Zeitschrift: Bericht über das Geobotanische Forschungsinstitut Rübel in Zürich
Herausgeber: Geobotanisches Forschungsinstitut Zürich
Band: - (1950)

Artikel: Ökologische Beiträge zur quartären Florengeschichte Ostgrönlands
Autor: Schwarzenbach, F. H.
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-377532

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 07.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

wesentlich der mächtige Reiz, den die Südgehänge auf uns ausüben: was diesseits der Berge nur allmählich und langsam sich vor uns entfaltet, das durcheilen wir jenseits auf kleinstem horizontalem Raum."

ÖKOLOGISCHE BEITRÄGE ZUR QUARTÄREN FLORENGESCHICHTE OSTGRÖNLANDS

Von *F. H. Schwarzenbach*, Kaltbrunn

Ziel florengeschichtlicher Untersuchungen ist es, ausgehend vom heutigen Bild der Vegetation, die Entwicklung einer Flora zu rekonstruieren und mit paläoklimatischen Veränderungen zu koordinieren. Vegetation und klimageschichtliche Voraussetzungen wechseln von Gebiet zu Gebiet; aus den besonderen lokalen Prämissen heraus ergeben sich die speziellen Probleme für die florengeschichtliche Bearbeitung eines bestimmten Areals.

I. Grundlagen für die florengeschichtliche Bearbeitung Ostgrönlands

Das Arbeitsgebiet. Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Rahmen der Dänischen Ostgrönlandexpeditionen 1948/50 unter der Leitung von Dr. Lauge Koch ausgeführt.

Die Arbeitsgebiete liegen an der Ostküste Grönlands zwischen dem 72. und 74. Breitengrad im Gebiet des Kejser Franz Joseph-Fjordes. 1948 arbeitete ich an der Außenküste in den östlichen Teilen der Gauß-Halbinsel, 1949 und 1950 in Andrées-Land im Bereich der inneren Fjorde. Außerdem bot sich mir Gelegenheit, 1950 für kurze Zeit weiter südlich, im Gebiet des Alpefjordes arbeiten zu können.

Das Hauptarbeitsgebiet, Andrées-Land, ist ein aus präkambrischen Sedimenten aufgebautes Hochland, das in seinen östlichen Teilen im Mittel etwa 1400 m hoch liegt und im Westen bis gegen 2000 m ansteigt. Das ganze Gebiet ist von alten, tief eingefressenen Tälern durchzogen, welche das Land in einzelne Hochlandschollen aufteilen, die im Inneren von ausgedehnten Eiskappen bedeckt sind. Im allgemeinen fällt das Hochland in Steilwänden gegen die Fjorde ab, doch vermitteln einige kleinere Täler, wie das Moränendal im Norden, Benjamin- und Junctiondal im Süden, den Zugang zu den inneren Hoch-

flächen. Die Giesecke Bjaerge auf der Gauß-Halbinsel, das Arbeitsgebiet von 1948, bilden eine Kette von Gipfeln mit einer mittleren Höhe von rund 1000 m. Gegen Osten schließt eine ausgedehnte Tiefebene, das Badlanddal, an. Die Stauning-Alper, eine stark zerrissene Gebirgslandschaft im Gebiet des Alpefjordes, weisen Erhebungen bis zu 3000 m auf. Im Gegensatz zu den beiden anderen Arbeitsgebieten sind die Stauning-Alper aus kristallinen Gesteinen aufgebaut.

Klima. Meteorologische Beobachtungsserien, die für die klimatische Charakterisierung der Arbeitsgebiete in Betracht fallen, liegen von den beiden Wetterstationen Ella Ø im mittleren Fjordgebiet (72°52′ n.Br., 25°10′ w.L.) und Myggbukta an der Außenküste (73°28′ n.Br., 21°38′ w.L.) vor; Messungen aus den inneren Fjordgebieten fehlen. Die Beobachtungen von Ella Ø reichen bis 1931, diejenigen von Myggbukta bis 1922 zurück.

In Tabelle 1 sind zur Illustration der ostgrönländischen Temperaturverhältnisse Monats- und Jahresmittel der beiden Stationen für 1933 angeführt; außerdem sind in Tabelle 2 für die Periode 1922–32 die mittlere Jahrestemperatur und das Jahresmittel der Niederschläge nach den Messungen von Myggbukta angegeben. (Zitiert nach Th. Sørensen, 1941, *125*, 9, S. 29 und 37.)

Tabelle 1: Mittlere Monats- und Jahrestemperaturen von Ella Ø und Myggbukta für 1933

	Ella Ø	Myggbukta
Januar	–15,9°	–12,7°
Februar	–18,6°	–18,3°
März	–17,5°	–17,1°
April	–19,2°	–18,3°
Mai	–10,5°	– 6,4°
Juni	+ 3,9°	+ 1,9°
Juli	+10,2°	+ 5,9°
August	+ 9,0°	+ 3,4°
September	+ 3,5°	– 0,4°
Oktober	– 7,0°	–10,3°
November	–11,1°	–12,3°
Dezember	–12,9°	–12,4°
Jahresmittel	– 7,2°	– 8,1°

Tabelle 2: Mittlere Jahrestemperatur und Jahresmittel der Niederschläge 1922/34 für Myggbukta

Mittlere Jahrestemperatur	–10,5°
Jahresmittel der Niederschläge	78 mm

Zur Ergänzung sei noch auf einige klimatische Besonderheiten hingewiesen. Die Niederschläge fallen zum großen Teil im Winter. Die Außenküste weist ozeanisches Klima auf; die Niederschläge dürften nach den Messungen von anderen Stationen, die außerhalb des Arbeitsgebietes liegen, etwa 250 mm jährlich erreichen, wenn nicht, wie im Falle von Myggbukta, lokale Faktoren bedeutend geringere Werte bedingen. Die mittlere Julitemperatur liegt auf 73° n.Br. etwa bei +6°, die täglichen Temperaturschwankungen während des Polartages sind gering. Im Gegensatz zur Küste sind die inneren Fjorde kontinental. Das Julimittel überschreitet +10°, die Niederschläge dürften den Betrag von 100 mm pro Jahr nirgends erreichen. Innere Täler, die in west-östlicher Richtung verlaufen, weisen während des Sommers starken Föhn auf.

Die Temperaturdifferenzen geben sich durch ein Ansteigen der Firngrenze von der Außenküste gegen das Inlandeis zu erkennen; die Temperaturabnahme mit zunehmender geographischer Breite spiegelt sich im Absinken der Firngrenze von Süden nach Norden.

Quartärgeologie. Das Quartär Ostgrönlands ist durch ständige Vereisung des Inlandes und durch wechselnde Vergletscherung der Fjordgebiete charakterisiert. Über das Ausmaß und die Chronologie dieser eiszeitlichen Veränderungen sind noch wenig sichere Angaben vorhanden; vor allem ist es noch nicht möglich, die ostgrönländischen Veränderungen in der Eisbedeckung mit den europäischen oder amerikanischen Eiszeiten zu koordinieren.

Für Andrées-Land läßt sich ein Eisvorstoß nachweisen, der nach den Schätzungen Fraenkls (unveröffentlicht) mehrere Jahrtausende zurückliegt. (In den weiteren Ausführungen als „prähistorischer Vorstoß" bezeichnet.) Über das Ausmaß dieses Vorstoßes geben Endmoränen an verschiedenen Stellen Auskunft; so zeigen alte Endmoränen im Benjamindal und im Moränendal, daß damals die Talgletscher das Meer fast erreichten, während sie heute weit im Inneren auf etwa 600 m ü.M. liegen. Diesem prähistorischen Vorstoß folgte ein Rückzug, dessen letzter Tiefstand mit großer Wahrscheinlichkeit in historische Zeit fällt. Mit Hilfe einer botanischen Methode (s. Kapitel: „Abhängigkeit bestimmter Erscheinungen in der Vegetation von der Lage der Firngrenze") konnte für dieses Maximum eine Firngrenzenregression von 300 bis 400 m nachgewiesen werden.

