

7. A. Schulz: Über die Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke Skandinaviens.

(Eingegangen am 23. Januar 1908)

Die Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke Skandinaviens, besonders Schwedens, ist von mir schon einmal in diesen Berichten behandelt worden¹⁾. In dieser — ersten — Abhandlung habe ich vorzüglich die in der kurz vorher erschienenen Abhandlung von G. ANDERSSON über „Das nacheiszeitliche Klima von Schweden und seine Beziehungen zur Florentwicklung“²⁾ enthaltenen Aussagen über diesen Gegenstand einer Kritik unterzogen. In einem im darauf folgenden Jahre auf dem Internationalen botanischen Kongresse in Wien gehaltenen und in den „Résultats scientifiques du Congrès international de Botanique, Wien 1905“³⁾ in sehr erweiterter Form veröffentlichten Vortrage über „Die Entwicklungsgeschichte der skandinavischen Flora“ hat ANDERSSON seine Ansichten über die Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke Skandinaviens von neuem vorgetragen. Auf einige dieser Ansichten will ich im Folgenden näher eingehen.

ANDERSSON gründet seine Ansichten über die Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke Skandinaviens einzig auf die Ergebnisse der — von ihm und anderen Forschern ausgeführten — Untersuchung der pleistocänen geognostischen Bildungen Skandinaviens. Er hat niemals ernstlich untersucht, ob sich die gegenwärtige phanerogame Flora Skandinaviens und die Verbreitung ihrer Glieder in Skandinavien und in dessen Umgebung auf Grund dieser Ansichten erklären läßt, was doch der Fall sein muß, wenn diese der Wirklichkeit entsprechen. Wenn er dies untersucht hätte, so würde er zu der Erkenntnis gelangt sein, daß man auf diesem Wege zu einer solchen

1) SCHULZ, Über die Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke Schwedens, Diese Berichte 22. Bd. (1904), S. 133—143.

2) 8. Bericht der Zürcherischen botanischen Gesellschaft 1901—1903 (1903).

3) S. 45—97.

Erklärung nicht gelangen kann, daß diese vielmehr nur möglich ist, wenn man annimmt, daß die Entwicklung der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke Skandinaviens einen Verlauf gehabt habe, der wesentlich von dem von ihm behaupteten abweicht, der aber mit den Ergebnissen der Untersuchung der pleistocänen geognostischen Bildungen Skandinaviens und des übrigen Europas durchaus nicht im Widerspruch steht.

Nach ANDERSSONS Meinung¹⁾ ist Skandinavien-Finnland von der ersten bis zur letzten der pleistocänen Perioden bedeutender Vergletscherung des nördlicheren Europas bei wenig schwankendem Klima dauernd mit Eis bedeckt gewesen; für den peripheren Teil des nordischen Vereisungsgebietes nimmt ANDERSSON in diesem Zeitraume dagegen wechselnde Perioden von einerseits kaltem Klima mit Ausbreitung des Inlandeises — Eiszeiten — und andererseits von warmem Klima, das mehr mit dem jetzigen als mit dem glazialen übereinstimmte — Interglazialzeiten — an. Nach der letzten der Eiszeiten, als die er PENCKs Würmeiszeit ansieht, fand nach seiner Ansicht nicht nur wie in den Interglazialzeiten eine allgemeine Verbesserung des europäischen Klimas, sondern im Nordwesten Europas auch eine besondere Steigerung der Wärmesumme des Jahres durch den Bruch der bis dahin existierenden Landverbindung (oder wenigstens des seichten Meeres) zwischen den britischen Inseln und Island-Grönland, der zur Folge hatte, daß die warmen Wassermassen des südlichen Atlantischen Ozeans vom Golfstrom nach Norden geführt wurden, statt. Durch das Zusammenwirken der allgemeinen Klimaverbesserung und der Erwärmung des Wassers des nördlichen Teiles des Atlantischen Ozeans durch den Golfstrom wurde ein schnelles Abschmelzen des Landeises in Skandinavien herbeigeführt. Diesen Annahmen ANDERSSONS kann m. E. kein mit den Verhältnissen der Pleistocänzeit vertrauter Forscher beistimmen. Man muß vielmehr annehmen, daß in den Interglazialzeiten Skandinavien zeitweilig nicht nur soweit wie heute, sondern sogar noch weiter als heute eisfrei war. Und außerdem²⁾ ist nicht PENCKs Würmeiszeit, sondern vielmehr die Periode, in die der von PENCK Bühlvorstoß genannte Vorstoß der Alpengletscher fällt, die von der Würmeiszeit durch einen sehr langen Zeitraum, in dem die Eisbedeckung Skandinaviens zeitweilig

1) A. a. O., S. 53 u. 46.

2) Vgl. SCHULZ, Entwicklungsgeschichte d. gegenw. phan. Flora u. Pflanzendecke d. Oberrheinischen Tiefebene u. ihrer Umgebung (Stuttgart 1906) S. 9 u. f.

offenbar noch unbedeutender war als heute, getrennt ist, die letzte Periode bedeutender Vergletscherung des nördlicheren Europas¹⁾.

