

**Zeitschrift:** Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich  
**Herausgeber:** Geobotanisches Institut Rübel (Zürich)  
**Band:** 20 (1943)

**Artikel:** Die Ostgrenze Fennoskandiens in pflanzengeographischer Beziehung  
**Autor:** Kalela, Aarno  
**Kapitel:** V: Die spät- und nacheiszeitlichen Wanderungen der Pflanzenarten und die Ostgrenze Fennoskandiens  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-307511>

#### 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:** 23.01.2026

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

Gewässer, in Nordrussland wiederum infolge des ebenso seltenen Vorkommens geeigneter Felsen- und Gewässerstandorte überhaupt.

## V. Die spät- und nacheiszeitlichen Wanderungen der Pflanzenarten und die Ostgrenze Fennoskandiens.

Wie bekannt, waren während der letzten Eiszeit Fennoskandinien, Dänemark — mit Ausnahme von Westjütland — die östlichen Teile Norddeutschlands, die baltischen Länder und Nordwestrussland vom Eis bedeckt. Der größte Teil Nordrusslands und namentlich auch die Halbinsel Kanin lagen indessen außerhalb des vereisten Gebietes (Ramsay 1898 b, Sauramo 1940).

Die Auswirkungen dieser, wie auch der vorangehenden Eiszeiten auf die im Vereisungsgebiet bis dahin herrschende Flora, waren naturgemäß im höchsten Grade verheerend. Doch entbehrte Fennoskandinien auch damals nicht ganz einer Pflanzendecke. Es kann nämlich als sicher betrachtet werden, daß sich an der West- und Nordküste Norwegens — z. T. in Form aus dem Eise emporragender Nunataks, z. T. in Form eines unvereisten Küstenvorlands — kleine eisfreie Gebiete befunden haben, wo die höheren Pflanzen die letzte Eiszeit überleben konnten (vgl. z. B. Nordhagen 1935, 1936). Dagegen hat man nicht nachweisen können, daß es an der Nordküste der Kolahalbinsel solche «Refugien» gegeben hätte (Tanner 1930, 1937).

Von den Fjeld- und Tundrapflanzenarten Fennoskandiens haben unzweifelhaft sehr viele (Cajander 1916, Nordhagen 1936), vielleicht geradezu die meisten (Nannfeldt 1935) in den Küstenrefugien Norwegens zu «überwintern» vermocht. Nach dem endgültigen Abschmelzen des Landeises haben sie dann von diesen Refugien aus, je nach ihrem Ausbreitungs- und Konkurrenzvermögen, ihr Verbreitungsgebiet erweitert. Als unmöglich dürfte ebenfalls nicht hinzustellen sein, daß sich unter den «Überwinterern», neben typisch arktisch-alpinen Arten, auch manche kälteertragende Meerestrandsfarnen wie auch solche befunden haben, deren Hauptverbreitung in Fennoskandinien in die subalpin-subarktische Birkenregion fällt (vgl. Nordhagen 1935, Nannfeldt 1935, Hultén 1937).

Arten, die in Fennoskandien oder überhaupt im ehemaligen Vereisungsgebiet in den auf die Eiszeit folgenden Jahrtausenden entstanden sind, gibt es nicht viele. Sie konzentrieren sich in der Hauptsache auf einige besonders formenreiche Gattungen, wie *Hieracium* und *Taraxacum*.

Mit Ausnahme der in Norwegen während der letzten Eiszeit «überwinternten» Arten und der eben erwähnten «jungen» Formen, sind sämtliche im Bereich des ehemaligen Vereisungsgebietes heute vorkommenden Pflanzenarten dahin nach dem Verschwinden des Landeises aus den angrenzenden Gebieten eingewandert.

Angesichts der oben dargestellten Tatsachen ist zu erwarten, daß die spät- und nacheiszeitlichen Wanderungen der Pflanzenarten imstande sein können, uns wichtige Beiträge zum Verständnis der beiderseits der Ostgrenze Fennoskandiens festzustellenden floristischen Sondercharaktere zu liefern.

### **Die von Osten und Südosten her stattgefundenen Wanderungen.**

Suchen wir nach einer Antwort auf die Frage, von woher die beiderseits der fennoskandischen Ostgrenze gelegenen Gegenden ihre Flora erhalten haben, so müssen wir uns vergegenwärtigen, daß sich diese Gebiete während der letzten Eiszeit in der Peripherie des Vereisungsgebietes befanden. Nach der herrschenden Auffassung (Ramsay 1898 b, Sauramo 1940) verlief nämlich die Ostgrenze des Landeises mitten durch den Mündungsarm des Weißen Meeres und westlich von Mesen zur Gegend nördlich von Wologda, um von dort verhältnismäßig schroff nach Südwesten abzubiegen. Im Norden wäre die Grenze mithin in großen Zügen mit der Ostgrenze Fennoskandiens zusammengefallen und hätte sich auch südlicher nicht mehr als vielleicht zwei- bis dreihundert Kilometer östlich von derselben befunden.

Beim beginnenden Zurückweichen des Eisrandes gegen Westen, wurden daher die auf der russischen Seite der Grenze liegenden Gebiete schon sehr früh von ihrer Eisdecke befreit. Unmittelbar in den Spuren des zurückweichenden Eises konnten die Pflanzenarten in diese Gebiete vor allem von Osten und Süd-

osten her einwandern, und eine unbehinderte Einwanderung hat von da an bis in unsere Zeiten stattfinden können.

Auch in den östlichen Teilen Fennoskandiens kam die Entwicklung der Vegetation schon früh in Gang. Bereits während der sogenannten zweiten Salpausselkä-Phase lagen Ostkarelien, Kola, Inari-Lappland und der größte Teil Finnmarkens außerhalb des Landeisrandes. In Ostkarelien befanden sich jedoch ausgedehnte Areale und auch in den übrigen Gebieten schmälere Streifen der gegenwärtigen Küstenregionen unter Was-

