

Natürliche Änderungen der Phyto-Biodiversität in der Erdgeschichte

- Conradin A. Burga, Zürich -

Abstract

During the Phanerozoic, the phyto-biodiversity changed several times as a result of evolution, climate change (ice age) and other marked environmental changes (e.g. volcanic eruptions). Recording palaeodiversity, the following aspects should be considered: (1) type and quality of the archives, (2) fossilization, taphonomy, (3) former environmental conditions, and (4) adequate samples of fossil material. The main steps of phyto-biodiversity evolution during the Phanerozoic are characterized by the rise and recession of the Pteridophyta and the Gymnospermae, and the very successful evolution of the Angiospermae. The loss of plant species and chorological changes during the ice age can more detailed been recorded in increasing younger sediments or other suitable archives. The glacial refugia, the possibilities of plant migrations and the opportunities of colonization of new sites are crucial parameters of local and regional phyto-biodiversity change. These aspects will be shown on some examples. Especially the loss of tree species in Central Europe, North America, and East Asia can be recognized during the last glacial period. Rare tree species with a small amount of individuals could not survive in situ. On the other hand, the selection processes during the late- and postglacial tree migrations lead to locally better adapted populations. During the end of the Würm glacial (at 13 000-12 000 and 11 000-10 000 years B.P.), dramatic changes of the environment boundary conditions, especially the climate conditions, produced areal fragmentations, but also allowed the establishment of new plant communities. The lateglacial reforestation and the postglacial tree line fluctuations in the Alps reflect changes of forest vegetation and biodiversity on a wide range.

Keywords: Phyto-biodiversity, fossilization, palaeo-records, Phanerozoic, ice age, speciation, tree species.

1. Probleme der Erfassung der Paläobiodiversität, Speziation

Im Verlauf der Erdgeschichte hat sich infolge Evolution, Klimaänderungen (Eiszeiten) und weiteren markanten Änderungen der Umwelt (z.B. Vulkanausbrüche, Meeresspiegelschwankungen, Aufbau und Unterbrechung von Landbrücken) die Phyto-Biodiversität bezogen auf unterschiedliche zeitliche und räumliche Skalen mehrmals nachhaltig verändert.

Die Erfassung und der Nachweis der Paläobiodiversität ist durch folgende Probleme bzw. Aspekte gekennzeichnet: a) Art und Qualität des Archivs der Proxydaten, b) Fossilisationsprozesse und Taphonomie, c) frühere Standort- bzw. Umweltbedingungen sowie d) Stichprobengröße, statistische Repräsentativität der Fossilfunde. Durch diese "Filter" muss die Rekonstruktion früherer Phyto-Biodiversitäten in der Zeitachse betrachtet werden.

Je nach Art und Maßstab der Erfassung bzw. Betrachtungsweise sind bei der Rekonstruktion früherer Biodiversitäten verschiedene Punkte zu beachten, wie die geographische Regio-

nalisation (geographische Breite; regionale, kontinentale oder globale Skala; Gamma-Diversität), die regionale und lokale Betrachtungsebene (Beta- bzw. Alpha-Diversität, d.h. regionales Areal bzw. lokales Mikro-Habitat), spezielle isolierte Situationen (z.B. Inseln und Gebirge), Ökotope (z.B. Waldgrenzen, Trockengrenzen) sowie die Skalengröße der Zeitachse. Ein weiterer Gesichtspunkt der Untersuchung stellt die intrinsische Diversität einer taxonomischen und/ oder ökologischen Gruppierung dar. Die Mechanismen der Speziation können hier nur kurz erwähnt werden (Ausführlicheres vgl. z.B. bei TEMPLETON 1981). Vom populationsgenetischen Gesichtspunkt aus gesehen, kommen bei Pflanzen vor allem sympatrische Artaufspaltung durch Polyploidie (vgl. Kap. 4) und Artbastardierung bei Verschwinden der Isolationsmechanismen in Frage. Hierbei spielen die Prozesse der Langzeit-Evolution und die Habitat-Änderungen, insbesondere der Aufbau und das Abklingen von Isolationsprozessen (insbesondere sexuelle Isolation), eine entscheidende Rolle. Die Langzeit-Evolution in kontinentaler Skala kann bei Vorliegen von mehreren Zyklen der Isolation von Populationen in Glazialrefugien oder in fragmentierten Arealen während des Quartärs entweder zur Arterhaltung, zu neuen Artbildungen im Sinne einer Artaufspaltung durch Unterbindung des Genflusses oder aber zum großräumigen Verschwinden bzw. Aussterben von Arten führen. Viele einerseits *externe* Faktoren können hierfür in Frage kommen, wie z.B. Habitatgröße, biologische Selektionsprozesse, oder aber *intrinsische* Populationsparameter, wie genetische Variation, Reaktion auf Selektionsstress, Ausbreitungsvermögen, Chromosomenbau usw. Der beispielsweise im Eiszeitalter intensive Landschaftswandel beeinflusste, speziell auch die regionale und lokale Multihabitat-Komponente (Beta- und Alpha-Diversität). Diese Landschaftsänderungen führten bekanntlich zum regionalen und z.T. kontinentalen Aussterben vieler Baumarten in der Schweiz und z.T. in ganz Europa, aber auch zu neuen Artbildungen, wobei zu bemerken ist, dass sich das Quartär geradezu als "Artenpumpe" auf die Phyto-Biodiversität auswirkte. Als Beispiel seien die zahlreichen Endemismen in den Bergamasker Alpen, welche sich dank der eiszeitlichen Nunatak-Situationen herausbildeten, erwähnt. Die über sehr lange (geologische) Zeiträume durch neue Mutationen und Rekombinationen des genetischen Materials durch *Artumwandlung* neu hervorgegangenen Arten stellen keine Vermehrung der gleichzeitig lebenden Arten dar, tragen also nicht zur Erhöhung der lebenden Artendiversität bei, im Gegensatz zu der oben erwähnten Speziation durch *Artaufspaltung* und Bastardierung.

