

Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 27, 123-131. Hannover 2015

Die Entwicklung der hochmontanen und subalpinen Wälder im Holozän

– Klaus Oeggl, Innsbruck –

Zusammenfassung

Die Genese der hochmontanen und subalpinen Wälder während des Holozäns wird maßgeblich durch die Lage der Refugialgebiete im Bezug zu den Alpen und durch die Klimaentwicklung bestimmt. Unter Berücksichtigung jüngster paläobiogeografischer und molekularbiologischer Studien wird eine systematische Übersicht über die historische Entwicklung, die Entstehungsalter der hochmontanen und subalpinen Wälder als auch über die Beschaffenheit der Waldgrenze in den Alpen vorgelegt. Die Zirbe profitiert in ihrer Ausbreitung von multiplen Refugien am Ostrand der Alpen und bildet mit der Lärche bereits im Präboreal Wälder in der subalpinen Stufe. Die frühe Einwanderung und Ausbreitung der Fichte ist sowohl auf die ausgedehnten glazialen Vorkommen südlich der Alpen als auch auf feucht kühle Klimaphasen im frühen Holozän zurückzuführen. Im Gegensatz dazu wird die Ausbreitung der Buche in Mitteleuropa aufgrund genetischer Daten von den Refugialbeständen in den südlichen Ostalpen und nördlichen Dinariden als auch Südfrankreich durch den 8,2 ka Event begünstigt. Ihre maximale Ausdehnung erreicht sie an der Wende Subboreal/Subatlantikum, wobei auch der Mensch als strukturierender Faktor zu berücksichtigen ist. Hochmontane bzw. subalpine Tannenwälder entstehen in den Westalpen bereits im frühen Atlantikum bedingt durch das nahe Refugium im nördlichen Apennin.

Abstract

The history of high montane and subalpine forests is based significantly by the situation of the tree species refugia in relation to the Alps and the climate development. Considering recent palaeo-biographic and molecular-biological studies a survey is presented on the historical development, origin age as well as the natural condition of the tree-line in the Alps. Arolla pine profits in its expansion from multiple refugia in the eastern rim of the Alps and established together with larch forests in the subalpine zone already during the Preboreal. The early expansion and spread of spruce is fostered both by its vast glacial distribution south of the Alps and cool wet spells in the early Holocene. In contrast the spread of beech in Central Europe occurs from refugia in the southern Eastern Alps and South-France fostered by the 8,2 ka event. Its maximum spread is gained at the transition from the Subboreal to the Subatlantic, whereby anthropogenic impact as a structuring factor has to be considered. High-montane or rather subalpine spruce forests establish in the Western Alps during the early Atlantic conditional on the near refugium in the Northern Apennine.

1. Einleitung

Die Entstehung der hochmontanen und subalpinen Wälder in den Alpen ist durch BERTSCH (1949), FIRBAS (1949, 1952) und KRAL (1974, 1979) bekannt. Einzelne jüngere regionale Synthesen (e.g. BURGA & PERRET 1998, LANG 1994) ergänzen diesen bisherigen

Kenntnisstand. Allerdings haben Fortschritte in der Radiokarbondatierung der letzten Dekaden sowie neuere palynologische Monografien einzelner Baumarten durch Einbeziehung biogeografischer und molekularbiologischer Studien das Wissen um die Lage der Refugialgebiete, den räumlichen und den zeitlichen Verlauf der Wanderwege der Schlussbaumarten als auch den Zusammenhang zwischen Klima und Ausbreitungsschüben einzelner Arten erweitert. Diese jüngeren Kenntnisse werden in diese Zusammenschau einbezogen, sodass hier eine systematische Übersicht über die Genese, die Entstehungsalter der hochmontanen und subalpinen Wälder als auch über die Beschaffenheit der Waldgrenze in den Ostalpen vorgelegt wird.

Die Strukturierung dieser Zusammenschau orientiert sich nach der Zeit und den Klimaxbaumarten der hochmontanen und subalpinen Stufe, die heute in einem Vegetationsprofil quer durch den mittleren Alpenraum anzutreffen sind. Als Untergrenze des Beobachtungsraumes wird die Höhenverbreitung der Buchen- und Kiefernwälder, als Obergrenze die Baumgrenze definiert. Den Klimabedingungen dieses Raumes sind Kiefern (*Pinus cembra*, *P. mugo*, *P. uncinata*), Fichte (*Picea abies*) und Lärche (*Larix decidua*) am besten angepasst (OZENDA 1988). In einzelnen Fällen treten auch die Tanne (*Abies alba*) und die Buche (*Fagus sylvatica*) in den Vordergrund. Diese waldbildenden Baumarten entwickeln überwiegend in Abhängigkeit von Temperatur und Niederschlag Misch- bzw. Reinbestände. So finden sich am Alpenrand bis 1600 m Seehöhe zunächst Buchenwälder, denen sich mit zunehmender Höhe als auch Entfernung vom Alpenrand Tanne und Fichte beimischen. Mit steigender Kontinentalität im Alpeninneren ersetzt die Fichte allmählich die ozeanischen bzw. subozeanischen Baumarten. Sie bildet hochmontan Tannen-Fichtenwälder und tiefsubalpin reine Fichtenbestände. Eine Ausnahme stellt der subalpine Alpenrosen-Tannenwald der Südwestalpen dar. Oberhalb der Fichtenwälder stocken dann Lärchen-Zirbenwälder, denen in der Höhe Leföhren bzw. Grünerlengebüsche folgen (MAYER 1974).