Wie früher, so unterscheidet ANDERSSON auch in dieser Abhandlung in der Entwicklung der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke Skandinaviens fünf aufeinander folgende „Entwicklungsstufen“²⁾, die er als 1. die Zeit der Dryasflora oder arktisch-alpinen Flora, 2. die Zeit der Birkenflora, 3. die Zeit der Kiefernflora, 4. die Zeit der Eichenflora, 5. die Zeit der Buchen- und Fichtenflora nebst der der allgemeinen Verbreitung der Kulturpflanzen des Menschen bezeichnet. Zu der Zeit, als sich die Reste der Dryasflora enthaltenden — unmittelbar nach dem örtlichen Abschmelzen des Eises entstandenen³⁾ — Ablagerungen Seelands und Schonens bildeten, also längere Zeit nach dem Beginne des Abschmelzens des Inlandeises der Periode des Bühlvorstoßes⁴⁾, war das Klima des nördlicheren Europas, wie sich aus der Zusammensetzung der fossilen Dryasflora jener Landschaften, worauf ANDERSSON zuerst hingewiesen hat⁵⁾, deutlich erkennen läßt, bereits recht gemäßigt⁶⁾. Nachdem Seeland und Schonen eisfrei geworden waren, scheint das Inlandeis nur recht langsam abgeschmolzen zu sein. Das Klima Skandinaviens wurde während

1) Auf der Karte (Fig. 3) auf S. 54 von ANDERSSONs Abhandlung, auf der die Verbreitung des europäischen Inlandeises in der „letzten“ Eiszeit nach USSING dargestellt ist, ist übrigens bei Norddeutschland nicht die Eisbedeckung in der Würmeiszeit, sondern die in der Periode des Bühlvorstoßes zur Darstellung gebracht. Während des Höhepunktes der Würmeiszeit war die Eisbedeckung Deutschlands wesentlich größer. Auch die Verbreitung des perennierenden Eises im übrigen Europa in der letzten Eiszeit ANDERSSONs, d. h. in der Würmeiszeit PENCKs, ist auf der Karte nicht richtig dargestellt. Ich vermag deshalb ANDERSSON (a. a. O. S. 62) durchaus nicht beizustimmen, daß diese Karte die „bis jetzt beste Karte über die Verbreitung des Landeises während der letzten Eiszeit“ (d. h. der Würmeiszeit, SCHULZ) sei.

2) Vgl. SCHULZ, diese Berichte 22. Bd. (1904), S. 137 u. f.

3) ANDERSSON, a. a. O., S. 59—60.

4) Daß das Klima des nordwestlicheren Europas während des Höhepunktes dieser Periode — und der übrigen großen Vergletscherungsperioden — nicht, wie PENCK und manche andere Forscher annehmen, extrem-kontinental-arktisch, sondern viel gemäßigter war, dafür sprechen, wie ich dargelegt habe — vgl. SCHULZ, Entwicklungsg. d. gegenw. phan. Flora u. Pflanzendecke d. Oberrheinischen Tiefebene, S. 7 u. f. —, wichtige Gründe.

5) Vgl. auch ANDERSSON, a. a. O., S. 59.

6) Die Reste von Gliedern der Dryasflora — also hauptsächlich von „arktisch-alpinen“ Arten, vgl. ANDERSSON, a. a. O., S. 59 — enthaltenden Ablagerungen Norwegens, Schwedens, Dänemarks, Norddeutschlands und des westlichen Mittelrußlands stammen wohl meist aus dieser Periode, sind also wohl meist wesentlich jünger als man gewöhnlich annimmt.

dieser Zeit immer gemäßigter¹⁾ — das Sommerklima war allerdings noch ziemlich lange wesentlich kühler und feuchter als gegenwärtig, das Winterklima war aber verhältnismäßig mild — und die Flora der den sich immer weiter verkleinernden Rest des Inlandeises umgebenden Landstriche verlor immer mehr ihren arktischen Charakter. Infolge davon hat die fossile Flora der unmittelbar nach dem Abschmelzen des Eises gebildeten Ablagerungen der nördlich von Schonen gelegenen schwedischen Landschaften einen viel weniger — und zwar je nördlicher, desto weniger — arktischen Charakter als die Schonens und Seelands²⁾.

„Als gegen das Ende der Kiefernzeit die Wärmesumme des Jahres der heutigen gleichkam und in der Eichenzeit noch höher stieg, entstanden im südbaltischen Gebiet zwei Klimatypen, ein warmer und trocknerer im Osten und ein feuchterer im Westen. Der östliche war in den Kalkgebenden von Gotland, Öland, Östergötland, Uppland und Dalekarlien noch mehr durch die Bodenbeschaffenheit — offene Kalkebenen und Kalkgehänge — verschärft, und hier entstanden geeignete Standorte für teils reine Karstpflanzen, teils kalk- und wärmeliebende Pflanzen mit im allgemeinen südlicher und südöstlicher Verbreitung in unserem Weltteil. Wir können in Übereinstimmung hiermit von den in der späteren

1) Wahrscheinlich besserte sich das Klima in schnellerem Maße als das Eis abschmolz.