Die lokale und regionale Erfassung der Paläo-Biodiversität umfasst gewöhnlich die fossil nachweisbaren Gefäßpflanzen, und zwar in Form einer Gesamtliste der festgestellten Taxa oder bezüglich ausgewählter taxonomischer Gruppen. Ein großer Aufwand wäre der zusätzliche Miteinbezug der Mikroorganismen, welche das Bild der Biodiversität drastisch ändern würden. Im Paläobereich muss man sich gewöhnlich damit begnügen, anhand der durch die verschiedenen "Filter" gewonnenen Informationen sinnvolle Aussagen zur Phyto-Biodiversität machen zu können. Über die Dichte der jeweiligen Vegetation, wie z.B. die ehemalige Bewaldungsdichte des Schweizer Mittellandes durch Eichenmischwald, Buche und Tanne (ZOLLER & HAAS 1995) kann meist nur spekuliert werden. Gewöhnlich können die dominanten Taxa recht gut mittels der Palynostratigraphie erfasst werden. Andere Erfassungskriterien, die für die Rezentvegetation angewandt werden können, wie z.B. Größenklassen, Wuchsformen, trophische Stufen und ökosystemare Gruppen sind im Paläobereich wenn überhaupt nur sehr bedingt fassbar (Problem der fossilen Erhaltung und der Fossilisationsprozesse).

2. Übersicht zur Entwicklung der Biodiversität in der Erdgeschichte

Die Entwicklung der Biodiversität seit dem Paläozoikum kann kurz folgendermaßen zusammengefasst werden (vgl. Abb. 1 und z.B. STEWART & ROTHWELL 1993):

a) Vom Paläozoikum bis zum frühen Mesozoikum herrschte eine relativ kleine Phytodiversität (Massenaussterben im Oberperm); b) seit den letzten ca. 100 Millionen Jahre erfolg-

te eine markante Zunahme der Artenzahl; c) an der Grenze Kreide/ Tertiär erfolgte das Hauptaussterben vieler Taxa, insbesondere bei den Tieren; d) an der Grenze Tertiär/ Quartär sowie im Jungpleistozän und Jungholozän erfolgten drei weitere Aussterbephasen geringeren Ausmaßes (Klimaänderungen, menschliche Einflüsse) schlussendlich ist e) an der Wende Pliozän/ Altpleistozän vielerorten die Zeit maximaler Biodiversität in der Erdgeschichte nachzuweisen.

Die erdgeschichtliche Entwicklung der Gefäßpflanzen und der damit verbundenen Phyto-Biodiversität erfolgte nach den folgenden Hauptschritten:

a) Spätes Ordovizium-Silur: erste Gefäßpflanzen, wie *Cooksonia*, *Rhynia* und *Baragwanathia*; b) Devon: über 40 Gattungen primitiver Pteridophyten; c) Karbon: markante Zunahme der Diversität auf über 200 Arten, zunehmend höher entwickelte Pteridophyten und Gymnospermen; d) Oberperm: leichter Rückgang der Phyto-Biodiversität (Massenentfaltung der Tierwelt), Rückgang der Pteridophyten, Zunahme der Gymnospermen (dominant bis mittlere

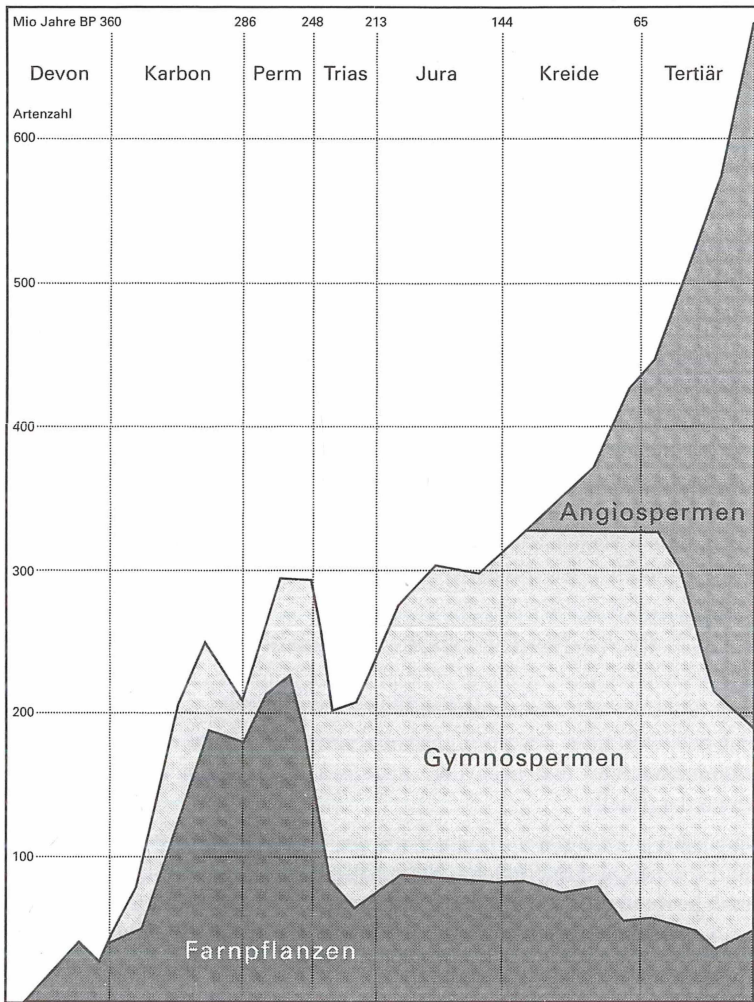


Abb. 1: Übersicht zur Entwicklung der Farnpflanzen, Gymnospermen und Angiospermen vom Devon bis zum Tertiär.

