

**Zeitschrift:** Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern  
**Herausgeber:** Naturforschende Gesellschaft Bern  
**Band:** - (1912)

**Artikel:** Geschichte der Flora des bernischen Hügellandes zwischen Alpen und Jura  
**Autor:** Rytz, Walter  
**Kapitel:** V: Die glazialen Relikte  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-319227>

### **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:** 15.01.2026

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

Man denkt unwillkürlich an Endemismen, die ja für die Hieracien um so leichter verständlich wären, als diese Gattung jedenfalls auch heute noch zu keiner Stabilität gelangt ist.

Die grosse Mehrzahl der Boltiger Pflanzen (siehe Gempeler 1904) kehrt bereits jenseits der Kantonsgrenze gegen das Tal von Château d'Oex wieder, immerhin erst nach einem ganz respektablen Zwischenraum, der zwar vom Winde ganz gut überwunden werden könnte, wenn es gälte, die Boltiger Flora einzig und allein auf heutige Faktoren zu basieren, was die Herkunft anbetrifft. Ich kann hier nur das pag. 80 ff. bei der Napfflora Gesagte in Erinnerung zurückrufen.

Beim Schaffhauser Becken und Hügelgebiet deutet schon der intensiv und erfolgreich betriebene Weinbau auf eine bevorzugte Stellung jener Gegend (siehe Christ 1879, pag. 139 ff.).

Von den bemerkenswerten Arten, die als Relikte aus einer xerothermen Zeit angesprochen werden können, nenne ich:

*Genista tinctoria* Var. *ovata* (einziger Standort diesseits der Alpen).

*Dictamnus alba*.

*Rhamnus saxatilis*.

*Cytisus nigricans*.

*Potentilla micrantha*.

*P. rupestris*.

*P. alba*.

*P. canescens*.

*Thesium rostratum*.

*Tragopogon pratensis* var. *minor* u. a.

## V. Die glazialen Relikte.

Fast die gesamte Schweizerflora kann in ihr heutiges Gebiet erst nach dem Rückzug der Gletscher gelangt sein; dies geschah aber durch Wanderungen. Es ist hier nicht der Ort, näher auf die klimatischen Ursachen der Vergletscherung einzugehen. Es mag vorläufig genügen, wenn wir mit der grossen Mehrzahl der Forscher eine starke Depression der Temperatur, gleichzeitig mit vermehrten Niederschlägen in fester Form (erst in zweiter Linie!) als Ursachen annehmen (siehe Penck und Brückner 1901—1908). Wir haben zunächst zwei Hauptfragen zu entscheiden: *a*. Was ist aus jener Flora geworden, welche vor der Vergletscherung [es kommt hier fast auf dasselbe hinaus, ob wir

die letzte Interglazialzeit oder das Tertiär als Ausgangspunkt annehmen] unser Land bewohnte? b. Wie müssen wir uns die Vegetation vorstellen, welche während der Vergletscherung im Vorgelände der Alpen existierte?

a. Bei der immer zunehmenden Temperaturerniedrigung und dem steten Wachsen der Gletscher waren viele Pflanzen gezwungen, ihre früheren Standorte zu verlassen, wenn sie nicht der Vernichtung anheim fallen wollten. Nun fanden sie aber auch an Orten befriedigende Bedingungen, an denen ihnen zuvor eine Ansiedlung unmöglich war, sei es infolge der mangelnden Konkurrenz anderer Arten, sei es infolge der klimatischen Änderungen. Auf diese Weise müssen wir uns das Vorland der Alpen, also auch unsere schweizerische Hügellandschaft bevölkert denken von alpinen Arten, während die vordem ansässigen Ebenenpflanzen sich in das wärmere West- und Mitteleuropa zurückgezogen hatten. Da bekanntlich im Norden das gleiche Phänomen sich wiederholte, musste auch die nordische Flora ihren Rückzug vor den Gletschern antreten und — diesmal nach Süden — auswandern, wo sie sich im eisfreien Zwischengebiet mit der ebenfalls hier eingezogenen alpinen vermischen konnte. Auf solche Weise erklärt man bekanntlich jene Erscheinung, dass die Alpen und der hohe Norden zahlreiche gemeinsame Arten besitzen, die unmöglich durch Windtransport von einem ins andere Gebiet gelangt sein können. (Siehe Christ 1879, Jerosch 1903).

Nun sind aber auch Stimmen laut geworden, welche die Meinung vertreten, dass die Flora der alpinen Zone zum mindesten die letzte Eiszeit im Innern der Alpen selbst überdauert habe (Brockmann-Jerosch 1907 und 1910); die Vermischung mit der arktischen Flora muss in diesem Falle natürlich ins Tertiär verlegt werden. Wie Brockmann zu der Annahme gelangt, dass die alpine Flora überhaupt das Alpengebiet gar nicht verlassen musste, verstehe ich nicht, wenn er doch als alleinige Ursache der Vergletscherung eine Zunahme der Niederschläge in fester Form voraussetzt. Glaubt er etwa, dass jene ungeheuren Schneemassen, die fallen mussten, um die Gletscher so stark wachsen zu machen (mehr als 10 mal so viel wie heute an Ort und Stelle fällt! — Brückner 1910, pag. 107), nur auf die Gletscher und Firngebiete fielen, die Standorte der Alpenflora daneben aber verschonten?

Den Alpenpflanzen blieben also nur die tieferen Lagen unterhalb der Schneegrenze, die nach Penck und Brückner (1901—1908 III, pag. 1144) rund 1200 m unter der heutigen stand (Maximum der Würmeiszeit); dies wäre also für unser Gebiet bei ca. 1200—1500 m (je nach der Entfernung von den Alpen), weshalb z. B. der Napf keine Gletscher bilden konnte. Die damalige alpine Zone (Baumgrenze und Schneegrenze) besass also nach den beiden zitierten Forschern ungefähr die gleiche Mächtigkeit wie heute, also ungefähr 850 m, somit musste sozusagen die ganze Schweiz in dieselbe fallen.<sup>1)</sup> Über der damaligen Schneegrenze werden wohl, wie heute, nur vereinzelte nivale Formen haben bestehen können. Für die eisfreien Gebiete der Schweiz nimmt nun Briquet (1907) vier territoires de refuge an.