Die folgende Genese der hochmontanen und subalpinen Wälder in den Alpen wird anhand der Ausbreitungsgeschichte der dominierenden Baumarten beschrieben und beginnt demnach mit den Pionierarten (*Pinus mugo*, *P. cembra*, *P. sylvestris*, *P. uncinata*), gefolgt von der Fichte (*Picea abies*) und endet mit der Buche (*Fagus sylvatica*) und Tanne (*Abies alba*).

2. Der subalpine Latschenbuschwald und Lärchen-Zirbenwälder

Bereits am Beginn des Holozäns werden die Alpen von lichten Birken-Kiefernwäldern bis in eine Seehöhe von 1800m eingenommen (KRAL 1979, BORTENSCHLAGER 1992, BURGA & PERRET 1998). Multiple zirkumalpine Refugien (WILLIS & VAN ANDEL 2004, CHEDDADI et al. 2006) ermöglichen diese rasche synchrone Einwanderung der Kiefern, wobei die Trennung der einzelnen Arten in Mitteleuropa anhand des Pollens nur in Haploxyton-Typ (*Pinus* Subgenus *Strobus*: *Pinus cembra*) und Diploxyton-Typ (*Pinus* Subgenus *Pinus*: *P. mugo*, *P. sylvestris*, *P. uncinata*) möglich ist. Für die weitere Unterscheidung der Kiefern von der Subgenus *Pinus* benötigt es Nadeln bzw. Zapfen, die nur unter seltenen Bedingungen in auch ausreichender Erhaltung vorliegen, so dass über das frühholozäne Mischungsverhältnis der Bergkiefer (*Pinus mugo*) mit der Zirbe (*Pinus cembra*) in der Gebirgsstufe praktisch keine Information vorliegt. Gesichert sind die Glazialrefugien der Zirbe (*Pinus cembra*) an der Ostabdachung der Ostalpen (WILLIS & VAN ANDEL 2004). Von dort aus wandert sie im Spätglazial in die Alpen ein und wächst bereits in der Mitte des Präboreals zusammen mit der Lärche (*Larix decidua*) und Ericaceae in den Zentralalpen auf 2100 m (OEGGL & WAHLMÜLLER 1994 a) bzw. im Venedigergebiet auf 2300m (PATZELT 1972). Sie gedeiht damit im Frühholozän in Höhenlagen, wie sie nie zuvor im gesamten Alpenraum erreicht wurden (LANG 1993, POTT et al. 1995, BURGA & PERRET 1998). Während des Boreals steigt sie sogar bis auf 2450 m Seehöhe und bildet dort die Waldgrenze (STAFFLER et al. 2011).

Nadeln, Hölzer und Sämereien der Zirbe (*Pinus cembra*), Lärche (*Larix decidua*) und Alpenrosen (*Rhododendron*) aus Mooren am Alpenhauptkamm - dem Hirschbichl (2150 m) in den Villgratner Bergen (OEGGL & WAHLMÜLLER 1994a) und dem Zirbenwaldmoor (2100 m) im hinteren Ötztal (RYBNÍČEK & RYBNÍČKOVÁ 1977) - belegen das lokale Vorkommen des Lärchen-Zirbenwaldes (*Larici-Pinetum cembrae*) in der subalpinen Stufe seit dem Präboreal. Dies wird für die Ostalpen eindrucksvoll durch kontinuierliche Holzfunde dieser Arten aus Höhenlagen oberhalb von 2000 m für das restliche Holozän bestätigt (NICOLUSSI & PATZELT 2000, NICOLUSSI et al. 2009).