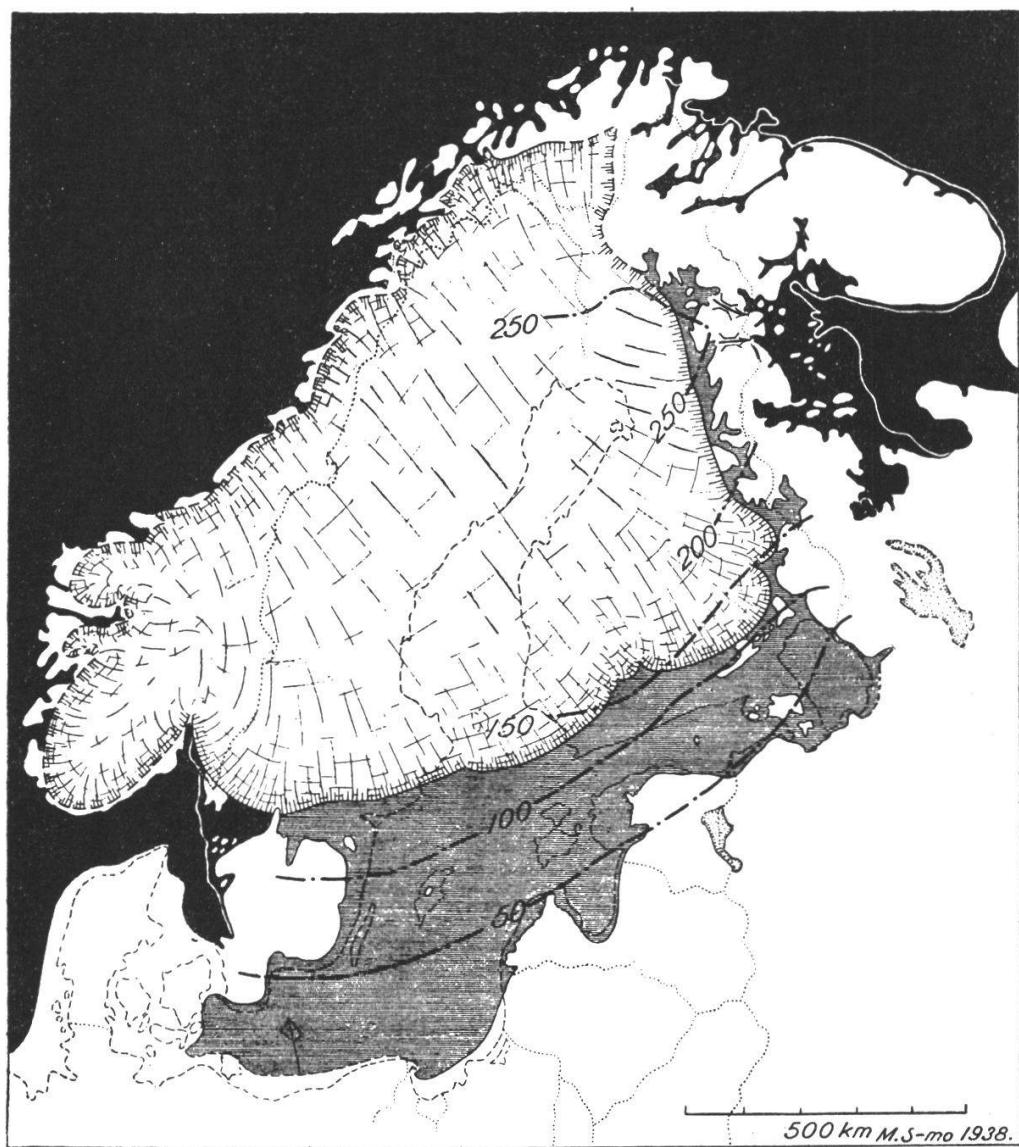


Abb. 3. Der Baltische Eissee zur Zeit der zweiten Salpausselkä-Phase  
(aus Sauramo 1940).

ser. Im übrigen Fennoskandien gab es hingegen zu jener Zeit noch sehr wenig eisfreies Land (vgl. Abb. 3).

Zunächst konnten die Pflanzen nach Ostkarelien und der Kola-halbinsel nur von Osten und Südosten her, und zwar auf drei Wegen einwandern: 1. über die Aunus-Landenge, 2. über die Äänis-Landenge und 3. quer über die Mündungsstraße des Weißen Meeres. Auch seither sind diese drei Wege von allen in Frage kommenden Einwanderungswegen zweifellos die wichtigsten gewesen.

An der Grenze von Fennoskandien ist in dieser Einwanderschar eine außerordentlich starke Dezimierung eingetreten. Viele Pflanzenarten — und namentlich viele von den tonangebenden Charakterpflanzen Nordrußlands — sind gezwungen gewesen, gänzlich auf der russischen Seite der Grenze halt zu machen, und zahlreiche andere haben sich nur in beschränktem Maße nach den östlichen Teilen Fennoskandiens auszubreiten vermocht. An Hand des im vorhergehenden Abschnitt Angeführten, wissen wir schon, daß sich die sowohl qualitative als quantitative Schwächung des von Nordrußland her eingewanderten Florenelementes zum Teil von der immer größeren Maritimisierung des Klimas gegen Westen, zum wesentlichsten Teil aber von der schroff einsetzenden Veränderung des Felsgrundes mit all ihren Folgeerscheinungen herleitet.

Außerdem hat das Weiße Meer ohne Zweifel für viele Pflanzenarten ein schwer überwindliches Hindernis dargestellt. Es ist aber darauf hinzuweisen, daß sich die Halbinsel Kanin und die südlich angrenzende russische Festlandsküste nach Ramsay (1903—1904, 1907) in den früheren Perioden nach der Eiszeit weit nach Westen erstreckten<sup>27</sup>, die Ost-Kola von dem nordrussischen Festlande trennende Wasserstraße also viel enger und ihre Bedeutung als Einwanderungshindernis dementsprechend viel geringer als heute war. Es ist sogar wahrscheinlich, daß diese

---

<sup>27</sup> Nach Ramsay sind durch die gewaltige Abrasionsarbeit des Meeres in der spät- und postglazialen Zeit fortwährend neue Küstenpartien in den fraglichen Gegenden zerstört worden. Zum Verständnis dieser starken Küstenerosion, muß man nach ihm (1903—04) «einen sehr langen Stillstand in den Niveauverhältnissen oder noch eher eine langsame positive Verschiebung der Uferlinie voraussetzen».

Wasserstraße nach dem Zurückweichen des Inlandeises anfangs überhaupt nicht existierte<sup>28</sup>.

Wir verfolgen sodann ein wenig näher die Wanderungen des in Frage stehenden, von Osten her angelangten Florenelementes durch die östlichsten Teile Fennoskandiens. Dabei beschränken wir uns jedoch lediglich auf diejenigen Arten, deren rezente östliche Verbreitung auch heute noch unwiderleglich für ihre Ankunftsrichtung zeugt, und behandeln in diesem Sinne zuerst die Arten der Tundra- und Fjeldgebiete und danach die der Nadelwaldzone. Die meisten dieser östlichen Pflanzenarten sind in Ostkarelien und auf der Kolahalbinsel so selten, daß sich die Ermittlung ihrer Einwanderungswege nur durch gruppenweise Behandlung ermöglicht, indem die Vorkommnisse der verschiedenen Arten einander ergänzen.

