

Zeitschrift:	Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber:	Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band:	67 (1957)
Artikel:	Über das glaziale und spätglaziale Vorkommen von Ephedra am nordwestlichen Alpenrand
Autor:	Welten, Max
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-47091

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: 13.01.2026

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

Über das glaziale und spätglaziale Vorkommen von *Ephedra* am nordwestlichen Alpenrand

Von Max Welten

(Bot. Institut der Universität Bern)

Eingegangen am 31. Dezember 1956

Inhalt

	Seite
1. Funde von <i>Ephedra</i> -Pollen nördlich der Alpen	33
2. Die Artzugehörigkeit des fossilen <i>Ephedra</i> -Pollens	36
a) Feststellung verschiedener Pollentypen	36
b) Pflanzengeographisch begründbare Möglichkeiten	37
c) Vorläufiger Überblick über die Pollenmorphologie der eurasiatisch-nordafrikanischen <i>Ephedra</i> -Arten (ergänzt durch <i>Welwitschia</i>)	40
d) Ergebnisse des morphologischen Vergleiches des fossilen Pollens mit dem Pollen der pflanzengeographisch und ökologisch in Frage kommenden Arten	45
3. Diskussion der Ergebnisse und Zusammenfassung	50
Summary	53
Zitierte Literatur	53

1. Funde von *Ephedra*-Pollen nördlich der Alpen

Die Gattung *Ephedra* (das Meerträubchen) bildet mit den Gattungen *Welwitschia* und *Gnetum* die Klasse der *Gnetales*, die gewöhnlich an den Schluß der Gymnospermen gestellt wird. *Welwitschia* mit ihren zwei breiten, bandförmigen Blättern, die über den Boden weg wachsen, besiedelt Wüsten Südwestafrikas. *Gnetum* mit seinen immergrünen, angiospermenartigen Blättern ist ein Strauch oder Baum der Tropen mit vielen Arten (Hinterindien, Malaiischer Archipel, Kongogebiet, Amazonasgebiet). *Ephedra* ist ein grünes Rutensträuchlein (seltener bis 8 m hoch in Bäumen emporklimmend) felsiger, kiesiger und sandiger, meist lichtoffener Standorte der gemäßigten Zone (vorwiegend der Nordhalbkugel). Ihr Hauptzentrum ist Innersasien, von wo aus sie über Vorderasien durchs ganze Mittelmeergebiet bis auf die Kanarischen Inseln verbreitet ist. Südamerika und das südwestliche Nordamerika bilden ein zweites Verbreitungszentrum (vgl. das Übersichtskärtchen von G a m s , 1952; S t a p f , 1889).

Der in den beigegebenen Tafeln dargestellte Pollentyp ist relativ leicht kenntlich. Im Tertiär und Frühquartär ist *Ephedra* mehrfach nachgewiesen worden. Tschigurjaewa (1954) hat ähnliche Pollentypen im oberen Perm und in der untern Trias gefunden; sie diskutiert deren Ableitung vom häufigeren Gymnospermentyp mit Luftsäcken.

Im jüngern Quartär wurde *Ephedra*-Pollen erst vor einigen Jahren festgestellt, offensichtlich deshalb, weil im Untersuchungsgebiet *Ephedra* meist nicht Bestandteil der heutigen Flora ist. Die ersten Einzelfunde wurden in Kopenhagen gemacht, zuerst durch Brorson-Chrissen (1949) in Südschweden (1 Korn), dann durch Krog bei Kopenhagen (1 Korn) und Iversen (1951) auf Bornholm (5 Körner). Alle diese südschwedisch-dänischen Funde liegen in der warmen Klimaschwankung des Alleröds, deren Alter nach jüngsten C-14-Altersbestimmungen auf zirka 9000 bis 10 000 v. Chr. angegeben werden kann.

Seitdem wurde *Ephedra*-Pollen in Südwestdeutschland durch Lang (1951) nachgewiesen (5 Körner, wovon 4 in der ältern Dryaszeit vor dem Alleröd und 1 Korn am Beginn des Alleröds).

Wie Lang wurde auch ich durch Iversen und Troels-Smidt in Kopenhagen auf *Ephedra* aufmerksam gemacht und fand im gleichen Sommer im Spätglazial von Faulensee mehrere *Ephedra*-Körner (noch unpubliziertes Diagramm: ältere und jüngere Dryaszeit und Präboreal, nicht Alleröd). Die Zahl der Funde von *Ephedra*-Körnern mehrte sich rasch. Im genannten Diagramm von Faulensee fand ich schließlich 34 *Ephedra*-Pollen, im Spätglazial des Murifeldes bei Bern 39, in andern Diagrammen noch mehr, so daß ich heute über ein Beobachtungsmaterial von zirka 350 Stück verfüge. Sie liegen alle in Dauerpräparaten mit ihren Lagekoordinaten verzeichnet und können bis an wenige alle jederzeit eingesehen werden. In den letzten Jahren konnte ich *Ephedra*-Pollen in mit der Meereshöhe zunächst steigender Zahl bis auf Höhen um 1900 m nachweisen (eine erste Notiz: Wetteln, 1955). *Ephedra* erreicht dabei aber nur hie und da mehr als 1 % der Gesamtpollensumme, häufig wesentlich weniger. Sekundäre Lage durch Umlagerung alter Sedimente kann ausgeschlossen werden, da die Körner meist völlig frisch aussehen, mehrfach sich auch in fast reinen Seekreiden oder Gyttjen befinden. Fernflug kommt gemäß der relativen und absoluten Zunahme mit der Höhe nicht in Frage. Auch die saubere und immer wiederkehrende Diagrammlage, ältere und jüngere Dryaszeit und Präboreal, spricht für primäre Bildung und Einlagerung.

Die Windverfrachtung ist nach der Analyse von rezenten Oberflächenproben am klassischen Standort Mont-d'Orge bei Sitten im Wallis, wo *Ephedra distachya* L. ssp. *helvetica* (C. A. Meyer) reichlich vorkommt und blüht, zufolge der geringen Höhe der Sträucher und trotz heftigen Talwinden eine sehr geringe:

	<i>Ephedra</i>	Ausgezählte Pollen	<i>Artemisia</i>
Moosprobe direkt in und neben männlicher <i>Ephedra</i>	72 %	794	5 %
Moosprobe in 50 cm bis 5 m Abstand von <i>Ephedra</i> (östlich von ihr) . . .	6,4 %	1280	11 %
Strauchflechten aus obigen <i>Ephedra</i> -Sträuchlein	0,9 %	231	29 %
Rasen-Trockentorf aus <i>Stipetum, Ephedra</i> in 50 bis 100 m reichlich . . .	0,25 %	2000	30 %
Kotprobe Hase, Sommer 1952, Mont-d'Orge	0,05 %	440	17 %
Kotprobe Hase, Winter 1952/53, Mont-d'Orge	0	220	15 %
3 Oberflächenproben Siders (wenige <i>Ephedra</i> -Standorte, Pfynwald, Gironde)	0	1200	1—6 %
1 Oberflächenprobe Heidnischbiel bei Raron (hart oberhalb des letzten heutigen Fundorts)	0	570	12 %

Es scheint danach, daß fossile Proben mit 0,5 bis 1 % *Ephedra*-Pollen für reichliches lokales Vorkommen sprechen, geradezu für wohlentwickelte Felsensteppeflächen in der Nähe. Wenn man bedenkt, daß die Probeentnahmestellen Seesedimente oder Moor, niemals selbst *Ephedra* getragen haben, so ist die Registrierung an solchen Stellen für den Schluß auf die Gesamtvegetation um so bedeutungsvoller.

Vergleichsweise sind in der letzten Kolonne die Prozentanteile der *Artemisia*-Pollen angegeben. Sie zeigen, wieviel intensiver die Pollenproduktion der (zwar auch reichlicher und allgemeiner vorkommenden) *Artemisia* ist, wie sehr aber auch da, in den nicht ausgesprochenen Felsensteppegebieten bei Siders, der *Artemisia*-Anflug zurückgeht; der Heidnischbiel bei Raron ist wieder Felsensteppegebiet.

Ergänzend sei erwähnt, daß einzelne *Ephedra*-Pollenkörner seither auch in Mitteldeutschland, Holland und im Tirol (Lansermoor bei Innsbruck, jüngere Dryaszeit; Z a g w i j n , 1952) gefunden worden sind. In jüngster Zeit berichtet H a f s t e n (1956) von 8 *Ephedra*-Körnern aus Südnorwegen aus der Zeit vom Präboreal bis ins späte Atlantikum.

An einer reichlichen Verbreitung von Ephedra nördlich der Alpen und einer sporadischen Verbreitung bis hinauf nach Südkandinavien (soweit es eisfrei war) während der letzten Glazial- und Spätglazialzeit ist heute nicht mehr zu zweifeln. Schon heute zeichnen sich die glazialen Trockengebiete und die Fels-, Sand- und Schottergebiete um die Gletscher

und ganz besonders die *Gletscherrückzugsgebiete* als die bevorzugten Zentren der ehemaligen Verbreitung ab, ähnlich wie es für *Artemisia* der Fall ist und von F i r b a s (1951) und L a n g (1952) dargestellt worden ist.

Heute stellen die alpinen Längstälern des Wallis und des Vintschgaus die nördlichsten Fundorte in Mitteleuropa dar. An der französischen Westküste reicht *E. distachya* bis in die Bretagne hinauf. Im Wallis und bei Susa im Piemont, wohl auch am einen oder andern der seltenen französischen Westalpenstandorte ist es die Unterart *helvetica* C. A. Meyer (Hauptunterschied: gewundenes Integumentröhrenchen, Pseudogriffel). (Im Herbarium Bernense liegt ein Herbarexemplar vom Doss-Trento bei Trient, das ebenfalls das *helvetica*-Merkmal zeigt, was nach den Angaben S t a p f s [1889] völlig unerklärlich ist.) Die Hauptart reicht weit in die Steppen- und Wüstengebiete Innerasiens und Südsibiriens hinein. Sie erweist sich als eine der am besten Trockenheit und Winterkälte ertragenden Pflanzen.