2) „Je näher wir den zentralen Teilen des [während der letzten Eiszeit] vereisten Gebietes kommen, desto weniger arktisch wird die Flora, die unmittelbar nach dem Rückzug des Eises das Land besetzte. Die Erklärung dieses unerwarteten Umstandes scheint mir darin zu liegen, daß die Verbesserung des Klimas (die Wärmezunahme) zu Beginn der spätquartären Zeit sehr schnell und in akzelerierterem Tempo vor sich gegangen ist. Es brauchte jedoch auch bei heißen Sommern lange Zeit, um die mächtigen Eismassen vollständig zu vernichten, und während dieser Zeit vermischten sich besonders am Süd- und Ostrand des Landeisrestes, wo das Abschmelzen wohl geringer war, die Pflanzengesellschaften immer mehr und mehr. Wenn also in dem peripherischen Gebiet . . . während der ersten Phasen des Abschmelzens noch eine ausgeprägte zonale Gliederung in arktische Weidentundra, Birkenwald, Kiefernwald zu finden war, so wurde in dem großen Seengebiet Schwedens der Unterschied zwischen den beiden ersten ausgeglichen, und an dem zurückweichenden Eisrand lebte ein an arktischen Pflanzen reicher Birkenwald, in welchem allmählich — und schneller als der Eisrand zurückwich — die Kiefer sich verbreitete. In den zentralsten Teilen Norrlands an der Eisscheide wohnte also ein an mehreren alpinen Pflanzen reicher Kiefernwald dem Abschmelzen des letzten Restes des großen nordischen Landeises bei“ (a. a. O., S. 59—60). Es liegt m. E. kein Grund für die Annahme vor, daß sich das Klima Skandinaviens sehr schnell gebessert habe und daß die Sommer während der Zeit des Abschmelzens des Inlandeisrestes heiß gewesen seien.

Kiefernzeit und danach eingewanderten Pflanzen drei Gruppen unterscheiden. Erstens eine, welche sich ziemlich gleichförmig über die südlicheren und mittleren Teile Skandinaviens verbreitete. Zu dieser gehören die meisten Bäume und Sträucher, aber auch viele Kräuter. Zweitens eine, die eine ausgeprägt östliche Verbreitung bei uns hat, und drittens eine, die eine ebenso ausgesprochen westliche besitzt¹⁾“. Die östliche Gruppe zerfällt nach ANDERSSON²⁾ in zwei Untergruppen: eine rein östliche, die im allgemeinen ein höheres Alter in der skandinavischen Flora hat und wahrscheinlich während der Kiefernzeit eingezogen ist, und eine südöstliche, deren Arten (meist nur auf Gotland und Öland lebend) ihre weiteste Verbreitung gegen Norden in der ersten Eichenzeit erlangt haben. Die meisten Arten der dritten, westlichen Gruppe scheinen sich während der Zeit der Eiche nach Skandinavien ausgebreitet zu haben³⁾. Die am meisten charakteristischen von ihnen leben fast sämtlich nur in Norwegen⁴⁾. ANDERSSON führt von jeder Gruppe bzw. Untergruppe eine Anzahl nach seiner Meinung zu derselben gehörender Arten auf. Keine dieser drei Artengruppen stellt nach meiner Meinung eine Einwanderungs- und Ansiedelungseinheit dar; vielmehr sind die Glieder jeder Gruppe zum Teil in recht verschiedenen Zeiten und in recht verschiedener klimatischer Anpassung in Skandinavien eingewandert und zur festen Ansiedelung gelangt. Auf Grund der Ergebnisse der Untersuchung der physiologisch-biologischen Eigenschaften und der Verbreitung der Elemente der gegenwärtigen Phanerogamenflora des nördlicheren Europas sowie der gegenwärtigen klimatischen, topographischen und Boden-Verhältnisse dieses Gebietes läßt sich die — durch die Ergebnisse der Untersuchung der während der seit dem Höhepunkte der Periode des Bühlvorstoßes verflissenen Zeit entstandenen geognostischen Bildungen dieses Gebietes in keinem Punkte widerlegte, sondern soweit wie es sich erwarten läßt bestätigte — Ansicht aussprechen⁵⁾, daß sich nach

1) A. a. O., S. 69—71

2) A. a. O., S. 72.

3) ANDERSSON sagt jedoch kurz vorher auf derselben Seite (S. 73): „Auf der Westseite] des im Osten ziemlich kontinentalen Skandinaviens rückte im warmfeuchten, mildwinterigen Klima eine andere Artengruppe heran, von der man isolierte Spuren jetzt nur in Westschweden und Südwestnorwegen findet,“ scheint also die Einwanderung der dritten Gruppe in Skandinavien in dieselbe Zeit wie die der zweiten Untergruppe der zweiten Gruppe zu verlegen.

4) A. a. O., S. 73.