#### *Die Wanderungen der Tundra- und Fjeldflora.*

Für dieses Florenelement hat der nördlichste, quer über die Mündung des Weißen Meeres nach Ost-Kola gerichtete Wanderungsweg ohne Zweifel eine sehr wichtige Bedeutung besessen. Die rezente Verbreitung der östlichen Tundra- und Fjeldpflanzen deutet darauf hin, daß sich ihre Mehrzahl gerade dieses Weges bedient habe. Besonders günstig lagen die Bedingungen für eine solche Einwanderung sicherlich im Anfang der Spätglazialzeit. Erstens existierte, wie wir gerade vorhin erwähnten, die Mündungsstraße des Weißen Meeres während dieser Periode anfänglich wohl gar nicht und war auch später erheblich schmäler als heute, und zweitens dürfte das Klima außer kalt, auch kontinental (H y p p ä 1933, 1936) und dadurch namentlich für die östlichen Pflanzenarten der Tundra und Fjelde günstig gewesen sein. Man hat sich auch zu erinnern, daß die Halbinsel Kanin während der letzten Eiszeit außerhalb des vereisten Gebietes lag, so daß dort ohne Zweifel schon damals, als sich die Einwanderungswege nach Westen öffneten, eine reiche Tundra- und Fjeldflora

<sup>28</sup> Prof. Dr. A u e r hat den Verfasser darauf aufmerksam gemacht, daß man, unter Berücksichtigung der Tiefenverhältnisse der Mündungsstraße des Weißen Meeres sowie des Umstandes, daß große Wassermengen während der Eiszeit und noch eine Zeitlang nachher an das Inlandeis gebunden waren, im Beginn der Spätglazialzeit wahrscheinlich mit einer direkten Landverbindung zwischen den Halbinseln Kola und Kanin (etwa in den Gegenden beiderseits der Ponoj-Mündung) rechnen darf.

herrschte. Wie zuletzt von Kotilainen (1942) hervorgehoben worden ist, haben die Flüßtäler auch den Tundra- und Fjeldpflanzen als wichtige Einwanderungswege gedient. Nach Ramsay (1898 b) mündeten die Flüsse Pinega und Dwina während der ersten Rückzugsphase des Landeisrandes über die damalige ausgedehnte Kaninhalbinsel ins Meer, was naturgemäß danach angetan gewesen ist, den Artenbestand der Tundra- und Fjeldflora in diesen Gebieten zu stärken. Obgleich es zwar sehr wahrscheinlich erscheint, daß die erste Hälfte der Spätglazialzeit die allerwichtigste Einwanderungsperiode war, ist es doch möglich, daß auch später, sowohl vor als nach der postglazialen Wärmeperiode eine Einwanderung der Tundra- und Fjeldflora, wenn auch in beschränkterem Umfang, über das Weiße Meer stattgefunden hat.

Am kürzesten ist der Abstand aus Nordrußland nach Ponoj gewesen, wo sich auch die edaphischen Verhältnisse für den zum Hauptteil anspruchsvollen östlichen Artenbestand der Tundra und der Fjelde besonders günstig gestaltet haben. In jenen Gegenden begegnet man auch diesem Artenbestand in seiner reichsten Ausbildung. Die Eismeerküsten wurden schon früh endgültig vom Eise befreit (Sauramo 1940), und den Pflanzen eröffnete sich damit alsbald nach dem Erreichen der Kolahalbinsel die Möglichkeit, ihre Wanderung derselben entlang weiter nach Westen fortzusetzen. Diese Wanderung ist neben der in westlicher Richtung immer stärker zunehmenden Maritimisierung des Klimas offenbar auch durch die relative Seltenheit genügend kalkreicher Standorte erschwert worden. Viele östliche Arten sind auch in ihrem Vorkommen lediglich auf den östlichsten Abschnitt der fennoskandischen Eismeerküste, das Gebiet zwischen Ponoj und Jokonga, beschränkt (z. B. *Arctophila fulva*, *Ranunculus Palласii*, *R. samojedorum*, *Eutrema Edwardsii*, *Pleurogyna rotata*, *Pedicularis sudetica*, *Valeriana capitata*); ein Teil ist indessen bis zur eigentlichen Murmanküste verbreitet (z. B. *Salix rotundifolia*, *Rumex arcticus*, *Eritrichium villosum*, *Castilleja pallida*, *Pedicularis verticillata*, *Artemisia borealis*, *Chrysanthemum arcticum*), einige bis zum östlichen Finmarken (z. B. *Arctagrostis latifolia*, *Polemonium boreale*<sup>29)</sup> oder noch westlicher

<sup>29)</sup> Eine Einwanderung zu diesen westlichsten Lokalitäten, nicht von Osten, sondern von irgendeinem der norwegischen Küstenrefugien her, kommt ebenfalls als Möglichkeit in Betracht (vgl. Nordhagen 1935).

(z. B. *Armeria sibirica*). Wir können es als sicher betrachten, daß auch die Südküste der Kolahalbinsel seinerzeit als Wanderstraße für östliche Tundra- und Fjeldpflanzen gedient hat, obwohl aus der rezenten Verbreitung der Arten diesbezüglich nichts geschlossen werden kann<sup>30</sup>. Nach der Befreiung der Inlandgebiete vom Landeis — nicht allein auf der Kolahalbinsel, sondern auch in angrenzenden Teilen Finnisch-Lapplands sowie in Finmarken — breiteten sich die Tundra- und Fjeldpflanzen, darunter auch zumindest einige östliche Arten (z. B. *Arctagrostis latifolia*, *Salix rotundifolia*, *Castilleja pallida*) auch dorthin aus und haben sich auf den dortigen, später in eine völlig isolierte Lage geratenen Fjelden, zu erhalten vermocht. Der Hauptteil der östlichen Tundra- und Fjeldpflanzen beschränkt sich indessen in ihrem Auftreten, soviel wir wissen, auch heute noch auf die Küstengebiete des Eismeeres.

Dicht auf den Spuren des zurückweichenden Landeises sind sicherlich auch über die Äänis- und die Aunus-Landenge Tundra- und Fjeldpflanzen in die östlichen Teile Fennoskandiens eingewandert. Da es aber keine östlichen Pflanzenarten der Tundra und der Fjelde geben dürfte, die zu ihren gegenwärtigen Lokalitäten nicht ebenso gut den oben geschilderten nördlichen Einwanderungswegen entlang gekommen sein können, ist im vorliegenden Zusammenhang kein Anlaß vorhanden, näher auf diese Frage einzugehen.

#### *Die Wanderung der Waldflora.*

Die östliche, anspruchsvolle Flora der Nadelwaldzone umfaßt Arten, die in der Hauptsache zweien ökologischen Gruppen zufallen: 1. Arten der Alluvionen und Flußböschungen und 2. Arten der Haine und Hainbrücher. Die fruchtbaren, kalkreichen Täler der großen Flüsse Nordrusslands und der dichten, nach verschiedenen Richtungen ausstrahlenden Netzsysteme ihrer Nebenflüsse haben seit jeher, und nicht minder auch heute noch, für solche Pflanzenarten geradezu ideale zusammenhängende Wanderungswege dargestellt, und auch das sich zwischen den Flüssen ausbreitende Flachland dürfte ihrem Vordringen selten ein unüber-

<sup>30</sup> Südwärts von Ponoj sind in den Küstengegenden der Kolahalbinsel, abgesehen von einigen Ausnahmen (z. B. *Pedicularis verticillata*), östliche Tundra- und Fjeldpflanzen nicht zu finden.

windliches Hindernis entgegengestellt haben. Im östlichen Fennoskandien ist die Wanderung der östlichen anspruchsvollen Hainpflanzen sowie der Arten der Alluvionen und Flußböschungen wesentlich schwieriger gewesen<sup>31</sup>, indem hier die von ihnen vorausgesetzten, vor allem genügend kalkreichen Standorte selten auf größeren zusammenhängenden Flächen, sondern im allgemeinen lediglich als getrennte, mehr oder minder weit voneinander gelegene Inseln in einer kargerer Umgebung vorkommen. Die Etappenzwischenräume auf den Wanderungswegen der Pflanzen sind daher dort stets in der Gefahr übermäßig verlängert zu werden, und unter solchen Verhältnissen entscheidet natürlich oft der Zufall (Palmgren 1925) darüber, ob es der Pflanze gelingt, von einer Etappe zu der anderen zu gelangen.