Kreide); e) Untere Kreide: langsame Zunahme der Diversität auf rund 350 Arten; f) Obere Kreide: signifikante Zunahme der Phyto-Biodiversität infolge der Entwicklung der Angiospermen; g) Grenze Kreide/ Tertiär: innerhalb von rund 500.000 Jahren starben von gewissen Tier- und Pflanzengattungen ca. 50% aus. Die Landpflanzen waren vom Aussterben weniger als die Tiere betroffen, jedoch auf der Nordhalbkugel (30° - 60°N) verschwanden damals 50 - 90% der Gymnospermen und der immergrünen Angiospermen (HICKEY 1981). Dafür traten in 55°N vermehrt Holzarten auf, und in den niederen Breiten entwickelten sich die tropischen Regenwälder; h) Tertiär: Ab ca. 50 Mio Jahre vor heute (Eozän) entwickelten sich in den Wäldern durch Speziation erste moderne Arten, wie z.B. Arten der Gattungen *Acer*, *Alnus*, *Betula* und *Salix* (insbesondere in Nordamerika, WOLFE 1977). Im Verlauf des Tertiärs bildeten sich neue ökologische Nischen heraus, welche die Artenbildung und die Pflanzenwanderungen bewirkten bzw. begünstigten. Hauptursachen waren Orogenesen (Entstehung von Gebirgsflore durch Speziation und Radiation, Höhenwanderungen), Meeresspiegelschwankungen, Glaziale/ Interglaziale, Trocken-/ Feuchtphasen, Vulkanismus. Zusätzliche Einflüsse erfolgten durch die Kontinentalverschiebungen, neu geschaffenen Barrieren, Landbrücken, welche einerseits zur Fragmentation oder Isolation, andererseits zur Fusion von Floren führten.

Evolution und Umweltwandel bedingten den zunehmenden Artenreichtum des Tertiärs und Känozoikums. Pflanzenpopulationen wurden durch Land- und Wasserbarrieren geteilt und /oder durch die drastischen Klimaänderungen zum Wandel gezwungen. Dies führte gegen Ende des Tertiärs zu geographisch deutlich regionalisierbaren modernen Floren. Während vom Paläozän bis zum Miozän in Europa tropische und subtropische Florenelemente dominierten, traten im Verlauf des Pliozäns zunehmend mehr temperierte Gebirgspflanzen auf.

Mit aller gebotenen Vorsicht kann versucht werden, Raten der Evolution mittels Pflanzenfossilien zu ermitteln (vgl. z.B. LEVIN & WILSON 1976). Basiert auf 201 Angiospermen- und 37 Gymnospermen-Gattungen ergeben sich folgende Speziations-Raten (Anzahl neuer Arten pro 1 Mio Jahre): Angiospermen: Krautartige: 1.15, Sträucher: 0.28, Bäume: 0.12; Gymnospermen: Nadelhölzer: 0.04, Cycadeen: 0.03. Da das erste Auftreten einer Gattung als Fossil oft mit Unsicherheiten verbunden ist, sind solche Raten stets mit großer Vorsicht zu genießen. Zudem erfolgte die Evolution meist nicht regelmäßig, und es ist stets auch mit adaptiver Radiation zu rechnen (rasche Differentiation unter besonders günstigen Umständen). Je nach Habitat bzw. ökologischer Nische sind verschiedene Raten der Evolution anzunehmen, insbesondere ist in Ökotonen mit rascheren Artenbildungen zu rechnen. Eine Übersicht zu den Mechanismen, die zu verschiedenen Biodiversitätsmustern führten, und über deren zeitliche Dimensionen hat kürzlich KRATOCHWIL (1999) veröffentlicht.

3. Phyto-Biodiversitäts-Dynamik im Eiszeitalter

3.1. Immerfeuchte Tropen

Ursprung und Evolution der tropischen Regenwälder wurde neuerdings durch MORLEY (2000) zusammenfassend und nach den einzelnen Kontinenten seit der Entwicklung der Angiospermen dargestellt.

Gute Datensätze zur quartären Biodiversität der Tropen liegen z.B. zu den Blütenpflanzen, den Vögeln, Fröschen und Edelfaltern (Nymphalidae) vor (vgl. WHITMORE & PRANCE 1987). Die mehrmalige Kontraktion des amazonischen Regenwaldes während Trockenperioden im Pleistozän führte schlussendlich zu Endemismen mit 26 Zentren für Blütenpflanzen, 11 Zentren für Vögel, 17 Zentren für Baumfrösche sowie zu 37 Zentren für Schmetterlinge. Als Hauptursache der Areal- und Biodiversitätsänderungen werden Arealfragmentierungen und Isolationen in der Folge von Klimaänderungen, insbesondere Schwankungen der Niederschlagsregimes, angegeben.

Die quartäre Dynamik der tropischen Regenwälder mittels *palynologischen* Untersuchungen wurde z.B. durch WALKER & CHEN (1987) allgemein dargestellt (vgl. z.B. die Studie von ABSY 1985). Prinzipiell bestehen einige methodische Schwierigkeiten in Gebieten der Tropen Palynologie zu betreiben, worauf hier nur kurz eingegangen werden kann. Da viele Tropenpflanzen durch Insekten, Fledermäuse, Vögel oder Kleinsäuger bestäubt werden, ist die Pollenproduktion demzufolge meist relativ gering und wird in der Regel nur kleinräumig gestreut. Dazu kommt noch die Schwierigkeit, im tropischen Regenwald rezentes Pollenmaterial wenigstens der dominanten Baumarten als Bestimmungsmaterial zu sammeln. Im Bereich der Tiefland-Regenwälder fehlen oft geeignete Untersuchungsstellen, da die Pollen-Archive durch Melioration (Trockenlegung) zugunsten von Kulturland und infolge Erosion zerstört wurden. Zudem liegen vielfach große Seen vor, die weniger geeignet sind, Einzel- bzw. Lokalereignisse zur Vegetationsdynamik zu archivieren. Die ausgeprägte Vegetations-Höhenstufung, insbesondere der markante Wechsel der Arten-Zusammensetzung am Übergang von der unteren zur oberen Montanstufe, erschwert ganz beträchtlich die Modellierung der Vegetationsdynamik im Paläobereich (diesbezügliche Übergangszonen z.B. Malaysia in 1500 m, Neu Guinea in 3000 m, Kolumbianische Anden in 3500 m ü.M.). So ergeben sich zudem folgende prinzipielle Fragen zur klimabezogenen Vegetationsdynamik der tropischen Regenwälder: 1. Waren *alle* tropischen Regenwälder *gleichermaßen* von Klimaänderungen betroffen? (wahrscheinlich nicht), 2. Wo liegt die Grenze des Überdauerns langlebiger Baumarten als "Puffer" bei geringeren Klimaänderungen? sowie 3. Ist der spätglaziale bis holozäne Vegetationswandel der Tropen eine Folge von Klimaänderungen allein und/oder ist dieser ebenso entwicklungsgeschichtlich bedingt (tertiäres "Erbe" im Artenbestand der tropischen Regenwälder)?