5) Vgl. z. B. SCHULZ, Entwicklungsg. d. gegenw. phaner. Flora u. Pflanzendecke d. Oberrh. Tiefebene, S. 11 u. f.

dem Höhepunkte der Periode des Bülhvorstoßes das Klima zunächst soweit besserte, bis es im mittleren Europa dem heute im nordwestlichen Europa herrschenden Klima ungefähr glich, daß es darauf dort dem heutigen Klima der weiter südlich gelegenen Gegenden Westeuropas ähnlich wurde, daß es dann in den wärmsten Strichen Mitteleuropas einen vollständig mediterranen — erst westmediterranen, dann ostmediterranen — Charakter erhielt, und daß es endlich so kontinental wurde, daß es zuletzt in der südöstlichen Partie des nördlich der Alpen und Karpaten gelegenen Teiles Mitteleuropas dem heute in den Steppengegenden des südwestlichen Rußlands herrschenden Klima glich, und daß das Klima nach diesem extrem kontinentalen Zeitabschnitte schnell eine rückläufige Änderung erfuhr, in deren Verlaufe es in Mitteleuropa wieder, doch nur für kürzere Zeit, mediterran, und bei der es zuletzt hier im Sommer bedeutend kühler und feuchter als gegenwärtig wurde. In diesem durch die soeben geschilderten klimatischen Wandlungen ausgezeichneten langen Zeitraume vom Höhepunkte der Periode des Bülhvorstoßes bis zu dem — von mir erste kühle Periode genannten — Zeitabschnitte, während dessen Höhepunktes das Sommerklima Mitteleuropas wesentlich kühler und feuchter als gegenwärtig war, hat sich die Mehrzahl der Elemente der gegenwärtigen phanerogamen Flora Skandinaviens in diesem Lande angesiedelt. Diejenigen phanerogamen Elemente, die sich nach dem Höhepunkte der Periode des Bülhvorstoßes im letzten Teile dieser Periode über Skandinavien ausgebreitet hatten, hatten später, während des — von mir als trockenster Abschnitt der ersten heißen Periode bezeichneten — ausgeprägt kontinentalen Zeitabschnittes sehr zu leiden. Im ersten Teile dieses Zeitabschnittes wurde das skandinavische Areal der meisten von ihnen sehr verkleinert; manche von ihnen, vorzüglich solche, die nur im südöstlichen Teile Skandinaviens wuchsen, verschwanden damals wohl sogar ganz aus Skandinavien. Einige dieser letzteren Arten siedelten sich aber nach dem Höhepunkte dieses Zeitabschnittes in dessen letztem Teile von neuem in Skandinavien an, in das sie damals von auswärts, wo sie sich an höhere Sommerwärme und höhere Trockenheit angepaßt hatten, zusammen mit Arten, die in Skandinavien in der Periode des Bülhvorstoßes nicht gelebt hatten, oder sich hier doch nicht bis zum trockensten Abschnitte der ersten heißen Periode erhalten hatten, oder sich hier erhalten hatten, und die sich gleichzeitig mit ihnen außerhalb Skandinaviens eine neue klimatische Anpassung erworben hatten, einwanderten. Zu derselben Zeit, wo sich diese Arten außerhalb Skandinaviens eine

neue klimatische Anpassung erwarben, paßten sich aber auch in Skandinavien selbst Ansiedler der Periode des Böhlevorstoßes an höhere Sommerwärme und höhere Trockenheit an und breiteten sich dann zusammen mit den neu angepaßten Einwanderern wieder in Skandinavien aus. Manche von ihnen haben sich in Skandinavien in der Folgezeit wahrscheinlich nur an Örtlichkeiten erhalten, an die sie erst im letzten Teile des trockensten Abschnittes gelangt waren. Die erste Untergruppe der zweiten von den drei Artengruppen ANDERSSONs¹⁾ enthält Glieder jeder der sieben unterschiedenen Gruppen. Zu den Arten, die dauernd von der Periode des Böhlevorstoßes her in Skandinavien leben, gehören sicher *Arabis petraea*²⁾, die sich hier nirgends an höhere Sommertemperatur angepaßt hat und die wohl auch nicht nach dieser Periode von neuem eingewandert ist, und *Oxytropis campistris*, die in Skandinavien nach der Periode des Böhlevorstoßes eine bedeutende Änderung ihrer klimatischen Anpassung erfahren hat, sich darauf hier von neuem ausgebreitet hat und dann vielleicht von ihren ursprünglichen skandinavischen Wohnstätten vollständig verschwunden ist³⁾, sowie wahrscheinlich auch *Artemisia laciniata*, *A. rupestris* und *Potentilla fruticosa*⁴⁾. *Thesium alpinum* hat sich dagegen vielleicht erst nach dem Höhepunkte des trockensten Abschnittes der ersten heißen Periode in Skandinavien angesiedelt; doch kann es hier auch schon seit der Periode des Böhlevorstoßes ununterbrochen leben⁵⁾. *Pleurospermum austriacum* ist aber wohl sicher erst nach jenem Zeitpunkte in Skandinavien eingewandert⁶⁾. *Anemone silvestris* und *Oxytropis pilosa*⁷⁾ sind sicher erst im trocken-

1) ANDERSSON, a. a. O., S. 72.

2) Vgl. SCHULZ, Entwicklungsgesch. d. phan. Pflanzendecke des Saalebezirkes (1898), S. 24 u. f.

3) Vgl. SCHULZ, Entwicklungsgesch. d. gegenw. phan. Flora u. Pflanzendecke der Skand. Halbinsel usw. (Stuttgart 1900), S. 66, 201 u. 239.

4) Vgl. SCHULZ, Entw. d. g. phan. Flora u. Pflanzendecke Skand., S. 57 u. f.