Besonders selten sind, wie wir uns erinnern, in Fennoskandien die typischen Standorte der Alluvialpflanzen: ausgedehnte Flutterrassen, wo das Hochwasser und der reichliche, fruchtbare Schlamm das Auftreten von Moosen, Zwergräuchern u. a. Konkurrenten der Alluvialpflanzen unmöglich machen. Daß östliche Alluvialpflanzen, dessenungeachtet, bis in die östlichen Teile Fennoskandiens vorgedrungen sind, erklärt sich zum großen Teil dadurch, daß viele von ihnen imstande sind, außer an ihren eigentlichen Standorten auch im halboffenen Litoral des Meeresufers und selbst der Seen (z. B. *Rumex fennicus*, *R. thyrsiflorus*, *Silene tatarica*, *Dianthus superbus*, *Thalictrum kemense*, *Geranium pratense*, *Conioselinum vaginatum*, *Cenolophium Fischeri*), mehrere auch als Halbruderarten an Ackerrainen, Wegrändern, in Höfen, usw. (die obigen mit Ausnahme von *Silene*, *Thalictrum* und *Cenolophium*; außerdem z. B. *Bromus inermis*), einige (z. B. *Chaerophyllum Prescottii*) sogar als Ackerunkräuter, auszukommen (Cajander 1909, 1914; vgl. auch Linkola 1916—21). In den Jahrtausenden vor der Ankunft des Menschen haben diese letztgenannten, kulturbünstigten Alluvialpflanzen weit beschränktere Ausbreitungsmöglichkeiten besessen als später, während der Herrschaft des Menschen.

Längs der Äänis-Ländenge hat offenbar seit dem Zurückweichen des Landeises ununterbrochen bis in die Gegen-

<sup>31</sup> Die Einwanderung der Alluvial- und Hainpflanzenarten nach Finnland ist besonders von Cajander (1914, 1916, 1921) untersucht worden (vgl. auch Linkola 1924).

wart eine Landverbindung von Nordrußland nach Fennoskandien bestanden. Soviel wir wissen (Cajander 1900), werden die Böden jedoch im nördlichen Teile der Landenge, unmittelbar östlich vom unteren Lauf der Onega, so karg, daß dies die anspruchsvollen östlichen Arten gezwungen hat, an der Ostgrenze Fennoskandiens oder dicht vor derselben halt zu machen.

Einige östliche Alluvialpflanzen (z. B. *Rumex thyrsiflorus*, *Silene tatarica*, *Dianthus superbus*, *Thalictrum kemense*, *Geranium pratense*, *Conioselinum vaginatum*, *Cenolophium Fischeri*) scheinen imstande gewesen zu sein, sich der heutigen oder ehemaligen, weiter im Inland gelegenen Ufer des Weißen Meeres, als Einwanderungswege von Nordrußland her gegen Westen und Norden zu bedienen, und es dürfte in dieser Weise wenigstens einem Teil von ihnen gelungen sein, bis zu den Gegenden von Kanta-lahti vorzudringen (Cajander 1914, 1921) <sup>32</sup>.

Im südlichen Teil der Äänis-Landenge haben sich die Verhältnisse für die Ausbreitung des anspruchsvollen Florenelementes günstiger als im Norden gestaltet. Dort setzen sich nämlich, wenigstens in den Gegenden um den untersten Lauf der Wodla, verhältnismäßig fruchtbare Böden auch bis diesseits der Ostgrenze Fennoskandiens fort und bieten so insbesondere den Hainpflanzen, zum Teil aber auch den Pflanzenarten der Alluvionen, günstige Standorte dar (Cajander 1914). Das aus diesen Gegenden bekannte östliche Florenelement enthält einige weiter nordwestlich fehlende Arten (z. B. *Asarum europaeum*, *Delphinium elatum*, *Thalictrum kemense*, *Cnidium dubium*, *Chrysanthemum corymbosum*, *Crepis sibirica*).

Diese fruchtbare Gegend erstreckt sich offenbar von der Wodlamündung dem Ostufer des Onegasees entlang nach Poventsa (Powjenets), um sich dort mit dem ausgedehnten fruchtbaren Gebiet zu vereinigen, welches das große Halbinselsystem — Äänisperä (Saoneshe) — im nördlichsten Teil des Onegasees sowie das

<sup>32</sup> Die westlichen Ufergebiete des Weißen Meeres haben möglicherweise auch von den naturwissenschaftlich zu Nordrußland gehörenden Solowetschen Inseln Beiträge erhalten. Diese Einwanderung dürfte indessen erst dann stattgefunden haben, als die Ufer des Weißen Meeres (im Anfang der Aneylusperiode?) ungefähr ihre gegenwärtige Lage erreicht hatten. Ferner sei darauf hingewiesen, daß Pflanzenwanderungen von der Küste den Flüssen (z. B. Kemijoki) entlang gegen das Innere des Landes sicher in größerem oder geringerem Umfang stattgefunden haben.

westlich und nordwestlich davon gelegene Seengebiet umfaßt und dessen direkte Fortsetzung wiederum das sich längs der Westküste des Onegasees hinziehende, edaphisch günstige Gebiet bildet (Norrlin 1871, Cajaander 1914, Linkola 1918, 1932).

Das fruchtbare Gebiet um die Nordwestecke des Onegasees, das fruchtbarste in ganz Ostkarelien, hat also östliche Pflanzenarten von zwei Richtungen her erhalten, zum Teil, den Onegasee östlich und nördlich umgehend, von der Äänis-Landenge, zum Teil von Süden her. Dieses Florenelement ist deshalb auch verhältnismäßig artenreich. Die Hainpflanzen sind im Vergleich zu den Pflanzenarten der Alluvionen und Flußböschungen viel besser vertreten. Die letzteren haben sich hierher, zum Teil vielleicht dem Ufer des Onegasees entlang, zur Hauptsache jedoch als Halbruderaten in den Spuren der fortschreitenden Kultur ausgebretet.