1. Die eisfreie Zone zwischen Bodensee und Ende des Aaregletschers, bei Wangen a/A. = territoire de refuge septentrional.
2. Das nordwestliche Molasse-Plateau mit dem Napf als Zentrum (zwischen Wangen-Burgdorf-Worb-Entlebuch-Willisau) = territoire de refuge du Napf.
3. Der grösste Teil des Jura von Basel bis zum Bugey und der Grande Chartreuse = lisière de refuge jurassienne ou rhodanienne.
4. Im Süden die Tessiner- und Bergamaskeralpen, sowie die Alpen von Brescia = territoire insubrien, bergamasque et pennin.

Das schweizerische Plateau scheint schon als Ganzes ein Refugium für die alpine Flora gewesen zu sein, dies beweisen die gleichzeitigen Vorkommnisse zu beiden Seiten dieses Plateau-Talweges — in den Voralpen und im Jura z. B. von *Androsace lactea*, *Primula Auricula*, *Gentiana asclepiadea*, *Cerinth alpina*, *Thlaspi alpestre* u. v. a. Dank seiner isolierten, vorgeschobenen Lage und wegen seiner Höhe spielte der Napf doch

---

<sup>1)</sup> Am Malaspinagletscher ist die Schneegrenze nach J. C. Russel (Malaspina Glacier. The Journal of Geology 1893, Vol. I, p. 223) am Fusse des Mont Elias in 750 m Höhe, nach den Beobachtungen des Herzogs L. Amadeo von Savoyen erst in 800 m (nach Penck 1910, p. 15), die Baumgrenze bei 120 m!



eine besonders wichtige Rolle als Refugienzentrum, speziell für die Licht- und Wärmebedürftigen Arten, die an seinen Hängen entschieden günstigere Verhältnisse antreffen mussten als in der Ebene. Auf dem kieseligen Grunde der Nagelfluh war auch der gegebene Ort für die kalkfliehenden Arten der Alpen, die heute neben dem zentralen Urgebirge noch die Flyschgegenden bevölkern (z. B. *Meum athamanticum* — im Neuenburger Jura und in den Alpen).

b. Es muss nun noch untersucht werden, ob wirklich auch die Ebenenflora ihr früheres Wohngebiet verlassen hatte und wohin ihr Rückzug vor sich ging. Aufschluss geben uns vorerst gewisse fossile Vorkommnisse, welche beweisen, dass in der Tat im Alpenvorlande nicht mehr die Ebenenflora dominierte, sondern die alpin-nordische. Vor 40 Jahren wurden in Südschweden von Nathorst die ersten Funde gemacht, die eine arktische Flora zu Tage förderten. Seither haben sich ähnliche Fossilien an zahlreichen andern Orten in verschiedenen Gegenden Europas vorgefunden. Frau Dr. M. Brockmann-Jerosch hat deren nicht weniger als 98 zusammengestellt (1910): Davon fallen auf die Schweiz 7, Deutschland 8, Grossbritannien 12, Dänemark 28, Schweden 28, Norwegen 6, Russland 9. Daraus ist zu ersehen, dass folgende Arten in den einzelnen Ländern dominierten:

Schweiz (7): *Betula nana*; *Salix reticulata* und *Dryas octopetala*. *Salix polaris* und *S. herbacea* sehr selten.

Deutschland (8): *Salix polaris* und *Betula nana*. *Dryas octopetala*.

Grossbritannien (12): *Salix herbacea*, *polaris* und *Betula nana*. *Dryas* sehr selten.

Dänemark (28): *Salix polaris*, *Betula nana*; *Dryas*, *Salix reticulata*.

Schweden (28); *Betula nana*, *Dryas*; *Salix polaris*, *reticulata*; *S. herbacea*.

Norwegen (6): zu wenig.

Russland (9): *Betula nana*, *Dryas*; *Salix reticulata*, *S. polaris*.

Wenn man bedenkt, dass diese Funde jedenfalls verschiedenen Stufen angehören können, so muss die grosse Übereinstimmung als doppelt wichtig angesehen werden. Diese «*Dryasflora*» ist nun an einzelnen Orten besonders reichlich und ausgiebig erschlossen worden — es konnten sogar noch Unterabteilungen erkannt werden: So fand Nathorst in Schonen als Arten der untersten Schichten: *Dryas* und *Salix polaris*, in

einer höhern Schicht *Betula nana*, *Salix reticulata*, bisweilen auch *S. herbacea*; *S. polaris* (nach oben spärlicher werdend), *Dryas*, *Oxyria digyna* und *Polygonum viviparum*. Endlich bilden *Salix phylicifolia* und *Lapponum* den Schluss dieser Schichtserie. Auch Andersson unterscheidet drei Horizonte:

3. *Salix phylicifolia*-Horizont; grossblättrige und strauchige Weiden.

2. *S. herbacea*-Horizont }  
1. *S. polaris*-Horizont } kleinblättrige Weiden.

Wieder andere führen nur zwei Horizonte an z. B.

2. *Salix reticulata*-Horizont.

1. *S. polaris*-Horizont. (Siehe Früh und Schröter 1904).

Die auffallendste und wichtigste Erscheinung jener Vegetation ist die völlige Baumlosigkeit. Die damalige Flora muss einer Zwergstrauchtundra mit teils alpinen, teils arktischen, teils arktisch-alpinen Arten entsprochen haben. Trotz sorgfältigster Untersuchung konnten bei uns in der Schweiz keine Reste irgendwelcher Baumarten gefunden werden (Pollen). Im Norden dagegen fand sich vereinzelt Kiefernpollen vor, was aber nur beweist, «dass die Kiefer irgendwo auf dem europäischen Kontinent vorhanden war». (Siehe pag. 133 Anmerkung).

