese für viele Säuger und einige Vögel direkt durch Knochenfunde nachweisen läßt, sind wir bei den nur in seltenen Ausnahmefällen erhalten bleibenden Steppenpflanzen auf indirekte Schlüsse angewiesen.

Während der Hochstände der letzten Eiszeit war der weitaus größte Teil der unvergletscherten Gebiete zwischen den Alpen und dem nordischen Inlandeis gänzlich waldfrei, sogar die warme, über 200 km von den Gletschern entfernt gebliebene Rheinpfalz. Auch die wärmsten Teile des Oberrheintals und der böh-



Phot. E. Schmid 1919.

Primula Auricula L. und farinosa L. als Glazialrelikte in einem Quellmoor-Schoenetum des Dachauer Moors bei München.



Phot. H. Gams 1927.

Quellmoor im Weissenbachtal (Bregenzerwald) mit Molinia, Carices, Allium Schoenoprasum, Filipendula Ulmaria, Parnassia palustris, Swertia perennis u. a.

mischen und ungarischen Niederungen trugen nur lichte Birken- und Föhrenbestände, das ungarische Tiefland auch solche von Lärchen und Zirben, und erst am Südfuß der Alpen hat eine größere Zahl von Nadel- und Laubhölzern (die Buche und Kastanie jedoch erst noch weiter südlich) zu überdauern vermocht.

Reichere letzteiszeitliche Floren hat als erster der Schwede Nathorst in zahlreichen Ablagerungen Nord- und Mitteleuropas, meist aus kleinen Seebecken, gefunden. Heute kennen wir solche auch aus Alpentälern in großer Zahl. Gleich den älteren Glazialfloren in Sachsen und Galizien werden diese

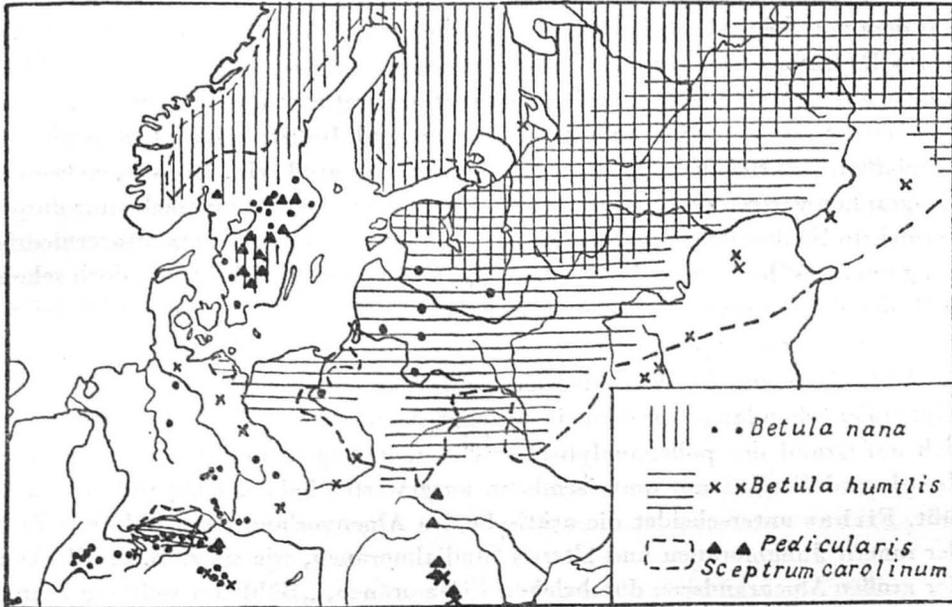


Abb. 6. Die Verbreitung der Zwergbirken (*Betula nana* und *humilis*) und des Karlszepters (*Pedicularis Scepterum carolinum*) in Mittel- und Osteuropa.

„Dryasfloren“ von Zwergsträuchern beherrscht und zwar besonders von der Zwergbirke (*Betula nana*), mehreren niedrigen Weiden (besonders *Salix reticulata*, *retusa* und *herbacea*, wogegen das Vorkommen der mit der letztgenannten nahe verwandten, heute den Alpen fehlenden *S. polaris* Wahlenb. am Alpenrand trotz den Bestimmungen von Nathorst, C. A. Weber u. a. fraglich ist, da einzelne fossile Zweige und Blätter nicht mit Sicherheit von solchen der vorgenannten Arten unterschieden werden können) und der Silberwurz (*Dryas octopetala*, s. Jahr. 1935), welche auffallenderweise im Alpengebiet im Gegensatz zum Karpatengebiet noch aus keiner alt- oder mittelpleistozänen Ablagerung bekannt geworden ist. Obgleich die ganze Gattung *Dryas* amerikanischen Ursprungs ist, könnte unsere auch in Sibirien weitverbreitete Art doch erst in der letzten Eiszeit von den Karpaten her die Alpen besiedelt haben. Auffallend spärlich sind in den Glazialfloren die Ericaceen vertreten, von denen die Alpenrosen überhaupt fehlen, wogegen der aus dem kontinentalen Innerasien

zugewanderte Sanddorn (*Hippophae*) durch Blütenstaub (in Skandinavien auch durch Blattabdrücke) reichlich vertreten ist. In Seeablagerungen lassen einige Wasserpflanzen auf zeitweise starke Sonnenstrahlung schließen.

Alle diese Beobachtungen zwingen uns, die eiszeitlichen Zwergstrauchheiden des Nordalpenrands nicht mit denen an der heutigen Baumgrenze der Nordalpen, des Riesengebirgs oder etwa Südnorwegens zu vergleichen, wo durchwegs schneeschutzbedürftige Ericaceen herrschen, sondern mit den Tundren schneeärmerer arktischer Gebiete. Range hat das heutige Klima der norddeutschen Fundorte mit dem der grönländischen Küsten und der Verf. das der nordalpinen mit dem von Schwedisch-Lappland verglichen, wo sich z. B. im Torneträsk noch heute Dryastone von ganz ähnlicher Zusammensetzung bilden, und in beiden Fällen hat sich eine Differenz der Sommertemperaturen um 10° ergeben. Nach den seither aus der Pfalz, Böhmen, Ungarn und Italien bekannt gewordenen Glazialflore dürfte diese Zahl eher zu klein als zu groß sein. Die von mehreren Geographen vertretene Ansicht, daß die letzte Eiszeit zur Hauptsache nur durch vermehrte Niederschläge verbunden mit einer ganz geringen Temperaturerniedrigung um $2-4^{\circ}$ hervorgerufen worden sei, ist bestimmt unrichtig; hat doch schon z. B. der die Baumgrenze kaum überragende Große Belchen eine um 8° tiefere Julitemperatur als Speyer.