Im Norden endet das genannte fruchtbare Gebiet, das in seinem nördlichen Teil bereits ein schwächer eutrophes Gepräge trägt, ungefähr bei der Linie Selki—Maaselkä (Linkola 1932). Südlich dieser Grenze haben, soviel wir wissen, zahlreiche östliche Arten ihr weiteres Vordringen gegen Norden abbrechen müssen, von Hainpflanzen z. B. *Botrychium virginianum*, *Atragene sibirica*, *Thalictrum Bauhini*, *T. aquilegiifolium*, *Aconitum septentrionale*, *Rubus humulifolius*, *Viola collina*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Cirsium oleraceum*, von Pflanzenarten der Alluvionen und Flußböschungen z. B. *Rumex thyrsiflorus*, *Moehringia lateriflora*, *Connioselinum vaginatum*, *Melampyrum cristatum*, *Achillea cartilaginea*, von Bewohnern der Wiesen und Braunmoore z. B. *Polygonum bistorta*, usw. Bei den Arten mit südlichem Charakter ist die Ursache dazu unzweifelhaft zum Teil in den klimatischen Bedingungen zu suchen, am ausschlaggebendsten sind aber wohl auch für sie die bedeutend erschwerten Möglichkeiten der Weiterwanderung gewesen. Hinreichend günstigen Standorten begegnet man nämlich in dem sich nördlich der genannten Linie Selki—Maaselkä ausbreitenden Einödengebiet im allgemeinen nur vereinzelt, zur Hauptsache an den Gewässern. Mehrere Arten scheinen auf diesem Wege nicht weiter nördlich als bis zum Gewässergebiet des Kemi-Flusses gekommen zu sein (z. B. *Carex aristata*, *Cotoneaster melanocarpa*, *Ligularia sibirica*), andere wiederum sind auf ihrer Wanderung bis zum Oulankajoki-Gebiet vorge-

drungen z. B. *Athyrium crenatum*, *Carex rhynchophyza*, *Actaea erythrocarpa*, *Rosa acicularis*, *Geranium pratense*, *Chaerophyllum Prescottii*, *Lonicera coerulea*, *Inula salicina*). Es dürfte wohl nicht blosser Zufall und kaum auch lediglich eine Folge der ungleichen Verteilung der floristischen Erforschung Ostkareliens (vgl. E r k a m o 1942) sein, daß sich die meisten Vorkommnisse der in Frage stehenden östlichen Arten<sup>33</sup>, insbesondere weiter nördlich auf das Inland konzentrieren (vgl. z. B. die Verbreitungskarten von *Rosa acicularis* und *Lonicera coerulea* bei L i n k o l a 1932). Zieht man in Betracht, daß die ostkarelischen Küstengebiete während der ganzen Spätglazialzeit und besonders im Anfang derselben auf weiten Flächen vom Meere bedeckt waren, so könnte man diesen Umstand vielleicht als einen Hinweis darauf gelten lassen, daß sich die Einwanderung der östlichen Arten zum großen Teil schon in sehr frühen Perioden vollzogen hat<sup>34</sup>.

Die rezente Verbreitung vieler östlichen Arten der Waldzonen nötigt uns zu der Annahme, daß sie über die Mündungsstraße des Weißen Meeres aus Nordrußland nach Ost-Kola angelangt sind. Dieser Weg scheint bei der Einwanderung der Waldflora überhaupt eine wichtigere Rolle gespielt zu haben, als beim ersten Blick zu erwarten gewesen wäre. Am natürlichssten ist anzunehmen, daß sich diese Wanderungen wenigstens in der Hauptsache schon vor der Zeit vollzogen haben, als die Mündungsstraße des Weißen Meeres ihre gegenwärtige Breite erreichte. Die allermeisten der besagten östlichen Einwanderer sind denn auch Arten, die imstande sind, unter subarktischen, zum Teil selbst arktischen Bedingungen, wenigstens leidlich, fortzukommen. Ihre Einwanderung kann demnach schon in einer sehr frühen Periode stattgefunden haben. Falls sich die Resultate H y y p p ä s (1936) über das spätglaziale Klima des Kuusamo—Salla-Gebietes auf die hier in Frage stehenden östlicheren Gebiete übertragen lassen, könnten wir die Wanderungen wohl am besten schon in den Endabschnitt der Baltischen Eissee phase oder auch etwa in den Beginn der Ancylusperiode verlegen.

<sup>33</sup> Ein Ausnahme bilden die kulturbegünstigten Arten der Alluvionen und Flußböschungen.

<sup>34</sup> Da die Inlandgebiete Ostkareliens im Vergleich zum Küstenland eher ärmer als reicher an fruchtbaren Böden sind (vgl. die Karte bei L i n k o l a 1918), fällt die Möglichkeit aus, in den Bonitätsverhältnissen eine befriedigende Erklärung der Erscheinung zu finden.

Ihre reichste Entfaltung erreicht die östliche Waldflora, wie auch zu erwarten, an der Südostküste der Kolahalbinsel, zwischen Ponoj und Tschapoma. Eine Wanderung von hier aus der Eismeerküste entlang nach Nordwesten und Westen hat nur in begrenztem Umfang stattgefunden. Im Küstenabschnitt zwischen Ponoj und Jokonga begegnet man allerdings noch mehreren Arten (z. B. *\*Veratrum lobelianum*, *Polygonum bistorta*, *\*Dianthus superbus*, *Paeonia anomala*, *\*Oxytropis campestris*, *Hedysarum hedsaroides* *\*Conioselinum vaginatum*, *\*Myosotis alpestris*, *\*Senecio integrifolius*, *S. nemorensis*, *Ligularia sibirica*, *Chrysanthemum bipinnatum*), an der eigentlichen Murmanküste dagegen nur ganz wenigen (von den eben aufgezählten den mit einem Sternchen versehenen). Den eigentlichen Wanderungsweg der östlichen Waldflora gegen den Westen hat die Südküste der Kolahalbinsel gebildet, deren hier und da eingestreute, verhältnismäßig kalkreiche Abschnitte sicherlich die Ausbreitung dieses Florenelementes gefördert haben. Viele Arten sind auch auf diesem Wege sogar bis in die Gegend von Kantalahti vorgedrungen (z. B. *Athyrium crenatum*, *Bromus inermis*, *Agropyrum fibrosum*, *Carex angarae*, *Veratrum lobelianum*, *Rumex fennicus*, *R. thyrsiflorus*, *Dianthus superbus*, *Moehringia lateriflora*, *Aconitum septentrionale*, *Actaea erythrocarpa*, *Sanguisorba officinalis*, *Cotoneaster melanocarpa*, *Oxytropis campestris*, *Conioselinum vaginatum*, *Cenolophium Fischeri*, *Geranium pratense*, *Lonicera coerulea*, *Aster sibiricus*, *Senecio integrifolius*), andere dagegen haben bereits östlicher, zwischen Tschapoma und Umba, halt gemacht (z. B. *Rumex graminifolius*, *Hedysarum hedsaroides*, *H. alpinum*, *Myosotis alpestris*, *Petasites laevigatus*, *Senecio nemorensis*, *Ligularia sibirica*). Den Gewässern folgend, ist eine Anzahl von Arten auch nach dem Inneren der Halbinsel gewandert (von den obigen *Veratrum*, *Rumex thyrsiflorus*, *Dianthus*, *Sanguisorba*, *Cotoneaster*, *Oxytropis*, *Lonicera*, *Aster*, *Petasites*, *Senecio integrifolius*, *Ligularia*).