Über das strukturelle Aussehen der natürlichen Waldgrenze liegen unterschiedliche Auffassungen vor, wobei präzise zwischen Baumgrenze und Waldgrenze unterschieden werden muss. Ein weltweiter Vergleich der Waldgrenze in Gebirgen belegt, dass die klimatische obere Waldgrenze in einer mehr oder weniger breiten Übergangszone ausgebildet ist (HOLTMEIER 1985). Unter idealen Bedingungen kann der Wald als geschlossener Bestand bis zur klimatischen Grenze gedeihen und mit der Baumgrenze zusammenfallen. Dabei bezeichnet die Baumgrenze die Verbindungslinie zwischen den höchsten Vorkommen von Einzelbäumen, während die Waldgrenze jene fiktive Höhenlinie bedeutet, die das Gedeihen eines geschlossenen Waldes ermöglicht. Fällt die Waldgrenze mit der Baumgrenze zusammen, erfolgt die Grenze im Gelände scharf. Gibt es einen Übergang vom geschlossenen Wald zur Baumgrenze sprechen wir von einem Ökoton. HOLTMEIER (1985) vertritt die Auffassung, dass es im Frühholozän ausschließlich eine linienhafte Waldgrenze gegeben habe, und dementsprechend das Waldgrenzökoton als Folge der Neoglaziation zu betrachten sei. Aufschluss über die Physiognomie der Waldgrenze im Frühholozän liefern dazu die Pollenakkumulationsraten der Schlussbaumarten vom Hirschbichl (Villgratner Berge). Deren Pollenakkumulationsraten (PAR) spiegeln das Populationswachstum der beteiligten Baumarten wieder:

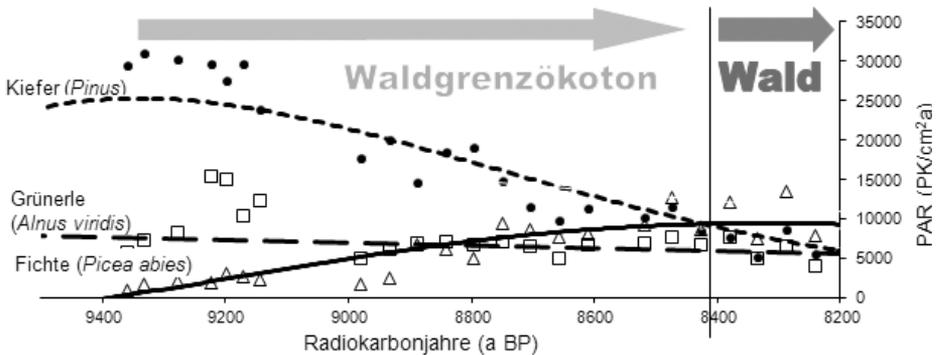


Abb. 1: Die Pollenakkumulationsraten der Kiefern (*Pinus*), Fichte (*Picea*) und Grünerle (*Alnus viridis*) auf dem Hirschbichl (Osttirol) in 2150 m im Präboreal und Boreal (vereinfacht nach OEGGL & WAHLMÜLLER 1994a).

Abb. 1 zeigt eine deutliche Abnahme der PAR von *Pinus*, denen eine exponentielle Zunahme jener von *Picea* gegenüber steht, während die PAR von *Alnus* mehr oder weniger gleich bleiben. Das gegenläufige Verhalten der PAR von *Pinus* und *Picea* lässt auf eine Konkurrenz dieser Hölzer schließen. *Picea* unterwandert im Präboreal und Boreal die *Pinus*-Bestände und verdrängt lichtliebende Kiefern (vermutlich hauptsächlich *P. mugo*) in höhere Lagen. Die instabilen Vegetationsverhältnisse und die hohe floristische Diversität im Frühholozän lassen auf einen offenen Lärchen-Zirbenwald schließen (OEGGL & WAHLMÜLLER 1994b), in den die Fichte ab der zweiten Hälfte des Präboreals einwandert. Die Grünerle (*Alnus viridis*), die

bevorzugt in den wasserzügigen Lawinaren steht, bleibt von dieser Entwicklung unberührt. Um 8400 BP erreichen die PAR von *Picea* ihr Plateau. Damit hat *Picea* alle möglichen Nischen im hydrologischen Einzugsgebiet des Moores besetzt, und es stockt um das Moor ein Fichtenwald. Die PAR, die Großrestanalysen als auch die hohe Diversität legen nahe, dass bereits im Frühholozän eine Waldgrenzökoton existent war, an dem die Bergkiefer (*Pinus mugo*), die Zirbe (*Pinus cembra*), die Lärche (*Larix decidua*) und Rhododendren beteiligt waren (OEGGL & WAHLMÜLLER 1994 a).