Die Baumlosigkeit der Periglazialgebiete und die lichtoffenen Rohböden der Gletscherrückzugsgebiete haben der Art eine unerwartete Ausbreitungsmöglichkeit in den Eiszeiten geboten. Ihr heutiges Vorkommen in den inneralpinen Föhrentälern, die ja zur Eiszeit vergletschert waren, muß als Refugialvorkommen, nicht als Reliktvorkommen gedeutet werden. *Die Standorte nördlich der Alpen wurden durch den sich bildenden Föhrenwald und in noch stärkerem Maße durch den mesophytischen Mischwald eingeengt, bergwärts immer höher gedrängt und schließlich vernichtet, wohl unter Mitwirkung der subatlantischen Klimaverschlechterung.*

2. Die Artzugehörigkeit des fossilen Ephedra-Pollens

a) Feststellung verschiedener Pollentypen

In weitaus den meisten Fällen (in allen?) von Einzelpollenfunden von Süddeutschland bis nach Dänemark, Bornholm und Südnorwegen hinauf haben die verschiedenen Autoren genügende morphologische Übereinstimmung mit dem Pollen der rezenten *E. distachya* L. festgestellt. Sie kann zudem als die pflanzengeographisch wahrscheinlichste Art gelten (vgl. Tafel 1).

Anders in unserem nordwestlichen Alpen- und Voralpengebiet. Bei der großen Zahl von beobachteten fossilen *Ephedra*-Pollen war es leicht festzustellen, daß ein Viertel bis ein Drittel von ihnen einen völlig von *E. distachya* abweichenden Pollentyp darstellt. Die meridional verlaufenden Rippen sind zahlreicher; zwischen ihnen befindet sich nur eine einfache, glatte, feine Ektexinespalte, die nicht, wie bei *E. distachya*, zickzackförmig verläuft und keine Verästelungen aufweist (vgl. Tafeln 2 und 3). Es war zu vermuten, daß mindestens eine zweite Art vorliegt.

b) Pflanzengeographisch begründbare Möglichkeiten

So lag es denn nahe, die systematische Literatur zu befragen. Der erste Versuch einer Monographie der Gattung *Ephedra* durch C. A. Meyer (1849) ist, bei aller Hochachtung für die schwierige Erstbearbeitung, in den großen Zügen überholt. Staph (1889) hat eine bis heute nicht mehr neu bearbeitete Monographie geschaffen. Einige Ergänzungen enthalten Kirchner (1908) und Markgraf (1926).

Die Verbreitung der heute für das nördliche Mittelmeergebiet in Frage kommenden drei Arten mit ihren je zwei Varietäten ist auf Abbildung 1 dargestellt. Es handelt sich um:

Ephedra distachya L.

Ephedra distachya L. ssp. *helvetica* C. A. Meyer

Ephedra nebrodensis Tineo var. *Villarsii* Grenier et Godron (= *E. maior* Host) (westmediterrane Unterart)

var. *procera* Fischer et Meyer (nordöstliches Mittelmeer, Kleinasien, bis Westimalaja)

Ephedra fragilis Desf. var. *Desfontainii* Poiret (südwestmediterrane Unterart)

var. *campylopoda* C. A. Meyer (Dalmatien, Griechenland, Kleinasien, fast nur Küstengebiete, Palästina)

Da nun gewiß das Mittelmeergebiet nicht allein als Lieferant glazialer *Ephedra*-Arten für Mitteleuropa in Frage kommt, sind die zentralasiatischen Arten hinzuzunehmen:

Aus der Sektion *Alatae* (mit geflügelten trockenen Früchten (Abbildung 2)):

Ephedra strobilacea Bunge: iranisches und turanisches Wüstengebiet

Ephedra Przewalskii Stapf: zentralasiatisches Hochland.

Aus der Sektion *Pseudobaccatae* (gelbe bis rote Scheinbeeren, Beerenzapfen):

Tribus *Scandentes* (klimmende Arten) (neben *E. fragilis*)

Ephedra foliata Boissier: Iran, Turkestan

Tribus *Pachyclada* (dickästige Arten)

Ephedra intermedia Stapf: Steppen- und Wüstengebiet von Zentralasien, Turkestan bis Mitteliran

(dünnästige Arten, aufrechte Sträuchlein) (neben

E. distachya und *E. nebrodensis* noch:)

Ephedra equisetina Bunge: Turkmenien, Turkestan, Altai, Zentralasien bis Nordwestchina

Ephedra Gerardiana Wallich: Himalaja von Afghanistan bis nach China; zum Teil in weit über 4000 m Meereshöhe.

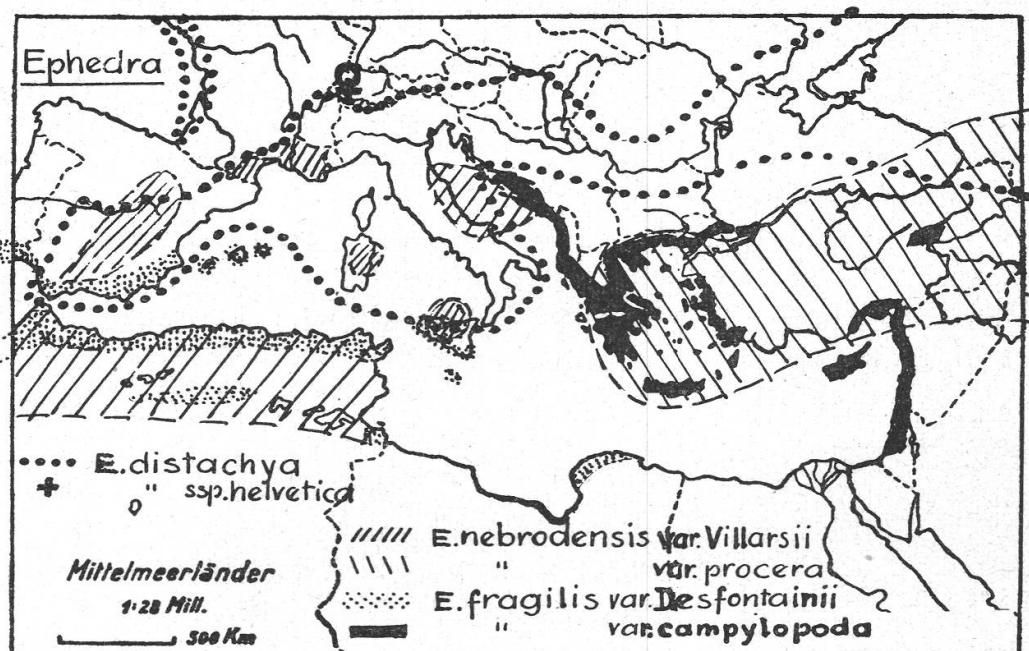


Abbildung 1

Die Verbreitung der im nordmediterranen Raum vorkommenden *Ephedra*-Arten mit ihren je zwei Unterarten (nach S t a p f , 1889). ○ = präboreale Fundorte von *E. fragilis* var. *campylopoda* nördlich der Alpen

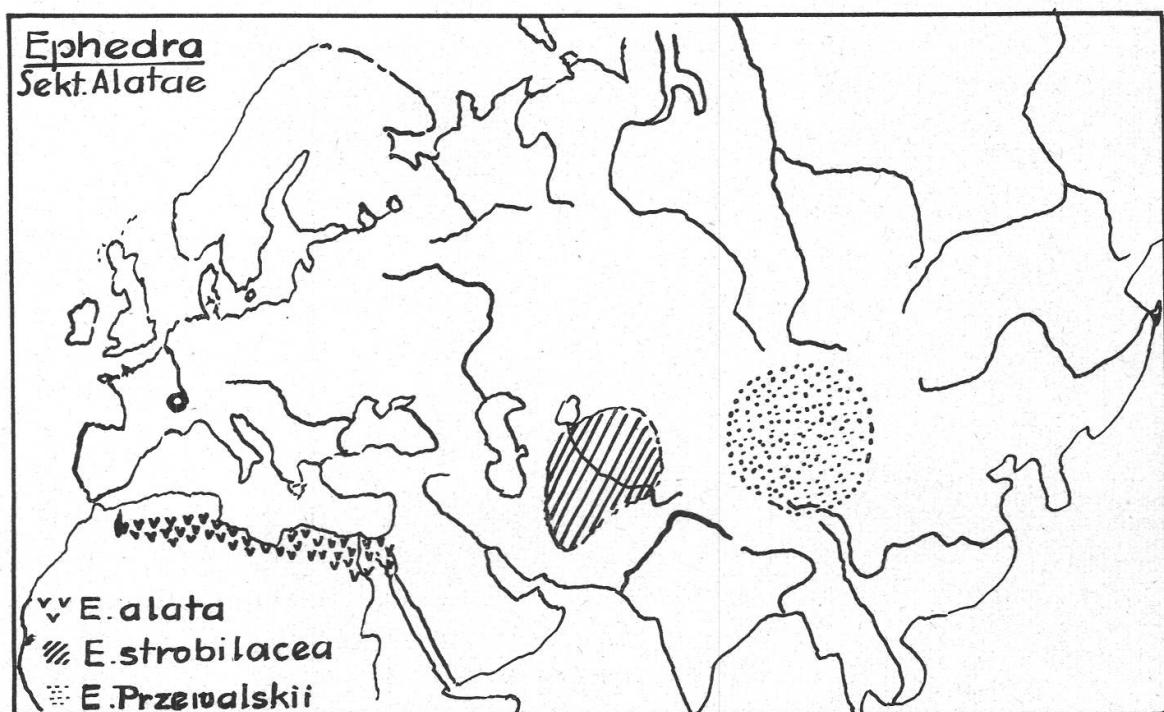


Abbildung 2

Die Verbreitung der Sektion *Alatae* der Gattung *Ephedra* (nach S t a p f , 1889). ○ = glaziale und spätglaziale Fundorte von *E. strobilacea* nördlich der Alpen

Eine erste Prüfung der drei unserem Gebiet geographisch am nächsten stehenden Arten des nördlichen Mittelmeergebietes ergab:

Bei *E. distachya*, noch mehr bei *E. nebrodensis*, kommen zwar hier und da Körner vor mit weniger stark zickzackförmigen Spalten und ohne Seitenverästelungen, praktisch nie aber Körner mit völlig geraden Spalten. Die große Zahl der beobachteten Körner mit geraden Spalten und zudem zahlreicher Rippen können also nicht als Modifikationen der zwei wahrscheinlichsten Arten aufgefaßt werden. Als Modifikationen der zwei genannten Arten aufzufassende Körner kamen auch vor, können aber so gleich als solche erkannt werden (man vergleiche Tafel 1, Fig. 10, mit Fig. 1, dagegen aber Tafeln 2 und 3, die Fig. 27 bis 34 und Fig. 46 bis 54). Die Ausdehnung der ersten Prüfung auf *E. fragilis* ergab verblüffende Übereinstimmung für eine Anzahl von Körnern (Tafel 2). Dabei erwies sich bereits, daß von den beiden Unterarten von *E. fragilis* viel eher die var. *campylopoda* in Frage kam als var. *Desfontainii*. Diese weist in meinen beiden Präparaten aus Marokko und Algier meist breitovale Formen (Tafel 2, Fig. 19, 20) auf mit an den Rippenkanten häufig wellig gefältelter oder doch wellig verbogener Ektexine, recht häufig auch mit einer kleinen Nabelbildung an den Polen (mehr scheinbar durch die scharfen Kanten). Meine var. *campylopoda* aus Kreta und Athen kam den fossilen Körnern wesentlich näher.