Wir wiesen oben bereits darauf hin, daß das edaphisch günstige Gebiet um Kantalahti östliche Einwanderer, wenigstens Pflanzenarten der Alluvionen und Flußböschungen, vermutlich auch von Süden her, den Ufern des Weißen Meeres folgend, empfangen hat. Das diesem Gebiet so auf zwei Wegen zugeflossene, mehr als gewöhnlich reiche östliche Florenelement hat

dann von dort aus seine Wanderung zum Teil in nördlicher Richtung, zum Teil nach Südwesten fortgesetzt<sup>35</sup>.

Die nordwärts gerichtete Wanderung hat sich des von Kantalahti quer durch die Halbinsel zum Kolafjord verlaufenden Talzuges, dem auch die sogenannte Murmanbahn folgt, bedient. Ein Teil der Arten hat dabei bereits auf der Höhe des Imandrasees halt gemacht (z. B. *Sanguisorba officinalis*, *Cotoneaster melanocarpa*, *Lonicera coerulea*, *Aster sibiricus*); andere wiederum sind bis zum Eismeer vorgedrungen (z. B. *Veratrum lobelianum*, *Dianthus superbus*, *Moehringia lateriflora*, *Actaea erythrocarpa*, *Oxytropis campestris*, *Senecio integrifolius*) und haben in vielen Fällen von dort aus ihre Wanderung der Küste entlang weiter nach Westen, zum Teil sogar bis zum östlichen Finmarken fortgesetzt; den Flussläufen folgend, ist ein teilweises Vordringen auch in das Inland zu verzeichnen.

Der südwestliche Wanderungsweg hat sich von Kantalahti nach der Gegend des Koutajärvi-Sees und von dort weiter nach den Gewässergebieten des Tuntsa- (Kutsa-) und Oulankajoki im Hinterland von Kuusamo und Salla (auf finnischem Reichsgebiet, aber noch jenseits der großen Wasserscheide) gerichtet. Diese Gebiete haben, wie wir früher bereits erörterten, Beiträge auch vom Süden her, durch die inneren Teile Nord-Ostkareliens (des sog. Viena-Kareliens), erhalten. Das östliche Florenelement ist dort auch verhältnismäßig gut vertreten; von Pflanzenarten der Haine begegnet man u. a. *Athyrium crenatum*, *Carex angarae*, *C. rhynchophysa*, *Actaea erythrocarpa*, *Rosa acicularis*, *Cotoneaster melanocarpa*, *Lonicera coerulea*, von Alluvialpflanzen und Arten der Flussböschungen z. B. *Agropyrum fibrosum*, *Dianthus superbus*, *Silene tatarica*, *Moehringia lateriflora*, *Thalictrum kemense*, *Geranium pratense*, *Chaerophyllum Prescottii*, *Aster sibiricus*, *Inula salicina*.

Oben ist versucht worden, in kurzen Zügen die Hauptwanderungsstraßen der östlichen Waldflora durch Ostkarelien und Kola zu umreißen. Die diese Gebiete vom finnischen Reichsgebiet

<sup>35</sup> Einige, die Südküste der Kolahalbinsel entlang in die Kantalahti-Gegend eingewanderte Arten (z. B. *Veratrum*, *Aconitum*, *Sanguisorba*), sind von dort, frühestens wohl im Anfang der Postglazialzeit, aber eventuell sogar erst bedeutend später, der Küste folgend auch ein Stück südwärts vorgedrungen (vgl. die Verbreitungskarte von *Aconitum* bei Linkola 1932).

trennende karge Wasserscheidengegend, wo der Felsgrund von kalkarmem Granitgneis gebildet wird, hat offenbar durch die ganze Spät- und Postglazialzeit ein verhältnismäßig schwierig zu überwindendes Hindernis für alle auf der Wanderung nach Westen begriffenen anspruchsvollen Pflanzenarten dargestellt, so auch für die hier in Frage stehenden östlichen Einwanderer. Obwohl sich die standörtlichen Voraussetzungen beiderseits dieser Wasserscheidengegend für die Pflanzen ziemlich gleichartig gestalten, wäre dieses Hindernis unzweifelhaft ausreichend gewesen, einen bedeutenden Unterschied in der Zusammensetzung der Flora zwischen Finnland einerseits und Ostkarelien und der Kolahalbinsel anderseits hervorzurufen, hätten nicht vor allem zwei Umstände seine Bedeutung ganz wesentlich beeinträchtigt.

Erstens ist das von der Wasserscheidengegend gebildete Hindernis nicht einheitlich zusammenhängend gewesen, sondern es haben sich in demselben sozusagen «Pforten» befunden. Die wichtigste derartige «Pforte» hat in der Gebirgsgegend von Kuusamo und Salla existiert, wo die kalkreiche karelische Schieferzone die Wasserscheide durchbricht (Abb. 2). Dort ist es vielen östlichen Arten, und zwar sowohl Hainpflanzen (z. B. *Athyrium crenatum*, *Carex angarae*, *C. rhynchophysa*, *Actaea erythrocarpa*, *Rosa acicularis*) als Pflanzenarten der Alluvionen und Flußböschungen (z. B. *Agropyrum fibrosum*, *Salix triandra*, *Silene tatarica*, *Dianthus superbus*, *Moehringia lateriflora*) gelungen, die Wasserscheide zu überqueren. Doch gibt es auch dort östliche Einwanderer, die auf der Ostseite der Wasserscheide stehen geblieben sind (aus der ersten Gruppe z. B. *Cotoneaster melanocarpa* und *Lonicera coerulea*, aus der letzteren z. B. *Thalictrum kemense*, *Aster sibiricus* und *Inula salicina*). Der wichtigste, wenn nicht geradezu einzige Wanderungsweg der Alluvialpflanzen über die Wasserscheide im Kuusamo—Salla-Gebiet scheint dem Tale gefolgt zu sein, welches sich von den Quellen des Kutsajoki zu den Seen Aapa- und Kuolajärvi erstreckt (C a j a n d e r 1914, 1921). Besondere Beachtung verdient der Umstand, daß der Abfluß des großen Baltischen Eissees nach dem Weißen Meer, nach den Untersuchungen von H y y p p ä (1936) während der Phase III, gerade dieses Tal entlang die Wasserscheide durchbrochen hat. Und weil auch das Klima zu jener Zeit anscheinend schon verhältnismäßig warm und

dazu noch kontinental war (H y y p p ä op. c.), dürfte anzunehmen sein, daß die Ausbreitung der Alluvialpflanzen durch dieses Abflußtal erheblich erleichtert wurde — abermals also eine Stütze für die Auffassung, daß die Einwanderung der östlichen Arten zum großen Teil schon früh während der Spätglazialzeit stattgefunden hat.