Wenn Brockmann-Jerosch die *Dryasflora* nun als Gletscherendenflora ansehen will, während daneben eine Vegetation vorherrschte ganz ähnlich der heutigen, und als Beweis dafür anführt, dass öfters in den *Dryashorizonten* Arten mit höheren Wärmeansprüchen (als heute) gefunden werden, so kann ich dem nur folgendes entgegenhalten: Von den 16 «wärme-liebenden» Arten der *Dryaszone*, welche Verf. anführt (nach Weber, Range, Reid, Andersson, Schröter) sind nur zwei nicht Sumpf- oder Wasserpflanzen. Bei dem hohen Stand der Sonne (nicht wie in der Arktis!) konnten die Sumpf- und namentlich die Wasserpflanzen eben trotz des Eises der Gletscher die nötigen Lebensbedingungen finden (darauf hat Wesenberg-Lund besonders aufmerksam gemacht, 1909), namentlich während des relativ langen Sommers. «Wenn die Wasserpflanzen heutzutage nicht so weit nach Norden gehen, so beruht dies ganz einfach darauf, dass die *Dryasflora* jetzt nach Breitengraden hinaufgerückt ist, wo die Littoralregion (der Seen) nicht mehr

eine so viel höhere mittlere Temperatur im Sommer hat als die Luft, und wo die Natur der Seen eine andere ist » (Nathorst 1910).

Wie wir schon früher gesehen haben, hat eine Klimaverbesserung das Abschmelzen der Gletscher bewirkt und im Alpenvorlande diesen arktisch-alpinen Verhältnissen ein Ende bereitet; die heutige Flora hat langsam wieder Fuss fassen können. Dieser Umschwung ist aber kein totaler gewesen, indem wir heute noch Arten in der Ebene unten lebend antreffen, die dort — wie dies die fossilen Funde beweisen — schon während der Gletscherzeit sich aufhielten. Ich nenne nur folgende Arten: *Betula nana*, *Saxifraga oppositifolia* und *Hirculus*, *Myriophyllum spicatum*, *Andromeda polifolia*, *Arctostaphylos uva ursi*, *Vaccinium uliginosum*, *Oxycoccus quadripetalus*, *Pyrola uniflora*, *Menyanthes trifoliata*, *Hippuris*, *Potamogeton*-Arten, *Zannichellia*, *Empetrum nigrum* u. a. Auf der andern Seite leben im Tiefland an einzelnen Stellen Arten, die wir sonst nur in den Alpen zu finden gewohnt sind: *Rhododendron*, *Saxifraga aizoides* und *oppositifolia*, *Gentiana verna*, *Primula farinosa*, *Armeria alpina*, u. v. a.

Sollen wir nun diese Arten als ächte «Glazialrelikte» ansprechen, in der Annahme, dass sie wirklich seit der Zeit, da sie mit andern arktischen und alpinen Arten die alleinige Herrschaft im Hügellande ausübten, einzelne ihrer frühern Standorte beibehalten haben trotz der Konkurrenz der wieder eingewanderten Ebenenpflanzen?

Ein Beweis — es kann sich zwar nur um einen Wahrscheinlichkeitsbeweis handeln — ist auf zwei Arten denkbar, direkt oder indirekt. Bei ersterem handelt es sich darum, zu zeigen, dass die als Glazialrelikte angesehenen Arten an ihren jetzigen oder doch ganz analogen Standorten auch fossil in diluvialen Ablagerungen sich vorfinden. Ich will zunächst alle fossilen Arten aus der Diluvialzeit aufzählen, um einerseits die eiszeitliche Flora zu rekonstruieren, anderseits aber um zu untersuchen, welche von diesen Glazialpflanzen noch im Tiefland lebend gefunden werden. Die Funde betreffen nur schweizerische Örtlichkeiten: Krutzelried (Schwerzenbach), Hedingen, Bonstetten, Schönenberg bei Hirzel (alle im Kt. Zürich), Wauwil und Meltingen (Kt. Aargau), Niederwil bei Frauenfeld.

1. <i>Salix myrtilloides</i>	A
2. <i>S. reticulata</i>	A
3. <i>S. polaris</i>	N
4. <i>S. retusa</i>	A
5. <i>S. herbacea</i>	A
6. <i>Betula nana</i>	!*
7. <i>Polygonum viviparum</i>	A
8. <i>Dryas octopetala</i>	A
9. <i>Myriophyllum spec.</i>	!
10. <i>Loiseleuria procumbens</i>	A
11. <i>Arctostaphylos uva ursi</i>	(A) subalpin
12. <i>Potamogeton filiformis</i>	!* subalpin und tiefer, steigt bis 2133 m.
13. <i>P. natans</i>	! im Tyrol bis 1800 m.
14. <i>Phragmites communis</i>	! kosmopolit, geht bis 1865 m (hier aber steril).

A = heute nur noch in der alpinen Region.

N = heute nur noch im Norden zu Hause.

! = kommen heute noch an denselben oder ähnlichen Stellen vor.

!\* = in Alpenseen, aber auch im Hügelland.

!\*\* = in Hochmooren der Alpen und des Jura.