Gleichwohl konnten auf pollenanalytischem Wege im Bereich der immerfeuchten Tropen um 16 000 BP, um 11 000 BP, zwischen 10 000 und 5000 BP sowie gebietsweise bis um 7000 BP signifikante Änderungen der Biodiversität festgestellt werden. Die palynologische Untersuchungsdichte in den Tropen ist im Vergleich mit den gemäßigten Zonen noch wesentlich geringer, sodass vielfach nur lokal und bedingt Aussagen über die Dynamik der Phyto-Biodiversität möglich sind.

3.2. Pflanzenwanderungen und Arealänderungen in Mitteleuropa

Ganz anders sieht die palynologisch erfassbare quartäre Dynamik der Phyto-Biodiversität in den gemäßigten Breiten, wie z.B. in Mitteleuropa, aus.

Die Tabelle 1 stellt in Anlehnung an WALTER & STRAKA (1970) die Änderungen der Phyto-Biodiversität am Beispiel des Vorkommens stratigraphisch wichtiger Pollen- und Sporentypen vom ausgehenden Tertiär bis zum Jungquartär in NW- und Mitteleuropa dar. Im Wechselspiel der quartären Kalt- und Warmzeiten erfolgte in Mitteleuropa etappenweise ein weitgehendes Auslöschen der typischen tertiären Florenelemente, also eine klare Reduktion der Phyto-Biodiversität, und ein sukzessives Aufkommen der heute uns vertrauten waldbildenden Baumarten.

Im Gegensatz zu den tief gelegenen immerfeuchten Tropenwäldern spielten als Hauptursache der Biodiversitäts-Dynamik vor allem das Ausmaß der Vereisungen, also insbesondere Temperaturänderungen und Änderungen der Topographie, eine entscheidende Rolle. Diese verliefen teils kontinuierlich, teils recht abrupt. Ein gutes Beispiel für eine rasch einsetzende und ebenso plötzlich endende Kaltphase des Spätglazials ist die Zeit der **Jüngeren Dryas** (ca. 11 000 bis 10 000 BP), die im Alpenraum durch abrupte Jahresmitteltemperaturänderungen von 4 – 5°C innerhalb weniger Jahrzehnte und durch Waldgrenzenkungen um 300 – 400 m gekennzeichnet ist (BURGA & PERRET 1998). Die drastischen Vegetationsänderungen in den

Alpen sind außerdem durch das erneute Aufkommen der typischen spätglazialen Pionier-, Rohboden-, Tundra- und Steppenvegetation gekennzeichnet (vgl. Abb. 2).

Der Vegetationswandel im Würm-Spätglazial widerspiegelt einerseits die sukzessionale Besiedlung von ehemals vergletscherten Arealen, andererseits klare Änderungen der Phyto-

Tab. 1: Änderungen der Phyto-Biodiversität anhand stratigraphisch wichtiger Pollen- und Sporentypen vom ausgehenden Tertiär bis zum Jungquartär in NW- und Mitteleuropa (verändert nach WALTER & STRAKA 1970).

Sporen- und Pollentypen	zum Pliozän Reuverstufe		Altquartär			Mittelquartär			Jungquartär			
	Brügger-Kaltzeit	Tegelen-Warmzeit	Eburon-Kaltzeit	Waal-Warmzeit	Menap-Kaltzeit	Cromer-Warmzeit	Eisler-Kaltzeit	Holstein-Warmzeit	Saale-Kaltzeit	Eem-Warmzeit	Weichsel-Kaltzeit	Nach-eiszeit
<i>Liquidambar / Amberbaum</i>												
<i>Elaeagnus</i>												
<i>Taxodium</i> -Typ												
<i>Castanea</i> -Typ												
<i>Parthenocissus</i>												
<i>Coriaria</i>												
<i>Magnolia</i>												
<i>Actinidia</i>												
<i>Azolla tegelensis</i>												
<i>Sequoia</i> -Typ												
<i>Sciadopitys / Schirmtanne</i>												
<i>Cupressineae</i>												
<i>Nyssa / Tupelobaum</i>												
<i>Ostrya</i> -Typ												
<i>Juglans</i>												
<i>Eucommia</i>												
<i>Tsuga / Hemlocktanne</i>												
<i>Pinus Haploxylo</i> -Typ												
<i>Pterocarya / Flügelnuss</i>												
<i>Carya / Hickory</i>												
<i>Phellodendron</i>												
<i>Azolla interglacialica</i>												
(vermutl. <i>A. filiculoides</i>)												
<i>Osmunda claytoniana</i>												
<i>Picea omorika</i>												
<i>Buxus</i>												
11 postglaziale Waldbildner*												
<i>Fagus</i>												
<i>Ilex</i>												
<i>Taxus</i>												
<i>Viscum</i>												
<i>Hedera</i>												

* *Abies*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Corylus*, *Picea*, *Pinus Diploxylo*-Typ (*syvestris*-Typ), *Quercus*, *Salix*, *Tilia*, *Ulmus*.
 — häufig, - - - - - seltener, vereinzelt

Biodiversität im Sinne der Wiedereinwanderung von in den Glazialrefugien überdauernden Florenelementen.

Anhand des Höhenzeit-Diagramms zur Entwicklung des zentralalpiner Waldgürtels Graubündens soll dies kurz für einige ausgewählte Zeitscheiben gezeigt werden (vgl. Abb. 2 sowie BURGA & PERRET 1998).

Während der **Ältesten Dryas** (ca. 15 000 – 13 000 BP) prägten über 2 000 Jahre Rohboden-Vegetation, Tundra und *Artemisia*-Chenopodiaceae-Steppen das Landschaftsbild. In den Zentralalpen wurden über 70 krautige Taxa, rund 20 Holzpflanzen (meist Zwergsträucher, wie Ericaceae und Zwergweiden) sowie ca. 25 Taxa von Moor- und Wasserpflanzen pollenanalytisch und durch Makrofossilien nachgewiesen.