Diese Rückzugsphase, als „junger Rückzug" bezeichnet, wurde von

einem erneuten Eisvorstoß, der zum heutigen Stand der Vergletscherung führte, abgelöst.

Es läßt sich vermuten, daß der prähistorische Vorstoß in Andrées-Land mit dem Zackenberg-Finsch-Ø-Vorstoß, der von Gelting für das Gebiet von Clavering-Ø nachgewiesen wurde, zeitlich zusammenfällt; doch ist diese Annahme noch nicht belegt.

Über Veränderungen in der Eisbedeckung, die älter als der prähistorische Vorstoß in Andrées-Land sind, fehlen Untersuchungen; Fjorde und alte Trogtäler, wie das Grejsdal in Nordandrées-Land, sprechen jedoch dafür, daß im Diluvium Vergletscherungen bedeutend größeren Ausmaßes als der prähistorische Vorstoß auftraten.

Für weitere Angaben über die Quartärgeologie Ostgrönlands sei auf Wegmann, 1941, verwiesen.

Quartäre Klimageschichte. Über die Klimageschichte Ostgrönlands während des Quartärs sind wir noch recht mangelhaft unterrichtet. Über klimatische Veränderungen in historischer Zeit finden sich Angaben bei L. Koch; sie basieren auf Untersuchungen über den Wechsel der Eisverhältnisse im nördlichen Eismeer, wie sie sich aus historischen Quellen rekonstruieren lassen. Pollenanalytische Untersuchungen haben bis heute keine Ergebnisse geliefert, auf die Schwierigkeiten, welche sich der Anwendung dieser Methodik entgegenstellen, wird weiter unten hingewiesen. Auf Grund der Untersuchungen des Selbstmordwachstums der grönländischen Heide, eines eigentümlichen Phänomens in der Vegetation dieser Gebiete, läßt sich vermuten, daß die Niederschlagsmenge während des Quartärs nie die Menge von 500 mm überschritt. (Einzelheiten s. Kapitel: „Abhängigkeit von der jährlichen Niederschlagsmenge".) Für den jungen Rückzug läßt sich eine Erhöhung der Sommertemperatur um 1,5° nachweisen. Auf die Methode, die zur Bestimmung dieses Wertes geführt hat, wird weiter unten eingetreten.

Flora und Vegetation der ostgrönländischen Fjordgebiete

Floristik. Die floristische Bearbeitung der nordostgrönländischen Fjordgebiete erfolgte in neuerer Zeit durch die drei dänischen Botaniker G. Seidenfaden, Th. Sørensen und P. Gelting, sowie den Norweger Vaage. Nach ihren Untersuchungen umfaßt die Flora der Fjordgebiete zwischen dem 71. und 79. Breitengrad 184 Gefäßpflanzen. Auffällig ist die starke Vertretung einiger weniger Gattungen, die zusam-

men rund einen Drittel aller Arten umfassen. Es sind dies die Gattungen *Carex*, *Poa*, *Ranunculus*, *Potentilla*, *Draba* und *Saxifraga*. Für Einzelheiten sei auf die Literatur verwiesen.

Pflanzensoziologie. Material für pflanzensoziologische Untersuchungen wurde in ausgedehntem Maße von Th. Sørensen gesammelt. Da seine Ergebnisse noch nicht publiziert sind, muß ich darauf verzichten, einen Überblick über die Pflanzensoziologie Ostgrönlands zu geben.

Verbreitungsanalyse. Mit der Verbreitungsanalyse hat sich neben Seidenfaden und Sørensen vor allem Gelting abgegeben. Die Untersuchungen befaßten sich in erster Linie mit der Verbreitung der einzelnen Arten in Grönland; zur Abklärung von Einwanderungsproblemen wurde die holarktische Verbreitung mit herangezogen. Die Feststellung, daß eine größere Zahl von Arten auf bestimmte, weit auseinanderliegende Zentren lokalisiert sind, führte Gelting zur Annahme, daß diese Räume während des letzten Eisvorstoßes Refugien für die betreffenden Arten darstellten; auf Grund ökologischer Überlegungen postulierte er, daß es sich bei diesen Refugien um unvergletscherte Tieflandgebiete gehandelt habe.

Allgemeine ökologische Charakterisierung. Die ostgrönländische Vegetation weist typische Merkmale einer Kampfvegetation auf: Artenarmut, häufiges Auftreten suboptimaler Modifikationen (Hungerformen, Kümmerformen), starker Einfluß des Mikroklimas. Außerdem wird die ostgrönländische Vegetation durch eine Reihe besonderer ökologischer Erscheinungen gekennzeichnet.

a) Zurücktreten einjähriger und einjährig überwinternder Arten. Unter den rund 180 Gefäßpflanzenarten findet sich als einzige sommerannuelle Art *Koenigia islandica* aus der Familie der *Polygonaceae;* winterannuell sind *Euphrasia latifolia* und *Gentiana tenella.*

b) Stickstoffmangelerscheinungen. Die meisten Pflanzen werden durch Mangel an Stickstoff in ihrer Entwicklung gehemmt. Standorte mit genügender Stickstoffversorgung (Düngung durch Fallwild, alte Eskimosiedlungen) verraten sich auf große Distanz durch eine auffällig üppige Entwicklung der Vegetation.

c) Vorherrschen amiktischer Vermehrungsarten. Insektenblumen machen in der ostgrönländischen Flora nur einen verhältnis-

mäßig kleinen Anteil aus; dagegen sind Pflanzen mit vegetativer Vermehrung, mit autogamer oder apomiktischer Reproduktion stark vertreten. So vermehren sich eine ganze Reihe von Arten durch Bulbillen: *Lycopodium alpinum*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga cernua*, *Saxifraga stellaris comosa*, *Cardamine pratensis*, *Cerastium Regelii*, *Festuca ovina vivipara*, sowie verschiedene Formen aus der Gattung *Poa*.

d) Fehlen von Kurztagpflanzen. Bis heute konnte in der grönländischen Flora eine einzige Kurztagpflanze, *Poa alpina vivipara*, nachgewiesen werden. Unter Kurztagbedingungen entwickelt diese Pflanze normale Blüten und Samen; im Langtag treten in der Infloreszenz an Stelle der Blüten Bulbillen als vegetative Fortpflanzungseinheiten auf. Diese Abhängigkeit der Bulbillenbildung von der photoperiodischen Beeinflussung ist durch eigene Kulturversuche, die sich über zwei bis vier Generationen erstreckten, für bestimmte grönländische und alpine Rassen von *Poa alpina* belegt.

II. Die Hauptprobleme der Florengeschichte Ostgrönlands

Aus den besonderen geographischen, klimageschichtlichen und floristischen Voraussetzungen Ostgrönlands heraus sind zwei florengeschichtliche Probleme in den Vordergrund des Interesses gerückt: Die Erstbesiedlung Grönlands durch Pflanzen und die Überdauerung ungünstiger Zeiten (Eisvorstöße) durch bereits eingewanderte Arten. Das erste Problem gliedert sich in die beiden Teilfragen nach dem Zeitpunkt der Einwanderung und den Einwanderungsrouten.