Andrerseits hat die Wiederbewaldung Mitteleuropas und auch der größeren Alpentäler schon lange vor dem eigentlichen Ende der Eiszeit stattgefunden, wie sich auf Grund der pollenanalytischen Untersuchungen, deren Ergebnisse Rudolph und Firbas am umfassendsten ausgewertet haben, einwandfrei zeigen läßt. Firbas unterscheidet die arktische, im Alpenvorland ganz waldfreie Zeit der innern Jungmoränen und älteren Stadialmoränen, wie sie z. B. die Becken der großen Alpenrandseen durchziehen (Seemoränen, „Bühl“ im weiteren Sinn), dann die subarktische Zeit mit mehrfachen, denen der Aurignac-Zeit ähnlichen Schwankungen, während derer sich ein Großteil von Westeuropa mit Birkenwäldern, von Osteuropa mit Föhrenwäldern bedeckt und der Sanddorn immer noch allgemein verbreitet ist und gegen deren Ende auch schon vereinzelt andere Bäume, in den Nordalpen besonders Fichte, Lärche, Erle und Hasel, auftreten. Die Zeit der jüngern Stadialmoränen (in den Alpen Gschnitz, Daun und Eggessen, in Nordeuropa die fennoskandischen Endmoränen: Raene in Norwegen, Salpauselkä in Finnland) bringt um 8200—7900 v. Chr. in der fenniglazialen oder präborealen Periode im engern Sinn nochmals Kälterückschläge (jüngere Dryaszeit mit mehrfachen Schwankungen der Temperatur und besonders auch der Feuchtigkeit).

Mit dem endgültigen Rückzug von diesen Moränen, der um rund 8000 v. Chr. beginnt, macht die Wiederbewaldung, vor allem die Ausbreitung von Hasel, Ulmen, Linden usw. und mit ihnen die der Waldtiere, wie Hirsch und Elch, so rasche Fortschritte, daß sich in den bis in diese Zeit hinabreichenden See- und Moorprofilen das Ende der Eiszeit und der Beginn des Postglazials mit aller

wünschenswerten Schärfe ziehen läßt. Die „floristische Odyssee“ der Nacheiszeit (Briquet) und die rasch zunehmenden Einflüsse, die dabei der Mensch auf die alpine Lebewelt ausgeübt hat, mögen aber einem späteren Beitrag vorbehalten bleiben.

3. Schlüsse aus der heutigen Verbreitung auf die Einwanderungsgeschichte.

Von vielen Pflanzen und Tieren namentlich des Hochgebirges kennen wir auch heute noch keine fossilen Reste und nur von ganz wenigen sind solche so zahlreich, daß wir aus ihnen allein die Ausbreitungsgeschichte rekonstruieren können. Bei der großen Mehrzahl sind wir, obgleich wir heute unverhältnismäßig mehr Fossilfunde kennen als seinerzeit Kerner, Briquet, Schulz u. a., immer noch auf Schlüsse aus der heutigen Verbreitung angewiesen.

Aus dieser haben schon um die Mitte des vorigen Jahrhunderts namentlich englische Biologen und Geologen den Schluß gezogen, daß der Hauptteil der heutigen Alpenflora und -fauna aus Nordeuropa während der damals noch für einheitlich gehaltenen Eiszeit in die Alpen gelangt sei. Als erster hat dann Hermann Christ (geb. 1833, gest. 1933) 1867 gezeigt, daß diese Ansicht mindestens stark übertrieben ist, indem nicht nur ein Teil der „arktisch-alpinen“ Pflanzen (z. B. *Saxifraga aizoon*, *Silene acaulis*, *Alchemilla alpina*, *Gentiana purpurea*) in Skandinavien viel seltener als in den Alpen und weniger formenreich und daher wohl aus diesen nordwärts gewandert ist, sondern sehr viele Alpenpflanzen dem Norden entweder ganz fehlen oder aber, wie z. B. *Gentiana verna*, nicht in Nordeuropa, wohl aber in der sibirischen Arktis und namentlich auf den südsibirischen Gebirgen wiederkehren.

Schon Christ und nach ihm in der Schweiz und in den Südalpen Chodat, Pampanini, Rikli u. a., in Frankreich Marret, in den Ostalpen vor allem Kerner und Wettstein als die Begründer der „geographisch-morphologischen Methode“ der Pflanzensystematik haben eine große Zahl von Verbreitungskarten von Alpenpflanzen entworfen, von denen freilich die meisten den heutigen Anforderungen der Arealkunde nicht mehr entsprechen. Diese Untersuchungen sind in den Alpen ganz besonders auch durch Briquet, Schröter, M. Jerosch, Engler, Diels, Hegi, Noack, Melchior u. a., in den Karpatenländern von Podpěra, Kozłowska, Kulczynski, Pawłowski u. a., in Skandinavien von Th. Fries, Sterner, Nordhagen, Nannfeldt u. a., in Rußland von Korshinsky, Lavrenko, Tolmatschhoff u. a., in Nordamerika besonders durch Fernald gefördert worden, so daß wir heute, wie z. B. die Zusammenstellungen Wangerins und Steffens zeigen, bereits eine große Zahl ost- und westarktischer, arktisch-alpiner und sibirisch-alpiner Arealtypen unterscheiden können. Nachdem hier die vielen den Alpen heute fehlenden Gruppen ausscheiden und die Wiedergabe einer größeren Zahl von Karten nicht möglich ist, mögen folgende Hauptgruppen genügen:

I. Arten südeuropäischer oder asiatischer Herkunft, in diesem Fall aber doch schon im Tertiär (vielleicht besonders in den pliozänen Eiszeiten) auf den südeuropäischen Gebirgen angesiedelt: Tertiärer Grundstock der Alpenflora (vgl. meinen Aufsatz in diesem Jahrbuch 1933). Mehrere Arten dieser Gruppe, wie *Saxifraga aizoon* und *oppositifolia*, *Silene acaulis*, *Arabis alpina* und *Alchemilla alpina*, sind heute arktisch-alpin, aber in den Alpen ungleich formenreicher als in