Im Verlauf der spätglazialen Wiederbewaldung des **Bölling-** und **Alleröd-**Interstadials veränderte sich die Vegetation nochmals wesentlich, indem nun im Anschluss an eine Vorwald-Phase mit *Betula nana*, *Juniperus*, *Hippophaë* und *Salix* sich die Birken-, Birken-Kiefernwälder und Kiefernwälder sowie die Lärchen-Arvenwälder der Zentralalpen etablierten.

Nach dem oben bereits erwähnten markanten Klimarückschlag der Jüngeren Dryas erfolgte im **Präboreal** um 10 000 BP am Übergang zum Holozän nochmals ein sehr entscheidender Wandel in der lokalen und regionalen Phyto-Biodiversität. Die markantesten Ereignisse sind der rasche Waldgrenzanstieg in Lagen, die nahezu den heutigen potentiell-natürlichen Höhenlagen entsprechen, sowie die rasche Einwanderung der thermophilen Gehölze, wie *Ulmus*, *Quercus*, *Tilia*, *Acer*, *Fraxinus*, *Corylus*, *Alnus glutinosa*, *Ilex* usw.

Ausserdem erfolgten im Verlauf des Holozäns an drei Zeitpunkten entscheidende Diversitäts- und Areal-Veränderungen:

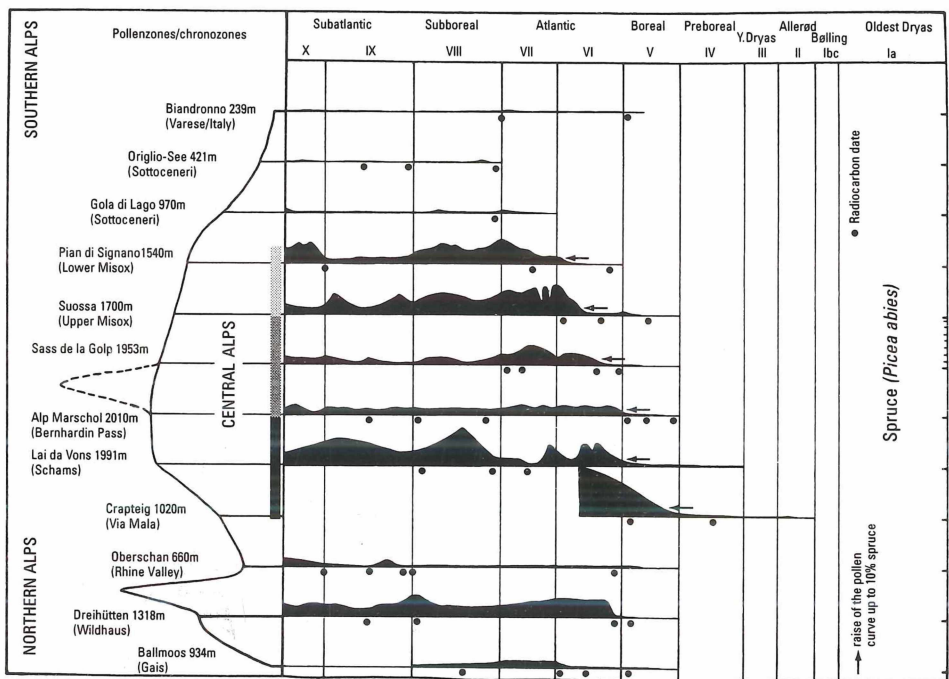
1. Um **8 000 BP** an der Wende Boreal/ Älteres Atlantikum als Folge der *Abies*- und *Picea*-Einwanderung
2. Um **6 000 BP** an der Wende Älteres/ Jüngeres Atlantikum als Folge der *Fagus*-Einwanderung unter Einengung des Eichenmischwald- und *Abies*-Arealen sowie
3. Um **4 500 BP** im Subboreal eine Zeit der Konsolidierung und vielerorts Optimalphase der Gebirgswälder als Folge der nun abgeschlossenen holozänen Einwanderungen aller waldbildenden Baumarten, wodurch sich die heutige potentiell-natürliche Vegetationshöhenstufe konstituierte. Zudem begann sich nun im **Neolithikum** vermehrt der Mensch bemerkbar zu machen, indem die typischen Kultur- und Siedlungszeiger-Arten rasch an Häufigkeit zunahmten und damit die Phyto-Biodiversität erneut eine deutliche Steigerung erfuhr (vgl. z.B. die Studie von BEHRE 1999).

Um sich ein Bild der Geschwindigkeit des Vegetations- und Diversitätswandels zu machen, wurde immer wieder versucht, mit pollenanalytischen und radiometrischen Methoden, **Wanderungs-** bzw. **Ausbreitungsdaten** verschiedener Baumarten zu bestimmen (vgl. z.B. HUNTLEY & BIRKS 1983, DELCOURT & DELCOURT 1987, LANG 1994, BURGA 1998, BURGA & PERRET 1998). Dabei ist aber generell zu bedenken, dass die gleichen Pflanzenarten zu verschiedenen Zeiten unter verschiedenen Klimaregimes verschiedene Wanderraten und -wege aufweisen können. Zudem ist an die inter- und intraspezifische Konkurrenz zu denken. Dadurch lässt sich teilweise die recht große Schwankungsbreite vieler Werte erklären (vgl. Tab. 2).

Hierzu sei als Beispiel die postglaziale Einwanderung der Fichte (*Picea abies*) vom nördlichen Graubünden ins Gebiet Hinterrheintal und über den Alpenhauptkamm nach San Bernardino und Südbünden (Misox) aufgeführt (vgl. Abb. 3 und 4). Die kleinen Pfeile am Beginn der in Abb. 3 dargestellten Schattenrisskurven der nachgewiesenen Pollenprozentage von *Picea abies* zeigen den von Norden nach Süden sukzessive verspäteten Kurvenanstieg auf 10%, was auf die Anwesenheit des Nadelbaumes schließen lässt. Unter Berücksichtigung der Radiokarbon-Datierungen der einzelnen Pollenprofile können für drei Abschnitte des Wanderweges die