III. Verbreitungsanalytische und geologische Beiträge zur Lösung der Hauptprobleme

Wichtige Beiträge zur Lösung der beiden Hauptprobleme hat die Verbreitungsanalyse der heutigen Grönlandflora geliefert. Über die Herkunft der ältesten Florenelemente, die zirkumgrönländisch verbreitet sind, herrscht noch Unsicherheit. Hinweise auf die möglichen Einwanderungsrouten dieser ersten Pflanzen bieten rezente Einwanderer, welche sich durch geschlossene Areale in Grönland, die mit außergrönländischen Vorkommen in Beziehung stehen, zu erkennen geben. Arten, die von Island her einwandern, verraten sich durch ihre Ver-

breitung in Südost- und in Südwestgrönland, wobei in der Regel an der Ostküste die Verbreitung weiter nach Norden reicht. Eine zweite Einwanderungsroute wird durch die Inselbrücke von Nordamerika gebildet; Einwanderer, die Grönland auf diesem Wege erreichten, geben sich durch ihre Verbreitung im Nordwesten und Nordosten zu erkennen. Die Einwanderung asiatischer Pflanzen über Franz-Joseph-Land und Spitzbergen wird diskutiert.

Mit der Anwendung der Verbreitungsanalyse zur Lösung der Frage nach der Eiszeitüberdauerung durch bereits eingewanderte Arten und damit der Frage nach dem Alter der ostgrönländischen Flora hat sich vor allem P. Gelting befaßt. Seine Ausführungen gipfeln in der Hypothese, daß ein Großteil der heutigen Pflanzenarten in Tieflandrefugien die Eiszeit überdauert habe. Für Einzelheiten sei auf seine Publikationen verwiesen (Gelting, 1934, 1941).

In seiner 1941 erschienenen Arbeit prüft Wegmann die Annahme pleistozäner, eisfreier Gebiete in Ostgrönland vom geologischen Standpunkt aus. Er untersucht, unter welchen geomorphologischen und glaziologischen Voraussetzungen in Ostgrönland eisfreie Gebiete auftreten und diskutiert dabei eine Reihe von Möglichkeiten. So können z. B. in Seitentälern eisfreie Talböden auftreten, wenn bei einer Absenkung des Hauptgletschers unter das Mündungsniveau des Seitentales der Seitengletscher in seiner Versorgung auf sein eigenes Firngebiet beschränkt wird. In Trogtälern, die in ein altes Tafelland eingeschnitten sind, entstehen an den Seitenhängen eisfreie Stellen, wenn, durch eine Verbreiterung des Talquerschnittes bedingt, die Mächtigkeit des Talgletschers abnimmt. Eisfreie Partien finden sich auch zwischen der Seitenmoräne eines Gletschers und dem Talhang.

Eisfreie Stellen dieser Art lassen sich geologisch leicht erfassen; dagegen erfordert der Nachweis unvergletscherter Tieflandgebiete, wie sie Gelting postuliert, einen besonderen Aufwand. Bevor daher von geologischer Seite diese Frage angepackt werden soll, hat nach Wegmann der Botaniker abzuklären, inwieweit die geologisch möglichen, eisfreien Standorttypen aus ökologischen Gründen eine Eiszeitüberdauerung von Pflanzen erlauben. Erst wenn durch den Ökologen nachgewiesen ist, daß nur eisfreie Tieflandgebiete als Refugien in Frage kommen, lohnt sich unter den besonderen Arbeitsbedingungen Ostgrönlands der Aufwand, um mit geologischen Methoden Lage und Ausdehnung unvergletscherter Tieflandgebiete zu bestimmen.

IV. Ökologische Beiträge zur Lösung der Hauptprobleme

a) Ökologische Gesichtspunkte zum Einwanderungsproblem

Die Eroberung eines Gebietes durch eine Pflanzenart wird durch die Ausbreitungsmöglichkeit der betreffenden Spezies bestimmt, die ihrerseits wieder von manchen Faktoren abhängig ist. So bestimmen z. B. Generationendauer, Reproduktionsfähigkeit, Verbreitungsmöglichkeit und Keimfähigkeit von Samen und Bulbillen, Standortansprüche und Isolationsbarrieren die Ausbreitung einer Art.

Grönland bietet ungünstige Ausbreitungsbedingungen für die Pflanzen. Die starke morphologische Gliederung des Landes schafft viele Isolationsbarrieren; neben der geographischen Isolation durch Fjorde, Gletscher, Hochlandvereisungen, Bergkämme tritt Isolierung durch geologisch bedingten Wechsel im Bodenchemismus auf.

Außerdem verlangsamen eine ganze Reihe von Ursachen die Ausbreitung der Flora. Unter den harten klimatischen Bedingungen Ostgrönlands werden die meisten grönländischen Krautpflanzen erst nach einer Anzahl von Vegetationsperioden blühreif. Durch vergleichende Untersuchungen von Krautpflanzen verschiedenen Alters läßt sich nachweisen, daß in der Regel erst nach vier oder fünf Jahren zum erstenmal Reproduktionsfähigkeit eintritt. Durch das Fehlen von Niederschlägen während der Vegetationsperiode wird die Keimung von Samen und Bulbillen beeinträchtigt, was sich in der außerordentlich geringen Zahl von Keimpflanzen in trockenen und mittelfeuchten Sommern äußert. Die Summation aller dieser hemmenden Einflüsse findet ihren Ausdruck darin, daß unter den heutigen klimatischen und geographischen Voraussetzungen die Besiedlung neuer Standorte nur sehr langsam vor sich geht.

Zur Veranschaulichung seien zwei Beispiele angeführt. Daß schon kleine Geländehindernisse sehr wirksame Isolationsbarrieren abgeben, zeigte die Untersuchung der Vegetationsverhältnisse in einem von Norden einmündenden Seitentälchen des Spaltengletschers in Nordandrées-Land. Auf der Westseite wird dieses kleine Tälchen von einem breiten Seitenarm des Spaltengletschers, auf der Ostseite durch eine ausgedehnte Geröllhalde isoliert. Gegen Süden wird das Tälchen durch den mehrere Kilometer breiten Spaltengletscher abgeriegelt. Der Bach, der dieses rund einen Kilometer lange Tälchen entwässert und durch den Spaltengletscher gestaut wird, nimmt seinen Ursprung in einem

kleinen Kargletscherchen, an das ein schmales Firnband anschließt, das sich quer über den Sattel legt, welcher den Übergang in ein nach Norden entwässerndes Seitental des endlosen Gletschers vermittelt (Paßhöhe 1240 m ü. M.). Firnband und Kargletscherchen weisen zusammen nur eine Breite von 100 m auf; sie werden aus höher gelegenen Firnmulden von den beiden Talflanken her gespiesen. Das in Frage stehende Tälchen ist erst vor verhältnismäßig kurzer Zeit durch einen Rückzug des Kargletscherchens eisfrei geworden.

Die Einwanderung der Vegetation erfolgte von Norden her über die durch Firnband und Kargletscherchen gebildete Isolationsbarriere von 100 m Breite. Auf der Nordseite des Passes dringen nicht weniger als 23 Arten bis zur Firnzunge vor, von denen jedoch nur 9 die 100 m breite Barriere zu überwinden und im südlichen Tälchen Fuß zu fassen vermochten. Durch einen Zufall war es möglich, die minimale Zeitspanne anzugeben, die seit dem Rückzug des Kargletscherchens verflossen ist, und damit den Zeitraum zu bestimmen, welcher der Vegetation auf der Nordseite zur Überwindung der Isolationsbarriere zur Verfügung gestanden hat. Die Datierung konnte dadurch erfolgen, daß im Vorfeld des Kargletscherchens ein Klon einer morphologisch differenzierten Rasse von *Saxifraga cernua* von mehreren hundert Exemplaren aufgefunden wurde. Unter Berücksichtigung der Reproduktionskapazität und der mittleren Generationendauer dieser Art läßt sich die Entwicklungszeit dieses Klons auf mindestens 10 Jahre festlegen. Das Beispiel zeigt also, daß im Verlauf von 10 Jahren nicht einmal die Hälfte von 23 Arten eine Barriere von 100 m Breite zu überwinden vermochte.