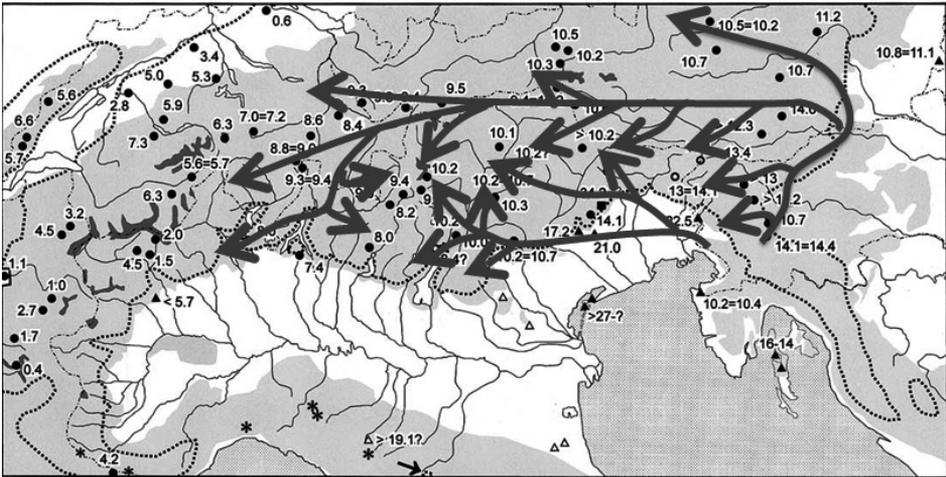


Abb. 2: Wanderwege der Fichte (*Picea abies*) verändert nach KRAL (1979) und RAVAZZI (2002). Zahlen benennen das kalibrierte ^{14}C -Alter der Fichtenausbreitung im jeweiligen Gebiet.

3. Der subalpine Fichtenwald

Auffällig in der oben erwähnten Vegetationsentwicklung des Hirschbichls in Osttirol ist die frühe Ausbreitung der Fichte (*Picea abies*) in der subalpinen Stufe der Ostalpen schon im Präboreal. Dies hängt mit der Existenz ausgedehnter glazialer Vorkommen der Fichte in Südeuropa zusammen. Neben den bekannten extensiven Refugien in der ungarischen Tiefebene, im Apennin bei Parma, der östlichen Po-Ebene, am Ostrand der Alpen und in den Dinarischen Alpen (RAVAZZI 2002) wurde jüngst im Friaul ein neuer Standort entdeckt. Bei Ren□e im So□a-Tal an der italienisch-slowenischen Grenze wurden in einer Schottergrube zahlreiche Makroreste von *Picea abies* nachgewiesen und auf 26000 bzw. 23000 cal BP datiert (MONEGATO et al., 2015). Von diesem Gebiet breitet sie sich mit der abrupten Erwärmung im Spätglazial in die Ostalpen aus und dringt bereits im Bölling bis in die nördlichen Italienischen Voralpen vor (Abb. 2). Auf dem Cansiglio Plateau (nördliches Veneto) liegen aus dem Moor Palughetto (1050 m) zahlreiche Großreste – darunter auch Zapfen – der Fichte (*Picea abies*), die auf 15320 – 13568 cal BP datiert sind, vor (RAVAZZI 2002) und dokumentieren das frühe lokale Vorkommen in den Venezianischen Alpen eindrücklich.

Die Ausbreitung der Fichte (*Picea abies*) in die Alpen fällt mit der abrupten Erwärmung am Ende des Pleniglazials zusammen (Abb. 3). Bis ca. 15000 vor heute wandert die Fichte bedingt durch die schwach entwickelten Böden mit begrenzter Wasserverfügbarkeit langsam und erzielt in den ersten 5000 Jahren einen Arealgewinn von nur 5%. Abb. 3 zeigt in diesem Abschnitt ein lineares Wachstum, was für eine Klima- bzw. Umweltbedingte Limitierung der Ausbreitung spricht. In den folgenden 5000 Jahren zeigt die Fichte ein exponentielles Aus-

breitungsverhalten, das nur durch die Verbreitungsmöglichkeiten der Fichte begrenzt wird. In diesem Abschnitt erobert die Fichte immerhin ein Drittel ihres rezenten Verbreitungsgebietes in den Alpen. Bereits um 14500 cal BP ist ein erster Sprung in der Ausbreitungskurve zu erkennen. Dem folgen weitere - allerdings von kleinerem Ausmaß - zwischen 11500 - 10000, dann 9500, 8500, 7500 und 6000 cal BP. Es handelt sich dabei um Phasen mit kühlem feuchten Klima (BOS et al. 2007, DEMENDOCAL et al. 2000, YU et al. 2010), das die Ausbreitung der Fichte (*Picea abies*) förderte (RAVAZZI 2002).

Die Wanderung der Fichte erfolgt in der montanen und tiefsubalpinen Stufe im Bereich zwischen dem tiefer liegenden Eichenmischwald und dem höher gelegenen Kiefernwald von Ost nach West (KRAL 1979, BORTENSCHLAGER 1984, RAVAZZI 2002). Bereits im Präboreal erreicht sie Seehöhen von 2150 m (OEGGL & WAHLMÜLLER 1994) und steigt im Atlantikum in den Ostalpen bis auf 2300 m (RAVAZZI 2002), wo sie die tiefsubalpinen bzw. hochmontanen Wälder aufbaut. In den letzten 5000 Jahren (Abb. 3) wandert sie langsamer als zuvor und erobert ca. 20% ihres Areals (Abb. 3). Simulationen mit rezenten Bodenverhältnissen und Niederschlagshäufigkeit haben gezeigt, dass die Fichte dabei in ihrer Höhenverbreitung in erster Linie durch zu geringes Wasserhaltevermögen der schwach entwickelten Böden und nicht durch die Temperatur limitiert wird (HENNE et al. 2011).