Wir können aus dieser Tabelle ersehen, dass wirklich während der Vergletscherung die Flora der Nachbargebiete ein alpin-arktisches Gepräge aufwies. Diejenigen Arten, welche höhere Wärmeansprüche zu machen scheinen (9, 12, 13, 14), sind ausnahmslos Wasserpflanzen (siehe das auf pag. 157 Gesagte). Die einzige Schwierigkeit, die sich ergibt, wenn man aus den gemachten Funden die gesamte diluviale Flora rekonstruieren will, ist die, dass die Zahl der bekannten Arten zu gering ist; an allen Fundorten kehren mehr oder weniger dieselben Species wieder. Auch dieses Argument hat Brockmann-Jerosch wieder für seine Gletscherendenflora ins Feld geführt. Dieser Deutung kann ich aber aus folgenden Gründen nicht ganz beistimmen: 1. Man darf sich nicht verwundern, nur eine geringe Zahl von Arten in den diluvialen Tonen gefunden zu haben, sind doch lange nicht alle Arten (abgesehen von Früchten und Samen) zur Fossilisation geeignet. Es ist nun sehr bezeichnend, dass die Mehrzahl der erhaltenen Reste (Früchte u. Samen ausgenommen) Pflanzen angehören, die alle durch ihre Beschaffenheit eine Eignung zur Fossilisation schon von vornherein vermuten lassen.

2 Die Entstehung jener diluvialen Dryastone dürfte mehr

oder weniger an allen Orten an die gleichen Faktoren gebunden gewesen sein: In grössern oder kleinern Tümpeln setzte sich ein sandiger Ton ab, der das von den Bächen z. T. auch vom Winde hertransportierte Material, sobald es zu Boden gesunken war, einschloss und so vor Verwesung bewahrte. An solche Stellen gelangten nun in erster Linie Reste von Pflanzen, die in nächster Nähe wuchsen. Nun kommt es nur bei wenigen Arten vor, dass, bevor eine Verwesung des Ganzen eintritt, einzelne Teile, z. B. Blätter, sich ablösen können; wir finden diese Besonderheit nur bei Holzpflanzen (Weiden, Birken, *Arctostaphylos*, *Dryas*, *Loiseleuria*, *Vaccinium* etc.), oder dann bei solchen Kräutern, deren vegetative Teile sehr resistent sind (*Polygonum viviparum* u. a.). Man dürfte sich füglich wundern, wenn einmal in solchen Glazialtonen etwa Blätter von *Gentiana* oder *Primula*, *Pedicularis* oder *Viola*, *Campanula*, *Arabis* etc. gefunden würden.<sup>1)</sup> Man hätte es dann wohl mit einem sicher rein zufällig und unter speziell günstigen Verhältnissen hineingeratenen Vorkommnisse zu tun. Ich habe vor zwei Jahren (1909) am Cavloccio-See im Ober-Engadin an einigen Stellen am Ufer grosse Mengen angeschwemmter Pflanzenreste, meist Blätter, beobachtet, die fast ausnahmslos holzigen Pflanzen angehörten: *Loiseleuria*, *Salix retusa* und *reticulata* (und noch andere Weiden), *Vaccinium*, *Pinus*, *Picea* u. s. w. Ich verwunderte mich damals über diese Ausschliesslichkeit, die leicht zu ganz falschen Schlüssen über die den See umgebenden Formationen verleiten könnte.

Ich möchte die Funde in den Dryastonen also eher ansehen als Reste vorwiegend solcher Pflanzen, die dank ihrem vegetativen Bau und Verhalten (feste Konsistenz, sich ablösende Blätter, Wasserpflanzen) für eine Fossilisation besser geeignet sind und demnach nur ein einseitiges Bild der damaligen Flora geben können.

Wenn wir jetzt eine Rekonstruktion der diluvialen Flora vornehmen wollen, so dürfen wir nach dem Gesagten nicht die in den betreffenden Ablagerungen vorgefundenen Arten als die

---

<sup>1)</sup> Gewiss findet man mitunter fast regelmässig auch vegetative Teile zartgebauter Pflanzen, aber dann handelt es sich in der Regel um Wasserpflanzen (*Myriophyllum* z. B.), für welche eben eine Verwesung auch leichter in Wegfall kommt.



dominierenden ansehen und eine entsprechende Formation als die herrschende aufstellen. Meiner Meinung nach ergibt sich folgender Schluss: Weil die fossilen Reste Arten angehören, die heute teils in den Alpen, teils im Norden, zum Teil aber auch im Tieflande vorkommen (letzteres gilt nur für Sumpf- und Wasserpflanzen), so bestand die diluviale Flora aus einem Gemisch nordischer und alpiner Arten, in welchem aber auch die Ebenenflora nicht völlig ausgeremert war, speziell was Wasserpflanzen anbetrifft.

c. Und nun die andere Frage: welche Arten, die fossil aus der Glazialzeit bekannt sind, leben noch heute an denselben oder entsprechenden Standorten? Die Antwort ist bereits aus der Tabelle (pag. 159) zu ersehen (!). Der einfachste Schluss wäre nun, alle diese Arten einfach als Glazialrelikte zu stempeln. Dass dies nicht ohne weiteres angeht, lehrt schon der Hinweis auf die Wasserpflanzen (z. B. *Phragmites*!). Wenn wir diese daher ausschliessen, so erreichen wir damit, dass einerseits als Glazialpflanzen nur solche Arten zu bezeichnen wären, die direkt eine Parallele erlauben mit dem eiszeitlichen Klima (*Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *Andromeda*, *Oxycoccus*, *Pyrola uniflora* u. a.). Für alle andern Arten können wir nur indirekt beweisen, dass es sich um Glazialrelikte handeln könnte.

Wenn wir sehen, dass im Tiefland an auffallend niedrigen Standorten Alpenpflanzen (s. l. = Arten, deren Hauptverbreitung über der Baumgrenze, selten etwas darunter, ist) vorkommen, so können wir uns zwei Möglichkeiten denken, wie sie dorthin gelangt sein können. Entweder sie sind Vorposten ihres Hauptareals in den Alpen, oder sie erweisen sich als Nachzügler, die nur deshalb nicht aus ihrem eiszeitlichen Gebiet ausgewandert und den Gletschern nachgezogen sind, weil sie an einzelnen Standorten Bedingungen trafen, die ihnen ein Weitergedeihen ermöglichten, trotz der Konkurrenz anderer Arten.