Nördlich des Schiefergebietes von Kuusamo—Salla, sowie auch auf der ganzen langen Strecke von Kuusamo bis hinunter zu der Aunus-Landenge, kann im Wasserscheidenzug keine deutliche «Pforte» wahrgenommen werden; hier ist es im allgemeinen nur den genügsamen Arten gelungen, die Wasserscheide zu überschreiten.

Im mittleren Abschnitt der Aunus-Landenge dagegen, scheint sich wieder eine Art «Einwanderungspforte» befunden zu haben. Jedenfalls ist festzustellen, daß sich mehrere Vertreter des anspruchsvollen östlichen Florenelementes (z. B. *Athyrium crenatum*, *Carex angarae*, *C. rhynchophysa*, *Polygonum bistorta*, *Rumex thyrsiflorus*, *Dianthus superbus*, *Rosa acicularis*) in der Gegend von Tulemajärvi über die Wasserscheide ausgebreitet haben (vgl. C a j a n d e r 1914, L i n k o l a 1921, P a n k a k o s k i 1939). Die weitere Verfolgung dieser Wanderungen, ebenso wie die eingehendere Beurteilung ihrer Bedeutung, sind beim derzeitigen Stand unserer Kenntnisse nicht möglich.

Als zweiter Umstand, der neben der Existenz der oben besprochenen «Pforten» es verursacht hat, daß die floristischen Unterschiede beiderseits der Wasserscheide so gering geblieben sind, ergibt sich, daß eine Einwanderung aus Nordrußland nach Finnland außer über Ostkarelien und Kola auch ohne ein Überschreiten der Wasserscheide längs der Ostküste des Ladogasees und entlang der Karelischen Landenge stattgefunden hat. Der erstgenannte Einwanderungsweg stand schon während der Baltischen Eissee phase, der zweite wenigstens seit der Yoldiaperiode zur Verfügung (S a u r a m o 1940).

### Die von Westen her stattgefundenen Wanderungen.

#### *Wanderungen der Tundra- und Fjeldflora.*

Damals, als sich Ostkarelien und die Kolahalbinsel von ihrer Eisdecke zu befreien begannen, konnte eine Einwanderung dort-

hin — und noch weniger nach Nordrußland — vom Westen her unter keinen Umständen in Frage kommen. Das übrige Fennoskandien befand sich ja noch fast gänzlich im Banne des Eises oder es herrschte dort das Meer. Sobald aber über die Eismeerküste hinweg eine direkte Landverbindung von Nordnorwegen nach der Kolahalbinsel zustandekam, konnten die in den Refugien Norwegens «überwintereten» Tundra- und Fjeldpflanzen gegen Osten vorstoßen. Diese Wanderung hat sicherlich, allmählich abschwächend, durch die ganze Spätglazialzeit fortgedauert, und in begrenztem Umfang hat sie auch in den auf die postglaziale Wärmezeit folgenden kälteren Perioden stattfinden können. Offenbar haben auch die Tundra und die Fjelde der Kolahalbinsel auf diese Weise einen sehr bedeutenden Teil ihres Artenbestandes vom Westen her empfangen.

Unter Heranziehung der Überwinterungstheorie und der Annahme einer von den norwegischen Refugien aus stattgefundenen Einwanderung, scheint der Umstand seine natürliche Erklärung zu finden, daß es auf der Kolahalbinsel, wie wir früher bereits erwähnten, eine Menge von Arten gibt, die auf der Halbinsel Kanin und überhaupt auf der nordrussischen Festlandstundra fehlen. Auf alle Arten läßt sich aber auch diese Erklärung nicht einwandfrei übertragen. Schwierigkeiten bereiten besonders solche Arten, die überhaupt nicht aus Skandinavien bekannt sind (z. B. *Cerastium Regeli*, *Stellaria ponojensis*, *Papaver lapponicum*, *Potentilla pulchella*, *Cotoneaster uniflora*). Der Pflanzengeograph trennt sich nur schwer von der Hoffnung, daß es den Geologen noch gelingen könnte, auch auf der Kolahalbinsel einstige eisfreie Refugien nachzuweisen.

Warum hat denn dieses westliche Artenelement seine Wanderung von der Kolahalbinsel aus nicht weiter nach Nordrußland fortgesetzt? Die ostwärts fortschreitende Kontinentalisierung des Klimas hat in betreff mancher Arten (z. B. *Carex marina*, *C. norvegica*, *Alchemilla alpina*, *Myosotis silvatica* ssp. *frigida*) dazu beitragen können, daß ihre Wanderung ins Stocken geriet. In anderen Fällen, zumal in solchen, wo die betreffende Art auch weiter im Osten, in noch bedeutend kontinentaleren Gebieten als es die nordrussische Festlandstundra ist, Vorkommnisse hat, dünkt die Heranziehung der klimatischen Verhältnisse dagegen unmöglich. Durch die edaphischen Verhältnisse dürfte die Sache

wohl kaum zu erklären sein, obwohl z. B. das fast völlige Fehlen von Felsenstandorten im Bereich der nordrussischen Tundra gewissen Arten Schwierigkeiten bereitet haben kann. Bezuglich der meisten Fälle muß man sich wohl, wenigstens vorläufig, mit der Annahme begnügen, daß die Kolahalbinsel von Nordrußland trennende Meeresenge auch in ihrem schmalsten Stadium zu einem Hindernis für das Vorwärtsdringen der Pflanzen geworden ist.

#### *Wanderungen der Waldflora.*

Die Küsten Norwegens haben außer der Tundra- und Fjeldflora auch der Waldflora als wichtige Wanderungswege gedient. Südliche, ein maritimes Klima bevorzugende oder ein solches wenigstens vertragende Arten sind sicherlich durch die ganze Postglazialzeit hindurch, insbesondere aber zur Zeit des postglazialen Wärmeoptimums der Westküste Norwegens entlang bis in die nördlichsten Teile Fennoskandiens vorgedrungen. Hand in Hand mit den gegen Norden und Osten sich immer ungünstiger gestaltenden Klimaverhältnissen ist auch die Einwandererschar Schritt für Schritt zusammengezschrumpft. Nach der rezenten Verbreitung der Arten beurteilt, scheint eine besonders starke Dezimierung des Artenbestandes an der Grenze der Fylkebezirke Tromsö und Finmarken, d. h. ungefähr dort, wohin wir eingangs von Enontekiö her die Fortsetzung der Wasserscheidengrenze zogen, stattgefunden zu haben. Dessenungeachtet ist dieser Wanderweg für die Waldflora Finmarkens und Inari-Lapplandes offenbar sehr wichtig, während der späteren Postglazialzeit wohl der wichtigste von allen gewesen. Selbst noch das Küstengebiet von Nordwest-Kola (im Osten ungefähr bis zur Gegend des Kolafjordes) hat auf diesem Wege mehrere südliche Pflanzenarten empfangen. Für die übrigen Teile der Kolahalbinsel und somit auch für Nordrußland ist er dagegen offenbar nahezu belanglos gewesen.