5) Vgl. SCHULZ, Entwicklsg. d. phan. Pflanzendecke Mitteleuropas nördlich der Alpen (Stuttgart 1899), S. 50.

6) SCHULZ, a. a. O., S. 57.

7) Auch die Einwanderung und feste Ansiedlung von *Pulsatilla patens* — betreffs dieser Art und *Anemone silvestris* vgl. SCHULZ, Entwicklsg. d. ph. Flora u. Pflanzendecke Skand., S. 53—54 — und *Ranunculus cassubicus* fällt wohl in diese Zeit. Die Ansiedlungszeit der übrigen von ANDERSSON seiner ersten Untergruppe zugerechneten Arten: *Alnus incana*, *Fluminia arundinacea*, *Galium rotundifolium*, *Lonicera coerulea*, *Malaxis monophyllos*, *Tofieldia calyculata*, *Viola elatior* und *V. uliginosa*, läßt sich viel weniger sicher beurteilen. M. E. hat sich der eine Teil dieser Arten schon in der Periode des Böhlevorstoßes — meist in ihrem letzten Teile —, der andere erst im trockensten Abschnitte der ersten heißen Periode in Skandinavien angesiedelt.

sten Abschnitte der ersten heißen Periode nach Skandinavien gelangt; sie hatten schon vor diesem Zeitabschnitte die klimatische Anpassung, in der sie eingewandert sind. Gleichzeitig und zusammen mit ihnen ist ein Teil der Arten von ANDERSSONs zweiter Untergruppe dieser Gruppe¹⁾ in Skandinavien eingewandert und zur festen Ansiedlung gelangt, z. B. *Adonis vernalis*²⁾, *Asperula tinctoria*, *Linosyris vulgaris*, *Ranunculus illyricus*³⁾ und *Stipa pennata*⁴⁾. Dagegen fällt die Einwanderung von *Helianthemum Fumana*⁵⁾ wahrscheinlich in den diesem Zeitabschnitte vorausgehenden — von mir als ersten warmen Abschnitt der ersten heißen Periode bezeichneten — Zeitabschnitt, wo in den wärmsten Strichen Mitteleuropas ein mediterranes Klima herrschte und wahrscheinlich Großbritannien mit Frankreich und Skandinavien durch Festland verbunden war⁶⁾. In dieser Zeit ist auch die Hauptmasse der Arten von ANDERSSONs dritter Gruppe in Skandinavien eingewandert und zur festen Ansiedlung gelangt. Die meisten von ihnen sind damals — zusammen mit von ANDERSSON nicht erwähnten Arten wie *Scilla verna* — schrittweise und in kleinen Sprüngen von Großbritannien her längs der damaligen Küste des Ozeans nach Skandinavien vorgedrungen⁷⁾. Einige von ihnen, *Ilex Aquifolium* und *Chrysosplenium oppositifolium*, sind vielleicht auch noch nach dem trockensten Abschnitte der ersten heißen Periode, vielleicht sogar noch während der ersten kühlen Periode, in Skandinavien eingewandert, und zwar nicht von Großbritan-

1) ANDERSSON, a. a. O., S. 73.

2) Vgl. SCHULZ, a. in Anm. 5 S. 44 a. O., S. 114, u. DERS., Entwicklsg. d. ph. Flora u. Pflanzendecke Skand., S. 49—50, 133.

3) Vgl. SCHULZ, ebendas.

4) Vgl. SCHULZ, ebendas., S. 57, sowie S. 128.

5) Vgl. SCHULZ, ebendas., S. 77 u. f.

6) In diese Zeit fällt vielleicht auch die Einwanderung von *Orchis palustris* Jacq. und *Coronilla Emerus* — die der letzteren Art wohl aus Westen —. Über die Zeit der Ansiedlung von *Globularia vulgaris* — vgl. SCHULZ, Entwicklsg. d. ph. Flora und Pflanzendecke Skandinaviens, S. 90—91 — und *Helianthemum oelandicum* läßt sich etwas bestimmtes nicht sagen. Ich halte es aber für ganz unwahrscheinlich, daß letztere Art, wie es JANCHEN, der sie für einen direkten Deszendenten von *Helianthemum canum* ansieht, glaubt — vgl. JANCHEN *Helianthemum canum* (L.) Baumg. und seine nächsten Verwandten, Abhandlungen d. k. k. Zool.-bot. Gesellschaft in Wien, 4. Bd. 1. Heft (1907) S. 34 — zusammen mit anderen wärmeliebenden Pflanzen von Süden her in Skandinavien eingewandert ist.

7) Aber nicht in einem großen Sprunge über die Nordsee in ihrer heutigen Breite. Betreffs dieser Einwanderung, vorzüglich der von *Vicia Orobus*, vgl. SCHULZ, a. in Anm. 6 a. O. S. 79 u. f.

nien, sondern von Süden her durch Norddeutschland und Dänemark¹⁾).