Es ist klar, dass nur die Beispiele der zweiten Gruppe als Glazialrelikte in Frage kommen, während in die erste Gruppe alle diejenigen Arten gehören, die entweder vom Wasser herabgeschwemmt oder ausnahmsweise vom Winde weit fortgetragen, gewöhnlich nur zufällig und vorübergehend so auffallend tiefe Standorte inne haben. Jetzt ist es uns aber auch möglich, für

die Glazialrelikte eine genauere Definition zu geben: Als solche haben wir aufzufassen alle jene alpinen und nordischen Arten, die unter dem eiszeitlichen Klima im Tiefland lebten, beim Rückgange der Gletscher diesen aber nicht immer nachwanderten, sondern gewisse, besonders beschaffene Standorte bis zur heutigen Stunde beibehielten.

Man findet hier leicht den springenden Punkt heraus, nämlich die Verhältnisse gewisser Standorte, die derartige sein sollen, dass Alpenpflanzen daselbst auch unter einem nicht-alpinen Klima fortbestehen können. Solcher Standorte gibt es dreierlei:

1. Die Flussalluvionen und ähnliche Bildungen; typische Beispiele dafür bildet das Kandergrien.
2. Die Berggipfel z. B. der Napf.
3. Die Hochmoore, z. B. Schwarzenegg, Löhrmoos u. a.

Wie die pag. 113 ff. angeführte Florenliste des Kandergriens erkennen lässt, beherbergen jene nun schon fast 200 Jahre lang von einem Flusslaufe verlassenen Alluvionen eine recht mannigfaltige Flora mit zahlreichen Vertretern der alpinen und montanen Region. Eine grosse Anzahl dieser Arten scheint sich hier ziemlich gut behauptet zu haben, dagegen hat es den Anschein, als ob keine derselben imstande sei, ihr Areal zu vergrössern; bei andern ist ein steter Rückgang sogar direkt nachweisbar, z. B.:

<i>Astragalus australis</i>	<i>Globularia cordifolia</i>
<i>Pyrola uniflora</i>	<i>Artemisia mutellina</i>
<i>Linaria alpina</i>	<i>Nigritella nigra</i> u. a.
<i>Globularia vulgaris</i>	

Man darf wohl annehmen, alle diese Arten seien spätestens vor 200 Jahren, als die Kander noch nicht in den Thunerseefloss, hier angeschwemmt worden. Seither ist die Gegend stark überwachsen, einzelne Teile haben der Kultur weichen müssen, während andere, noch ziemlich unversehrte, trotz der anscheinend gut gedeihenden Alpenpflanzen vermuten lassen, dass mit der Zeit auch ohne Zutun des Menschen die Ebenenflora zur Alleinherrschaft gelangen wird. Wir werden wohl kaum fehl



gehen, wenn wir dieses lange Ausharren gewisser Alpenpflanzen an diesem Standort damit erklären, dass auf dem Alluvialboden eine Konkurrenz solange nicht droht, als eine geschlossene Formation noch nicht möglich ist, also bis die Verwitterung der kiesigen Oberfläche weit genug fortgeschritten sein wird.

Vielen Autoren (Hegi, Nägeli, Rikli, Schmid etc.) gelten auch die Vorkommnisse von Alpenpflanzen auf den Höhen einiger Vorberge als Relikte. Aus der nördlichen Schweiz erwähne ich z. B. den Napf, Ütliberg, Albis, die Berge des Zürcher-Oberlandes (Tösstock, Schnebelhorn, Kreuzegg u. s. w.), die Toggenburgerberge und das Appenzellervorland. Alle diese Orte zeichnen sich aus durch eine mehr oder weniger reiche Alpenflora, trotzdem jene Gipfel die Baumgrenze (nach Imhof für diese Gegend bei za. 1600 m) nicht erreichen:

Napf	1411 m	Bachtel	1118 m
Lägern	863 m	Schnebelhorn	1295 m
Ütliberg	873 m	Kreuzegg	1317 m
Albis	918 m	Hörnli	1136 m
Tösstock	1155 m		

Allerdings kommen die meisten dort gefundenen Arten auch in den Alpen noch unterhalb der Baumgrenze vor. Von typischen Alpenpflanzen, die wenig unter die Baumgrenze hinabsteigen, nenne ich vom Napf:

— Rumex alpinus	— Soldanella alpina
— R. arifolius	W Linaria alpina
— Thesium alpinum	— Erinus alpinus
— Ranunculus alpestris	W Bartsia alpina
W Sedum atratum	— Plantago alpina
W Saxifraga oppositifolia	— Galium asperum Var. anisophyllum
W S. Aizoon	W Homogyne alpina
— Potentilla aurea	W Aster alpinus
W Dryas octopetala	W Senecio alpinus
W Alchemilla Hoppeana	W Cirsium spinosissimum
— Athamanta cretensis	W Crepis aurea
W Campanula barbata	W Hieracium aurantiacum
W Rhododendron ferrugineum	— Poa alpina f. vivipara
W Rh. hirsutum	— Carex ferruginea
— Primula auricula	W Gymnadenia albida
— Androsace lactea	W Nigritella nigra
— Gentiana Clusii	

W = Einrichtungen etc. zur Windverbreitung.

— = keine derartigen Einrichtungen.

Mit Rücksicht auf ihre Verbreitungsmittel lässt sich Folgendes sagen:

An Verbreitung durch Tiere ist keine dieser Arten angepasst.