Auf eine andere Deutung meiner fossilen Pollenformen könnte man auf Grund der Mitteilung von Beug (1956) fallen. Dieser weist auf eine Pollendimorphie bei *Ephedra* (besonders *helvetica*) hin, die durch Nichttrennung der Tetradenzellen bei der Pollenbildung entstehe. Dabei entstehen monströse Formen vom Anderthalbfachen der Länge der normalen Körner, Körner mit stark vermehrter Rippenzahl (15 und viel mehr, z. B. 24), wodurch das ästige Colpusgebilde normaler Körner auf einen sozusagen geraden Colpus reduziert wird. Diese auch mir seit längerer Zeit bekannte Erscheinung liegt bei meinem fossilen Pollentyp nicht vor, wie schon ein flüchtiger Vergleich der Fig. 28 bis 34 und 46 bis 54 mit den Formen der Fig. 10 bis 13 zeigt. (Kleinere Pollen von schlankerem Typus aus demselben fossilen Einbettungsmaterial wie die *distachya*-Körner.)

Bei meinen rund 250 Pollenfunden vom *distachya*-Typ konnten übrigens ausgesprochene Monstrositäten im Sinne Beugs nicht beobachtet werden. Auch nach meinen Beobachtungen neigt besonders die ssp. *helvetica* zu diesen Unregelmäßigkeiten. Man könnte darum die Frage aufwerfen, ob die Erscheinung aus gewissen ökologischen Gründen heraus etwa erst in neuerer Zeit entstehe oder gar ob *E. helvetica* eine junge Sippe sei. Polyploidie und Hybridisierung sind zwar bei Gymnospermen seltener anzutreffen, interessanterweise aber bei mehreren *Ephedra*-Arten nachgewiesen (zit. nach Mehr und Koshoo). Die Arealrandlage der ssp. *helvetica* dürfte Umbildungsvorgängen im Sinne der Arterhaltung, aber auch der Artvernichtung günstig sein.

c) Vorläufiger Überblick über die Pollenmorphologie der eurasiatisch-nordafrikanischen *Ephedra*-Arten (ergänzt durch *Welwitschia*)¹

Zur Beantwortung der aufgeworfenen Fragen war es notwendig, einen Überblick über die Pollengestaltung bei *Ephedra* zu gewinnen. Wodehouse (1935) behandelt auf S. 283 bis 295 die *Gnetales*. *Gnetum* weicht durch seinen kugeligen, poren- und colpenlosen und zudem echinaten Pollen so stark wie nur möglich ab. *Welwitschia* und *Ephedra* gleichen sich aber in dem Maße, daß der vermeintliche Fund eines ober-eocänen Pollens von *Welwitschia* in Südrubland (Tschigurja jewa) von verschiedenen Seiten angezweifelt werden konnte.

Welwitschia und *Ephedra* besitzen beide spindelförmigen Pollen von 30—90 μ (meist 40—60 μ) Länge (Aufbereitung KOH 10 %, Acetolyse mit Essigsäureanhydrid 9 Teile + Schwefelsäure konz. 1 Teil, Glycerin, Fuchsinfärbung). Die Ektexine bildet bei beiden Gattungen meridionale Längsrippen, die durch Tälchen getrennt sind: bei *Welwitschia* zirka 20, bei *Ephedra* 3 bis 20, selten mehr. Bei *Welwitschia* findet man meist eine breitoffene Längsspalte als Keimspalte. Bei *Ephedra* verläuft die schon erwähnte einfache oder verästelte hyaline Linie durch die Tälchen. Nach einer Abbildung in Staph (1889) reißt bei *Ephedra* bei der Keimung ein Spindelpol auf. Das sind die allgemeinen Merkmale, die aus der Literatur hervorgehen.

Wenn man die Pollenkörner genauer betrachtet und die von Iversen und Troels-Smith (1950) vorgeschlagene Nomenklatur verwenden will, so taucht vorerst die Frage nach dem Charakter der Längsverdünnungen auf.

Bei *Welwitschia* scheinen die Verhältnisse klar zu liegen: Die breite Keimspalte ist ein echter Colpus; das Korn ist monocolpat; die Tälchen mit ihrer verdünnten Ektexine sind als Pseudocolpi zu bezeichnen. Die Beobachtung lehrt, daß die Ektexine der rund 20 (und oft bedeutend mehr) Intercolpia in der Längsmedianen verdickt und in der Querrichtung etwas vorgewölbt ist, nach den Pseudocolpen zu dünn wird, nach den Polen zu in voller Dicke in ein geschlossenes gemeinsames, also verdicktes Polarfeld geringer Ausdehnung übergeht. Die Ektexine des Polarfeldes erscheint ziemlich oft leicht von der Endexine abgehoben, flach-kappenförmig. Ein leichtes Abheben und Verfälteln der Ektexine ist, besonders in der Querrichtung, über das ganze Korn weg an einzelnen Stellen festzustellen; oft erscheinen aber auch große äquatoriale Partien von der Endexine abgehoben; ganz glatte Körner, auch ohne Polkappe, finden sich aber auch. An gut gedehnten (überdehnten?) Körnern zeigen aber oft

¹ Das Material zur Herstellung der Vergleichspräparate stammt aus unserem Institutsherbar und dem Herbarium Delessert in Genf. Herrn Direktor Prof. Dr. Baehni und dem Curator, Herrn Dr. Becherer, danke ich für ihr Entgegenkommen und ihre Mithilfe bestens. Einige Präparate verdanke ich Herrn Dr. Troels-Smith in Kopenhagen.

fast alle Tälchen hyaline fein-welligzackige Rißlinien, die denjenigen von *Ephedra* sehr ähnlich sind; dabei sind die Tälchen auch stark verbreitert, bandartig. Am Colpus läßt sich in Polansicht des Korns gelegentlich deutlich feststellen, daß die Endexine als glatter Kreisring (im optischen Querschnitt!) geschlossen durchgeht, während die Ektexine als blasig abgehobenes, dünnes Häutchen ohne die Rippenverdickungen die Colpusstelle überbrückt. Der Colpus nimmt übrigens im gedehnten Zustand einen Sechstel bis einen Fünftel des Äquatorumfangs ein.

So eindeutig monocolpat die *Welwitschia*-Mikrospore ist, so sehr reizt es vom allgemeinen pollennmorphologischen Standpunkt aus zum Widerspruch, wenn man das schöne «stephanocolpate» Korn mit den monocolpaten und doch meist nierenförmigen Pollenformen zusammenwirft. Für die phylogenetische Wertung der *Welwitschia*-Mikrospore ist die Frage von Bedeutung: War die *Welwitschia*-Mikrospore ursprünglich monocolpat, bevor die Ektexine die rippenartigen Verdickungen herausdifferenzierte, oder hat sich hier einmal eine stephanocolpate Form durch Herausdifferenzierung eines Colpus zum Keimcolpus zu einem monocolpaten Korn umgebildet? Nach der ersten Auffassung müßte *Welwitschia* als primitiv aufgefaßt werden, nach der zweiten, auch gegenüber *Ephedra* als hochabgeleitet. Das Vorkommen von rippentragenden Mikrosporenformen in Perm und unterer Trias (Tschigurja je wa, 1954) legt den Gedanken nahe, daß die Gymnospermen früh einen rippenverstärkten Pollentyp herausdifferenziert haben mit einem solche Rippen nicht tragenden Kornsektor (ähnlich wie etwa bei *Abies* und anderen der Rückenkamm stark verdickt erscheint). Bei dieser Betrachtungsweise kann das Korn nicht als streng monocolpat differenziert bezeichnet werden (analog *Pinaceae*), keimt aber doch mit einem einfachen Riß. Mir scheint diese Auffassung auch deshalb den Verhältnissen am ehesten gerecht zu werden, weil die Rippen morphologisch einfach sind (im Gegensatz zu *Ephedra*). Dagegen ist *Ephedra* vielleicht als Typ aufzufassen, der im Verlauf stärkerer xerothermer Adaptation ein hochdifferenziertes Faltsystem entwickelt hat zur Kompensation temporärer Wassergehaltsschwankungen; dabei wäre das Aussparen einer Keimrißstelle aufgegeben worden unter Übernahme dieser Funktion durch die zahlreichen Ektexineverdünnungen. Für eine solche Entwicklungsrichtung spricht auch der Umstand, daß die bekannte hyaline Linie als scharf differenzierter Graben bei den wahrscheinlich primitiveren Formen der Sektion *Alatae* noch gar nicht ausgebildet ist, während sie bei den *Leptocladae* sogar zur Bildung jenes typischen Verästelungssystems weiterschreitet.