Ein weiteres Beispiel für die langsame Ausbreitung der grönländischen Pflanzen bilden die Vegetationsverhältnisse von Kap Weber, einer isolierten Hochfläche von 1300 bis 1400 m Meereshöhe im Fjordknie zwischen Kejser Franz Joseph-Fjord und Geologfjord. Kap Weber stellt eine Scholle aus präkambrischen und paläozoischen Sedimenten dar; auf karbonatischen Gesteinen liegen quarzitische Ablagerungen, die nach allen Richtungen frei in die Luft ausstreichen. Die nächsten Stellen mit anstehendem Quarzit liegen mehrere Kilometer entfernt; auf zwei Seiten erfolgt die Isolierung durch die beiden Fjorde; gegen das Landesinnere werden die Quarzitschichten von Kap Weber durch einen Gürtel karbonatischer Gesteine isoliert, da die quarzitischen Sedimente im Grejsdal und bei Umimalik abgetragen worden ist.

Vergleicht man nun die Quarzitflora des Kaps mit derjenigen der

rund 10 km entfernten Standorte in Nordandrées-Land, so fällt die Artenarmut und das Fehlen typischer Quarzitarten auf Kap Weber auf. Von den rund 40 Arten, die sich in entsprechender Höhenlage in Nordandrées-Land nachweisen lassen, finden sich nur neun auf Kap Weber. Da Kap Weber in historischer Zeit vermutlich nie von Eis bedeckt war, zeigt dieses Beispiel mit aller Deutlichkeit die Wirkung von verhältnismäßig kleinen Isolationsbarrieren als Hindernisse für die Ausbreitung der Pflanzen in Grönland.

Aus diesen Untersuchungen über die Ausbreitungsverhältnisse ostgrönländischer Pflanzen ergibt sich für das Einwanderungsproblem folgendes: Unter den heutigen klimatischen und geomorphologischen Bedingungen breiten sich Pflanzen in Ostgrönland sehr langsam aus. Nimmt man für die früheren Abschnitte des Quartärs ähnliche Verhältnisse an, so haben wir alle Arten mit ausgedehnten, geschlossenen Arealen als alte Einwanderer zu betrachten. Für Arten mit zirkumgrönländischer Verbreitung läßt sich postglaziale Einwanderung mit ziemlicher Sicherheit ausschließen.

Die Ergebnisse dieser neuen, ökologischen Untersuchungen bestätigen die Auffassung früherer Autoren, die von anderen Gesichtspunkten aus das Einwanderungsproblem bearbeiteten.

b) Ökologische Gesichtspunkte zum Überdauerungsproblem

Änderungen in der Vergletscherung sind mit Wechseln im Klima verbunden; kennen wir Art und Ausmaß dieser Veränderungen, so können wir auf Grund ökologischer Untersuchungen theoretisch die Umstellungen konstruieren, welche die heutige Flora unter diesen Wechseln erfahren würde. Im besonderen ist es möglich, bei Kenntnis der klimatischen Veränderungen, welche mit einem Eisvorstoß gekoppelt sind, die Überdauerungschancen der heute vorkommenden Pflanzenarten abzuwägen. Im weiteren bieten ökologische Untersuchungen die Möglichkeit, festzustellen, welche Typen eisfreier Standorte im Falle eines Gletschervorstoßes als Refugialräume für Pflanzen in Betracht fallen.

Vorstöße und Rückzüge von Gletschern sind mit Änderungen der Niederschlagsverhältnisse und mit Lageveränderungen der Firngrenze verbunden, die durch Wechsel in der Temperatur bedingt werden. Ziel

der weiteren Ausführungen ist es, zu zeigen, wie sich solche klimatischen Änderungen in der Vegetation ausprägen.

Abhängigkeit von der jährlichen Niederschlagsmenge. Wie im Abschnitt „Klima" ausgeführt ist, kann angenommen werden, daß im Gebiet des Kejser Franz Joseph-Fjordes die jährliche Niederschlagsmenge nirgends den Betrag von 250 mm überschreitet. Da zudem die Niederschläge zum größten Teil außerhalb der Vegetationsperiode fallen, stellt sich die Frage, wie es möglich ist, daß unter diesen Halbwüstenbedingungen Sumpfpflanzen und mesophile Rasengesellschaften überhaupt gedeihen können.

Die Lösung dieser Frage liegt darin, daß die geringe Niederschlagsmenge ungleichmäßig verteilt wird, so daß es neben trockenen Standorten Stellen mit reicher Wasserversorgung gibt. Diese heterogene Verteilung kommt dadurch zustande, daß die winterlichen Niederschläge vorwiegend in Form eines leichten Pulverschnees fallen, der durch den Wind verfrachtet und an windgeschützten Stellen abgelagert wird. Die in Form dieser Schneeanhäufungen gebundene Feuchtigkeit wird während der Schmelzperiode allmählich freigesetzt und an den Boden abgegeben, wo sie den Pflanzen während der Vegetationszeit als Grundwasser zur Verfügung steht. Der Grundwasserhorizont kann durch die Grenzschicht zwischen Dauerfrost- und Auftauboden gebildet werden. Diese Grenzschicht folgt in wechselnder Tiefe der Bodenoberfläche; ihre Lage wird durch eine Reihe von Mikrofaktoren bestimmt. So spielen geologische Beschaffenheit und Feuchtigkeitsgehalt des Bodens, Schneebedeckung, Exposition, Neigung und Höhenlage eine Rolle. Da diese Faktoren sehr rasch wechseln können, ist auch die Lage dieses Grenzhorizontes raschen Schwankungen unterworfen. Als Beispiel seien zwei Temperaturprofile im Boden angeführt, die in einer kleinen Mulde im Abstand von 2 m aufgenommen wurden, wobei die eine Meßstelle Süd-, die andere Nordexposition aufwies. In Nordexposition wurde der Gefrierpunkt in einer Tiefe von 16 cm erreicht, während in Südexposition in einer Tiefe von 34 cm immer noch eine Temperatur von $+2^{\circ}$ gemessen wurde.

Die Abhängigkeit der Pflanzen vom Grundwasser spiegelt sich in verschiedenen, eigentümlichen Erscheinungen im Vegetationsbild.

Es zeigt sich, daß in Ostgrönland geschlossene Vegetationsdecken auf größere oder kleinere Fetzen beschränkt sind. Es sind dies Stellen mit winterlicher Schneebedeckung, wo der Grundwasserhorizont in

etwa 1 m Tiefe liegt. Solche Stellen finden sich vor allem in Mulden; diese Lokalisation der geschlossenen Vegetation auf Vertiefungen läßt das Mikrorelief der Landschaft außerordentlich prägnant hervortreten.

Wassermenge und Lage des Grundwasserhorizontes bestimmen weitgehend die Zusammensetzung der Pflanzengesellschaft eines bestimmten Standortes. Da diese beiden Faktoren in ihrer Abhängigkeit von Mikrofaktoren sehr rasch wechseln können, kommt es auf kleinem Raum zu brüsken Übergängen von einer charakteristischen Pflanzengruppierung zur anderen. So kann auf wenigen Metern ein Wechsel von einem *Eriophorum*sumpf über Heideelemente zu den locker stehenden Einzelpflanzen der Geröllhalden stattfinden. Diese unvermittelten Übergänge erschweren die pflanzensoziologische Erfassung der Vegetation nach den üblichen Methoden in starkem Maße.

Als Beispiel sei eine Florenliste angeführt, die im hinteren Benjamindal in 650 m ü.M. aufgenommen wurde. Es handelt sich um einen westexponierten Standort von etwa 4 m² Ausdehnung, auf Kalk.