Mit Einrichtungen für Wind-

verbreitung = 18 Arten = 54,5%

Ohne derartige Einrichtungen = 15 Arten = 45,5%

An andern Orten finden wir ungefähr dasselbe; ein Vorherrschen — wenigstens in ausgesprochener Weise — von anemochoren Arten ist kaum zu konstatieren, häufig ist die Zahl der Arten ohne besondere Verbreitungseinrichtungen ebenso gross wie die der ersteren. Dies beweist aber, dass diese alpinen Kolonien wohl kaum als Vorposten der eigentlichen Flora in den Alpen aufzufassen sind, sonst würde das anemochore Element sicher auffallend zahlreich vertreten sein. Es bleibt also nur noch die schrittweise Wanderung, die aber unter den jetzigen Verhältnissen ebensowenig plausibel erscheint wie eine sprungweise. Wenn wir aber zurückgehen bis in die Zeit, als auch die Basis jener Hügel und Berge eine alpine Flora beherbergen konnte, als der Wald verdrängt war, so finden wir leicht einen Zusammenhang zwischen den heutigen Kolonien der Alpenpflanzen im Hügellande und ihrem Hauptareal in den Alpen. Mit andern Worten, wir bezeichnen diese alpinen Bestandteile in unserer Hügelflora als Relikte. Für diese Auffassung spricht noch folgende Beobachtung: Ein grosser Prozentsatz dieser «alpinen Reliktpflanzen» bewohnt auf diesen Bergen ausschliesslich felsige Standorte, während die gleichen Arten in den Alpen auch andere Stellen (z. B. Weiden) bewohnen; auf dem Napf sind *Soldanella*, *Ranunculus alpestris*, beide *Rhododendren* Felsbewohner. Der Grund zu diesem Verhalten liegt wohl darin, dass diese Arten an jenen Standorten, wo eine geschlossene Vegetation nicht möglich ist, eine Konkurrenz anderer Arten am ehesten siegreich überstehen.

Ganz andere Verhältnisse finden wir in den Hochmooren. Meistens handelt es sich schon um andere Arten:

*Vaccinium vitis Idaea*

*Nardus stricta*

*Primula farinosa*

*Trichophorum alpinum*

*Sweetia perennis*

*T. caespitosum*

*Homogyne alpina*

*Juncus alpinus*

Diese alle bilden mit den übrigen Hochmoorpflanzen einen geschlossenen Bestand von charakteristischem stets und überall wiederkehrendem Habitus. Also das gerade Gegenteil des vorigen Falles. Wenn solche Arten verschwinden, so bilden auch ganz andere Gründe die Veranlassung (Sinken des Grundwasserhorizontes, künstliche Entwässerung etc., nicht aber die Konkurrenz anderer Arten). Wir sind demnach versucht, im Hochmoor eine alte Formation zu erblicken, die zum Teil aus frühern Ebenenpflanzen, zum Teil aus Alpenpflanzen zusammengesetzt sein dürfte. Diese Erklärung erhält noch durch ein anderes, bis jetzt nicht berücksichtigtes Moment eine wirksame Unterstützung: die nordischen Arten, die in derselben Formation auftreten; das bekannteste Beispiel ist die Zwergbirke *Betula nana*. Das Bindeglied zwischen beiden Gruppen, der alpinen und der nordischen, bilden die fossilen Reste, die beweisen, dass wirklich auch während der Glazialzeit diese Arten im Tieflande lebten. Einen Einwand müssen wir hier gleich untersuchen, den, weshalb denn die Mehrzahl dieser glazialen Hochmoorpflanzen nicht oder nur wenig weit in die Alpen hinaufsteigt. In der alpinen Region klingen die Hochmoore aus in sogenannten Trockentorfbeständen, in denen wir nun eine ganze Anzahl der Hochmoorbewohner — wenn es wenigstens nicht sehr feuchtigkeits- oder wärmebedürftige sind — wiederfinden. Diese Trockentorfformationen der Alpen, die «alpinen Tundren» bilden denn auch das Bindeglied zwischen der nordischen Tundra und unsern typischen Hochmooren. Diese letztern dürften sich wohl während der Eiszeit in regelrechte Tundren, wie sie heute der Arktis eigen sind, umgewandelt haben.

Ich bin deshalb der Meinung, dass wir in den Hochmooren folgende Vertreter als ächte Glazialrelikte — Relikte der Tundrenzeit — ansehen dürfen:

<i>Betula nana</i>	<i>C. Heleonastes</i>
<i>Salix repens</i>	<i>C. limosa</i>
<i>Vaccinium uliginosum</i>	<i>C. dioica</i>
<i>V. vitis Idaea</i>	<i>Eleocharis pauciflora</i>
<i>Oxycoccus quadripetalus</i>	<i>Scheuchzeria palustris</i>
<i>Andromeda polifolia</i>	<i>Eriophorum polystachyon</i>
<i>Trichophorum alpinum</i>	<i>E. gracile</i>

*T. caespitosum*  
*Carex pauciflora*  
*C. chordorrhiza*

*Lycopodium inundatum*  
*L. annotinum*

Weggelassen wurden hier *Dryopteris cristata*, *Betula pubescens*, *Pinus montana*, *Equisetum limosum* etc., weil sie wohl später erst dazugekommen sind.

Eine interessante und auffallende Erscheinung finden wir bei den 3 Carices: *C. chordorrhiza*, *Heleonastes* und *limosa*. Diesen Species entsprechen nämlich in den Hochalpen (in Schneetälchen, humosen Stellen, Humuspolstern etc.) drei oder vier nahe verwandte Arten: *C. Lachenalii* (*Heleonastes*), *C. incurva* und *foetida* (*chordorrhiza*) und *C. magellanica* (*limosa*). Es wäre wohl denkbar, dass wir es mit Artengruppen zu tun haben, die während einer Eiszeit (wahrscheinlich nicht der letzten) sich in zwei Formen spalteten, deren eine den Gletschern nachzog und wieder in ihr ursprüngliches Wohngebiet zurückkehrte, während die andere in den Hochmooren der Niederungen verblieb.

Es dürfte hier ebenfalls, wie bei der Besprechung der xerothermen Relikte, gegeben sein, Analogien aus dem Tierreiche heranzuziehen. Wir sehen zwar, dass auch unter den Zoologen viele diese Angelegenheit (Reliktfrage) als dem Abschluss noch recht ferne ansehen. Immerhin können wir bemerken, dass die Schlüsse, die gezogen werden, ganz analog sind jenen, zu welchen die Botaniker gekommen sind.