Bei *Ephedra*, das auf den ersten Blick so ähnlich aussieht, ist doch verschiedenes anders. Einmal sind hier die Rippen anders gebaut: Sie bestehen jede aus zwei in der Mitte verdickten Längsschienen besonderer optischer Dichte und Färbbarkeit und einem optisch lichten und oft nicht weniger breiten Mittelstreifen mit locker gestellten, groben Columellae

(vgl. Abb. 3). Gelegentlich ist dieser Mittelstreifen so hell und so gut begrenzt (besonders bei vielrippigen Formen), daß er fast der Erscheinung der bekannten hyalinen Linien gleichkommt. Dadurch kann das Bild ein derart verwirrendes werden, besonders wenn durch Flachpressen der Körner die Oberseite der Unterseite aufliegt, daß ein genaues Auszählen der Rippen oder Tälchen fast unmöglich wird. (Für die befriedigende photographische Abbildung fossiler Körner kommt außer den weiteren Deformationen noch die Schwierigkeit hinzu, daß photographische Abbildungen nur in einer Ebene scharf sind.) Im Querschnitt zeigen die Rippen eine gewölbt dreieckige Form mit einem hyalinen, korneinwärts breiter werdenden Mittelteil, der aber doch außen von \pm gut gefärbter Substanz in dünner Schicht überdeckt ist, die die intensiv gefärbten Seitenschienen verbindet. (Ob die innere helle Partie Endexineausstülpungen darstellt oder — was mir wahrscheinlicher scheint — hyaline Ektexine, vermag ich nicht zu unterscheiden.) Zwischen diesen gegenüber *Welwitschia* differenzierteren Rippen, die offensichtlich die äquatoriale Dehnung des Korns erlauben, liegen die Tälchen mit den hyalinen Linien. Interspezifisch und intraspezifisch gilt die Regel, daß bei großen Rippenzahlen (etwa 20 bis 10) eine \pm gerade hyaline Linie durch die Mitte zieht und daß bei kleiner werdender Rippenzahl diese Linie vorerst wellig, dann zickzackförmig wird und schließlich Seitenästchen entwickelt, die sich bei besonders breiten Feldern noch verästeln können. Selten gabelt sich auch eine Mittellinie in zwei (Tafel 2, Figur 28) oder mehrere. Überlagert wird diese morphogenetisch und funktionsmäßig und vielleicht phylogenetisch bedingte Tendenz durch sippeneigene Tendenzen auf Vermehrung oder Verminderung der Verästelung. Hyaline Mittellinie und Seitenästchen stellen schmale und tiefe, von außen nach innen eingetiefte Gräben der Ektexine dar. Bei vielen Formen mit einfachen hyalinen Linien verbreitern sich diese bei einer Dehnung und erscheinen dann nicht mehr scharf begrenzt (vgl. die Tafelfiguren 29, 40, 42, 43). Ich neige deshalb dazu, manchen dieser Formen den Besitz grabenartiger hyaliner Linien abzusprechen.

Von besonderem Interesse ist die Gestaltung des Polarfeldes: Die verdünnten Mittelstreifen der Rippen vereinigen sich zu einem ausgesprochen dünnwandigen Polarfeld (vgl. die Polansichten der Tafeln 1 bis 3). Das deutet auch schon S t a p f (1889, S. 21) an. Damit in Zusammenhang steht offenbar das Aufreißen des Korns an einem Pol bei der Keimung (vgl. dazu Tafel 3, Figur 48), welcher Keimmodus freilich noch zu überprüfen ist. Unter der Voraussetzung, daß der Riß längs der hyalinen Linien erfolgt, wird man die lichten Stellen der Tälchen als echte Colpen bezeichnen (im Gegensatz zu den entsprechenden Stellen bei *Welwitschia*). Die optisch weniger dichten Mittelteile der Rippen werde ich als Rippenmittelstreifen bezeichnen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß im Bau der Ektexine zwischen *Welwitschia* und *Ephedra* recht große Unterschiede bestehen, die offen-

bar Ursache der abweichenden Keimungsweise sind. Es scheint mir durchaus möglich, *Welwitschia* auch bei ungenügend auffälliger Keimspalte zu bestimmen, sofern alle Merkmale berücksichtigt werden. Er schwerend ist, daß *Welwitschia* recht zart und vielleicht schlechter färbbar ist; überdies liegt vereinzelt in den Präparaten ein (unentwickelter?) *Ephedra*-Pollen, der sehr dünnhäutig ist und dadurch *Welwitschia* ähnelt.

Nach dieser allgemeinen Charakterisierung des *Ephedra*-Pollens, für den in Mitteleuropa keinerlei Verwechslungsmöglichkeit besteht (wenn man nicht kollabierten *Helianthemum*-Pollen bei schwacher Vergrößerung für *Ephedra* nimmt!), seien nun kurz die einzelnen Sippenhauptmerkmale angegeben. Wir folgen Staps System. In Klammer ist die Herkunft unseres Materials vermerkt. Die Größenangaben beruhen auf wenigen Messungen und werden deshalb nur allgemein angegeben — die Streuung ist übrigens eine sehr weite —; kleine Körner: zirka 40 bis 50 μ ; mittlere Körner: 50 bis 65 μ ; große Körner: 65 bis 85 μ ; in den wichtigeren Fällen Vergleich mit und Reduktion auf *Corylus* 33,3 μ als Standard.

I. Sektion: *Alatae*

1. Tribus: *Tropidolepides*

1. *E. alata* Decaisne (Algier): 7 bis 10 Rippen; Colpi stark wellig, seltener eckig werdend, vereinzelt aber ganz kurze Seitenästchen; mittlere Körner.
2. *E. strobilacea* Bunge (Turkestan, 2 Präparate): 14 bis 17 bis 20 Rippen; Colpi gerade; mittlere Körner.
3. *E. Przewalskii* Stapf: Kein Material erhältlich (weder in Wien, München, noch in Kew).

III. Sektion: *Pseudobaccatae*

4. Tribus: *Scandentes*

9. *E. altissima* Desf. (var. *algerica* Stapf, Algier): 7 bis 9 bis 15 Rippen; Colpi gerade, höchstens rauh, nie verästelt; mittlere Körner.
10. *E. foliata* Boiss. et Ky (Transkaspien): 14 bis 17 bis 20 Rippen; Colpi gerade; mittlere Körner.
11. *E. alte* C. A. Meyer (Palästina): 9 bis 15 Rippen; Colpi fast gerade, kaum rauh; mittlere Körner.
12. *E. fragilis* Desf. var. *Desfontainii* Poiret (Algier, Marokko): 9 bis 12 bis 15 Rippen; Colpi gerade, bei wenigrippigen Formen kleinwellig, sehr selten mit kleinen Seitenästchen; breite Formen; oft wellig abgelöste Ektexine an den Rippen. Pole oft wie spitz genabelt aussehend; mittlere Körner.
E. fragilis Desf. var. *campylopoda* C. A. Meyer (Kreta, Athen): 9 bis 12 bis 15 Rippen; Colpi allermeist gerade. Spindelige bis schmalovale Formen. Kleine bis mittlere Körner.

5. Tribus: *Pachycladæ*

13. *E. pachyclada* Boiss. (Himalaja) : 5 bis 9 Rippen; Colpi selten sozusagen gerade, meist kleinwellig oder kleinzackig mit meist wenigen kurzen Seitenästchen (diese selten gegabelt), selten etwas größer zackig, mit kurzen Seitenästchen; mittlere Körner (selten Monstrosität).
14. *E. sarcocarpa* Aitchinson: Kein Material erhältlich.
15. *E. intermedia* Schrenk et Meyer (Tibet, Iran) : 6 bis 10 Rippen; Colpi bei der var. *tibetica* Stapf ähnlich *E. pachyclada*, bei der var. *Schrenkii* Stapf oft auch mit langen, \pm rechtwinklig abgehenden Seitenästchen; große Körner, oft über 80μ (selten Monstrosität).

6. Tribus: *Leptocladæ*

16. *E. helvetica* C. A. Meyer (3 Proben Wallis).
17. *E. distachya* L. (Montpellier, Trient 2 Proben, Ungarn, Südrussland) : 3 bis 8 Rippen (meist 4 bis 6); Colpi schwach, seltener stark zickzackförmig, mit langen, meist unverzweigten, \pm geraden und \pm rechtwinklig abgehenden Seitenästchen, diese gelegentlich gegenständig abgehend; mittlere bis große Körner, gelegentlich über 70μ (bei *helvetica* oft ziemlich viele Monstrositäten, bei *distachya* selten).
18. *E. monosperma* C. A. Meyer (West-Mongolei) : 6 bis 10 Rippen; Colpi kleinwellig-zickzackförmig, meist mit wenigen und sehr kurzen Seitenästchen, selten \pm gerade; mittlere bis recht große Körner (vereinzelt Monstrositäten).
19. *E. gerardiana* Wallich var. *saxatilis* Stapf (Indien) : 11 bis 14 bis 16 Rippen; Colpi gerade; Rippen mit schmaler Kammlinie, die den Colpi gleicht; mittlere Körner.
20. *E. nebrodensis* Tineo var. *Villarsii* Grenier et Godron (Südfrankreich, Herzegowina) und var. *procera* (F. M.) A. G. (Armenien) : 4 bis 7 Rippen (meist 5 bis 6); Colpi meist unregelmäßig grob zickzackförmig, mit vielen langen und gebrochenen und oft gegabelten Seitenästchen (oft zwei Ästchen vom selben Punkt des Colpus nach derselben Seite abgehend); mittlere bis große, bei var. *procera* oft sehr große Körner bis über 80μ . Wie bei fast allen Arten, hier aber besonders häufig, existieren recht viele Kleinkörper von 30 bis 40μ Länge und kräftig-walnußartigem Aussehen. Die Rippen sind besonders scharf gekielt, die Wände dicker als bei der Mehrzahl der *E. distachya*-Körper.
21. *E. equisetina* Bunge (Turkmenien) : 4 bis 6 (bis 7) Rippen; Colpi unregelmäßig groß- bis klein-zickzackförmig, mit lan-

gen, gebogenen und hie und da verzweigten Seitenästchen, die selten gegenständig abgehen; große Körner, gelegentlich über 80 μ .

Zusammenfassend kann gesagt werden:
die Rippenzahl ist

klein (4 bis 7) bei den *Leptocladae* (ausgenommen *monosperma, gerardiana*),

mittel (7 bis 10) bei *E. alata, (altissima), Pachycladae, E. monosperma,* groß (10 bis 15 bis 20) bei *E. strobilacea, gerardiana, Scandentes;*

die Colpi sind

gerade bei *E. strobilacea, gerardiana, Scandentes*, selten bei *E. pachyclada,*

kleinwellig oder kurz zickzackförmig bei *E. alata, Pachycladae, E. monosperma*, als Ausnahme bei *E. distachya, nebrodensis,*

grob zickzackförmig und verästelt bei *E. intermedia* var. *Schrenkii, Leptocladae* (ohne *E. monosperma* und *gerardiana*).

Es sei betont, daß eine eingehende pollenmorphologische Bearbeitung der Gattung *Ephedra* die Variabilität innerhalb jeder Sippe genauer untersuchen müßte, als es in diesem Zusammenhang geschehen ist. Speziell auch die Größenvariabilität ist ganz beträchtlich.

d) Ergebnisse des morphologischen Vergleiches des fossilen Pollens mit den pflanzengeographisch und ökologisch in Frage kommenden Arten

Wie schon erwähnt, gehören rund zwei Drittel unserer fossilen *Ephedra*-Körner dem *Distachya-Typ mit verzweigten Colpen* an.

E. intermedia kann offenbar auf Grund der geringeren Rippenzahlen ähnlicher fossiler Körner ausgeschlossen werden. (Mir war allerdings kein Material der var. *glaucia* Regel zugänglich, die verbreitungsmäßig eher in Frage käme als die beiden untersuchten Varietäten *tibetica* und *Schrenkii*.)