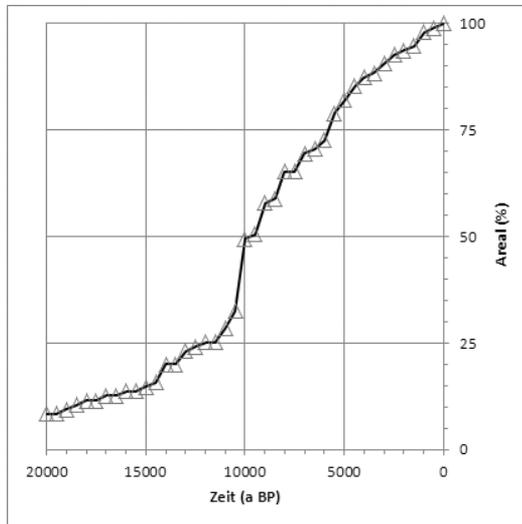


Abb. 3: Ausbreitung der Fichte (*Picea abies*) in den Alpen an 20000 vor heute; wiedergegeben ist der Arealgewinn in Prozent (%) in Abhängigkeit von der Zeit.

4. Hochmontane Buchenwälder

Buchenwälder an der Waldgrenze stellen eine Ausnahme dar und sind nur in schneereichen und wintermilden Lagen am nördlichen und südlichen Alpenrand anzutreffen. In den Nordwestalpen als auch im Allgäu, Bayern, Berchtesgaden und in den Südalpen ist die Buche (*Fagus sylvatica*) an Standorten mit langer Schneedecke und moderater Kälte gegenüber den Koniferen, deren Jungpflanzen durch Schneeschimmel (*Herpotrichia juniperi*) stark dezimiert werden, konkurrenzkräftiger. Dort bildet sie mit Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*) geringwüchsige Mischbestände, die in der Regel oberhalb 1700 m durch Fichtenwälder ersetzt werden (REISIGL & KELLER 1989, OZENDA 1988).

Für die Besiedelung der Alpen sind die alpennahen Refugialgebiete in den südlichen Ostalpen und nördlichen Dinariden sowie Südböhmen und Südmähren als auch Südfrank-

reich als Hauptpopulationen zu berücksichtigen (MAGRI 2008). Genetische Daten belegen, dass die mediterranen Populationen nicht zur Wiederbesiedelung Mitteleuropas beigetragen haben (MAGRI et al. 2006), sondern insbesondere die Refugialbestände in den südlichen Ostalpen und nördlichen Dinariden (Abb.4), von denen nicht nur eine Besiedelung der Ostalpen sondern auch eine Ausbreitung in die südliche Balkanhalbinsel ausging (BRUS 2010), als auch jene in den südfranzösischen Refugien, die im jüngeren Atlantikum neben einem südöstlichen auch ein nordwestliches Buchenareal ermöglichte (KRAL 1979). Die postglaziale Ausbreitung der Buche erfolgt aufgrund der Pollen- und Großrestfunde kontinuierlich und wird durch das kühl-feuchte Klima des 8.2 ka Event getriggert (MAGRI 2008). Im Subboreal erreicht die Buche das nördliche Alpenvorland sowohl von Westen als auch von Osten kommend, und es verschmelzen beide Areale. Begünstigt durch das feuchtkühle Klima entstehen Mischwälder mit Buche, Tanne und Fichte. An der Wende Subboreal/Subatlantikum erreicht die Buche ihre maximale Ausdehnung und dringt bis in die hochmontane Stufe vor (KRAL 1979). Inwiefern das Klima oder der Mensch zur Vorherrschaft der Buche beigetragen haben, wird nach wie vor kontroversiell diskutiert.

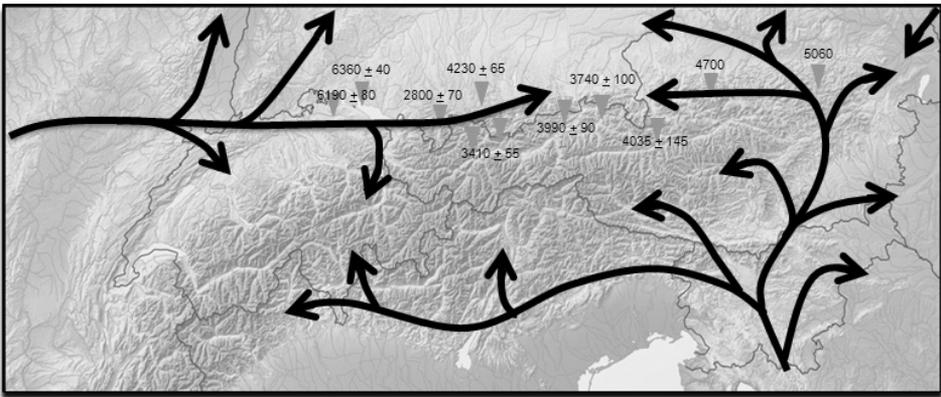


Abb. 4: Wanderwege der Buche (*Fagus sylvatica*) verändert nach KRAL (1979) und MAGRI et al.(2008) mit Radiokarbonatierungen (uncal BP) des ersten Buchenmaximums mit Auftreten von Spitzwegerich-Pollen (*Plantago lanceolata*-Typ) in den Ostalpen nach OEGGL (1992).