Die Tierwelt konnte vielleicht an einzelnen Stellen (Nunatak oder Schmelzwasserrinnen) im vergletscherten Gebiet selber fortbestehen, wie dies heute noch im Innern Grönlands der Fall ist. Das eisfreie Gebiet bildete jedoch den Sammelpunkt aller jener Tiere, die ihre Standorte in den Alpen beim Vorrücken der Gletscher verlassen mussten, so zwar, dass die bisherige interglaziale Fauna nicht auch völlig verdrängt wurde. Eurytherme (scheuen ausgiebige Temperaturschwankungen nicht) lebten neben stenothermen (speziell an niedrige Temperaturen angepasste) und bildeten auf diese Weise eine Art Mischfauna. Mit dem Rückzug der Gletscher erfolgte, ganz wie bei den Pflanzen, ein Nachwandern der alpinen und nordischen Formen, während an ihre Stelle die vordem verdrängte Fauna der Ebene kam. Nun findet man an nichts weniger als alpinen, bezw.

nordischen Standorten gewisse Arten, die sonst den kälteren Gebirgsgegenden angehören oder erst in der arktischen Region sich aufhalten, und wie wir dies für ähnliche Pflanzenarten getan haben, sieht der Zoologe in diesen Vorkommnissen Relikte der Glazialzeit. Nach Zschokke (auf dessen zahlreiche Arbeiten über Glazialrelikte in unserer Fauna zur nähern Orientierung verwiesen sei) sind Glazialrelikte «diejenigen Tiere, bei denen geographische, biologische und oft auch morphologische Erwägungen es wahrscheinlich machen, dass ihre Vorfahren der eiszeitlichen Mischfauna angehörten.»

Solche Relikte finden sich als Oasen unter der fast kosmopolitischen mitteleuropäischen Tierwelt auf Kuppen und Höhen der Mittelgebirge, in Mooren, auf Dünen und Heiden. (Vergl. auch Frédéricq (1904) und Hesse (1906)).

### **Zusammenfassung der Resultate über die Florengeschichte.**

1. Der relativ grosse Artenreichtum (rund 1300 Species) unseres bernischen Hügellandes rührt zu einem Teil von der Mannigfaltigkeit der Standorte, zum andern Teil aber von den klimatischen Verhältnissen her.
2. Die alpinen Arten im Gebiet sind nicht einzig und allein durch Windtransport an ihre heutigen Standorte gelangt. Es ist Tatsache, dass sogar in den Alpen selber, also unter den für Alpenpflanzen günstigsten Bedingungen, die schrittweise Verbreitung die Regel ist, wobei die Flugvorrichtungen nur als Mittel zur Erleichterung derselben in Frage kommen. Die Einwanderung der Alpenpflanzen fand demnach statt (für einen Teil wenigstens) zu einer Zeit, als eine schrittweise Besiedelung des Vorgeländes dank einem rauheren Klima möglich war.
3. Die Flussalluvionen beherbergen oft ebenfalls verschiedene Arten aus den Alpen. Ihr weiteres Gedeihen ist aber in Frage gestellt, sobald an jenen Orten die Vegetation mehr und mehr zu einer geschlossenen wird. Der grösste Feind der Alpenpflanzen im Tieflande ist also die Konkurrenz.
4. Die Veränderungen, die sich aus der Literatur für unsere Flora feststellen lassen, sind wohl ausnahmslos durch



den Menschen und seine Kultur bedingt. Namentlich die Entsumpfungen haben zahlreiche Opfer gefordert. Auf der andern Seite sind — wiederum begünstigt durch die menschliche Kulturarbeit — eine Reihe von Arten erst neuerdings eingewandert.

5. Soweit die pflanzlichen Reste aus den Pfahlbauten zu Schlüssen berechtigen, konstatieren wir, dass im Charakter der damaligen Zeit gegenüber der heutigen sich nur wenig geändert hat; auf keinen Fall ist an eine Veränderung des Klimas zu denken.
6. Aus der Verbreitung speziell der selteneren Arten in der Schweiz lassen sich in vielen Fällen die mutmasslichen Einwanderungswege für die betreffenden Pflanzen rekonstruieren. Unser Gebiet scheint demzufolge hauptsächlich von Westen her Zuzug erhalten zu haben. Ebenso sehen wir aus der allgemeinen Verbreitung der einzelnen Spezies, dass unter den Elementen, welche durch Pflanzen, von wärmeren und trockeneren Gebieten gebildet werden, das mediterrane gegenüber dem pontischen (und atlantischen) den Vorrang hat. Diese Tatsache stimmt völlig überein mit den klimatischen Verhältnissen. — Das Hauptkontingent zu unserer Flora stellt das baltisch-silvestre Element.
7. Die Flora des Mittellandes ist zum allergrössten Teil ein Produkt der postglazialen Einwanderung. Während der Vergletscherung wurde unsere jetzige Flora ersetzt durch die von den Gletschern ebenfalls vertriebene alpine Flora. Der wichtigste Beweis für diese Ansicht ist wohl das völlige Fehlen von Resten unserer Baumarten (auch Pollen!) in den diluvialen Ablagerungen.
8. Gewisse Beobachtungen ergaben, dass schon ziemlich « bald » nach dem endgültigen Rückzuge der Gletscher Verhältnisse geherrscht haben müssen, denen gegenüber diejenigen von heute nur als die Folgen einer seither eingetretenen Klimaverschlechterung angesehen werden können. Den einstigen Höhepunkt kann man nach dem Vorschlage Briquets die « xerotherme Periode » nennen, die Überreste derselben in unserer heutigen Lebewelt die « xerothermen Relikte ». Der

Nachweis jener trockenwarmen Periode scheint besonders im Gebiet der nordischen Vergletscherung sicher zu sein, wo auch wiederholte Hebungen und Senkungen des Festlandes eine Altersbestimmung eher ermöglichen. Zahlreiche, heute nicht soweit verbreitete wärmefordernde Arten konnten in fossilem Zustande gefunden werden (Hasel, Eibe, Efeu etc.) und beweisen ein deutliches Sinken der Temperatur seither (um ca. 2,5°). Das gleiche zeigt die früher höher gewesene Baumgrenze. Weniger eindeutig sprechen sich die Forscher über das Gebiet der alpinen Vergletscherung aus. Die wichtigsten Anzeichen für ein postglaziales Klimaoptimum bilden der Löss und der Grenztorf.