So bleiben zur engeren Wahl die *Leptocladae* ohne *E. monosperma* und *gerardiana*; die erste ist auch pflanzengeographisch unwahrscheinlich. Es handelt sich also noch um drei Arten: *E. distachya* (inkl. *helvetica*), *nebrodensis* und *equisetina*.

E. distachya darf als sichere Glazialpflanze des Alpennordrandes bezeichnet werden. Die Mehrzahl der fossilen Körner stimmt so vollkommen mit rezenten Körnern dieser Art überein, daß dem vorwiegend pflanzengeographisch begründbaren Schluß nichts im Wege steht.

E. nebrodensis: Eine geringere Zahl von Körnern, aber doch recht viele, zeigen Abweichungen von typischen *distachya*-Körnern, wie sie zwar gelegentlich auch bei dieser Art selbst auftreten können, jedoch so

zahlreich erscheinen, daß man die Überzeugung gewinnt, daß *E. nebrodensis* unbedingt ebenfalls im Material vertreten ist. Die Vermutung wird durch die heutige Verbreitung im unteren Rhonetal und im mittleren Adriagebiet (siehe Abbildung 1) stark gestützt. Körner wie die hie und da vorkommende walnußartige Kleinform (Tafel 1, Figur 9), Körner mit ungemein unregelmäßig verzweigter Colpusfigur (Tafel 1, Figur 13) und Formen mit wenig bewegter Colpuszeichnung (Tafel 1, Figur 10), auch sonst besonders dickwandige Körner mit hohen Rippenkämmen sprechen deutlich für *nebrodensis*-Beteiligung am Kollektiv.

E. equisetina mit ihrem großen innerasiatischen Gebirgsareal und einem Vorposten am Kaspisee darf angesichts unserer späteren Feststellungen nicht völlig ausgeschlossen werden, obschon sie pflanzengeographisch weniger wahrscheinlich ist als die obgenannten Arten. Auch ist sie vielleicht als Scheinbeerenträgerin und zoolochore Pflanze in geringerem Maße glaziale Wanderpflanze als die anemochore *E. strobilacea*. Ich sehe vorläufig keine Möglichkeit eines direkten morphologischen Nachweises.

Das restliche Drittel unserer fossilen *Ephedra*-Pollenkörner gehört dem *Strobilacea-Scandentes*-(oder *Fragilis*)-Typ mit geraden Colpen an. Zahlreiche Vergleiche und mehrfaches Durchmustern meines Fossilmaterials überzeugten mich, daß die Körner mit geradem Colpus folgenden Typen angehören: zirka 90 % dem *E. strobilacea*-Typ und zirka 10 % dem *E. fragilis* var. *campylopoda*-Typ.

Angesichts des überraschenden Befundes betrachten wir zunächst die Verbreitung der Arten der Tribus *Scandentes* genauer (vgl. Abb. 1): *E. altissima* ist heute rein west-nordafrikanisch verbreitet. *E. alte* bewohnt Ägypten und Syrien. *E. foliata* bewohnt die warmen Randgebirge Südpersiens bis nach Indien, dazu einige Punkte nördlich des Iran in Turkestan. Diese drei Arten fallen aus pflanzengeographischen Gründen sicher außer Betracht; die letzte läßt sich obendrein auf Grund der Rippenausbildung (siehe unten) und der großen Rippenzahl morphologisch ausschließen. In bezug auf *E. fragilis* haben wir schon erwähnt, wie nahe es läge, ihr die fraglichen fossilen Körner zuzuschreiben, da sie heute vom östlichen Mittelmeergebiet an bis nach Dalmatien hinauf verbreitet ist. Wir lassen dabei aus früher erwähnten Gründen die Unterart *Desfontainii* aus der Diskussion und betrachten nur die var. *campylopoda*. Staph (1889, S. 31) erwähnt, daß die meisten Arten der Gattung *Ephedra* außerordentlich anpassungsfähig sind, daß aber die *Scandentes* und auch *E. fragilis* «mediterran im engeren Sinne» seien und «nirgends in Gebiete mit strenger Winterkälte übergreifen». Dieser Hinweis hat um so mehr Gewicht, als die ganze Tribus der *Scandentes* klimmende Sträucher mediterraner Busch- und Baumbestände darstellt; einige Arten gedeihen dazu auch auf offenen felsig-sandigen Standorten und bilden dann hängende oder aufrechte Sträuchlein mit sehr brüchigen Ästen. *E. fragilis* scheint

sich, besonders in ihrer Unterart *campylopoda*, am weitesten von den Gewohnheiten der verwandten Arten zu entfernen: sie klimmt kaum und dringt stellenweise (Kleinasiens, Syrien) von ihren normalen Küstenstandorten sporadisch ins Landesinnere vor. Sie ist auch die einzige Art nord-mediterraner Küstengebiete in dieser Tribus.

Aus der Betrachtung der Tribus *Scandentes* folgt, daß einzig *E. fragilis* in Frage kommen kann, daß aber *ein fossiles Vorkommen von E. fragilis bei uns aus ökologischen Gründen keineswegs so wahrscheinlich ist, wie es aus geographischen Gründen zu sein scheint*.

Die Frage, ob *E. strobilacea* im mitteleuropäischen Glazial und Spätglazial möglich sei, ist schwerer zu diskutieren. Die Pflanze stellt einen bis 2 m hohen Strauch dar, der heute im Iran und Turan Wüste und Steppe bewohnt. Als zu den *Alatae* gehörige Sippe besitzt sie geflügelte, trockene Früchte, die durch den Wind verbreitet werden, was den Wüsten- und Steppenstandorten angepaßt erscheint (die übrigen Scheinbeeren bildenden Formen sind wohl zooloch). Ob Mitteleuropa zur Eiszeit entsprechende Standorte bot? Wenn man die Karte Büdels über die Klimazonen Europas zur Würmeiszeit betrachtet (nach Woldstedt, 1954, S. 320), so fällt die vom Ural bis an den Ostrand der Alpen reichende Lößsteppe als Bindeglied zwischen dem innerasiatischen Raum und Mitteleuropa sofort in die Augen. Insbesondere die an den Gebirgsrändern direkt anschließende Frostschnitt-Tundra, auch der entsprechende schmale Streifen des nordischen Eisschildes (zum Teil vielleicht auch die Lößtundra im Raum zwischen alpiner und nordischer Vereisung), bot augenscheinlich der Art gute Verbreitungs- und Lebensmöglichkeiten. Wenn man die häufigere und intensivere Luftbewegung des Eiszeitklimas und die Windfruchtigkeit der Art hinzunimmt, dazu die erhöhte Kontinentaltität der Eishochstände und Rückzugsphasen, so spricht von ökologischer Seite nichts gegen die Möglichkeit des Auftretens von *E. strobilacea* nördlich der Alpen zur Würmeiszeit. Wollten wir nun noch die Frage stellen, ob 10 000 Jahre Eiszeit etwa genügt hätten für die Durchwanderung der 4000 km langen Strecke, ob durchschnittliche Jahressprünge von 400 m möglich seien, sostellten wir die Probleme in unzulässiger Weise auf den Kopf. Die Art ist nämlich zur Eiszeit nicht aus dem heutigen Verbreitungsgebiet zu uns hergekommen, sondern aus einem präglazialen und völlig unbekannten, das ja ebensogut auch nur in Ungarn oder Südrußland gelegen haben mag. Analogieschlüsse vom aktuellen Interglazial auf frühere Interglaziale mögen für große Allgemeinzüge zutreffen. Für die Beantwortung von Einzelfragen des Überdauerns von allfälligen Eiszeitpflanzen früherer Glaziale sind sie völlig unzuverlässig. Es läßt sich nämlich vermuten, daß die zerstörenden Einflüsse menschlicher Kulturen in unserem Interglazial auf die Verbreitung solcher Pflanzen ein Mehrfaches dessen betragen, was sie in früheren Interglazialen ausmachten. Unsere Feststellung von *E. strobilacea* in Mitteleuropa läßt sich durch eine solche

Scheinfrage nicht auf ihren Wahrheitsgehalt prüfen. Diese Prüfung muß am Fundobjekt selbst erfolgen. Alsdann kann man die Frage stellen, wie es kommt, daß die Art heute 4000 km weit ausgerottet (nicht ausgewandert!) ist. Aus dieser Prüfung geht hervor, daß man das glaziale Auftreten innerasiatisch-südosteuropäischer Arten in Mitteleuropa als wohlbegündete Möglichkeit im Auge behalten muß.

Damit wenden wir uns getrost der direkten morphologischen Prüfung der geradcolpigen *Ephedra*-Formen zu. Diese muß sich logischerweise zur Hauptsache auf die Zahl und Beschaffenheit der Rippen stützen. Die drei hier zu betrachtenden Arten weisen folgende Rippenzahlen auf:

<i>E. fragilis</i> var. <i>campylopoda</i>	<i>E. gerardiana</i> var. <i>saxatilis</i>	<i>E. strobilacea</i>
9—12—15	11—14—16	14—17—20

Die Zählung der Rippen ist am rezenten Material nur möglich, wenn man durch Einbettung in Glycerin (Glyceringelatine deformiert häufig) für die Erhaltung vollgequollener Körner und Drehbarkeit in senkrechte Stellung sorgt. Kleine Unsicherheiten bleiben auch beim Zählen vom Pol aus bestehen, da sich gelegentlich Rippen verzweigen (vgl. die Tafel fig. 24, 26, 28, 41).

Am fossilen Material sind meist so viele Veränderungen erfolgt, daß die Körner flachgepreßt oder (häufig!) der Länge nach eingefaltet oder leicht zerstört sind und in keinem Fall mehr so schön quellen wie rezente Körner. Zuverlässige Zählung der Rippen ist an diesen meist auch nicht senkrecht aufrichtbaren Körnern geradezu selten möglich. (Eine schöne Ausnahme stellt das Korn Tafel 3, Fig. 47 bis 50, dar.) Ich kann nur sagen, daß mein Fossilmaterial Rippenzahlen zwischen 8 und 18 aufweist. Das spricht dafür, daß *mindestens zwei Arten* vertreten sein müssen.