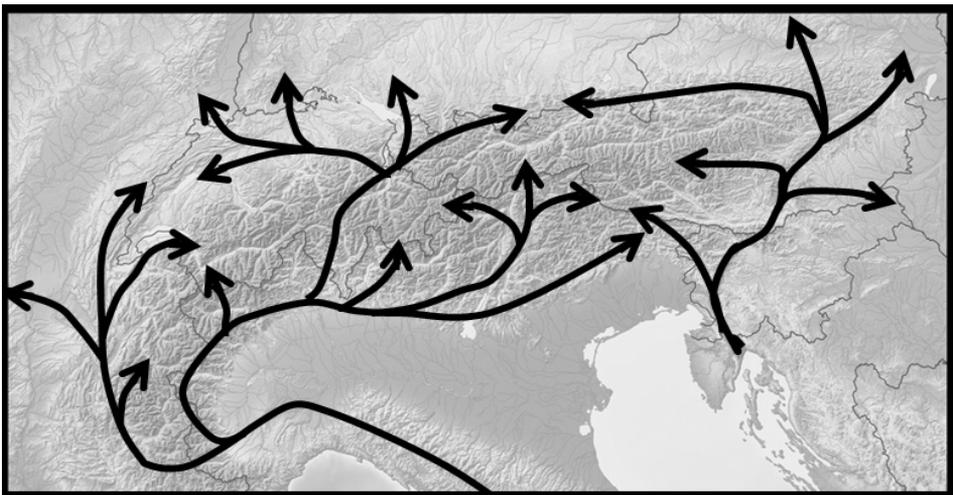


Abb. 5: Wanderwege der Tanne (*Abies alba*) verändert nach KRAL (1979) und LIEPELT et al. (2007).

5. Hochmontane und subalpine Tannenwälder

Ebenso wie bei der Buche ist das Vorkommen von Tannenwäldern an der Waldgrenze ein Sonderfall. Dies ist bedingt durch ihre ökologischen Ansprüche, die der Buche ähneln. Die Tanne bevorzugt Gebiete mit hoher Luftfeuchtigkeit und hat ein relativ hohes Wärmebedürfnis. Sie reagiert empfindlich gegenüber Sommerdürre und strenger Winterkälte und leidet unter Spätfrösten (SCHÜTT 1994). Ihr Verbreitungsschwerpunkt liegt daher in den subkontinentalen Zwischenalpen, wo sie mit der Fichte Mischwälder ausbildet. In jene Gebiete, wo die Fichte nicht oder erst spät vordringen konnte, kommen reine Tannenwälder bis in die subalpine Stufe vor. So besiedelt die Tanne gemeinsam mit *Rhododendron ferrugineum* in den Südwestalpen steile, oft an Blockschutt reiche Nordhänge auf Silikat (REISIGL & KELLER 1994). Dieser spezielle Tannenwald ist maßgeblich durch die Ausbreitungsgeschichte der Tanne und der Fichte determiniert.

Die alpen nächsten Glazialrefugien der Tanne liegen im nördlichen Apennin, in den nördlichen Dinariden als Ausläufer des südbalkanischen Refugiums und in Mähren (MULLER et al. 2007). LIEPELT et al. (2009) haben anhand geografischer Verbreitung der genetischen Linien und der Allelfrequenzen zusammen mit den fossilen Pollen- und Großrestfunden diese multiple Refugien bestätigt, aber auch nachgewiesen, dass für die mitteleuropäischen Tannenwälder allein das nord-apenninische Refugium von Relevanz ist. Von dort aus wandert die Tanne in nur wenigen Jahrhunderten in die Seealpen (10100 – 9800 cal BP) ein und anschließend nordwärts entlang des Französischen Jura in die Vogesen, bzw. in die insubrische Schweiz und weiter gegen Osten (MULLER et al. 2007). Dort treffen die nord-apenninischen Populationen auf jene aus den nördlichen Dinariden (LIEPELT et al. 2007) und breiten sich gegen Nordosten aus. Die ersten Tannenwälder in den Tieflagen entstehen in Mercantour um ca. 9600 cal. BP und dringen dort bereits in die subalpine Stufe vor. Ab 8500 cal BP erreicht die Tanne Savoyen und steigt in mehreren Lokalitäten der Südwestalpen über 2000 m Seehöhe (MULLER et al. 2007). Im zwischenalpinen Hauptverbreitungsgebiet entwickeln sich ab dem mittleren Atlantikum Fichten-Tannenwälder in der hochmontanen Stufe.