9. Während aber im Norden diese Epoche erst ziemlich lange nach dem Abschmelzen der Gletscher erfolgte, scheint in den Alpen die xerotherme Periode schon bald nach dem Abschmelzen der Gletscher eingetroffen zu sein. Als wichtigste Stütze dieser Ansicht können die Funde am Schweizersbild genannt werden, wo eine Tundrenfauna direkt von einer Steppenfauna abgelöst wird.
10. Es finden sich auch in unserer Flora Überbleibsel aus jener Zeit mit einem günstigeren Klima, xerotherme Relikte:

<i>Alyssum montanum</i>	<i>Andropogon Ischaemum</i>
<i>Dianthus gratianopolitanus</i>	<i>Melica ciliata</i>
<i>Viola alba</i>	<i>Carex humilis</i>
<i>Rosa stylosa</i>	<i>Limodorum abortivum</i>
<i>Geranium sanguineum</i>	<i>Loroglossum hircinum</i>
<i>Melittis Melissophyllum</i>	<i>Aceras anthropophora</i>
<i>Filago arvensis</i> .	
11. Die angeführten Relikte bevorzugen sonnige, windgeschützte Abhänge mit Front nach S oder SW: sogenannte Südhalden. Typischer als in unserer Gegend treten uns solche Relikte z. B. im Schaffhauser Becken oder in der Boltiger Klus entgegen. In gleicher Weise und an denselben Standorten können auch in der Fauna Relikte nachgewiesen werden.
12. Das Gegenstück zu den xerothermen Relikten bilden die glazialen Relikte, Arten, die seit der Eiszeit dieselben Standorte beibehalten haben. Sie zeichnen sich aus durch



geringe (oder fehlende) Expansionskraft, Übereinstimmung mit den an analogen Stellen fossil gefundenen Diluvialpflanzen; vereinzelt Vorkommen im Hügellande bei gleichzeitigem Massenzentrum in den Alpen oder im Norden.

13. Die Flora der Eiszeit — soweit sie uns bekannt ist — weist neben den typischen alpinen und nordischen Arten auch noch solche auf, die scheinbar auf weniger tiefe Temperaturen hindeuten. Es handelt sich aber bei diesen fast ausschliesslich um Wasser- oder Sumpfpflanzen, die eben auch während der Eiszeit unter günstigeren ökologischen Verhältnissen lebten als die Landflora (Litoralregion stets wärmer als die Luft).
14. Die scheinbare Eintönigkeit der Diluvialflora darf nicht im Sinne eines Vorherrschens einer einzigen, der Fossilisation leichter ausgesetzten Formation (z. B. Gletscherendenflora), gedeutet werden; vielmehr dürfte diese Beschränkung auf einzelne immer wiederkehrende Arten durch die bessere Eignung zur Fossilisation zu erklären sein.
15. Den Namen Glazialrelikt verdienen in erster Linie jene Arten, die heute ungefähr dieselben Standorte bewohnen, an denen sie auch fossil aus der Glazialzeit gefunden werden. Im bernischen Gebiet sind es etwa folgende Arten:

<i>Betula nana</i>	<i>Andromeda polifolia</i>
<i>Salix repens</i>	<i>Scheuchzeria palustris</i>
<i>Pyrola uniflora</i>	<i>Eleocharis pauciflora</i>
<i>Vaccinium uliginosum</i>	<i>Eriophorum polystachyon</i>
<i>V. vitis Idaea</i>	<i>Trichophorum caespitosum</i>
<i>Oxycoccus quadripetalus</i> .	

16. In zweite Linie sind gewisse Arten zu stellen, die heute so gut wie zur Eiszeit die Hochmoore bewohnen. Zu den schon als Relikt bezeichneten Arten (ausser *Pyrola*) kommen noch:

<i>Lycopodium innundatum</i>	<i>C. dioica</i>
<i>L. annotinum</i>	<i>C. chordorrhiza</i>
<i>Eriophorum gracile</i>	<i>C. Heleonastes</i>
<i>Trichophorum alpinum</i>	<i>C. limosa</i>
<i>Carex pauciflora</i> .	

Weil bei uns in den Alpen die Hochmoore in Trockentorf liefernde Bildungen übergeben (alpine Tundren), so darf

vielleicht die Vermutung ausgesprochen werden, dass unter dem Einfluss des eiszeitlichen Klimas aus den ehemaligen Hochmooren (oder Mooren überhaupt), die diluvialen Tundren entstanden.

17. Endlich sind als Glazialrelikte anzusehen die grosse Mehrzahl jener Arten, deren Hauptverbreitung in der alpinen Region oberhalb der Baumgrenze zu suchen ist, die aber in unserm Mittelland an bestimmten Stellen auch unterhalb der Baumgrenze gedeihen, wie z. B. auf dem Napf, im Schwarzwassertal u. a. O. (vide pag. 163).

Ein direkter Zusammenhang mit dem Hauptareal ist hier nicht vorhanden, eine schrittweise Verbreitung unter heutigen Bedingungen also unmöglich. Wenn aber eine sprungweise Verbreitung nur als Ausnahme angenommen werden kann, so muss die Einwanderung in eine Zeit zurückverlegt werden, wo der schrittweise Austausch möglich war, das heisst in die Eiszeit.

---