Tabelle 2 Wandergeschwindigkeiten (W) wichtiger mittel- und nordeuropäischer Gehölze im Spätglazial und Holozän (in Klammern minimales Blühreifealter, vgl. Tab. 4.3.3-5), die daraus abzuleitenden Verbreitungssprünge (V) im Spätglazial und Holozän (in Klammern rezent beobachtete maximale Verbreitungssprünge, soweit bekannt), sowie Verbreitungsmodus der Diasporen (D). Die Verbreitungssprünge ergeben sich aus der Multiplikation der Wandergeschwindigkeit mit dem Blühreifealter. O: Lichtholz; ⊕: Halbschattholz; ●: Schattholz (nach ELLENBERG 1978). A: Anemochor; H: Hydrochor; Z: Zoochor. Hauptsächlich nach HUNTLEY & BIRKS (1983) und H. J. B. BIRKS (1989), mit Ergänzungen nach FIRBAS (1935, 1949). Aus G. Lang 1994

	Wandergeschwindigkeit (m/a)	Verbreitungssprünge (km)	Diasporen-Verbreitung
Protokratische Gehölze			
○ <i>Betula pendula/pubescens</i> (10)	250-2000	2.5-20 (3)	A
○ <i>Pinus Diploxylon (sylvestris 10)</i>	1500	15-60 (2)	A
Mesokratische Gehölze			
● <i>Acer</i> (20)	500-1000	10-20 (4)	A
● <i>Alnus glutinosa/incana</i> (15)	500-2000	7.5-30	A/H
○ <i>Corylus</i> (10)	500-1500	5-15 (10)	Z
● <i>Fraxinus excelsior</i> (25)	200-500	5-12.5	A
○ <i>Quercus sommergrün</i> (30)	5-500	2.2-15 (10-30)	Z
● <i>Tilia</i> (10)	50-500	0.5-5	A
● <i>Ulmus</i> (30)	100-1000	3-30	A
Telokratische Gehölze			
● <i>Abies</i> (30)	40-300	1.2-9 (8)	A
● <i>Picea</i> (30)	60-500	1.8-15	A
● <i>Carpinus betulus</i> (20)	50-1000	1-20	A
● <i>Fagus</i> (40)	175-350	7-14 (10)	Z



Migration times and rates:

- Via Mala - Hinterrhein: ~500 yrs (50m/yr)
- ▨ Hinterrhein - Suossa: ~1000 yrs (~7m/yr)
- ▤ Suossa - Pian di Signano: ~1000 yrs (25-30m/yr)

Abb. 3: Migrationsraten der Fichte im Boreal und Atlantikum vom Hinterreintal über den San Bernardino-Pass ins Misox.

Migrationsraten ermittelt werden: Für den Nordabschnitt Via Mala – Hinterrhein ergibt sich eine Wanderrate von 50 m/Jahr; die Überquerung des Alpenhauptkamms (Hinterrhein-Suossa-San Bernardino) erfolgte aus klimatischen und konkurrenzbedingten Gründen (frühere Bewaldung durch Arve, Lärche und Bergföhre) mit 7 m/Jahr deutlich langsamer. Südlich des San Bernardino-Passes (Suossa-Pian di Signano/Misox) konnte *Picea abies* infolge der Tannen- und Laubholzkonzurrenz nur mit einer Rate von 25-30 m/Jahr vordringen (wenig südlicher oberhalb Bellinzona keilt heute natürlicherweise der Fichten-Gürtel aus). Abb. 4 stellt die Isochronen zur postglazialen Einwanderung von Tanne und Fichte in der Schweiz als Überlappung dar. Während die Fichte um 6 500 BP ins untere Misox vordrang, herrschte dort bereits rund 2 500 Jahre die Tanne in der oberen Montanstufe (BURGA & PERRET 1998).

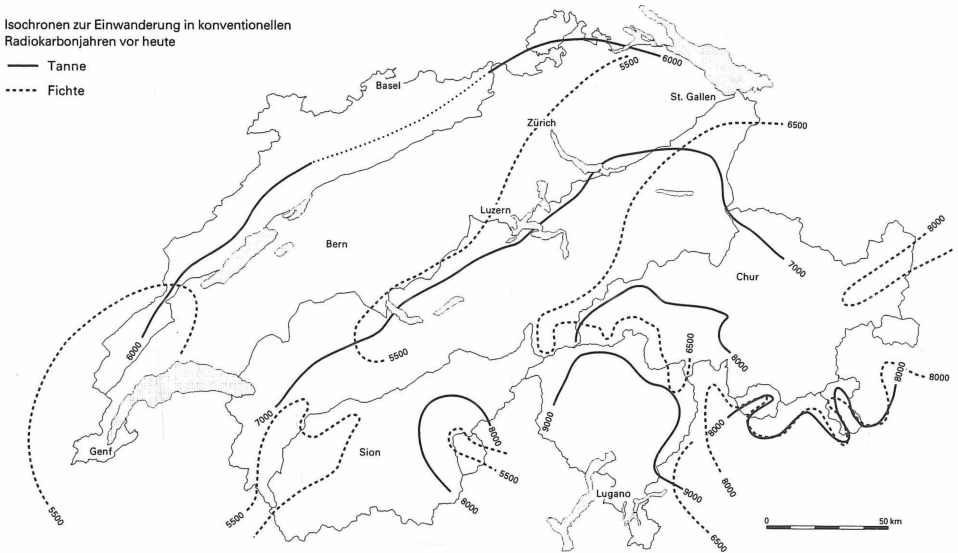


Abb. 4: Überlappung der Isochronen zur postglazialen Einwanderung von Tanne und Fichte in der Schweiz (aus BURGA & PERRET 1998).

4. Schlussbemerkungen

Zum Schluss seien noch zu einigen Punkten kurze Anmerkungen angebracht.

Es ist klar, dass die palynologisch bzw. paläobotanisch festgestellten Vegetationsänderungen nicht automatisch Diversitätsänderungen beinhalten müssen, denn vielfach kann es sich um Veränderungen der jeweiligen Arten-Dominanz handeln. Ein Hauptproblem besteht in der Frage der Repräsentativität der nachgewiesenen Sporomorphen und Makrofossilien, denn theoretisch kann z.B. eine Baumart in wenigen Exemplaren existieren, ohne dass diese im Pollenniederschlag erfasst werden kann. Allgemein sind zwei Fälle des Überdauerns ungünstiger Zeiten in Glazialrefugien bzw. Genreservaten zu unterscheiden, nämlich a) Überleben als größeres, aber geographisch disloziertes Areal und b) als kleine, mehr oder weniger isolierte Populationen in günstigem Habitat. Beide Fälle sind z.B. für das Überdauern unserer waldbildenden Baumarten in den verschiedenen Glazialrefugien anzunehmen.