Schlussfolgerungen

Die Entstehung der heutigen hochmontanen und subalpinen Wälder in den Alpen wird maßgeblich durch die Ausbreitungsgeschichte der dominierenden Gehölzarten determiniert. Jüngste Untersuchungen zeigen, dass alle Hauptbaumarten multiple Glazialrefugien in unmittelbarer Nähe zum Alpenbogen aufweisen. Sie ermöglichen ein rasches Vordringen in die Alpen, wenn die entsprechenden klimatischen Bedingungen gegeben sind. Während die Entwicklung der hochmontanen und subalpinen Lärchenzirben- bzw. Fichtenwälder bereits früh im Präboreal bzw. Boreal erfolgt, bilden sich die Fichten-Tannenwälder bzw. Buchenwälder erst im Subboreal heraus.

Literatur

- BERTSCH, K. (1949): Geschichte des deutschen Waldes. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- BORTENSCHLAGER, S. (1984): Beiträge zur Vegetationsgeschichte Tirols I: Inneres Ötztal und Unteres Inntal. – Ber. nat.-med. Verein Innsbruck **71**: 19-56.
- BORTENSCHLAGER, S. (1992): Die Waldgrenze im Postglazial. In: Eder-Kovar J. (ed): Palaeovegetational Development in Europe and Regions Relevant to its Palaeofloristic Evolution. – Proceedings of the Pan-European Palaeobotanical Conference Vienna, 19 – 23 September 1991: 9-13.
- BOS, J.A.A., VAN GEEL, B., VAN DER PFLICHT, J. & S.J.P. BOHNKE (2007): Preboreal climate oscillations in Europe: wiggle-match dating and synthesis of Dutch high-resolution multi-proxy records. – Quaternary Science Reviews **26**: 1927-1950.

- BRUS, R. (2010): Growing evidence for the existence of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the south-eastern Alps and north-western Dinaric Alps. – *Periodicum Biologorum* **112**: 239-246.
- BURGA, C. & R. PERRET (1998): *Vegetation und Klima der Schweiz seit dem jüngeren Eiszeitalter*. Ott Verlag, Thun.
- CHEDDADI, R., VENDRAMIN, G.G., LITT, T., FRANCOIS, L., KAGEYAMA, M., LORENTZ, S., LAURENT, J.-M., BEAULIEU, J.-L. DE, SADORI, L., JOST A. & D. LUNT (2006): Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris*. – *Global Ecology and Biogeography* **15**: 217-282.
- DEMENDOCAL, P., ORTIZ, J., GUILDERSON, T. & M. SARNTHEIN (2000): Coherent High- and Low-Latitude Climate Variability During the Holocene Warm Period. – *Science* **288**: 2198-2202.
- FIRBAS, F. (1949): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. 1. Band: Allgemeine Waldgeschichte. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- FIRBAS, F. (1952): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. 2. Band: Waldgeschichte der einzelnen Landschaften. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- KRAL, F. (1974): Grundzüge einer postglazialen Waldgeschichte des Ostalpenraumes. in: MAYER, H. (ed): *Wälder des Ostalpenraumes*. Gustav Fischer Verlag, Jena: 236-273.
- KRAL, F. (1979): Spät- und postglaziale Waldgeschichte der Alpen aufgrund der bisherigen Pollenanalysen. – Veröffentlichungen des Institutes für Waldbau an der Universität für Bodenkultur in Wien. Österr. Agrarverlag, Wien.
- HENNE, P.D., ELKIN, C.M., REINEKING, B., BUGMANN, H. & W. TINNER (2011): Did soil development limit spruce (*Picea abies*) expansion in the Central Alps during the Holocene? Testing a palaeobotanical hypothesis with a dynamic landscape model. – *Journal of Biogeography* **38**: 933-949.
- HOLTMEIER, F.-K. (1985): Die klimatische Waldgrenze – Linie oder Übergangssaum (Ökoton)? Ein Diskussionsbeitrag unter besonderer Berücksichtigung der Waldgrenzen in den mittleren und hohen Breiten der Nordhalbkugel. – *Erdkunde* **39**: 271-285.
- LANG, G. (1993): Holozäne Veränderungen der Waldgrenze in den Schweizer Alpen – Methodische Ansätze und gegenwärtiger Kenntnisstand. – *Dissertationes Botanicae* **196**: 317-327.
- LANG, G. (1994): *Quartäre Vegetationsgeschichte Europas*. Gustav Fischer Verlag, Jena-Stuttgart-New York.
- LIEPELT, S., CHEDDADI, R., DE BEAULIEU, J.-L., FADY, B., GÖMÖRY, D., HUSSENDÖRFER, E., KONNERT, M., LITT, T., LONGAUER, R., TERHÜRNE-BERSON, R. & B. ZIEGENHAGEN (2009): Postglacial range expansion and its genetic imprints in *Abies alba* (Mill.) – A synthesis from palaeobotanic and genetic data. – Review of Palaeobotany and Palynology **153**: 139-149.
- MAGRI, D., VENDRAMIN, G.G., COMPS, B., DUPANLOUP, I., GEBUREK, T., GÖMÖRY, D., LALTAŁOWA, M., LITT, T., PAULE, L., ROURE, J.M., TANTAU, I., VAN DER KNAAP, W.O., PETIT, R.J. & J.-L. DE BEUALIEU (2006): A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. – *New Phytologist* **171**: 199-221.
- MAGRI, D. (2008): Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica*). – *Journal of Biogeography* **35**: 450- 463.
- MAYER, H. (1974): *Wälder des Ostalpenraumes*. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart.
- MONEGATO, G., RAVAZZI, C., CULIBERG, M., PINI, R., BAVEC, M., CALDERONI, G., JEŽ J. & R. PEREGO (2015): Sedimentary evolution and persistence of open forests between the south-eastern fringe of the Alps and the Northern Dinarides during the Last Glacial Maximum. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **436**:23-40.
- MULLER, S.D., NAKAGAWA, T., DE BEAULIEU, J.-L., COURT-PICON, M., CARCAILLET, C., MIRAMONT, C., ROIRON, P., BOUTTERIN, C., ALI, A.A. & H. BRUNETON (2007): Postglacial migration of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the south-western Alps. – *Journal of Biogeography* **34**: 867-899.
- NICOLUSSI, K. & G. PATZELT (2000): Discovery of early-Holocene wood and peat on the forefield of the Pasterze Glacier, Eastern Alps, Austria. – *The Holocene* **10**: 191-199.
- NICOLUSSI, K., KAUFMANN, M., MELVIN, T.M., VAN DER PFLICHT, J., SCHIEBLING, P. & A. THURNER (2009): A 9111 year long conifer tree-ring chronology for the European Alps: a base for environmental and climatic investigations. – *The Holocene* **19**: 909-920.
- OEGGL, K. (1992): Der Nachweis von Vegetationsveränderungen mit Pollenkonzentrations-diagrammen. In: Friesinger, H., Daim, F., Kanelutti, E., Cichocki, O. (eds.): *Bioarchäologie und Frühgeschichtsforschung. Archaeologia Austriaca – Monographien 2*: 201pp.