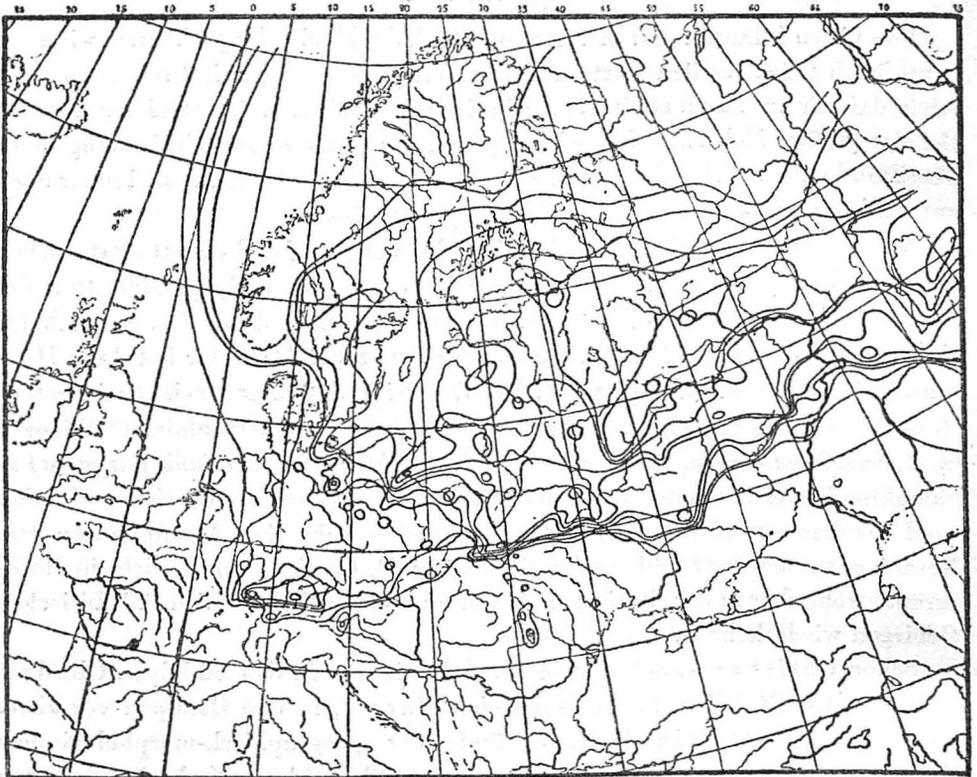


Abb. 7. Die Verbreitung von 11 sibirischen Wald- und Moorpflanzen (darunter *Betula humilis*, *Salix livida*, *Chimaphila umbellata*, *Pedicularis Sceptrum carolinum*) in Europa nach Kulczynski 1924. (Gedruckte Vorlage S. 162.)

der Arktis. Von *Alchemilla alpina* ist schon lange bekannt, daß in Skandinavien nur eine auch in den Alpen häufige apogame, d. h. geschlechtslos gewordene Form vorkommt, in den Alpen aber auch normal geschlechtliche und daher wohl ältere Formen. Auch die Feststellung der Zahl der Chromosomen (Erbträger im Zellkern) ist schon in vielen Fällen (so bei Gräsern, Kreuz-, Dolden- und Korbblütlern, Veilchen und Ericaceen) zur Unterscheidung ursprünglicher und abgeleiteter Sippen benützt worden (so von Tischler, Chiarugi, Claussen, Hagerup, Manton u. a.). In vielen Fällen hat sich gezeigt, daß die am weitesten in die Kälte- und Trockenwüsten vorgedrungenen Sippen ein mehrfaches der für die betreffende Verwandtschaft normalen Chromosomenzahlen aufweisen. Diese Vermehrung kann sowohl auf vegetativem Weg (z. B. bei Regeneration an Wun-



Phot. E. Schmid 1919.

Pedicularis Sceptrum carolinum blühend und fruchtend am Schwabenbach im Dachauer Moos.



Phot. H. Meusel 1932.

Iris sibirica und *Gentiana asclepiadea* in den Magnocariceten der Osterseen.

den) wie durch Kreuzung eintreten und ist in manchen, aber keineswegs allen Fällen die Ursache vermehrter vegetativer und verminderter geschlechtlicher Vermehrung. Viele dieser „Polyploiden“ sind wohl Erzeugnisse der Eiszeiten. Ob auch die mit Recht allgemein als lebende Glazialrelikte gedeuteten Lokalrassen von *Saxifraga oppositifolia*, *Armeria alpina* usw. am Bodensee und bei Memmingen, von *Primula Auricula* u. a. in den Münchner Quellmooren Polyploide sind, ist noch nicht untersucht.

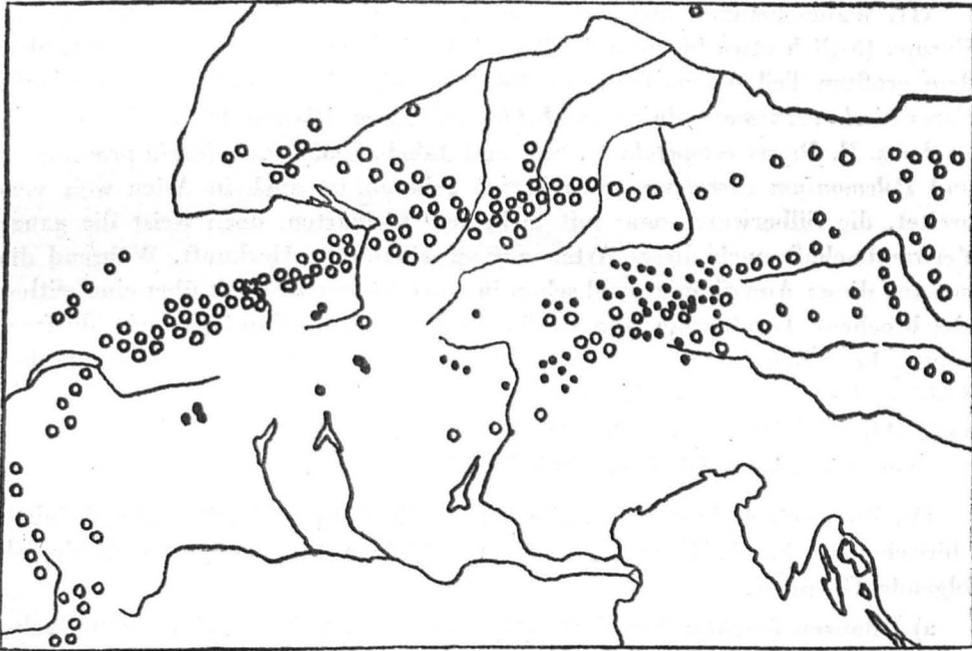


Abb. 8. Die Verbreitung zweier Gentianaceen sibirischer Herkunft im Alpengebiet: *Swertia perennis* L. (Ringe) und *Lomatogonium carinthiacum* (Wulfen) Rehb. (Punkte).

II. Zirkumpolar weit verbreitet, daß das Ausgangsgebiet kaum mehr bestimmt werden kann, sind vor allem zahlreiche Flechten und Moose, die meisten Wasserpflanzen der Alpenseen, ferner Gräser (besonders Cyperaceen, aber auch Gramineen wie *Poa alpina* und *Festuca supina*), mehrere Kräuter feuchter und lange schneebedeckter Standorte (so *Oxyria digyna* und *Polygonum viviparum*), einige Zwergsträucher (*Juniperus nana*, *Salix herbacea*, *Arctostaphylos*, *Linnaea* u. a.). Diese Arten stammen wohl durchwegs nicht von den südeuropäischen Gebirgen, sondern wahrscheinlich aus irgendeinem jener arktischen Gebiete, deren Lebenswelt durch die Vereisungen vernichtet worden ist. Die meisten dieser Arten haben heute auch in den Alpen große, geschlossene Areale, aber gar keine Lokalrassen, was für relativ späte Einwanderung spricht. Einige (so *Woodsia glabella*, *Ranunculus pygmaeus*, *Saxifraga cernua*, *Sedum roseum*, auch viele Moose) sind in den Alpen selten und häufen sich in der Nachbarschaft nicht oder wenig vergletschter Gebiete, was eine relativ frühe Einwanderung andeutet.