Artenliste:	*Carex capillaris*	*Eriophorum polystachyum (E. angustifolium)*
	Carex misandra	*Polygonum viviparum*
	Carex supina	*Saxifraga aizoides*
	Kobresia bipartita	*Saxifraga oppositifolia*

Als Extreme in bezug auf die Feuchtigkeitsansprüche erscheinen *Eriophorum angustifolium* als ausgesprochene Sumpfpflanze und *Carex supina*, welche an südexponierten Trockenhalden ihre optimale Entfaltung erreicht.

Auf die Abhängigkeit der Pflanze vom Grundwasser ist ein anderer eigentümlicher Aspekt der ostgrönländischen Vegetation zurückzuführen, den ich als Selbstmordwachstum der Heide bezeichnen möchte. Schon früheren Botanikern ist es aufgefallen, daß die Klimaxgesellschaft der ostgrönländischen Vegetation, die Heide, serbelt. Die Zwergsträucher von *Betula nana*, *Cassiope tetragona*, *Dryas octopetala* und *Vaccinium uliginosum* scheinen in ihrer Entwicklung deutlich gehemmt; die Zentren der Spaliere sind häufig abgestorben; die Vermehrung der Pflanzen ist beeinträchtigt. Durch einen Zufall gelang es, die Ursache dieser Erscheinung aufzudecken. Beim Versuch, eine Serie von Strandterrassen, die sich aus geologischen Gründen in ihrem Alter stark unterschieden, auf Grund der Mächtigkeit aufgelagerter Humusschichten absolut zu datieren, zeigte sich überraschenderweise, daß die Dicke der Humusablagerungen für alle Terrassen die gleiche war. Im Bodenprofil

ließ sich die Entstehung dieser Ablagerungen deutlich verfolgen (vgl. Abbildung). Auf einer mineralischen Schicht sind fünf bis sechs Generationen von Zwergsträuchern aufgelagert, die sich in ihren Umrissen noch erkennen lassen. Die Pflanzen jeder Generation siedelten sich jeweils in den Lücken zwischen den Spalieren der vorhergehenden Generation an. Diese in ihrem Aufbau leicht rekonstruierbare Schicht wird überdeckt von einer nur mehrere Zentimeter mächtigen, humosen Ablagerung, die keinerlei Strukturierung mehr aufweist und die unmittelbar unter der rezenten Pflanzendecke liegt. (Tafel 4, Abb. 1)

Diese Schichtfolge wiederholt sich immer wieder. Obwohl an den verschiedensten Stellen Bodenprofile durch Heide aufgenommen wurden, konnte nie eine Ablagerung aufgefunden werden, die mehr als sieben Generationen von Heidepflanzen umfaßte. Da nun sieben Generationen nur einem Zeitraum von rund 300 Jahren entsprechen, die Besiedlung dieser Standorte aber ungleich viel früher schon möglich war, muß angenommen werden, daß die Weiterentwicklung der Heide durch irgendwelche Außenfaktoren abgestoppt wird. Die Begrenzung rührt zur Hauptsache daher, daß jede Zwergstrauchgeneration durch die Ablagerungen der vorhergehenden Pflanzenschicht weiter vom Grundwasserhorizont weggedrängt wird. Überschreitet diese Entfernung aber ein gewisses Maß, so vermag die Pflanze diesen nicht mehr zu erreichen und wird in ihrem Wachstum durch den Wassermangel begrenzt. Diese Hemmung äußert sich in einem Unterbruch der normalen Ablagerung und gibt sich im Profil durch die oberste, diffuse Schicht zu erkennen. Dieses Stadium in der Entwicklung der Heide kann als dynamischer Gleichgewichtszustand aufgefaßt werden, der ohne Änderung der ihn verursachenden Faktoren beliebig lange aufrechterhalten wird. Reaktivierung der Heide setzt dann ein, wenn die Ablagerung durch äußere Einflüsse wie Wind oder Wasser abgetragen oder der Grundwasserspiegel erhöht wird, so daß die Pflanzen der obersten Schicht den Grundwasserhorizont wieder zu erreichen vermögen.

Dieses Selbstmordwachstum verunmöglicht es, die pflanzlichen Ablagerungen Ostgrönlands für pollenanalytische Untersuchungen auszuwerten, da Datierungsmöglichkeiten ausgeschlossen sind.

Die Erscheinung des Selbstmordwachstums der Heide kann nur auftreten, wenn die Pflanzen in ihrer Wasserversorgung auf das Grundwasser angewiesen sind; wird ihr Wasserbedarf vollständig durch die

Niederschläge während der Vegetationsperiode gedeckt, so fallen die Voraussetzungen weg, und die Ablagerungen werden an Mächtigkeit weiter zunehmen. Da es bis heute nicht gelungen ist, in Ostgrönland solche mächtigeren Ablagerungen aufzufinden, so kann daraus geschlossen werden, daß zum mindesten in den jüngsten Abschnitten des Quartärs die Heidepflanzen auf Grundwasser angewiesen waren, daß also die Niederschläge während des Sommers nicht ausreichten, um den Feuchtigkeitsbedarf dieser Pflanzen zu decken. Da als sicher angenommen werden kann, daß 500 mm Jahresniederschlag genügten, um den Wasserbedarf der Heidepflanzen abzusättigen, kann dieser Wert als obere Grenze für die Niederschlagsmenge während der jüngeren Quartärabschnitte eingesetzt werden.

Für die florengeschichtliche Argumentation ist es wichtig, zu prüfen, wie sich Änderungen in der Niederschlagsmenge auf die heutige Vegetation auswirken. Den Schlüssel zur Lösung dieser Frage lieferte die Untersuchung der Übersandungserscheinungen in den Föhntälern Andrées-Lands. Diese Übersandungserscheinungen gehen auf eine Verstärkung der Föhnerscheinungen zurück, die ihrerseits als Nebeneffekt der allgemeinen Temperaturerhöhung der letzten Sommer in Ostgrönland aufgetreten ist. Der ostgrönländische Föhn ist eine lokale, sommerliche Ausgleichströmung zwischen dem permanenten Hoch über dem Inlandeis und dem Tief über den im Sommer eisfreien Fjorden. Während des Polartages tritt der Föhn als regelmäßiger, kräftiger Fallwind in Erscheinung; sein Lokalcharakter kommt dadurch zum Ausdruck, daß er vorwiegend auf die inneren Täler und Fjorde beschränkt ist, wobei er Ausfallsachsen in west-östlicher Richtung bevorzugt. Föhntäler sind z. B. Moränendal und Grejsdal in Nordandrées-Land, berüchtigte Föhnfjorde sind Geolog- und Isfjord. Die stärkere Erwärmung der letzten Sommer macht sich nun dadurch bemerkbar, daß die Fjorde früher eisfrei werden und damit die für die Auslösung des Föhns charakteristische Druckverteilung früher in Erscheinung tritt. Da es sich beim ostgrönländischen Föhn wie beim alpinen Föhn um einen trockenen, in tieferen Lagen warmen Fallwind handelt, erhöht das frühere Einsetzen des Föhns die Verdunstung des Bodenwassers; übt also den gleichen Effekt wie eine Verminderung der Niederschläge aus.

Diese stärkere Austrocknung hat dazu geführt, daß in den Föhntälern große Heidebestände durch Übersandung vernichtet, andere durch teilweise Sandüberdeckung in ihrer Entwicklung gehemmt wur-

den. Anderseits wurden trockenheitsresistente Pflanzenarten, wie *Lesquerella arctica*, *Calamagrostis arundinacea*, *Braya purpurascens* und *Potentilla nivea* in ihrer Entwicklung und Ausbreitung begünstigt. Die stärkere Austrocknung hatte also eine Verschiebung im relativen Anteil der einzelnen Arten zur Folge. Dagegen blieb, im ganzen gesehen, die Zahl der Arten unverändert, da sich infolge der mikroklimatisch bedingten Wechsel in den Grundwasserverhältnissen immer wieder Stellen finden, die hygrophilen Pflanzen die Existenz ermöglichen.