Während des trockensten Abschnittes der ersten heißen Periode hatten in Skandinavien nicht nur die Einwanderer der Periode des Bülhvorstoßes, sondern auch die der beiden dem trockensten vorausgehenden Abschnitte²⁾ der ersten heißen Periode zu leiden. Wahrscheinlich verschwanden damals viele dieser letzteren ganz aus Skandinavien. Die dem herrschenden Klima angepaßten sehr zahlreichen neuen Einwanderer, die damals an die Stelle der aussterbenden traten und sich im Laufe des Abschnittes z. T. weit in Skandinavien ausbreiteten, erfuhren in der Folgezeit bis zum Beginne des trockensten Abschnittes der zweiten heißen Periode, vorzüglich in der ersten kühlen Periode³⁾,

1) *Phyteuma spicatum*, das ANDERSSON auch zu dieser Gruppe rechnet, lebt in Skandinavien — Norwegen — wohl schon seit der Periode des Bülhvorstoßes.

2) Des ersten warmen Abschnittes und der Übergangszeit zwischen diesem und der Periode des Bülhvorstoßes.

3) Nach dem Höhepunkte des trockensten Abschnittes der ersten heißen Periode senkte sich das skandinavische Ostseegebiet wieder, so daß die Ostsee, die seit dem Ausgange der Periode des Bülhvorstoßes ein Binnensee war, der während des Höhepunktes des trockensten Abschnittes der ersten heißen Periode wahrscheinlich einen bedeutend kleineren Umfange hatte als die heutige Ostsee, oder sich vielleicht sogar in mehrere, durch breitere oder schmälere Landstreifen von einander getrennte kleinere Seen aufgelöst hatte, nicht nur wieder mit dem Ozean — durch die heutigen Meeresstraßen zwischen ihr und dem Kattegat — in Verbindung trat, sondern sich sogar weit über ihren heutigen Umfang vergrößerte. Das Maximum dieser Senkung — der Litorinassenkung des skandinavischen Geologen —, während dessen Zeit stark salzhaltiges Wasser in reicher Menge in die — in diesem Zustande als Litorinameer bezeichnete — Ostsee eindrang und in ihr bis weit nach Norden hin vordrang, fällt mit dem Höhepunkte der ersten kühlen Periode zusammen. Vgl. hierzu SCHULZ, Entwicklungsgesch. d. gegenw. ph. Flora und Pflanzendecke Skandinaviens, und DERS., Die Verbreitung der halophilen Phanerogamen in Mitteleuropa nördlich der Alpen (Stuttgart 1901) S. 43 u. f. Nach ANDERSSON (a. a. O. S. 83) ist wahrscheinlich damals zugleich mit anderen „atlantischen“ Arten auch *Lactuca quercina* nach Skandinavien — Lilla Karlsö bei Gotland — gelangt; er scheint der Meinung zu sein, daß die Einwanderung dieser Art mit Hilfe von Zugvögeln von Westeuropa her erfolgt sei, denn er sagt (a. a. O. S. 83 Anm. 1): „Die Bedeutung der großen Wanderstraßen der Zugvögel von Westeuropa nach Finnland über Gotland für das Entstehen dieser vorgeschobenen Posten usw.“ Daß ANDERSSON *Lactuca quercina*, deren Ansiedlung in Skandinavien offenbar in den trockensten Abschnitt der ersten heißen Periode fällt — vgl. SCHULZ, Entwicklungsgesch. d. phan. Pflanzendecke Mitteleuropas nördlich der Alpen S. 169 u. f., sowie DERS., Entwicklungsgesch. d. gegenw. ph. Flora u. Pflanzendecke Skandinaviens

soweit sie in jenem Zeitraume nicht vollständig aus Skandinavien verschwanden, eine meist sehr bedeutende Arealverkleinerung. In jenem langen Zeitraume breitete sich in Skandinavien eine Anzahl Laubbaum- und Straucharten, die sich hier schon vor dem Beginne des trockensten Abschnittes der ersten heißen Periode angesiedelt hatten, bedeutend aus, z. T. weit über ihre heutigen Nordgrenzen^{1) 2)} und oberen Grenzen in den skandinavischen Gebirgen

S. 49—52, 93—94, 221 —, für ein wahrscheinlich mit Hilfe von Zugvögeln während der Zeit des Maximums der Litorinasenkung von Westeuropa bis nach Gotland gewandertes Gewächs ansieht, läßt deutlich erkennen, daß er sich mit der Verbreitung und den physiologisch-biologischen Eigenschaften der skandinavischen Phanerogamen wenig beschäftigt hat.