Weiter möchte ich hier auf eine kleine Gruppe seltener Alpenpflanzen hinweisen, die zwar heute endemisch-alpin sind, deren Verwandtschaft aber hauptsächlich arktisch ist und die daher wohl in einer älteren Eiszeit von gemeinsamen vielleicht ursprünglich sibirischen oder grönländischen Stammformen abgezwiegt sein dürften. Hieher zähle ich *Astragalus (Oxytropis) sericeus* Lam., *Braya alpina* Sternb. et Hoppe, *Draba ladina* Br.-Bl., *Eritrichium nanum* (All.) Schrad. und mehrere Kleinarten von *Taraxacum* und *Hieracium*.

III. Wahrscheinlich aus Nordamerika stammen 2 Gruppen, deren eine in Europa (östlich etwa bis zum Ural) und Nordamerika weit verbreitet ist, aber dem größten Teil Asiens fehlt, so *Tofieldia palustris*, *Eriophorum Scheuchzeri*, *Carex bicolor*, *Anemone alpina* und *baldensis*, *Sedum villosum*. Die zweite Gruppe, zu der z. B. *Dryas octopetala* (s. S. 8 und Jahrb. 1935), *Loiseleuria procumbens* und *Polemonium caeruleum* (Sperrkraut) gehören, ist auch in Asien weit verbreitet, die Silberwurz sogar mit mehreren Kleinarten, doch weist die ganze Verwandtschaft auch dieser Arten auf amerikanische Herkunft. Während die meisten dieser Amerikaner wohl schon in einer früheren Eiszeit über eine seither abgebrochene Landverbindung direkt nach Europa gekommen sein dürften, haben die Silberwurz und das Sperrkraut wahrscheinlich den Umweg über Sibirien, den Ural und die Karpaten gemacht. Für die Ansicht Kulczynskis, daß zahlreiche Arten sibirischer Herkunft über Nordamerika nach Europa gekommen seien, kann ich keine Anhaltspunkte finden.

IV. Die große Mehrzahl aller eiszeitlichen Zuzügler ist höchstwahrscheinlich sibirischer Herkunft. Unter den hieher gehörigen Pflanzen unterscheide ich folgende Gruppen:

a) Pflanzen feuchter Standorte (Hygrophyten), teils Bewohner von Bach-, Fluß- und Seeufern, wie die weitverbreitete Tamariske (*Myricaria germanica*) und der wilde Schnittlauch (*Allium schoenoprasum*), teils zumeist seltenere Moorpflanzen, namentlich Bewohner von Kalkmooren, wie *Carex heleonastes* und *chordorhiza*, *Juncus stygius*, *Malaxis paludosa*, *Betula humilis*, *Salix myrtilloides*, *Minuartia stricta*, *Trientalis europaea*, *Saxifraga hirculus*, *Swertia perennis*, *Pedicularis sceptrum carolinum*. Die Häufung dieser Arten in Mooren außerhalb der Jungmoränen und in den jurassischen und nordalpinen Refugien einerseits, das Fehlen besonderer Alpenrassen andererseits sprechen für Einwanderung vor dem Würmmaximum, aber nach den altpleistozänen Eiszeiten, also wohl in der Rißeiszeit oder während des ersten Würmvorstoßes. Eine weitere Artengruppe fehlt dem Alpenrand, sondern bewohnt nur Sümpfe und Schneeböden der Zentralalpen, namentlich der östlichen, so *Equisetum scirpoides* und *Juncus biglumis* nur in den Tauern, *J. castaneus* bis ins Rheingebiet, *J. arcticus*, *Trichophorum oliganthum*, *Kobresia bipartita*, *Carex microglochis*, *incurva*, *bicolor*, *vaginata* u. a. bis in die Westalpen. Diese Arten können, wie Noack mit Recht ausgeführt hat, an ihren heutigen Standorten nicht einmal die letzten Eiszeit-

stadien überdauert haben, sondern haben sich offenbar erst während der letzten Eiszeit von Osten nach Westen ausgebreitet und aus klimatischen Gründen nur an wenigen Orten die postglaziale Wärmezeit überdauern können.

b) Pflanzen mäßig feuchter bis trockener Wiesen und Heiden (Mesophyten). Hieher gehört ein Großteil jener Pflanzen, deren heutiges Verbreitungszentrum das Altaigebirge bildet (altaisch-alpines Element). Von weiter verbreiteten Arten gehören hierher z. B. *Callianthemum rutaefolium*, *Anemone narcissiflora*, *Potentilla nivea*, *Astragalus penduliflorus* (*Phaca alpina*), *Hedysarum obscurum*, *Viscaria alpina*, *Bupleurum ranunculoides*, *Pedicularis Oederi*, *Dracocephalum Ruyschiana*, *Saussurea alpina* u. a. Auch von dieser Gruppe sind viele Arten auf die östlichen Zentralalpen beschränkt oder haben in den westlichen nur ganz vereinzelte

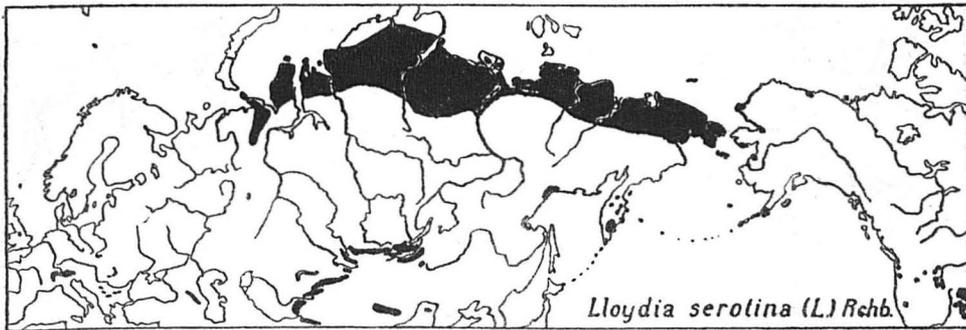


Abb. 9. Die Gesamtverbreitung der Jochlilie *Lloydia serotina* (L.) Rehb. nach Tolmatschoff, Fernald u. a.