Die spät- und postglazialen Pflanzenwanderungen in neue eisfrei gewordene Areale förderten die Polyploidie bzw. die Artenzahl der geographischen Vikarianten (z. B. westalpin *Senecio incanus*, diploid; ostalpin *S. carniolicus*, polyploid, FAVARGER & ROBERT 1995).

Erwähnt sei auch das bekannte Beispiel *Biscutella laevigata* mit tetraploiden Arten im Alpenraum und diploiden Sippen auf würmeiszeitlich unvergletscherten Arealen nördlich der Alpen (MANTON 1934, 1937). Weitete Beispiele von Arten unterschiedlicher Polyploidie sind z. B. *Empetrum nigrum*, *Rumex acetosella*, *Galium*, *Gagea* usw. Mit Hilfe der Cytogeographie konnten in den Alpen klar Paläoendemiten s. str. (z. B. *Berardia subacaulis*, *Saxifraga florulenta*, *S. arachniodea*, *Physoplexis comosa*, *Campanula zoysii*, *Paedarota bonarota* usw.) und relativ junge Endemiten (z. B. *Bupleurum ranunculoides*, *Cardamine schultzii*, *Primula spectabilis*, *P. glaucescens*, *P. wulfeniana* usw.) auseinander gehalten werden.

Diese dynamische Betrachtung der Vegetation bzw. der Phyto-Biodiversität wirft auch die Frage des Alters und der "Stabilität" einer Pflanzengesellschaft auf.

Da eine in geologischem Sinn längere Stabilität einer Flora nicht so leicht nachzuweisen bzw. zu erwarten ist, kann mit dem Prinzip des *Arten-Turnovers* über längere Zeitabschnitte nur bedingt operiert werden. Die Floren- und Vegetationsgeschichte der Schweiz liefert auch zu diesem Aspekt, der hier nicht weiter diskutiert werden kann, einige interessante Angaben (vgl. BURGA & PERRET 1998).

Schließlich sei mit der *genetischen* Vielfalt einer Art noch auf eine weitere Ebene der Phyto-Biodiversität hingewiesen. Die genetischen Inventuren in Tannenbeständen von sechs Standorten in der Schweiz von HUSSENDÖRFER & MÜLLER-STARCK (1994) ergab ein charakteristisches einwanderungsgeschichtlich bedingtes geographisches Verteilungsmuster seltener Allele an den Enzymgenorten AP-D und MNR-A (vgl. Abb. 5). Mit dieser forstgenetischen Untersuchung konnten zudem die pollenanalytisch ermittelten postglazialen Einwanderungs- und Ausbreitungswege der Tanne bestätigt werden (vgl. auch BURGA & PERRET 1998). Als weiteres Beispiel einer forstgenetischen Arbeit sei die Dissertation von MATYAS (1999) zur Verbreitung der Chloroplasten-DNA-Haplotypen der Eichen-Arten in der Schweiz genannt. Es konnten dabei die postglazialen Einwanderungswege von *Quercus* rekonstruiert werden, die bisher aufgrund von Pollenanalysen nicht bekannt waren.

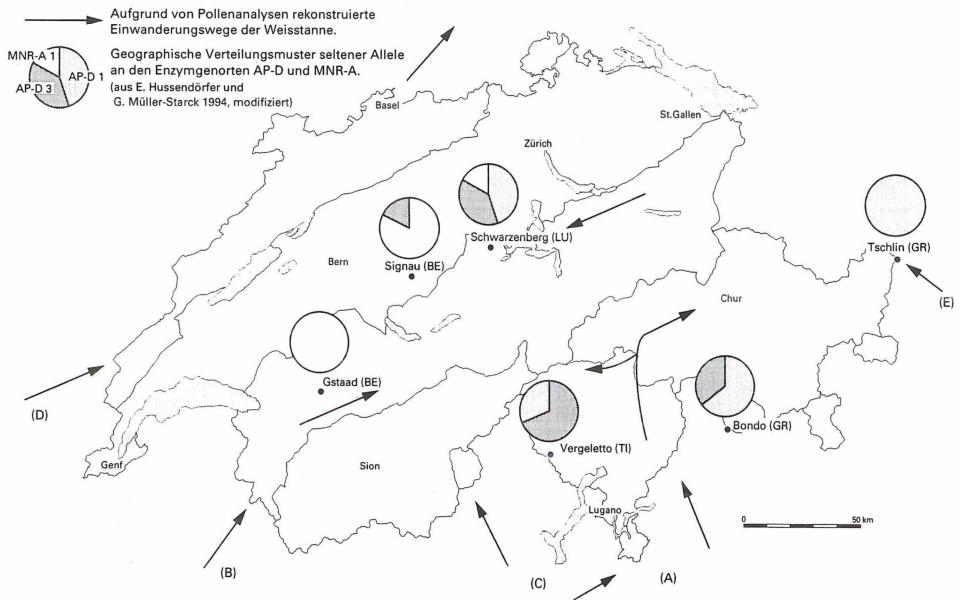


Abb. 5: Genetische Inventuren in Weißtannen-Beständen der Schweiz (nach HUSSENDÖRFER & MÜLLER-STARCK 1994).

Zusammenfassend sei folgendes festgehalten:

Die großen Züge der Entwicklung der Phyto-Biodiversität vom Paläozoikum bis zum Tertiär ist durch die Evolution der Pteridophyten, der Gymnospermen und durch die in der Oberkreide aufkommenden Angiospermen geprägt. Die Artenverluste und Arealänderungen während des Eiszeitalters können mit jünger werdendem Alter zunehmend differenzierter in den Paläorecords erfasst werden. Dabei spielen die Glazialrefugien und die artspezifischen Wanderungsmöglichkeiten und -geschwindigkeiten sowie die jeweiligen Etablierungspotentiale in der Landschaft lokal und regional eine zentrale Rolle.