Für die florengeschichtlichen Fragestellungen ergibt sich daraus, daß die möglichen Änderungen der Niederschläge während der jüngsten Quartärabschnitte keine Änderung in der qualitativen Zusammensetzung der ostgrönländischen Flora zur Folge gehabt haben. Dagegen können durch Wechsel in den Niederschlagsverhältnissen die Ausbreitungsmöglichkeiten bestimmter Pflanzenarten beeinflußt worden sein.

Abhängigkeit bestimmter Erscheinungen in der Vegetation von der Lage der Firngrenze. Die Lage der Firngrenze wird wesentlich durch die Sommertemperatur mitbestimmt; Untersuchungen über den Einfluß, den die Position der Firngrenze auf die Vegetation ausübt, haben daher von Beobachtungen über die Abhängigkeit der Pflanzen von der Sommertemperatur auszugehen.

Die Sommertemperatur bestimmt weitgehend die nördliche horizontale sowie die obere vertikale Verbreitungsgrenze einer grönländischen Pflanzenart. Mit abnehmender Sommertemperatur treten gesetzmäßige Änderungen in der Vegetation auf, die sich erkennen lassen, wenn man das Auskeilen der Flora mit zunehmender Höhe oder zunehmender nördlicher Breite verfolgt.

Am einfachsten ist es, für diese Untersuchungen von einer Pflanzengesellschaft auf Meerniveau auszugehen, deren Abhängigkeit von Standortfaktoren bekannt ist; nimmt man dann Pflanzenlisten von Standorten verschiedener Höhenlage auf, die in bezug auf Exposition, geologische Unterlage und Feuchtigkeitsverhältnisse möglichst gut mit der Typlokalität übereinstimmen, so lassen sich die Veränderungen, die mit dem allmählichen Auskeilen der Vegetation verbunden sind, leicht erfassen. Ein solches Vegetationsprofil ist im allgemeinen durch Verminderung der Artenzahl und durch Wechsel in den Dominanzverhältnissen mit zunehmender Meereshöhe charakterisiert.

Zur Veranschaulichung sei ein solches Profil durch die saure Heide von 0 bis 1310 m angeführt (Lage der Vegetationsgrenze bei 1400 m ü.M.). Die Aufnahmen stammen aus dem Benjamin- und aus dem Junctiondal in Südandrées-Land. Es wurden Pflanzenlisten an westexponierten Standorten auf quarzitischer Unterlage (*p*H 5,5–6,5) mit winterlicher Schneebedeckung aufgenommen. Die Zusammenstellung einiger Artenlisten findet sich in Tabelle 3. In diesen Listen ist Präsenz durch das Zeichen +, Dominanz durch ++ bezeichnet.

Tabelle 3: Auskeilen der sauren Heide mit zunehmender Höhe

Art	100 m	410 m	650 m	950 m	1310 m
Equisetum variegatum	+	.	.	.	.
Equisetum arvense	+	.	.	.	.
Woodsia glabella	+	.	.	.	.
Arctagrostis latifolia	+	.	.	.	.
Trisetum spicatum	+	.	.	.	.
Eriophorum polystachyum	+	.	.	.	.
Tofieldia palustris	+	.	.	.	.
Betula nana	+	.	.	.	.
Empetrum nigrum	+	.	.	.	.
Arctostaphylos alpina	+	.	.	.	.
Rhododendron lapponicum	+	.	.	.	.
Pyrola rotundifolia	+	.	.	.	.
Lycopodium Selago	+	+	.	.	.
Hierochloë alpina	.	+	.	.	.
Luzula nivalis	+	+	.	.	.
Poa glauca	.	+	+	.	.
Carex alpina	.	.	+	.	.
Carex rigida	++	.	+	.	.
Carex scirpoidea	++	.	+	.	.
Silene acaulis	+	+	+	.	.
Minuartia stricta	.	+	+	.	.
Cassiope tetragona	++	++	+	.	.
Vaccinium uliginosum	++	.	++	.	.
Campanula rotundifolia	+	.	+	.	.
Carex capillaris	+	+	+	+	.
Carex misandra	+	.	.	++	.
Carex nardina	+	+	+	+	.
Carex rupestris	+	+	+	++	.
Elyna Bellardii	.	.	+	++	.
Polygonum viviparum	+	+	+	+	.
Melandrium apetalum	.	+	.	+	.
Braya purpurascens	.	.	.	+	.
Salix arctica	+	+	+	+	.
Dryas octopetala	+	+	++	+	.
Chamaenerium latifolium	+	+	+	+	.
Campanula uniflora	.	+	+	+	.

Art	100 m	410 m	650 m	950 m	1310 m
Pedicularis hirsuta	+	+	.	+	.
Alopecurus alpinus	.	.	.	.	+
Festuca brachyphylla	+	.	+	+	+
Phippsia algida	.	.	.	.	+
Poa abbreviata	.	.	+	+	+
Poa arctica	+	.	+	.	++
Juncus biglumis	+	.	+	+	+
Luzula arcuata confusa	+	+	+	.	++
Minuartia rubella	.	.	.	.	+
Cardamine bellidifolia	.	.	.	.	++
Draba cinerea	.	+	+	+	+
Oxyria digyna	+	.	.	.	+
Saxifraga cernua	+	+	+	.	+
Saxifraga oppositifolia	+	+	.	+	+
Saxifraga caespitosa	.	.	.	.	+
Saxifraga nivalis tenuis	.	.	.	.	+
Papaver radicatum	.	.	.	.	+
Artenzahl	36	21	25	18	16

Aus der Zusammenstellung geht hervor, daß mit zunehmender Höhe über Meer die Zahl der Arten abnimmt. Noch auffälliger als diese Verminderung der Artenzahl wirkt sich im Felde der Wechsel in den Dominanzverhältnissen aus. In den tiefsten Lagen wird der Aspekt der Heide durch *Betula nana* und *Cassiope tetragona* sowie die beiden Carexarten *Carex scirpoidea* und *Carex rigida* bestimmt. In Lagen von etwa 300 bis 600 m ü.M. dominiert *Cassiope tetragona* allein; auf 700 bis 900 m überwiegt *Dryas octopetala*. In Höhen von über 1000 m treten die Zwergsträucher zurück, und der Aspekt wird durch die Horste von *Elyna Bellardii*, in etwas höheren Lagen durch *Carex misandra* oder die vikariierende Art *Carex rupestris* bedingt. Die Grenze zwischen geschlossener und offener Vegetation wird durch die Ablösung der Seggen durch *Luzula arcuata confusa* markiert; als neue dominierende Elemente treten außerdem *Cardamine bellidifolia* und *Poa arctica* auf.

Was hier am Beispiel der Heide illustriert wurde, läßt sich ebenso für andere Pflanzengruppierungen nachweisen.

Diese Stufenbildungen in den Pflanzengesellschaften wiederholen sich an den verschiedensten Stellen Ostgrönlands. Eigene Profile liegen aus Nord- und Süd-Andrées-Land, von der Gauß-Halbinsel und aus den Stauning-Alper vor. Die Stufenbildung stimmt an den verschiedenen Stellen bis in die Einzelheiten überein; die Pflanzenlisten umfassen die gleichen Arten, die einzelnen Stufen decken sich in ihrer Mächtigkeit

und werden in ihrer Höhenlage durch die Position der Vegetationsgrenze bestimmt. So liegt z. B. die Grenze zwischen geschlossener und offener Vegetation stets 250 bis 300 m, der Dominanzbereich von *Dryas octopetala* auf quarzitischen Böden 500 bis 700 m tiefer als die Vegetationsgrenze.