Vorposten. So wächst *Astragalus oroboides* Hornem. nur auf den Niedern und Hohen Tauern und mehrere Arten haben ihre Westgrenze im Brennergebiet mit ganz vereinzelten westlichen Vorposten z. B. im Avers (so *Gentiana prostrata* und *Lomatogonium carinthiacum*) und Saastal (*Lomatogonium*). Ähnlich verhalten sich auch mehrere Moose (so *Oreas*, *Tetraplodon*, *Voitia*). Erst vom Unterengadin westwärts hat sich *Potentilla multifida* L. erhalten, die in den Alpen anscheinend besonders vom Steinwild, im Norden von Rentieren verbreitet worden ist. Auch diese Gruppe dürfte die Alpen erst während der letzten Eiszeit besiedelt haben. Gegen eine frühere Einwanderung, wie sie z. B. Kulczynski für viele dieser Arten annimmt, spricht auch bei diesen das Fehlen alpiner Lokalrassen. Eine Ausnahme hiervon machen nur wenige Arten, z. B. die noch heute in Differenzierung begriffene *Ranunculus auricomus-cassubicus*-Gruppe.

c) Anders verhält sich die folgende Gruppe der Bewohner trockenerer, mehr steppenartiger Grasheiden, wie des auch in der Arktis weit verbreiteten, aber am reichsten in Hochasien entfaltenen Hüllseggenrasens (*Elynetum*). *Elyna myosuroides* (Vill.) Fritsch ist einer der wind- und frosthärtesten Rasenbildner und fossil aus der Rißeiszeit in Lothringen gefunden worden. Zu ihren Begleitern

zählen u. a. mehrere *Draba*-, *Astragalus*-, *Gentiana*-, *Erigeron*- und *Saussurea*-Arten, weiter das Edelweiß und *Lloydia serotina*. Mehrere dieser Arten, darunter *Leontopodium alpinum*, werden heute von den nächstverwandten sibirischen als besondere Arten abgetrennt, was mit ihrer relativ frühen Einwanderung und ihrer Fähigkeit zum Überdauern auf schneearmen Graten zusammenhängen dürfte.

d) Die letzte Gruppe bilden eigentliche Steppen- und Waldsteppenpflanzen von großenteils sehr weiter, aber oft sehr zerrissener Verbreitung, die nur zum Teil durch das heutige Klima (vgl. meine Kontinentalitätskarte in diesem Jahrbuch, 1931) zu erklären ist und für welche schon Kerner, Briquet u. a. besondere trockenwarme Perioden angenommen haben.

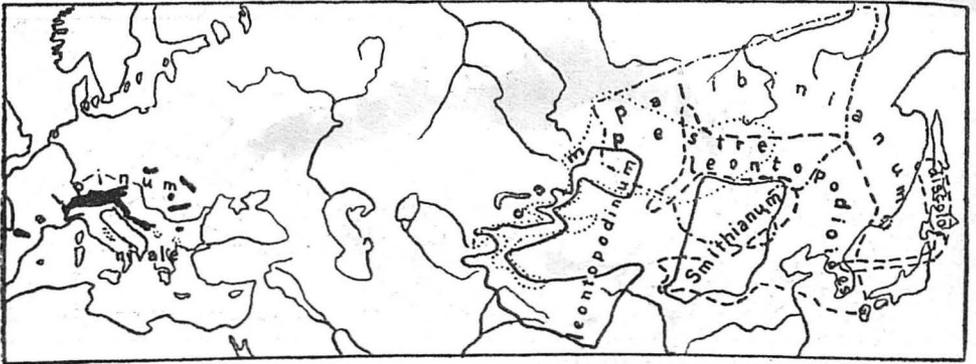


Abb. 10. Die Verbreitung des Edelweiß (*Leontopodium alpinum* Cass.) und seiner nächsten Verwandten nach Heinrich Handel-Mazzetti.

Ich möchte hier nachdrücklichst davor warnen, alle Pflanzen und Tiere östlicher Herkunft, wie es immer noch so oft geschieht, als „pontisch“ zu bezeichnen. Das ist schon deswegen falsch, weil der größte Teil der wirklich pontischen oder besser taurischen Steppen am Schwarzen Meer ganz jung ist und die meisten ihrer Bewohner, wie Paczoski, Lavrenko, Kleopov u. a. gezeigt haben, asiatischer (teils aralo-kaspischer bzw. irano-turanischer, teils mittelasiatischer bzw. turkestanischer, teils sibirischer) Herkunft sind. Die wenigen wirklich pontischen Floren- und Faunenelemente fehlen dem Alpengebiet und Mitteleuropa überhaupt ganz. Das „kolchische“ Element, zu welchem z. B. *Prunus laurocerasus* und *Rhododendron ponticum* gehören, hat mit den Steppenelementen überhaupt nichts zu tun, sondern bildet ein Glied in der im Tertiär zusammenhängenden, durch die Eis- und Zwischeneiszeiten zerrissenen Kette vorwiegend ozeanischer Elemente, die sich von den Kanaren über die niederschlagsreichsten Gebiete am Mittelländischen, Schwarzen und Kaspischen Meer nach Süd- und Ostasien erstreckt.

Auf Verbreitungskarten gestützte Gliederungen der Steppenelemente Europas haben insbesondere Sterner, Kozłowska und Lavrenko veröffentlicht. In



Phot. H. Meusel 1931.

Hüllseggenheide (Elynetum) am Kaiserjoch (Arlberggebiet) mit Elyna myosuroides, Festuca pumila, Polygonum viviparum, Dryas octopetala, Hedysarum obscurum, Ligusticum simplex u. a.

Anlehnung an sie möchte ich hier nur folgende Gruppen unterscheiden: die sibirische (mit *Juniperus sabina*, *Allium strictum*, *Pulsatilla patens*, *Filipendula hexapetala*, *Dracocephalum austriacum* u. a.), die mittelasiatische (mit der Mehrzahl unserer Steppengräser wie *Stipa*-Arten, *Festuca vallesiaca* und *Poa bulbosa*, *Adonis vernalis*, *Astragalus austriacus*, *exscapus* und *pilosus* u. a.), die aralo-kaspische oder irano-turanische (dazu besonders Salzpflanzen), die orientalische oder vorderasiatisch-ostmediterrane (mit *Allium sphaerocephalum*, *Muscari comosum*, *Onobrychis arenaria*, mehreren *Astragalus*-, *Onosma*-, *Inula*-, *Centaurea*- und *Scorzonera*-Arten u. a.) und die rein südeuropäische (mit vielen Orchideen, *Pulsatilla montana*, *Dorycnium*- und *Sempervivum*-Arten u. a.).