1) Nach ANDERSSON (a. a. O. S. 76) erfolgte diese Ausbreitung in der Zeit des postglazialen Temperaturmaximums, die nach seiner Ansicht mit der Zeit des Maximums der Litorinasenkung ungefähr zusammenfällt. (Auch Holmboe, Studien über norwegische Torfmoore, ENGLERs Botanische Jahrbücher 34. Bd. (1904) S. 204 u. f., ist (S. 244) der Meinung, daß „die Klimaverbesserung ungefähr zu jener Zeit kulminierte, da die postglaziale Landessenkung an der Südwestküste [Norwegens] und in Westeraalen stattfand.“) Dies ist aber nicht der Fall; das postglaziale Temperaturmaximum, d. h. das postglaziale Maximum der Sommer- und der Wintertemperatur, fällt vielmehr in die Zeit vor den trockensten Abschnitt der ersten heißen Periode. Weder das Vorhandensein dieses vor den trockensten Abschnitt fallenden warmen Zeitabschnittes — des ersten warmen Abschnittes der ersten heißen Periode — noch das des trockensten Abschnittes selbst läßt sich nach ANDERSSONs Methode erkennen. Nach dem trockensten Abschnitte der ersten heißen Periode fand, wie schon oben gesagt wurde, eine neue Ausbreitung dieser Gewächse statt. Ich halte es für recht wahrscheinlich, daß diese ihr Maximum nicht schon im zweiten warmen Abschnitte der ersten heißen Periode, also vor dem Maximum der Litorinasenkung, sondern erst nach diesem, in der Zeit zwischen ihm und dem Beginne des trockensten Abschnittes der zweiten heißen Periode, erreicht hat. Daß ANDERSSONs Berechnung der Temperaturverhältnisse Skandinaviens während der Zeit der Maximalverbreitung der Laubhölzer in Skandinavien nach dem trockensten Abschnitte von unbewiesenen und m. E. unrichtigen Voraussetzungen ausgeht, darauf habe ich schon früher (diese Berichte 22. Bd (1904) S. 142) hingewiesen. Daß die Zeit, in der diese Holzgewächse ihre Maximalverbreitung in Skandinavien hatten, „nach zustimmenden Erwägungen archäologischer, geologischer, botanischer und astronomischer Art“ vor 8—10 000 Jahren ihren Höhepunkt erreicht habe (ANDERSSON, a. a. O. S. 76—77), dafür läßt sich m. E. kein Beweis beibringen.

2) ANDERSSON scheint (a. a. O. S. 79) zu dieser Gruppe auch *Hippophaë rhamnoides* und *Myricaria germanica* zu rechnen, die aber in Skandinavien eine ganz andere Geschichte haben als die Glieder dieser Gruppe; vgl. SCHULZ, Entwicklsg. d. gegenw. ph. Flora u. Pflanzendecke Skandinaviens S. 66 u. f.

Auch die Arten der „Origanum-Formation“ von ANDR. M. HANSEN bilden keine einheitliche Gruppe. Ein Teil von ihnen hat seine Maximalverbreitung in Skandinavien im trockensten Abschnitte der ersten heißen Periode

hinaus. Im ersten Teile des trockensten Abschnittes¹⁾ der zweiten

gehabt, hat später während der ersten kühlen Periode eine mehr oder weniger weitgehende Arealverkleinerung erfahren und sich dann während des trockensten Abschnittes der zweiten heißen Periode von neuem mehr oder weniger weit ausgebreitet. Die Maximalverbreitung eines anderen Teiles dieser Gewächse fällt in den ersten warmen Abschnitt der ersten heißen Periode. Diese Arten haben sich, nachdem sie zuerst während des trockensten Abschnittes und dann noch einmal während der ersten kühlen Periode einen Arealverlust erlitten hatten, nach dieser letzteren Periode während des ersten Teiles der zweiten heißen Periode zusammen mit den Gliedern der „Origanum-Formation“, deren Ansiedlung in Skandinavien bereits in den ersten Abschnitt der ersten heißen Periode fällt, von neuem ausgebreitet. (Ich möchte bei dieser Gelegenheit bemerken, daß nicht erst HANSEN — vgl. ANDERSSON, a. a. O. S. 80 — darauf hingewiesen hat, daß Gewächse mit einer klimatischen Anpassung, wie sie *Origanum vulgare* hat, in Norwegen von Schweden her über die Gebirge eingewandert sein können und eingewandert sind. Während des Höhepunktes des trockensten Abschnittes der ersten heißen Periode sind wahrscheinlich zahlreiche Phanerogamenarten auf diese Weise nach Norwegen gelangt; vgl. SCHULZ, Entwicklungsg. d. g. ph. Flora u. Pflanzendecke Skandinaviens S. 41.)

Während des trockensten Abschnittes der ersten heißen Periode lag ohne Zweifel die obere Kieferngrenze in den skandinavischen Gebirgen höher als gegenwärtig. Auf diese Zeit — und nicht auf die Tapeszeit, d. h. die erste kühle Periode — beziehen sich wohl die meisten Angaben von REKSTAD — vgl. HOLMBOE, a. a. O. S. 230 — über die frühere höhere Lage der oberen Kieferngrenze im südlichen Norwegen. Damals verschwanden, wie schon gesagt wurde, manche der Einwanderer der Periode des Bühlvorstoßes ganz aus Skandinavien, während die übrigen ein mehr oder weniger großes Stück ihres skandinavischen Areals einbüßten, z. T. auf ganz isolierte Gebiete beschränkt wurden, wie z. B. *Campanula barbata*, die m. E. nicht wie WILLE — Über die Einwanderung des arktischen Florenelementes nach Norwegen, Bericht über die dritte Zusammenkunft der freien Vereinigung der systematischen Botaniker und Pflanzengeographen zu Wien (1905) S. 44 u. f. (46—47) — annimmt, in einem weiten Sprunge aus den Alpen in ihr kleines Wohngebiet in Zentralnorwegen eingewandert ist. Auch die heutigen sehr beschränkten Wohngebiete von Arten wie *Oxytropis deflexa*, *Aster sibiricus* usw. sind Reste ehemaliger großer Areale. Daß diese Arten heute „überall, wo sie gefunden worden sind, vortrefflich wachsen und gedeihen“, ist kein Grund, sie mit WILLE — a. a. O. S. 59 — als verhältnismäßig späte Einwanderer aus weiter Ferne zu betrachten, denn die Verhältnisse, die die bedeutende Verkleinerung ihrer Areale herbeigeführt haben, waren ja wesentlich ungünstiger als die, unter denen sie heute leben. Es lassen sich zahlreiche Arten nennen, die in der Periode des Bühlvorstoßes in Deutschland recht weit verbreitet gewesen sein müssen, darauf fast ihr ganzes deutsches Areal eingebüßt haben und in Deutschland gegenwärtig nur noch an einer einzigen Stelle oder an wenigen Stellen vorkommen, und die doch an dieser oder an diesen individuenreich und in üppiger Entwicklung auftreten.