Die Trennung der drei Arten wird möglich anhand ihres abweichen den Rippenbaus (in bemerkenswerter Übereinstimmung mit ihrer verschiedenen Tribus-Zugehörigkeit!). Über die ungefähre Gestalt des Rippenquerschnittes und das sich daraus ergebende Bild der Aufsicht von

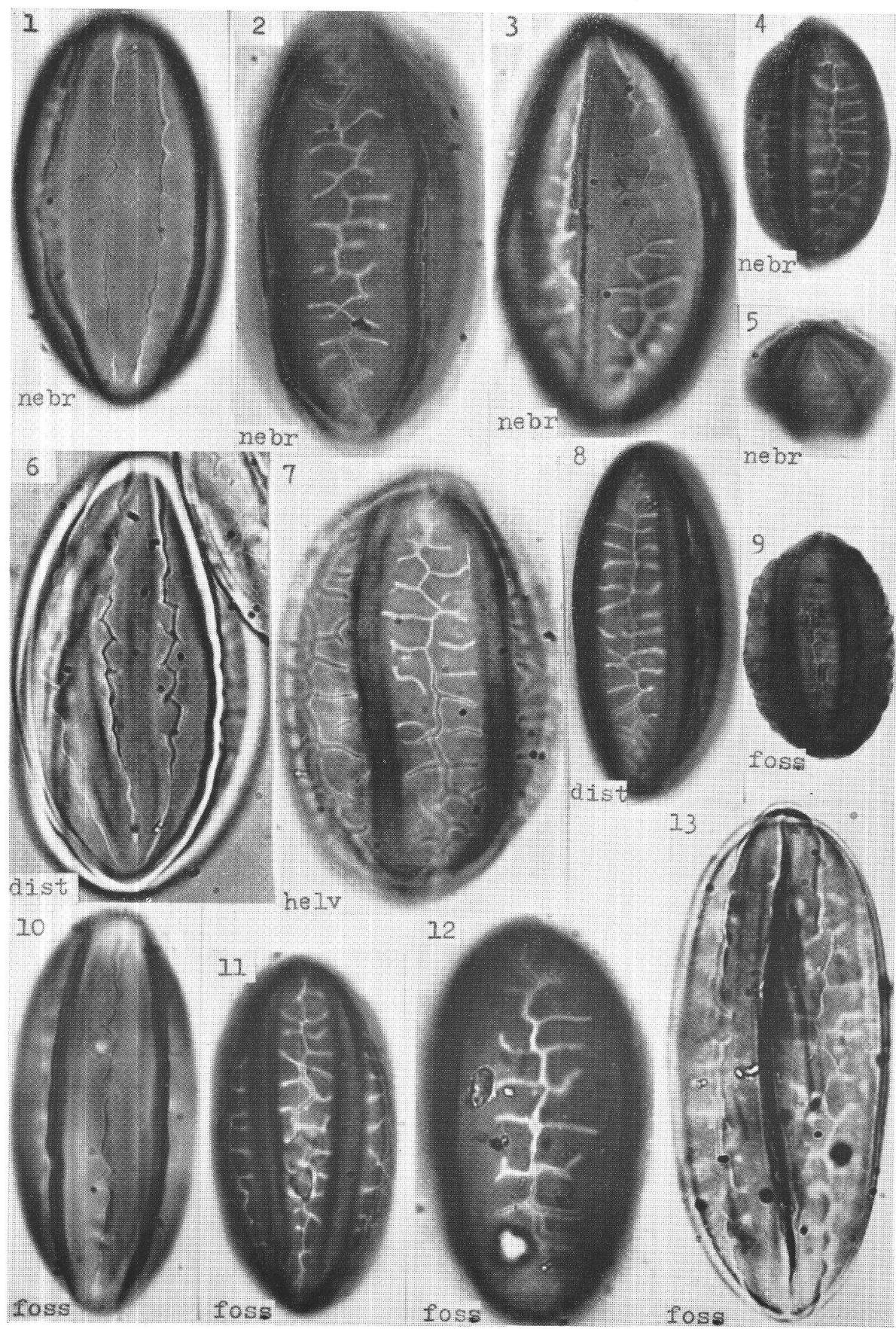
Tafel 1

Ephedra nebrodensis var. *Villarsii*. 1. Rhenetal. Korn mit ungewöhnlich wenig bewegtem und verzweigtem Colpus. 2. Rhonetal. Korn mit normal verzweigtem Colpus. 3. wie 2. 4. Basses-Alpes. Unter vielen normalen Körnern hie und da diese kleine gedrängte (walnußartige) Form. 5. Basses-Alpes. Schräge Polansicht eines normalen Korns.

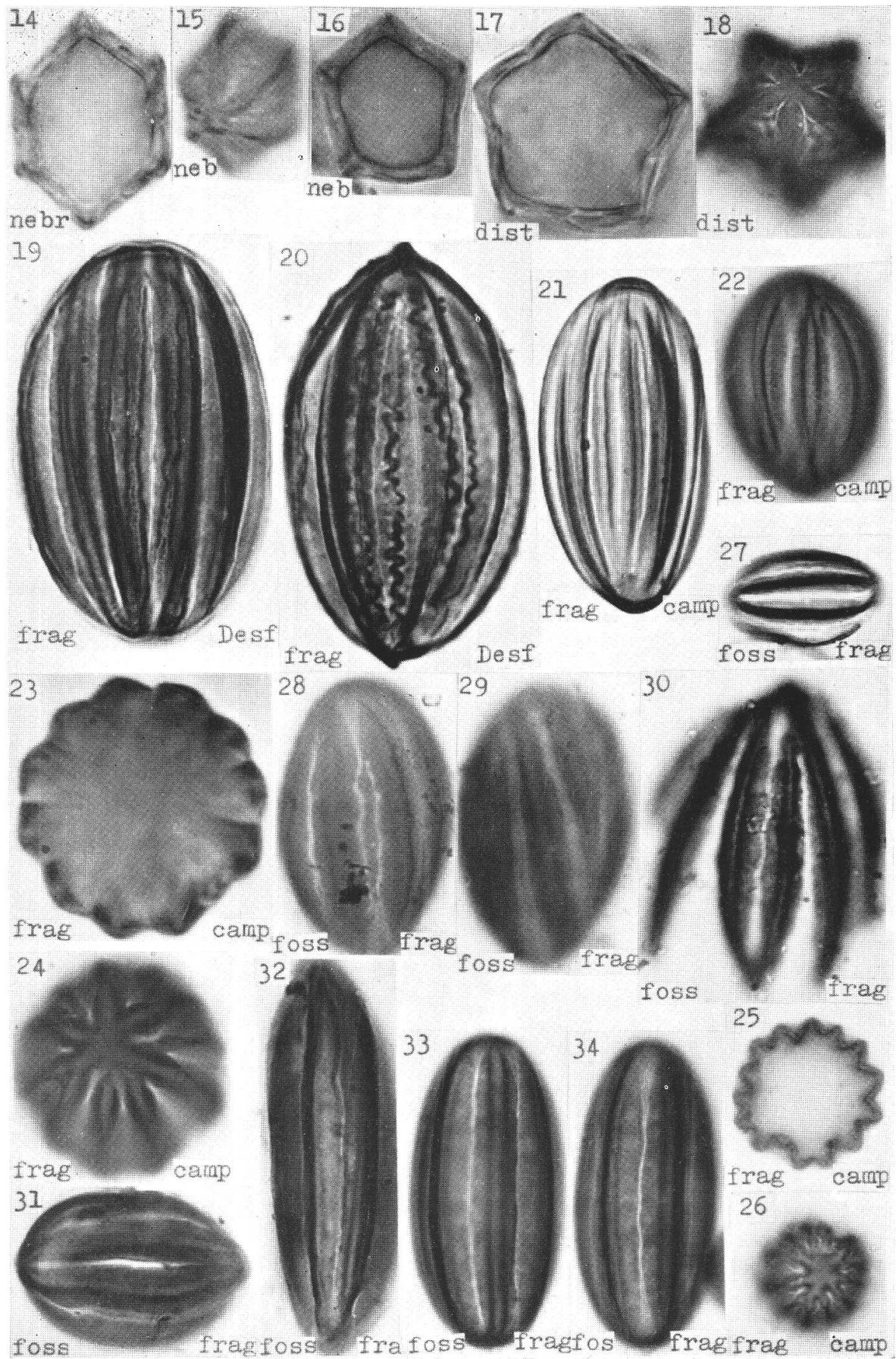
Ephedra distachya. 6. Ungarn. Ungewöhnlich wenig verzweigter Colpus. 7. Ssp. *helvetica* C. A. Meyer. Wallis. Normal verzweigter Colpus. 8. Trient. Normalform. *Fossile Körner*. 9. Faulensee XIV, 355 cm, Präboreal (*E. nebrodensis* ?). 10. Faulensee XIV, 260 cm, Anfang Boreal (*E. nebrodensis* ?). 11. Faulensee XIV, 370 cm, Präboreal (*E. distachya*?). 12. Murifeld b. Bern II, 310 cm, Präboreal (*E. distachya*). 13. Murifeld II, 340 cm. Anfang Präboreal (*E. nebrodensis* ?).

(Alle Figuren Vergrößerung 800×)

Tafel 1



Tafel 2



außen orientiert die leicht schematische Abbildung 3. (Durch die Schraffur sind nur die Tonwerte bei Fuchsinfärbung angedeutet, keine Strukturen.) Man vergleiche in allen Fällen mit den angegebenen photographischen Tafelfiguren.

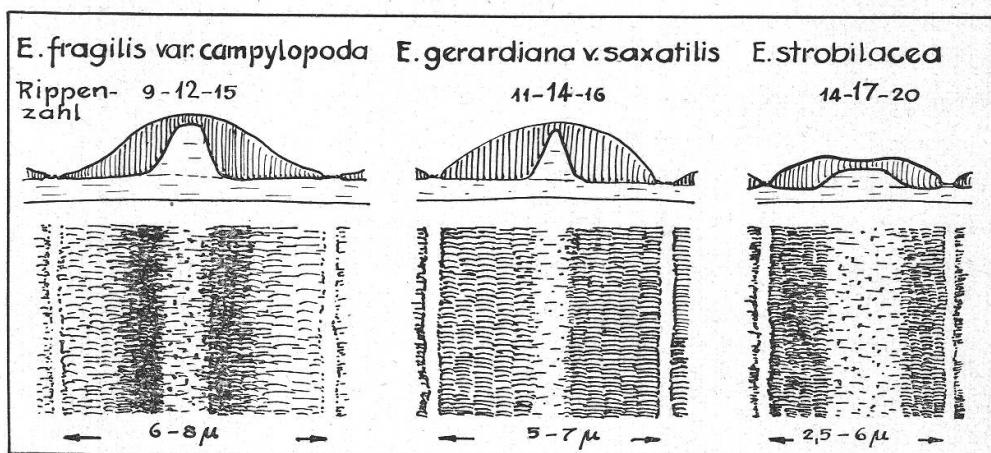


Abbildung 3

Bau und Struktur der Rippen dreier Arten von *Ephedra* mit geraden Colpen; oben im Querschnitt, unten in der Aufsicht
(Durch die Schraffur sind nur Tonwerte der mit Fuchsinfärbung
Teile angedeutet.)