Besonders auffällig und gut nachzuweisen sind die pleistozänen Holzarten-Verluste, die in Mitteleuropa mit ca. 35 Arten, in Nordamerika mit ca. 200 Arten sowie für Ostasien mit ca. 800 Arten anzusetzen sind.

Bei seltenen Baumarten gestattete die starke genetische Isolation bei geringer Individuenzahl keine Erhaltung in situ. Andererseits bewirkte eine Flaschenhalsselektion bei den spät- und nacheiszeitlichen Baumwanderungen eine größere Adaptionsfähigkeit. Das Quartär fungierte als "Artenpumpe", indem infolge verschiedener Isolationen von Populationen der Genfluss unterbunden wurde, wobei durch sympatrische Artaufspaltung und Bastardierung neue Arten entstanden. Die klimatisch einschneidenden und zum Teil rasch wechselnden Lebensbedingungen während des Würm-Hoch- und Spätglazials (z.B. zwischen 20 000 und 15 000, 13 000 und 12 000 bzw. 11 000 und 10 000 Jahre B.P.) führten zu Populations-Fragmentierungen, Fusionen, aber auch zu einer Modernisierung der Flora (Herausbildung zahlreicher endemischer Arten in den Alpen) sowie zur Bildung neuer Pflanzengesellschaften. Die spätglaziale Wiederbewaldung, die postglazialen Baumwanderungen und die Waldgrenzschwankungen in den Alpen (vgl. Abb. 2) sind deutliche Hinweise für die großräumigen klimabedingten Arealänderungen im Rahmen immerwährender dynamischer Prozesse.

5. Literatur

- ABSY, M.L. (1985): Palynology of Amazonia: The History of the Forests as Revealed by the Palynological Record. In: PRANCE, G.T. & LOVEJOY, TH.E. (eds.) (1985): Amazonia, 72-82. Pergamon Press, Oxford etc., 442 Seiten.
- BEHRE, K.-E. (1999): Vegetationsgeschichte und Paläoökologie – ihre Beiträge zum Verständnis der heutigen Vegetation. - Ber.d.Reinhold-Tüxen-Ges. **11**: 245-266.
- BURGA, C.A. (1998): Late- and post-glacial immigration patterns of some important plant species in Switzerland. - *Écologie* **29**(1-2) :233-237.
- BURGA, C.A. & PERRET, R. (1998): Vegetation und Klima der Schweiz seit dem jüngeren Eiszeitalter. Ott, Thun, 805 Seiten.
- DEL COURT, P.A. & DELCOURT, H.R. (1987): Late-Quaternary dynamics of temperate forests: Applications of paleoecology to issues of global environmental change. - *Quaternary Science Reviews* **6**: 129-146.
- FAVARGER, C. & ROBERT P.-A. (1995): Flore et Végétation des Alpes. Band 1 Etage alpin. Delachaux et Niestlé, Lausanne - Paris , 256 Seiten.
- HICKEY, L.J. (1981): Land plant evidence compatible with gradual, not catastrophic, change at the end of the Cretaceous. - *Nature* **292**: 529-531.
- HUNTLEY, B. & BIRKS, H.J.B. (1983): An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13 000 years ago. Cambridge University Press, Cambridge, 667 Seiten.
- HUSSENDÖRFER, E. & MÜLLER-STARCK G. (1994): Genetische Inventuren in Beständen der Weisstanne (*Abies alba* Mill.) – Aspekte der nacheiszeitlichen Wanderungsgeschichte. - *Schweiz. Z. Forstwesen* **145** (12):1021-1029.
- KRATOCHWIL, A. (ed.) (1999): Biodiversity in ecosystems: principles and case studies of different complexity levels. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht etc., 214 Seiten.

- LANG, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Fischer, Jena, 462 Seiten.
- LEVIN, D.A. & WILSON, A.C. (1976): Rates of evolution in seed plants: net increase in diversity of chromosome numbers and species numbers through time. - Proc. Nat. Acad. Sci. USA **73**: 2086-2090.
- MANTON, I. (1934): The problem of *Biscutella laevigata* L.- Z. induct. Abstamm.-Vererb.-l. **67** (1): 41-57.
- MANTON, I. (1937): The problem of *Biscutella laevigata* L.II. The evidence from Meiosis.- Ann. Bot. N.S. **1** (3): 439-462.
- MATYAS, G. (1999): Rekonstruktion der nacheiszeitlichen Einwanderung der Eichen in der Schweiz anhand ihrer Chloroplasten-DNA. - Dissertation ETH Nr.13386, 144 Seiten.
- MORLEY, R.J. (2000): Origin and Evolution of Tropical Rain Forests. Wiley & Sons, Chichester etc., 362 Seiten.
- STEWART, W.N. & ROTHWELL, G.W. (1993): Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge University Press, Cambridge, 521 Seiten.
- TALLIS, J.H. (1991): Planat Community History. Long-term changes in plant distribution and diversity. Chapman and Hall, London, 398 Seiten.
- TEMPLETON, A. (1981): Mechanisms of speciation – a population genetic approach. - A. Rev. Ecol. Syst. **12**: 23-48.
- WALKER, D. & CHEN, Y. (1987): Palynological light on tropical rainforest dynamics. - Quaternary Science Reviews **6**: 77-92.
- WALTER, H. & STRAKA, H. (1970): Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik. Ulmer, Stuttgart, 478 Seiten.
- WHITMORE, T.C. & PRANCE, G.T. (eds.) (1987): Biogeography and Quaternary History in Tropical America. Oxford Monographs on Biogeography 3. Clarendon Press, Oxford, 214 Seiten.
- WOLFE, J.A. (1977): Palaeogene floras from the Gulf of Alaska region. - US Geol. Survey Prof. Pap. **997**:1-108.
- ZOLLER, H. & HAAS, J.N. (1995): War Mitteleuropa ursprünglich eine halboffene Weidelandschaft oder von geschlossenen Wäldern bedeckt? - Schweiz. Z. Forstwes. **146** (5): 321-354.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Conradin A. Burga, Geographisches Institut der Universität Zürich, Winterthurerstrasse 190, CH-8057 Zürich

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Burga Conradin A.

Artikel/Article: [Natürliche Änderungen der Phyto-Biodiversität in der Erdgeschichte 173-185](#)