Die Abhängigkeit der Stufenbildung von der Vegetationsgrenze erlaubt es, bei bekannter Lage der Vegetationsgrenze das Vegetationsprofil an der betreffenden Lokalität in groben Zügen vorauszusagen; insbesondere ist es möglich, aus der Position der Vegetationsgrenze Schlüsse auf die Pflanzengesellschaften zu ziehen, die sich auf Meeresniveau finden, was für florengeschichtliche Fragestellungen von Bedeutung ist.

Die Lage der Vegetationsgrenze und der davon abhängigen Grenzen zwischen den einzelnen Höhenstufen ist mit der Lage der Firngrenze gekoppelt. Diese Abhängigkeit ist im Felde allerdings nicht so leicht zu erkennen, da die Grenzen durch den Einfluß mikroklimatischer Faktoren verschleiert werden. Aus theoretischen Überlegungen wäre zu erwarten, daß die Existenzmöglichkeit von Pflanzen durch die 0°-Isotherme des Sommers begrenzt werde, die in ihrem Verlauf approximativ mit der Firngrenze zusammenfällt. Die Feldbeobachtung zeigt jedoch, daß Pflanzen imstande sind, unter Ausnützung von Mikrofaktoren, wie Exposition, Unterlage, Neigung, noch höher gelegene Standorte zu besiedeln. Diese Pufferwirkung des Mikroklimas ist jedoch beschränkt; kann doch bei Summation aller günstigen Mikrofaktoren die Firngrenze im Maximum um 400 m überschritten werden. Nimmt man einen Temperaturgradienten von 0,5° für eine Höhendifferenz von 100 m an, so vermögen also mikroklimatische Faktoren eine Temperaturabnahme von 2° zu kompensieren. Nicht allen Mikrofaktoren kommt die gleiche Pufferwirkung zu; am ausgeprägtesten ist der abschirmende Einfluß, den die Exposition ausübt: an südexponierten Standorten liegt die Vegetationsgrenze in der Regel 300 bis 400 m über der Firngrenze; in West- und Ostexposition beträgt die Höhendifferenz im Maximum 200 m und an nordexponierten Standorten fallen die beiden Grenzen meist zusammen. Mit der gleichen Pufferwirkung durch das Mikroklima hat man bei der Bestimmung der vertikalen Verbreitungsgrenze jeder Art zu rechnen, ebenso bei der Festlegung der Grenzen zwischen den einzelnen Höhenstufen. Versucht man, aus der Lage der Firngrenze Schlüsse auf das Vegetationsprofil einer bestimmten Lokali-

tät zu ziehen, so hat man diese Kompensationswirkung des Mikroklimas zu berücksichtigen.

Die Abhängigkeit des Vegetationsprofiles von der Lage der Firngrenze erlaubt es, festzustellen, ob bei einer bestimmten Lage der Firngrenze eine Pflanzenart auf Küstenniveau noch zu gedeihen vermag. Damit bietet sich die Möglichkeit zu prüfen, welche Elemente der heutigen Flora imstande wären, einen Eisvorstoß, der mit einer bestimmten Firngrenzendepression verbunden ist, im Lande selbst zu überdauern. Da diese Methode für die weiteren Ausführungen von Bedeutung ist, sei sie an einem Beispiel veranschaulicht.

Von *Juncus arcticus* sind aus Andrées-Land eine ganze Reihe von Standorten bekannt, die alle zwischen 0 und 700 m ü.M. liegen. Die obere vertikale Verbreitungsgrenze dieser Art liegt 600 m unter der Firngrenze. Theoretisch hätte also eine Firngrenzendepression bis 600 m ü.M. Elimination der Spezies zur Folge. Für die Entscheidung der Frage nach den Überdauerungsmöglichkeiten dieser Art haben wir jedoch in Rechnung zu stellen, daß durch die Kombination günstiger Mikrofaktoren der Temperaturabfall, welcher einer Höhendifferenz von 400 m entspricht, kompensiert werden kann. Das bedeutet, daß an mikroklimatisch begünstigten Standorten vereinzelte Exemplare von *Juncus arcticus* imstande sind, selbst einen Vorstoß zu überdauern, der eine Depression der Firngrenze bis 200 m ü.M. zur Folge hat.

Aus der Lage der Endmoränen läßt sich vermuten, daß der prähistorische Eisvorstoß in Andrées-Land mit einer Firngrenzendepression von 600 m verbunden war. Eine solche Tieferlegung der Firngrenze würde Arten, deren heutige, vertikale Verbreitungsgrenze zwischen 0 und 200 m ü.M. liegt, ausschalten; Pflanzen, mit einer oberen Verbreitungsgrenze zwischen 200 und 600 m wären gefährdet.

In die erste Gruppe gehören in den inneren Fjordgebieten zwischen dem 73. und 74. Breitengrad neben anderen Arten *Gentiana nivalis*, *Triglochin palustre*, *Primula stricta*, *Cardamine pratensis*, *Sedum roseum*. In die Gruppe der gefährdeten Pflanzen würden *Juncus arcticus*, *Armeria vulgaris*, *Tofieldia coccinea*, *Betula nana* einzuordnen sein.

Die Frage, ob die heutige ostgrönländische Vegetation präglaziale Einwanderer umfaßt, läßt sich beantworten, wenn es gelingt, die mit dem größten Vorstoß verbundene Firngrenzendepression zu bestimmen.

Diese durch vergleichende Untersuchung von Vegetationsprofilen verschiedener Standorte abgeleiteten Gesetzmäßigkeiten über die mit

dem Wechsel der Firngrenzenlage verbundenen Vegetationsveränderungen lassen sich durch Heiderelikte in Nord- und Südandrées-Land belegen. An verschiedenen Stellen finden sich weit über der heutigen Verbreitungsgrenze der Heide kleinere Fetzen alter Heidevegetation. Besonders gut erhalten sind solche alten Bestände im Luciadal, einem in nord-südlicher Richtung verlaufenden Seitental des Benjamindales. Der Reliktcharakter dieser alten Heidevorkommen wird durch verschiedene Beobachtungen bewiesen:

1. In Sommern mit mittleren Temperaturbedingungen vermögen Pflanzen solcher Reliktstandorte keine Samen mehr hervorzubringen.
2. Lücken im Vegetationsteppich, die durch äußere Einflüsse (Wasser, Steinschlag) entstehen, werden durch andere, auf Grund der heutigen Klimaverhältnisse standortgemäße Arten aufgefüllt.
3. Die Artenzusammensetzung solcher Heiderelikte wechselt von Standort zu Standort. Da sich sehr häufig auch Unterschiede in den Charakterarten der Heide finden, muß angenommen werden, daß ausgefallene Arten nicht mehr ersetzt werden können, auch wenn der nächstgelegene Reliktstandort nur wenige hundert Meter entfernt ist.

Durch Kartierung der Heiderelikte ist es möglich, die frühere Grenze zwischen geschlossener und offener Vegetation zu bestimmen und damit die alte Lage der Firngrenze zu rekonstruieren. Dabei hat sich ergeben, daß diese Relikte dem jungen Rückzug zuzurechnen sind, der durch eine Regression der Firngrenze von 300 bis 400 m gegenüber dem heutigen Zustand gekennzeichnet war. Aus dem Betrag dieser Regression läßt sich auf eine Erhöhung der Sommertemperatur von 1,5° bis 2° gegenüber heute schließen.