E. gerardiana ist gekennzeichnet durch einen ausgesprochen schmalen Mittelstreifen der Rippen und dunkle Randleisten, die den Mittelstreifen an Breite übertreffen (Tafel 3, Fig. 35—39). Diesen Typ glauben wir in unserem Fossilmaterial nirgends gefunden zu haben.

Tafel 2

- Ephedra nebrodensis* var. *procera*. 14. Opt. Querschnitt. Stark betonte Rippenkanten.
15. Do. Polansicht. 16. Do. Opt. Querschnitt.
Ephedra distachya. 17. Opt. Querschnitt. 18. Trient. Polansicht. (Das Spreizen der Colpi nach der Tiefe ist optisch bedingt.)
Ephedra fragilis var. *Desfontainii*. 19. Algier. Intercolpiumkiele schwach wellig. 20. Algier. Ektexine an den Intercolpiumkielen wellig gefältelt.
Ephedra fragilis var. *campylopoda*. 21. Kreta. Seitenansicht eines vielcolpigen Korns. 22. Athen. Seitenansicht eines wenigcolpigen Korns. 23. Athen. Opt. Querschnitt eines Korns mit mittlerer Colpenzahl. 24. Athen. Polansicht. 25. Athen. Opt. Querschnitt durch vielcolpiges Korn, das stärker geschrumpft ist. 26. Do. Polansicht desselben Korns
Fossile Körner von *Ephedra fragilis*. 27. Schynige Platte V, 1900 m ü. M., 116 cm, Subboreal? 28. Obergestelen, Simmental, 1800 m ü. M., 615 cm, Präboreal. Ansicht. 29. Gleicher Korn, Unterseite von innen. 30. Faulensee XIV, 420 cm, Anfang Präboreal. 31. Faulensee XIV, 440 cm, Jüng. Dryas. 32. Faulensee XIV, 500 cm, Alleröd Anfang. 33. Faulensee XIV, 300 cm, Präboreal/Boreal. Kornoberseite. 34. Gleicher Korn, Unterseite von innen. (Alle Figuren Vergrößerung 800X)

E. strobilacea weist dagegen einen breiten, hellen Mittelstreifen und eher schmalere, dunkle Randleisten auf (Tafel 3, Fig. 40 bis 45). Zahlreiche Körner dieses Typs konnten fossil nachgewiesen werden; gute Beispiele stellen die Tafelfig. 46 bis 51 dar. Die Mehrzahl der ihrer großen Rippenzahl nach hierher gehörigen Körner ist aber durch Pressung und Schrumpfung und Faltung zu magern, linienreichen Spindelformen verändert (Tafel 3, Fig. 52 bis 54), die das genannte Rippenmerkmal nur an einzelnen Stellen erkennen lassen (oft schön bei sich abspaltenden Teilen der Körner). Schmalheit und große Zahl der Rippen gestatten aber meistens auch bei den schlechtest erhaltenen Körnern eine zuverlässige Zuordnung zu dieser Art. *Rund 25 % aller in meinen Profilen bis heute gefundenen Ephedra-Körner gehören Ephedra strobilacea an.*

E. fragilis-Pollen (vorwiegend der var. *campylopoda*) fällt durch die Breite der Rippen und ihre relativ geringe Zahl sofort auf. Ihre Rippen zeigen einen recht breiten, hellen Mittelstreifen, der von zwei dunklen Linien begrenzt ist, an die sich außen recht breite, hellere Flankenbänder anschließen (Tafel 2, Fig. 19 bis 24). Diese Rippengestaltung scheint den *Scandentes* eigen zu sein. *Rund 3 bis 4 % meiner fossilen Ephedra-Körner gehören deutlich diesem Ephedra fragilis-Typ an* (vgl. Tafel 2, Fig. 28 bis 34).

3. Diskussion der Ergebnisse und Zusammenfassung

- a) Vier verschiedene *Ephedra*-Arten, *E. distachya* (inkl. *helvetica*), *nebrodensis*, *fragilis* var. *campylopoda*, *strobilacea*, konnten für den Alpennordrand und die Zeit von der ältern Dryas (also wohl Ende des Glazials) bis über das Präboreal hinaus, in höheren Lagen wahrscheinlich bis ins Boreal (oder ins Subboreal?) nachgewiesen werden. (Das Vorkommen von *E. nebrodensis* konnte dabei wegen zu geringer konstanter Unterschiede gegen *distachya* nicht einwandfrei bewiesen werden, ist aber pollennmorphologisch und pflanzengeographisch höchst wahrscheinlich.) Das Hauptgedeihen der Gattung fällt in die Zeiten der Waldlosigkeit oder lichten Wälder und damit in den Tieflagen bis zu zirka 1000 m Höhe vorwiegend in die Zeit der Ältern Dryas (nach dem Eisfreiwerden) mit einem späteren Aufflackern im Präboreal im Anschluß an die Jüngere Dryas. In den Höhen oberhalb zirka 1000 m ist das Präboreal (zum Teil vielleicht auch noch das Boreal) die klimatisch und konkurrenzmäßig günstigste Zeit für eine Massenentfaltung, wie sie das Tiefland in der ältern Spätglazialzeit wohl aus klimatischen Gründen nicht gekannt hat. Die letzten Spuren reichen vielleicht ins Subboreal (Schynige-Platte, 1900 m) und scheinen schließlich der Konkurrenz durch Wälder, Gebüscheformationen, Rasengesellschaften und Heiden,

sicher aber auch dem Einfluß der subatlantischen Klimaverschlechterung erlegen zu sein.

- b) Die Hauptmenge der festgestellten *Ephedra*-Pollenkörner, zwei Drittel bis drei Viertel, gehört den Arten *E. distachya* und *nebrodensis* an. Beide Arten haben ihr nordmediterranes Areal ganz wesentlich nach Norden, bis nach Nordeuropa hinauf, erweitert. Beide Arten sind nicht als mediterran aufzufassen; sie sind auch heute weit in südosteuropäische, süd- und mittelasische Gebiete hinein verbreitet, die erstgenannte bis nach Südsibirien, die zweite bis in den Westhimalaja. Ihr Übergreifen auf kühtere und kontinentalere Gebiete zur Glazial- und Spätglazialzeit beruht wohl auf dem Verschwinden der Bewaldung und der Schaffung junger Rohböden. Als glaziale Ursprungsgebiete kommen für größere Teile Europas nicht allein die westlichen Mittelmeergegenden, sondern auch die östlichen und südöstlichen kontinentalen Gebiete Europas und Westasiens in Frage. Das heutige am Nordrand des Areals fast punktförmige Vorkommen von *E. distachya* (*helvetica*) im Wallis, im Vintschgau, bei Trient, im Piemont und in den Westalpen dürfte meist als spärliches Zufluchtvorkommen (Refugium) im ursprünglich vereisten Gebiet aufzufassen sein, vereinzelt vielleicht auch als sekundäres Vorkommen auf entwaldeten Bergflanken.
- c) Von ganz großem Interesse ist der Nachweis von *Ephedra strobilacea* am Nordrand der Alpen während der Glazial- und Spätglazialzeit und in Höhen bis gegen 2000 m im frühen Postglazial. *E. strobilacea* lebt heute im iranischen und turanischen Wüstengebiet. Einmal zeichnet sich damit eine ungeheure Dynamik der pflanzengeographischen Verhältnisse Mitteleuropas während der letzten Glazial- und Postglazialzeit ab. Dann aber wird damit der Charakter der längst bekannten glazial-spätglazialen *Artemisia*-Heiden geklärt und akzentuiert. Die nordischen Funde von *Centaurea cyanus* (Iversen, 1947, 1951) in Dänemark, Holland, England, Norddeutschland schließen sich den extrem kontinentalen Funden unserer südlicher gelegenen Gebiete harmonisch an.
So sehr man die örtlichen Standortsbedingungen der jungen kiesig-sandigen und lichtoffenen Böden der vergletschert gewesenen Gebiete als Hauptbedingung für das Vorkommen solcher Steppenelemente betrachten will und sich hüten möchte, Bedingungen der Trockensteppe für das Hoch- und Spätglazial anzunehmen, wird man doch wohl die heutigen kontinental-asiatischen Steppenpflanzenvorkommen umgekehrt auch nicht als Relikte oder gar Refugien einer weiten Verbreitung feucht-kalter Zeiten des Glazials und Spätglazials ansprechen können. Mir scheint, daß wir die reichlichen *E. strobilacea*-Funde als Zeichen eines kontinentalen, winter-

kalten und eher sommerwarmen und -trockenen Klimas betrachten müssen. (Wenn wir die für Würm heute mehrfach angenommene Jahrestemperaturerniedrigung von 10° so verteilt denken, daß der Winter 15°, der Sommer 5° kälter ausgefallen wäre, so erhalten wir eine Steigerung der thermischen Kontinentalität, wie sie den Gebieten östlich des Kaspisees in der Gegenwart entspricht. Eine gewisse Niederschlagsarmut und veränderte Verteilung während des Jahres könnte die ökologischen Verhältnisse in der angedeuteten Richtung verschärfen.)