- OEGGL, K. & N. WAHLMÜLLER (1994a): Holozäne Vegetationsentwicklung an der Waldgrenze der Ostalpen: die Plancklacke 2150 m, Sankt Jakob im Defregental (Osttirol). – *Dissertationes Botanicae*, Festschrift Lang **234**: 389-411.
- OEGGL, K. & N. WAHLMÜLLER (1994b): The Environment of a High Alpine Mesolithic Camp Site in Austria. – *American Association of Stratigraphic Palynologists, Contribution Series* **29**:147-160.
- OZENDA, P. (1988): Die Vegetation der Alpen im europäischen Gebirgsraum. Fischer Verlag. Stuttgart-New York.
- PATZELT, G. (1972): Die spätglazialen Stadien und postglazialen Schwankungen von Ostalpengletschern. – *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **85**: 47- 57.
- POTT, R., HÜPPE, J., REMY, D., BAUEROCHSE, A. & O. KATENHUSEN (1995): Paläoökologische Untersuchungen zu holozänen Waldgrenzschwankungen im oberen Fimbatal (Val Fenga, Silvretta, Ostschweiz). – *Phytocoenologia* **25**: 363-398.
- RAVAZZI, C. (2002): Late Quaternary history of spruce in southern Europe. – *Review of Palaeoethnobotany and Palynology* **120**: 131-177.
- REISIGL, H. & R. KELLER (1989): Lebensraum Bergwald. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart-New York.
- RYBNÍČEK, K. & E. RYBNÍČKOVÁ (1977): Mooruntersuchungen im oberen Gurgltal, Öztaler Alpen. – *Folia Geobot. Phytotax. Praha* **12**: 245-292.
- SCHÜTT, P. (1994): Tannenarten Europas und Kleinasiens. Ecomed, Landsberg am Lech.
- STAFFLER, P., NICOLUSSI, K. & G. PATZELT (2011): Postglaziale Waldgrenzentwicklung in den Westtiroler Zentralalpen. – *Gredleriana* **11**: 93-144.
- WILLIS, K. J. & T.H. VAN ANDEL (2004): Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. – *Quaternary Science Reviews* **23**: 2369-2387,
- YU, S.-Y., COLMAN, S.M., LOWELL, T.V., MILNE, G.A., FISHER, T.G., BRECKENRIDGE, A., BOYD, M. & J.T. TELLER (2010): Freshwater Outburst from Lake Superior as a Trigger for the Cold Event 9300 Years Ago. – *Science* **328**: 1262-1266.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Klaus Oeggel, Institut für Botanik, Sternwartestraße 15, A-6020 Innsbruck

E-Mail: Klaus.Oeggel@uibk.ac.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2015

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Oeggel Klaus

Artikel/Article: [Die Entwicklung der hochmontanen und subalpinen Wälder im Holozän 123-131](#)