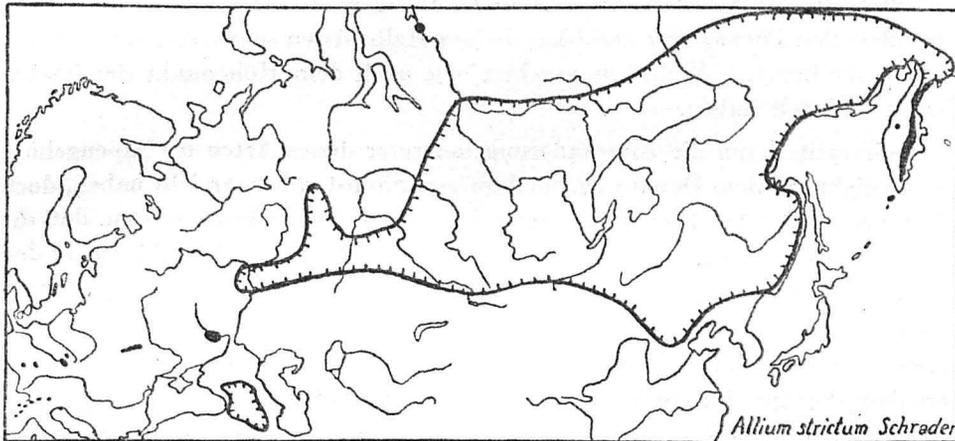


Abb. 11. Die Gesamtverbreitung von *Allium strictum* Schrader als Beispiel einer sibirischen Waldsteppenpflanze (nach Szafer, Gajewski u. a.).

Die Einwanderung vieler dieser Arten längs der Donau und Drau und über verschiedene Pässe ins Etsch-, Po- und Isère-Gebiet und von diesen weiter ins Inn-, Rhein- und Rhonetal usw. läßt sich noch an ihrer heutigen Verbreitung verfolgen und ist wohl zur Hauptsache erst während und nach den späteren Würmstadien erfolgt, wie schon Briquet angenommen hat. Viele dieser Arten, wie der Sevenstrauch (*Juniperus sabina*), der noch heute am Gornergrat in 3000 m Höhe wächst, und der Sanddorn (*Hippophae rhamnoides*), dessen spätglaziale Ausbreitung im Alpen- und Ostseegebiet sich an Fossilfunden (Pollen, in Skandinavien auch Blätter) verfolgen läßt, haben dabei heute vergletscherte Pässe überschritten, was den meisten namentlich der orientalischen und mediterranen Arten erst postglazial möglich war.

Besonders interessant sind solche Arten wie *Allium strictum*, *Bulbocodium vernum*, *Astragalus exscapus*, *vesicarius*, *alopecuroides* und *austriacus*, *Dracocephalum austriacum*, *Ephedra distachya* (inkl. *helvetica*), die sich nur an ganz wenigen, meist besonders trockenen Orten der Ostalpen (so vor allem im Vinschgau) und Westalpen (so im Aostatal und Wallis) halten konnten. Unter ihnen

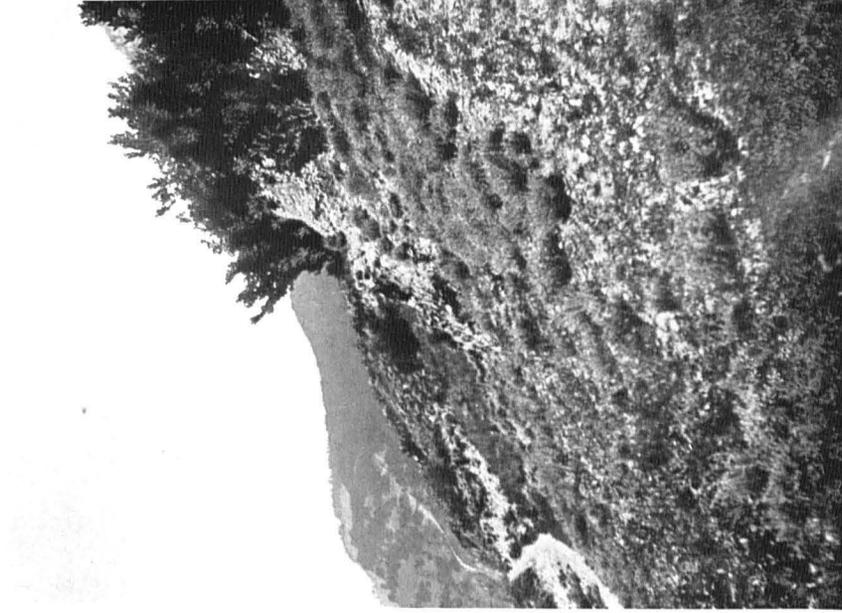
möchte ich zwei hervorheben, die als für die zentralalpine Waldsteppenzone endemisch gelten, aber sicher von weitverbreiteten Salzpflanzen wahrscheinlich aralo-kaspischer Herkunft abstammen: Der Schlangewegerich (*Plantago serpentina* All.) stellt eine Alpenrasse der auch an den west- und nordeuropäischen Küsten weit verbreiteten, vielgestaltigen *Pl. maritima* L. dar. Er hat sein Massenzentrum in den Vinschgauer Steppen und ist von diesen in die Engadiner, Nordtiroler, Oberbayrischen und Salzburger Alpentäler eingewandert, auch heute noch in Ausbreitung begriffen.

Der Walliser Wermut (*Artemisia vallesiaca* All.), der auf die dürrsten Steppenhänge des Wallis und Aostatals beschränkt ist, gehört in den Formenkreis der ebenfalls weitverbreiteten und vielgestaltigen *A. maritima* L. und steht besonders den Formen der aralo-kaspischen Halbwüsten sehr nahe. Beide Arten können ihr heutiges Verbreitungsgebiet erst nach dem Höhepunkt der letzten Eiszeit besiedelt haben.

Andrerseits kann die Einwanderung mehrerer dieser Arten ins Alpengebiet, das sie nicht auf dem Donauweg, sondern von Südosten her erreicht haben, doch schon vor der letzten Eiszeit stattgefunden haben, da wir heute wissen, daß die Zwischeneiszeiten wohl in Mitteleuropa ein feucht-warmes Waldklima, in den südlichen Mittelmeerlandern aber ein trocken-heißes Waldsteppen- bis Wüstenklima gehabt haben. Manche der damals z. T. bis Spanien vorgedrungenen Arten konnten die letzte Eiszeit am Alpensüdrand, die nacheiszeitlichen feuchten Perioden aber nur im trocknen Alpeninnern überdauern.

Die Annahme einiger Forscher, daß auch nördlich der Alpen, z. B. im Oberrhein- und Maingebiet, Steppenpflanzen schon lange vor der letzten Eiszeit oder den Eiszeiten überhaupt vorhanden gewesen seien, läßt sich weder durch Fossilfunde, noch durch die heutige Verbreitung stützen, auch wenn wir von den zahlreichen orientalischen und mediterranen Pflanzen absehen, die erst postglazial und größtenteils erst im Gefolge des Menschen eingewandert sind.