1) Die zweite heiße Periode läßt sich in derselben Weise gliedern wie die erste heiße Periode.

heißen Periode¹⁾ erreichte ihre Ausbreitung — im Osten früher als im Westen — ein Ende; während des Höhepunktes dieses Zeitabschnittes wurden sogar ihre Areale, vorzüglich im nördlichen Teile Schwedens, der damals wohl ein für sie wenig günstiges Winterklima hatte, wieder mehr oder weniger verkleinert. In dieser Zeit erfolgte die Zerstückelung, die der nördliche Teil des Areals mancher dieser Arten heute aufweist. Die Stücke haben sich später etwas vergrößert, haben dann aber wohl wieder eine spontane, wahrscheinlich aber nicht bedeutende, Verkleinerung und darauf vielleicht auch noch andere, noch unbedeutendere spontane Änderungen ihres Umfanges erfahren.

1) In dieser Zeit begann die energische Ausbreitung der Fichte in Skandinavien, in das sie schon am Ende des trockensten Abschnittes der ersten heißen Periode — nicht, wie ANDERSSON (a. a. O. S. 86) anzunehmen scheint, erst nach dem Höhepunkte der ersten kühlen Periode, aus welcher Zeit die ältesten der bisher bekannten Fichtenreste einschließenden Ablagerungen Skandinaviens (und zwar des mittleren Norrlands) stammen sollen — von Osten her eingewandert war. Während des Höhepunktes des trockensten Abschnittes der zweiten heißen Periode lag ihre obere Grenze in den Gebirgen des mittleren Norrlands höher als gegenwärtig; vgl. ANDERSSON, a. a. O. S. 86. Die Behauptung ANDERSSONS (a. a. O. S. 84), daß die Zeit seit dem Beginne der Einwanderung der Fichte in Skandinavien sich weniger durch Bereicherung der Flora mit neuen spontan eingewanderten Arten als durch eine innere Verschiebung der Pflanzengesellschaften und ihrer Arten auszeichne, ist unbegründet, denn mit Hilfe der Methode ANDERSSONS läßt sich über diese Frage gar nichts sagen.

Die Buche hat sich in Skandinavien später als die Fichte angesiedelt. Sie war — vgl. SCHULZ, Die Entwicklungsgeschichte der recenten Moore Norddeutschlands, Zeitsch. f. Naturwissenschaften, 80. Bd. (1907) — vor dem Höhepunkte des trockensten Abschnittes der ersten heißen Periode von Süden her nur bis Norddeutschland vorgedrungen, verlor während des trockensten Abschnittes einen großen Teil ihres deutschen Areales, breitete sich nach dieser Zeit, vorzüglich im Ausgange dieser Periode, von ihren Erhaltungsstellen von neuem aus und gelangte noch vor dem Höhepunkte der ersten kühlen Periode nach Dänemark — vgl. ANDERSSON, a. a. O. S. 90, sowie SCHULZ, a. a. O. — und vielleicht auch nach Südschweden. Der trockenste Abschnitt der zweiten heißen Periode unterbrach ohne Zweifel ihre Neuausbreitung. Das heutige schwedische — und dänische — Areal scheint sie sich erst nach diesem Zeitabschnitte, in dem sich der Ackerbau und Viehzucht treibende neolithische Mensch in Schweden angesiedelt hat, also während dessen Anwesenheit, erworben zu haben. Ich vermag jedoch ANDERSSON, der (a. a. O. S. 90) aus der Tatsache, „daß die Buchenwälder Südschwedens heutzutage in größerem Umfang nur in den Gegenden bestehen, wo keine Gräber aus der Steinzeit zu finden sind“, schließt, daß „dies seine Ursache nur darin haben kann, daß die Küstengegenden schon während der Verbreitung der Buche Kulturland waren, in welchen die Buche am Keimen verhindert wurde“, nicht beizustimmen. Es läßt sich aus jener Tatsache ja ebenso gut schließen, daß die neolithischen Bewohner Schwedens hauptsächlich die Gegenden dieses Landes besiedelt haben, in denen keine Buchen wachsen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [26a](#)

Autor(en)/Author(s): Schulz August [Albert Heinrich]

Artikel/Article: [Über die Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke Skandinaviens. 38-49](#)