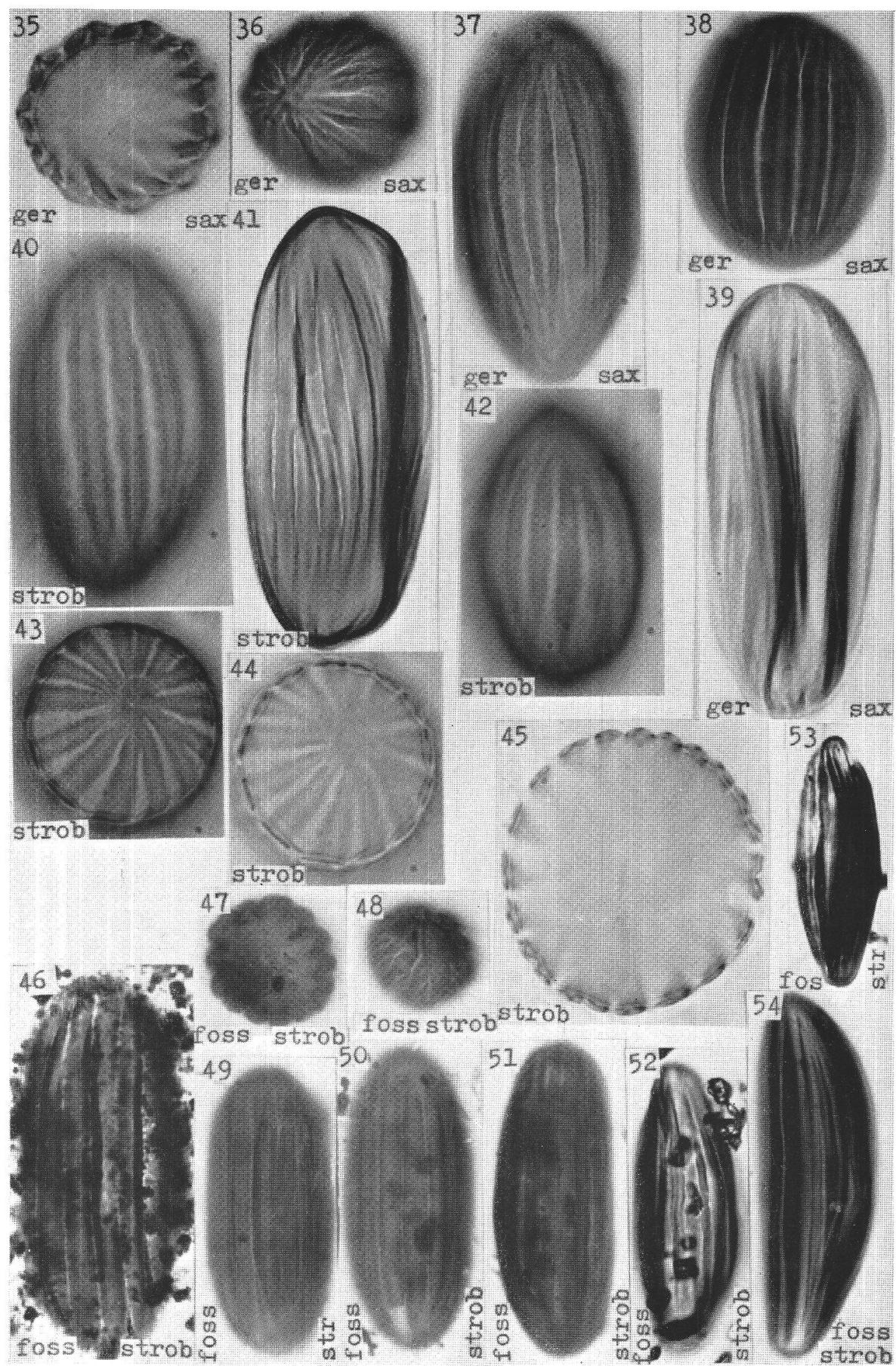
- d) Die durch das Auftreten von *E. strobilacea* nahegelegten Überlebungen werden durch die besondere örtliche Beschränkung von Funden von *E. fragilis* var. *campylopoda* unterstrichen. Diese konnte nämlich bis jetzt auf der schweizerischen Hochebene (Murifeld bei Bern u. a.) nicht nachgewiesen werden, dagegen relativ häufig in Faulensee am Thunersee, dazu vereinzelt in größerer Meereshöhe im Präboreal und später. In Faulensee erreichen *E. strobilacea* und *E. fragilis* ungefähr gleiche Werte von 15 % des *Ephedra*-Pollens; den Rest bilden Pollen des *distachya-nebrodensis*-Typs. *E. fragilis* reicht in Faulensee überdies nicht in die ältere Dryaszeit zurück. Offenbar röhrt diese Verteilung daher, daß das Thunerseetal auch schon zur Spätglazial- und frühen Postglazialzeit klimatisch günstiger, milder war als die Hochebene. Die heute starke Föhntätigkeit wird wohl schon damals die Hauptursache neben der ausgleichenden Wirkung der Seen gewesen sein. Die rauhern und kontinentalen Lagen der Hochebene und der höhern Berghöhen weisen bis über doppelt so hohe *E. strobilacea*-Beteiligung auf: Murifeld bei Bern 26 %, Bruchsee, 1500 m, 35 %.
- Im Gegensatz zur kontinentalen *E. strobilacea*, die unser Gebiet wohl im Glazial selbst erreicht hat, scheint *E. fragilis* var. *campylopoda* erst in der Aufwärmphase des Würmglazial-Endes aus den

Tafel 3

Ephedra gerardiana var. *saxatilis*. 35. Indien, Himalaja. Opt. Querschnitt. 36. Gleches Korn, Polansicht. 37. Do. Seitenansicht. 38. Do. Seitenansicht. 39. Do. Ansicht eines leicht verfalteten Korns.

Ephedra strobilacea. 40. Turkmenien. Seitenansicht. 41. Do. Seitenansicht. 42. Do. Seitenansicht. 43. Do. Polansicht. 44. Do. Opt. Querschnitt. 45. Do. Opt. Querschnitt. Fossile Körner von *Ephedra strobilacea*. 46. Faulensee XIV, 610 cm, Ältere Dryas. 47—50. Chutti 1939, Simmental, 925 m ü. M., 582 cm, Ende Ältere Dryas. Alles dasselbe Korn: Opt. Querschnitt, Polansicht mit Riß von Colpus zu Colpus über den Pol, Seitenansicht, Aufsicht und Hinterseite von innen. 51. Obergestelen, Simmental, 1800 m ü. M., 615 cm, Präboreal. 52. Obergestelen, Simmental, 1800 m ü. M., 575 cm, Präboreal/Boreal. 53. Schynige Platte V, 150 cm, Boreal?. 54. Murifeld b. Bern II, 530 cm, Ältere Dryas. (Alle Figuren Vergrößerung 800X)

Tafel 3



Leere Seite
Blank page
Page vide

südöstlichen Mittelmeer- und Balkangegenden in unsere Gegenden eingewandert zu sein. Anders als bei der windfrüchtigen *E. strobilacea* haben hier vielleicht Zugvögel, möglicherweise auch schon über die Alpenpässe hinüber, die Samen der Scheinbeeren der *E. fragilis* in die Föhntäler der Nordalpen gebracht. Heute sind diese wohl schon damals mehr punktförmigen Vorkommen erloschen, und die Art ist auf die nordostmediterranen Küstengebiete von Dalmatien an südwärts zurückgedrängt.

Zahlreiche weitere Fragen in bezug auf die spät- und frühpostglaziale Vegetationsentwicklung und Klimaänderung knüpfen sich an diese Feststellungen. Sie sollen, zusammen mit den Diagrammen, die hier nicht wiedergegeben wurden, später bearbeitet und publiziert werden.

Summary

Among the most interesting finds of late- and postglacial pollenflora are the single pollencorns of *Ephedra* in Northern and Central Europe during the last years. The author can add by palynological investigations about 350 corns of *Ephedra* in the northwestern part of the Alps. He has tried on the base of this ample material to determine species contained. The study of almost all species of the mediterranean and Western-Asia regions led him to recognize four species: *E. distachya*, *nebrodensis*, *strobilacea* and *fragilis* var. *campylopoda*. The first two form an amount of about 70 % of all *Ephedra*-pollencorns found. *E. strobilacea* reaches up to 25 to 35 % in more continental sites, whereas *E. fragilis* seems to be restricted to sites clearly milder today. Details of pollenmorphology and recent geographical repartition are shown in figures. Phytogeographic consequences and the possible climatic meaning of these results are discussed in the text.

Zitierte Literatur

- Beug, H. J. Pollendimorphismus bei *Ephedra*. Die Naturwissenschaften **43**, 1956 (S. 332—334).
- Firbas, F. Die quartäre Vegetationsentwicklung zwischen den Alpen und der Nord- und Ostsee. Erdkunde **5**, 1951 (S. 6—15).
- Gams, H. Das Meerträubl (*Ephedra*) und seine Ausbreitung in Europa. Jahrb. Ver. z. Schutze d. Alpenpflanzen u. -tiere, München 1952 (S. 34—40).
- Hafsten, U. Pollen-analytic investigations on the late quaternary development in the inner Oslofjord area. — Universitet i Bergen Arbok 1956, Naturvit. rekke **8** (161 S.).

- I v e r s e n , J. *Centaurea cyanus*-Pollen in Danish Late-Glacial-Deposits. Medd. Dansk Geol. Før. **11**, 1947 (S. 197—200).
- Steppeelementer i den senglaciale Flora og Fauna. Medd. Dansk Geol. Før. **12**, 1951 (2 S.).
- The Late-Glacial Flora of Denmark and its Relation to Climate and Soil. — Danmarks Geol. Undersög. II, **80**, 1954 (S. 87—119).
- und T r o e l s - S m i t h , J. Pollenmorphologische Definitionen und Typen. Danmarks Geol. Undersög. IV, **3**, 1950.
- K i r c h n e r , O. Ephedra. In: Kirchner, Loew und Schröter, Lebensgeschichte d. Blütenpfl. Mitteleuropas 1, Stuttgart 1908.
- L a n g , G. Nachweis von Ephedra im Südwestdeutschen Spätglazial. Die Naturwissenschaften **38**, 1951 (S. 334).
- Zur späteiszeitlichen Vegetations- und Floengeschichte Südwestdeutschlands. Flora **139**, 1952 (S. 243—294).
- M a r k g r a f , F. Gnetales. In: Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien. Leipzig 1926.
- M e h r a , P. N., und K h o s h o o , T. N. Cytology of Conifers. Journ. of Genetics **54**, 1956 (S. 165—185).
- M e y e r , C. A. Versuch einer Monographie der Gattung Ephedra. Mém. Acad. Imp. Sciences St-Pétersbourg, 6^e Sér., **7** (Teil V), 1849 (S. 225—298).
- S t a p f , O. Die Arten der Gattung Ephedra. Denkschr. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Klasse, **56**, 1889 (S. 1—112).
- T s c h i g u r j a j e w a , A. A. Structure du Pollen des Gnetales. Botaniska Notiser 1954 (S. 95—98).
- W e l t e n , M. Pollenanalytische Untersuchung von Bodenprofilen: Historische Entwicklung des Bodens und säkulare Sukzession der örtlichen Pflanzengesellschaften. Verh. Schweiz. Naturf. Ges., Pruntrut 1955 (2 S.).
- W o d e h o u s e , R. P. Pollen Grains. New York und London 1935 (574 S.).
- W o l d s t e d t , P. Das Eiszeitalter. Stuttgart 1954 (374 S.).
- Z a g w i j n , W. H. Pollenanalytische Untersuchung einer spätglazialen Seeablagerung aus Tirol. Geol. Mijnbouw **7**, 1952 (S. 235—239).