Die Einwanderungselemente der Tierwelt entsprechen vollkommen denen der Pflanzen, sind jedoch noch viel weniger genau bekannt, schon weil die Areale mit Ausnahme weniger Gruppen von Wirbeltieren und Insekten erst sehr ungenügend festgestellt sind. Die in den nicht vergletschert gewesenen Teilen der Süd- und Ostalpen ziemlich zahlreichen endemischen Schnecken (z. B. *Cylindrus obtusus* und *Campylaea*-Arten, s. Jahrb. 3. S. 69) und Insekten (z. B. Lauf-, Raub- und Blindkäfer) sind nach Holdhaus u. a. präglaziale Relikte, wogegen Heberdey, unter der irrigen Voraussetzung, daß auch die in den Eiszeiten unvergletschert gebliebenen Alpentteile größtenteils ewigen Schnee getragen hätten, auch diesen Arten postglaziales Alter zuschreiben wollte. Unter den weiter verbreiteten Arten, die er „Epidemiten“ nennt, werden meist nur ganz wenige und sehr weit gefaßte Faunenelemente unterschieden, wie das boreo-



Phot. H. Gams 1916.
Wermutsteppe von *Artemisia vallesiaca* All. bei Saillon
im Wallis.



Phot. H. Meusel 1931.
Cortusa Matthioli L. im Almajurtal (Lechgebiet).

alpine, das am eingehendsten Holdhaus untersucht hat und zu welchem z. B. Schneehase und Schneehuhn, die Landschnecken *Vertigo arctica* und *Zoogenetes harpa* und die Libellen *Somatochlora alpestris* und *Aeschna coerulea* gehören, und das xerotherme, dessen Verbreitung und Geschichte von Nehring, Stoll, R. Kuntze u. a. behandelt worden ist.

Rütimeyer, Bächler, Stehlin, Stickelberg u. a. haben eine große Zahl eis- und zwischeneiszeitlicher Wirbeltierfaunen bekannt gemacht. Die Vorfahren von Murmeltier, Gemse und Steinbock gehörten wohl schon der präglazialen Alpenfauna an, die durch jede Eiszeit aufs neue dezimiert worden ist, wogegen wir von einer dauernden Bereicherung durch die älteren Eiszeiten noch kaum etwas wissen. Wohl sind schon in der 2. Mindeleiszeit Moschusochse, Rentier, Mammut und wollhaariges Nashorn nach Mitteleuropa vorgedrungen, haben es aber schon vor dem Ende der letzten Eiszeit auf immer verlassen.

Der Hauptzustrom nordöstlicher und östlicher Elemente ist, wie Stehlin betont, erst nach dem ersten Vorstoß der letzten Eiszeit erfolgt und hat von der Aurignac-Schwankung bis in die spätglaziale Zeit der Rentierjäger (Magdalénien) dauernd zugenommen, auch manche seither wieder verschwundene Tiere gebracht, so die längs der Donau bis zum Basler Jura vorgedrungene Birkenmaus (*Sicista*) und den ähnlich verbreitet gewesenen, doch strenger an waldfreie Gebiete gebundenen Pferdespringer (*Alactaga*). Von den Steppennagern leben ein Erdzeisel (*Citellus citellus*) und der Hamster (*Cricetus*) noch am Ostrand der Alpen. Von den Vögeln östlicher Herkunft war die Jochdohle (*Pyrrhocorax alpinus*) schon in der letzten Zwischeneiszeit in den Alpen häufig, hat sie also spätestens in der Rißeiszeit besiedelt. Während der letzten Eiszeit scheint sie in ganz Südeuropa eines der gemeinsten Tiere gewesen zu sein und ihr ist jedenfalls die rasche Ausbreitung des Sanddorns zuzuschreiben, dessen Beeren sie, wie ich sowohl in den Alpen wie im Kaukasus gesehen habe, mit besonderer Vorliebe frißt.

Im übrigen umfassen sowohl das „boreoalpine“ wie das „xerotherme“ Faunenelement Tiere recht verschiedener Herkunft, die jedoch in den meisten Fällen infolge des Fehlens von Fossilfunden und der Unzulänglichkeit der meisten Angaben über die heutige Verbreitung und Lebensweise noch nicht bestimmt werden kann. So ist es z. B. keineswegs sicher, daß die Kaltwasserbewohner unserer Quellbäche und Alpenseen, wie der oft als Glazialrelikt bezeichnete Strudelwurm *Planaria alpina*, wirklich erst während der Eiszeiten zu uns gekommen sind; und umgekehrt müssen Insekten, deren Larven auf Pflanzen des tertiären Alpelements gefunden werden, deswegen nicht notwendig alpiner Herkunft sein, z. B. der Bläuling *Lycaena orbitulus* (Raupe auf *Soldanella*) und der Spanner *Tephroclystia undata* (auf *Heliosperma alpestre*), die beide zirkumpolar verbreitet, also keineswegs an diese Wirtspflanzen gebunden sind.

Wichtigste Literatur:*)

I. Zur Eiszeitgeologie der Alpen:

- Antevs, E.: Maps of the pleistocene glaciations. Bull. Geol. Soc. Amer. 40, 1929.
Beck, P.: Das schweizerische und europäische Pliozän und Pleistozän. *Eclogae geol. Helvet.* 26 (1933). 1934.
Eberl, B.: Die Eiszeitenfolge im nördlichen Alpenvorlande. Augsburg 1930.
Gams, H.: Beiträge zur Mikrostratigraphie und Paläontologie des Pliozäns und Pleistozäns von Mittel- und Osteuropa und Westsibirien. *Ecl. geol. Helv.* 28, 1935.
Göttinger, G. u. a.: Führer zu den Ostalpenexkursionen der III. Internationalen Quartärkonferenz. Wien 1936.
Klebsberg, R. v.: Geologie von Tirol. Berlin (Bornträger). 1935.
Machatschek, F.: Die Literatur zur alpinen Eiszeitforschung 1908—35. *Zeitschr. f. Gletscherkunde* 23, 1935—36.
Penck, A. u. Brückner, E.: Die Alpen im Eiszeitalter. Leipzig 1905—1909.
Staub, R.: Grundzüge und Probleme alpiner Morphologie. *Denkschr. Schweiz. Naturf.-Ges.* 69, 1934.
Woldstedt, P.: Das Eiszeitalter. Stuttgart (Enke). 1929.