Der auf der Süd- und Westseite der Wasserscheidengegend bleibende Teil des finnischen Reichsgebietes, erhielt seine Waldflora zunächst ausschließlich und auch später zum bedeutenden Teil vom Osten und Südosten her, wie im vorhergehenden bereits erörtert worden ist. Die Ostsee, mit ihren im Vergleich zu heute bedeutend breiteren Buchten, verhinderte oder erschwerte in hohem Grade alle vom Westen her kommenden Wanderungen so

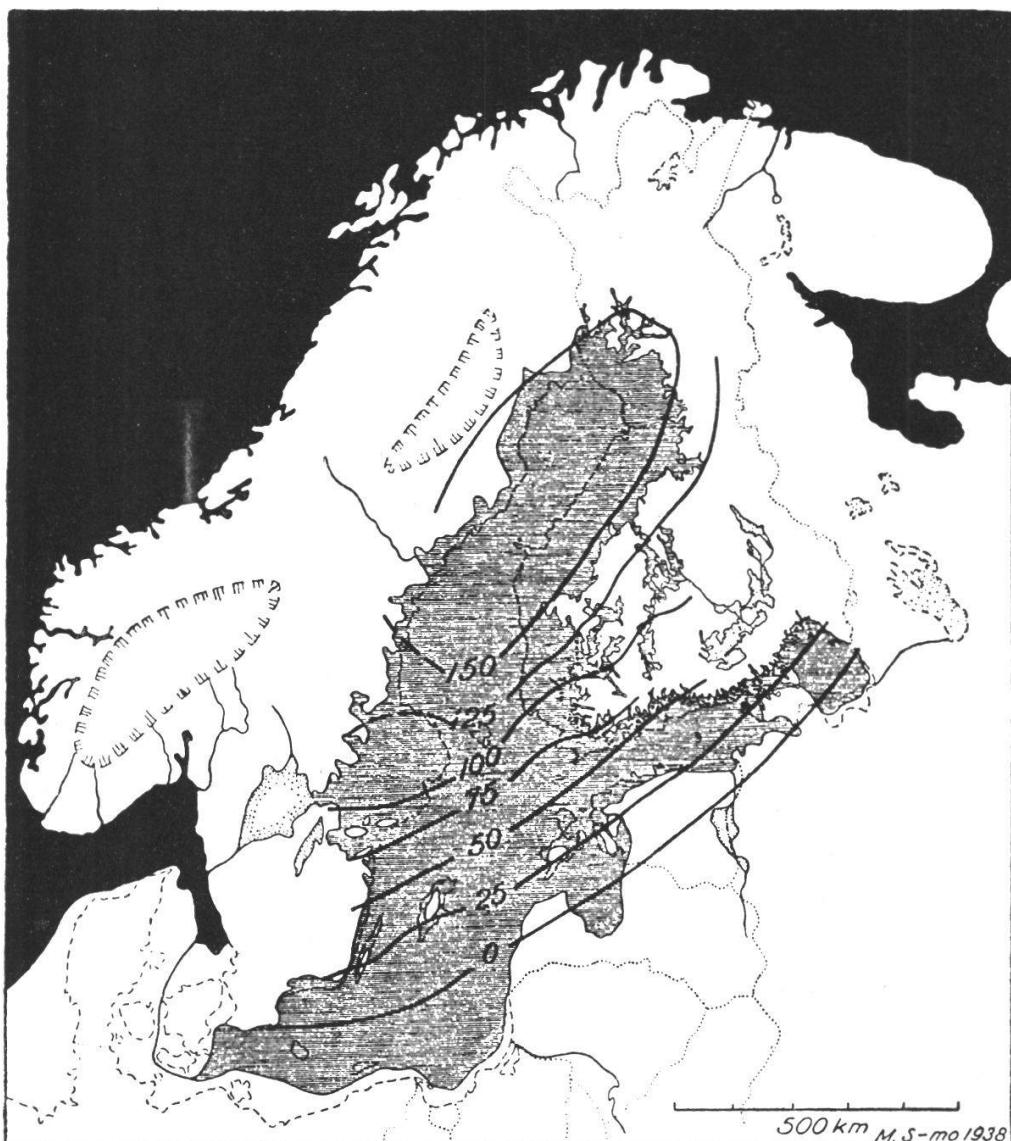


Abb. 4. Fennoscandien zur Zeit der Aenylusperiode (aus Sauramo 1940).

lange, bis sich Nordschweden im Anfang der postglazialen Zeit von seiner Eisdecke befreite und damit eine Wanderung der Waldflora den damaligen Küsten Norrlands entlang um den Bottnischen Meerbusen herum nach Finnland ermöglichte (vgl. Abb. 4). Ein viel wichtigerer neuer Wanderweg eröffnete sich für die Pflanzen gegen das Ende der Postglazialzeit als sich Åland und der südwestfinnische Schärenhof aus dem Meere erhoben. Erst dadurch wurde die Ausbreitung des ein maritimes Klima bevorzugenden, westlichen Florenelementes nach Finnland in größerem Umfang möglich.

Namentlich die auf dem letztgenannten, südwestlichen Wege nach Finnland gelangte Einwandererschar ist durch das ostwärts immer kontinentaler werdende Klima schon vor dem Erreichen der im Vorhergehenden öfters erwähnten Wasserscheidengegend stark beeinträchtigt worden. Dann aber bildete die Wasserscheidengegend ein bemerkenswertes Hindernis für die anspruchsvolleren Vertreter dieses westlichen Florenelementes. Viele von ihnen sind jedoch imstande gewesen, die Wasserscheide, unter Benutzung derselben Pforten wie die vorhin erwähnten östlichen Arten, zu überschreiten, andere wiederum haben den Umweg entlang der Ostküste des Ladogasees genommen. Die Unterschiede zwischen der West- und der Ostseite der Wasserscheidengegend sind daher auch für dieses Florenelement ziemlich geringfügig geblieben.

Nach vollendeter Wanderung durch Ostkarelien und beim Erreichen der Ostgrenze Fennoskandiens war das vom Westen hergekommene Florenelement bereits zu einer beträchtlichen Artenarmut herabgesunken. Sofern nicht dort die Klimaverhältnisse der Ausbreitung der Pflanzen Schwierigkeiten in den Weg stellten, haben seine meisten Vertreter von den edaphischen Verhältnissen unbehindert ihre Wanderung über die Grenze nach Nordrußland fortsetzen können. Nur einigen Felsen- und Wasserpflanzen ist die Wanderung in Ermangelung geeigneter Standorte erschwert worden.

Ziehen wir neben allem oben Angeführten noch in Betracht, daß nach Nordrußland während der ganzen Spät- und Postglazialzeit, soweit es die klimatischen Bedingungen erlaubt haben, westliche Arten durch die baltischen Länder und weiter südlich um den Ladoga- und den Onegasee herum eingewandert sein können, so wird es uns klar, warum man in den Waldzonen des östlichen Fennoskandien nur ganz wenigen Arten begegnet, die in den angrenzenden Teilen Nordrußlands völlig fehlen.