Eine Firngrenzenregression erlaubt den Pflanzen, höher gelegene Standorte zu erobern, gleichzeitig wird es weiter südlich vorkommenden Arten ermöglicht, im Gebiete einzuwandern. Der Sogwirkung, die durch die Firngrenzenregression des jungen Rückzuges ausgelöst wurde, dürfte die Einwanderung der südlichen Pflanzen zuzuschreiben sein. Es sind dies die weiter oben erwähnten Elemente, deren obere vertikale Verbreitungsgrenze unter den heutigen Bedingungen in den inneren Fjorden unter 600 m liegt. Eine Firngrenzendepression verdrängt die Arten der untersten Höhenstufen. Für die florengeschichtlichen Fragestellungen ist es wichtig, sich vor Augen zu halten, daß solche Pflanzen in Grönland Ausweichmöglichkeiten gegen Süden besitzen können. Die mit den Veränderungen in der Lage der

Firngrenze verbundenen Umstellungen in der Vegetation verlaufen sehr langsam, die Einstellung neuer Gleichgewichtszustände braucht Jahrhunderte, wie das Beispiel der Reliktbildung in Andrées-Land zeigt.

Aus den vorliegenden Ausführungen ergibt sich auch die Lösung der Frage nach den eisfreien Standorttypen, welche als Refugien für überdauernde Pflanzen in Frage kommen. Maßgebend für die Eignung eines Standortes als Refugium ist seine relative Lage zur Firngrenze und der Grad seiner Isolierung. Alle eisfreien Standorte, die nicht mehr als 400 m über der Firngrenze liegen, können als Refugialräume auftreten. Aus der relativen Lage zur Firngrenze, aus den besonderen Feuchtigkeitsbedingungen, aus der geologischen Beschaffenheit des Untergrundes lassen sich Schlüsse auf die Zusammensetzung der Reliktflora ziehen; der Grad der geographischen Isolierung entscheidet über die Wahrscheinlichkeit, mit welcher ein bestimmter Standort, der sich als Refugium eignet, von Pflanzen besiedelt werden kann.

Zusammenfassend ergeben sich aus den Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Firngrenzenlage und Vegetationsprofil für das Überdauerungsproblem folgende Resultate:

Die obere vertikale Verbreitungsgrenze jeder Art wird in ihrer Lage durch die Position der Firngrenze bestimmt. Sind die mit bestimmten Eisvorstößen gekoppelten Wechsel in der Lage der Firngrenze bekannt, so läßt sich feststellen (unter Berücksichtigung eventueller mariner Transgressionen), welche Arten der heutigen Flora imstande gewesen wären, bestimmte Gletschervorstöße im Gebiet zu überdauern. Nimmt man für den prähistorischen Vorstoß in Andrées-Land eine Firngrenzendepression von 600 m an, so hätte der Großteil der heutigen Flora diesen Vorstoß im Gebiet überstehen können. Durch einen Vorstoß in diesem Ausmaß wäre ein Teil der sogenannten südlichen Pflanzen, die heute in den inneren Fjorden in Höhenlagen bis 600 m ü.M. auftreten, ausgeschaltet oder nach Süden verdrängt worden. Die mit dem jungen Rückzug gekoppelte Firngrenzenregression ermöglichte den südlichen Pflanzenarten die Einwanderung in das Gebiet; Zeugen jenes Klimaoptimums sind die hochgelegenen Heiderelikte in Andrées-Land. Durch Kartierung dieser Reliktvorkommen war es möglich, das Ausmaß dieser Firngrenzenhebung festzustellen: Sie erreichte den Betrag von 300 bis 400 m, was einer Temperaturerhöhung von 1,5° bis 2° entspricht. – Die durch den Wechsel in der Firngrenzen-

lage ausgelösten Umstellungen in der Vegetation verlaufen sehr langsam. – Die Eignung eisfreier Standorte als Refugien für Pflanzen wird durch die relative Lage zur Firngrenze, durch die Bodenfaktoren und den Grad der geographischen Isolierung bestimmt.

V. Zusammenfassung

Zwei Fragen stehen im Vordergrund der ostgrönländischen Florengeschichte, das Einwanderungs- und das Überdauerungsproblem.

Über den Zeitpunkt der Einwanderung der heutigen Flora läßt sich noch nichts sicheres aussagen. Die Untersuchungen über die Ausbreitung grönländischer Pflanzen lassen vermuten, daß Arten mit geschlossener, zirkumgrönländischer Verbreitung alte Einwanderer sind. Ob die heutige Flora präglaziale Elemente enthält, kann entschieden werden, wenn es gelingt, die Lage der Firngrenze während des größten Eisvorstoßes zu rekonstruieren.

Die ökologische Methode, um die Möglichkeit der Eiszeitüberdauerung durch Pflanzen abzuklären, geht von der Fragestellung aus: Welche Arten der heutigen Flora wären imstande, die mit den Wechseln der Vergletscherung verbundenen Klimaänderungen im rezenten Verbreitungsgebiet zu ertragen? Die Untersuchungen ergaben, daß Niederschlagsveränderungen innerhalb der quartärklimatisch nachweisbaren Grenzen keine Änderung in der qualitativen Zusammensetzung der heutigen Flora hervorrufen würden. Diese Unabhängigkeit der Flora von der jährlichen Niederschlagsmenge wird durch die besonderen ostgrönländischen Verhältnisse im Feuchtigkeitshaushalt der Pflanzen bedingt.

Die Lage der Firngrenze bestimmt die vertikale, obere Verbreitungsgrenze einer Spezies. Die Überdauerungsmöglichkeiten einer Art werden daher entscheidend durch die mit einem Eisvorstoß verknüpfte Firngrenzenverschiebung bestimmt. Ein prähistorischer Eisvorstoß in Andrées-Land, für den eine Firngrenzendepression von 600 m angenommen wird, hätte von den meisten, heute vorkommenden Arten im Gebiet überdauert werden können.

Eine durch Kartierung von Heiderelikten nachgewiesene Firngrenzenhebung von rund 400 m, die mit dem jungen Rückzug verbunden war, ermöglichte die Einwanderung südlicher Arten im Gebiet des

Kejser Franz Joseph-Fjordes. Das Ende dieses Klimaoptimums fällt vermutlich in historische Zeit.

Über die Eignung eisfreier Standorte als Pflanzenrefugien entscheiden die relative Lage zur Firngrenze, die Bodenfaktoren und das Ausmaß der geographischen Isolierung.

Auf Grund der ökologischen Untersuchungen läßt sich vermuten, daß die heutige ostgrönländische Flora durch sukzessive Zuwanderung neuer Elemente im Verlauf langer Zeiträume entstand. Die jüngsten, quartärklimatischen Veränderungen beeinflußten in erster Linie die quantitative Zusammensetzung der Flora, während das Artenspektrum nur geringe Veränderungen erfuhr.

Literaturverzeichnis

Gelting, P.: Studies on the Vascular Plants of East Greenland between Franz Joseph Fjord and Dove Bay (Lat. 73°15′ – 76°20′). Meddelelser om Grønland **101**, 2, 1934 (340 S.).

Gelting, P.: Über pleistozäne Pflanzenrefugien in Grönland. Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen **17**, 1941 (74–96).

Koch, Lauge: The East Greenland Ice. Meddelelser om Grønland **130**, 1, 1940.

Seidenfaden, G. und Sørensen, Th.: The Vascular Plants of Northeast Greenland from 74°30′ – 79°00′ N.Lat., and: A Summary of all Species found in East Greenland. Meddelelser om Grønland **101**, 4, 1937 (215 S.).

Sørensen, Th.: The Vascular Plants of East Greenland from 71°00′ to 73°30′ N.Lat. Meddelelser om Grønland **101**, 3, 1933 (173 S.).

Sørensen, Th.: Temperature Relations and Phenology of the Northeast Greenland Flowering Plants. Meddelelser om Grønland **125**, 9, 1941 (305 S.).

Vaage, J.: Vascular Plants of Eirik Raudes Land. Skr. om Svalbard og Ishavet **48**, 1932.

Wegmann, C. E.: Geologische Gesichtspunkte zur Frage der Eiszeitüberdauerung von Pflanzen in Grönland. Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen **17**, 1941 (97–116).