II. Über Pflanzen- und Tierreste:

- Abel, O., Kyrle, G. u. a.: Die Drachenhöhle bei Mixnitz. *Speläol. Monogr.* 7/9. 1931.
Bächler, E.: Die Eiszeit in den Alpen in ihren Beziehungen zur Urgeschichte des Menschen mit besonderer Berücksichtigung der schweizerischen Prähistorie. *Jahrb. St. Gall. Naturw. Ges.* 65 (1929/30). 1930.
Baumberger, E., Jeannet, A., Rytz, W. u. a.: Die diluvialen Schieferkohlen der Schweiz. *Beitr. z. Geol. d. Schweiz geotechn. Ser.* 8, 1923.
Dubois, A. et Stehlin, H. G.: La grotte de Cotencher, station moustérienne. *Mém. Soc. Paléont. Suisse* 52/53. 1933.
Egli, Emil: Der Lebensraum und die Lebensform des Menschen der Wildkirchli-Stufe. *Jahrb. St. Gall. Naturw. Ges.* 67 (1933/34). 1935.
Firbas, Fr.: Beiträge zur Kenntnis der Schieferkohlen des Inntals und der interglazialen Waldgeschichte der Ostalpen. *Zeitschr. f. Gletscherk.* 15. 1927.
— Die Vegetationsentwicklung des mitteleuropäischen Spätglazials. *Bibliotheca botanica* 112. 1935.
Rudolph, K.: Grundzüge der nacheiszeitlichen Waldgeschichte Mitteleuropas. *Beitr. z. Bot. Zentralbl.* 47. 1930.
Rytz, W.: Über Interglazialflora und Interglazialklimate mit besonderer Berücksichtigung der Pflanzenreste von Gondiswil-Zell und Pianico-Sellere. *Schröter-Festschrift*, Zürich 1925.
Schröter, C.: Die Flora der Eiszeit. *Neujahrsbl. Naturf. Ges. Zürich* 85, 1883.
Schuster, J.: Paläontologische Notizen aus Bayern. *Ber. Bay. Bot. Ges.* 12, 1910.
Szafer, W.: Entwurf einer Stratigraphie des Polnischen Diluviums auf floristischer Grundlage. *Jahrb. Poln. Geol. Ges.* 5, 1928.
Wettstein, R. v.: Die fossile Flora der Höttinger Breccie. *Denkschr. Akad. Wien* 59, 1892.

III. Schlüsse aus der heutigen Pflanzenverbreitung:

- Briquet, J.: Les colonies xéothermiques des Alpes lémaniennes. *Bull. Soc. Murithienne* 37/38. 1900.

*) Aus der sehr umfangreichen Literatur konnten hier fast nur neuere, größere Fragenkomplexe behandelnde Schriften genannt werden, von älteren Werken nur einige der wichtigsten. Einige weitere sind in den beiden früheren Beiträgen dieser Serie zu finden. Die meisten hier genannten Schriften enthalten weitere Quellennachweise.

- Gams, H.: Der tertiäre Grundstock der Alpenflora. Jahrb. Ver. z. Schutz d. Alpenpfl. 5. 1933.
— Das Alter des alpinen Endemismus. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 42. 1933.
- Hagerup, O.: Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. Hereditas 16. 1932.
- Jerosch, M.: Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora. Leipzig 1903 (kürzer auch in Schröters Pflanzenleben d. Alpen 1913, 2. Aufl. 1926).
- Kerner, A.: Studien über die Flora der Diluvialzeit in den östlichen Alpen. Sitzungsber. Akad. Wien 97. 1888.
- Kozłowska, A.: The genetic elements and the origin of the steppe flora of Poland. Mém. Acad. Polon. 1931.
- Kulczyński, St.: Das boreale und arktisch-alpine Element in der mitteleuropäischen Flora. Bull. Acad. Polon. (1923). 1924.
- Lavrenko, E. M.: Über die Entwicklungszentren der Flora der Ukraine und das Alter des ukrainischen Endemismus. Die Quartärperiode 4, Kiew. 1932.
- Melchior, H.: Die Verbreitung der *Saxifraga cernua* L. in den Alpen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 52, 1934.
- Noack, M.: Über die seltenen nordischen Pflanzen in den Alpen. Diss. Zürich. Berlin 1922.
- Pampanini, R.: Essai sur la géographie botanique des Alpes. Fribourg 1903.
- Schröter, C.: Genetische Pflanzengeographie. Handwörterbuch d. Naturw. 1913, 2. Aufl. 1933/34.
- Schulz, A.: Die Wandlungen des Klimas, der Fauna und der Bevölkerung der Alpen und ihrer Umgebung vom Beginne der letzten Eiszeit bis zur jüngeren Steinzeit. Zeitschr. f. Naturw. 76. 1904.
- Über Briquets xerothermische Periode. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 22, 25, 26. 1904—1908.
- Steffen, H.: Beiträge zur Begriffsbildung und Umgrenzung einiger Florenelemente Europas. Beih. Bot. Zentralbl. 53. 1935.
- Sterner, R.: The continental element in the flora of south Sweden. Geografiska Annaler 1922.
- Tolmatschoff, A. I.: Die Flora des Zentralteils von Ost-Taimyr. Arb. d. Polarkommission 8—13. Leningrad 1932.
- Wangerin, W.: Florenelemente und Arealtypen. Beih. Bot. Zentralbl. 49, Erg.-Bd. 1932.

IV. Schlüsse aus der Tierverbreitung:

- Heberdey, R.: Die Bedeutung der Eiszeit für die Fauna der Alpen. Zoogeographica 1. 1933.
- Holdhaus, K.: Kritisches Verzeichnis der borealpinen Tierformen (Glazialrelikte) der mittel- und nordeuropäischen Hochgebirge. Ann. d. Naturw. Hofmuseums Wien 26. 1932.
- Holdhaus, K.: Spuren der Eiszeit im Faunenbild von Europa. Veröff. d. Naturhist. Mus. Wien 4. 1924.
- Das Phänomen der Massifs de refuge in der Coleopterenfauna der Alpen. Congr. intern. d'Entomol. 5, Paris (1932). 1933.
- Kuntze, R.: Vergleichende Beobachtungen und Betrachtungen über die xerothermische Fauna in Podolien, Brandenburg, Österreich und der Schweiz. Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere 21. 1931.
- Scharff, R. F.: On the terrestrial molluscs of the high Alps and their origin. Mém. Soc. de Biogéogr. 2, 1928.
- Stoll, O.: Über xerotherme Relikte in der Schweizer Fauna der Wirbellosen. Festschr. d. Geogr.-ethnogr. Ges. Zürich 1901.
- Zschokke, F.: Die Tierwelt der Schweiz in ihren Beziehungen zur Eiszeit. Basel 1901.
- Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1908.
- Die tierbiologische Bedeutung der Eiszeit. Fortschr. d. naturw. Forsch. 4. 1912.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbuch des Vereins zum Schutze der Alpenpflanzen und -Tiere](#)

Jahr/Year: 1936

Band/Volume: [8_1936](#)

Autor(en)/Author(s): Gams Helmut

Artikel/Article: [Der Einfluß der Eiszeiten auf die Lebewelt der Alpen. 7-29](#)