

Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Luzern
Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Luzern
Band: 29 (1987)

Artikel: Grundprobleme der Vegetationsgeschichte Mitteleuropas während des Eiszeitalters
Autor: Frenzel, Burkhard
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-523512>

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: 03.04.2026

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

Grundprobleme der Vegetationsgeschichte Mitteleuropas während des Eiszeitalters

BURKHARD FRENZEL

Zusammenfassung

Es werden einige wichtige biologische Probleme der Vegetationsgeschichte des Eiszeitalters erörtert. Sie betreffen die Entstehungszeit der Tundren und der alpinen Vegetation, die als warmzeitliche Bildungen erkannt werden; die erstaunlich wirkungsvolle Regulationsfähigkeit mancher Ökosysteme, die diese vor Klimaschwankungen kleineren Ausmasses und vor der Bedrohung durch stärkere Konkurrenten weitgehend unabhängig machen können; den vielfach steuernden Einfluss des Wildes und die Herausbildung der Vegetationshöhenstufen durch Konkurrenz. Es wird deutlich, dass die quartär-botanische Forschung eher auf geologisch-paläoklimatologische Fragen ausgerichtet gewesen ist als auf eine umfassende Paläobiologie.

Résumé

L'article discute quelques problèmes biologiques de l'histoire pléistocène de la végétation de l'Europe Centrale. On observe que la végétation alpine moderne et celle de la toundra ne se formaient que durant les phases interglaciaires mais pas durant les phases glaciaires. On insiste sur la capacité naturelle étonnante de plusieurs types d'écosystèmes de se réguler eux-mêmes,

indépendamment des changements climatiques, s'ils n'étaient pas trop durs, et de l'attaque des compétiteurs en général plus efficaces. On comprend que le gibier avait dirigé plusieurs fois dans le passé l'évolution de la végétation et on observe que la zonation verticale de la végétation était causée par la compétition, mais pas par l'immigration synchrone des divers types de la végétation. On regrette qu'on avait concentré les recherches jusqu'à maintenant – en ce qui concerne l'histoire de la végétation du pléistocène – sur des problèmes géologiques et paléoclimatologiques en oubliant presque totalement oubliant la vraie paléobiologie.

Summary

Some important biological problems of quaternary vegetation history are discussed. They concern, e.g., time and causes of the formation of tundra and alpine vegetation. It can be shown that both of these aspects are typical for interglacial, not for glacial times. It is understood that some ecosystems are governed by most effective regulating processes, which enable them to become independent from minor climatic changes and even from the impact of much stronger competitors. It is felt that animals repeatedly had

governed the evolution of vegetation, and it can be shown that the vertical belts of vegetation were most of all caused by competition. In general it is felt that up to now the vegetation history of the

pleistocene has concentrated much more on geological and paleoclimatological problems rather than on a true paleobiology of the quaternary.

Einleitung

Vegetationsgeschichte kann als Teil der botanischen Disziplinen verstanden werden, aber auch als Entwicklungsprozess, der schliesslich zum heutigen Zustand des Pflanzenkleides geführt hat. Im vorliegenden Falle wird dieser zweite Aspekt betrachtet.

Innerhalb des Eiszeitalters, also während der letzten 2,46 Millionen Jahre, haben sich in Mitteleuropa mindestens elf grosse Klimacyklen ereignet, die von kalt- bzw. eiszeitlichen Bedingungen bis hin zu solchen, die günstiger als die gegenwärtigen gewesen waren, geführt hatten. Wahrscheinlich waren es sogar noch mehr derartige Grosscyclen. In ihnen hat sich die Vegetation im selben Rhythmus ändern müssen. Hierbei bildeten sich von Warmzeit zu Warmzeit häufig, doch vermutlich nicht stets, klar fassbare Unterschiede im Ablauf der Vegetationsentwicklung heraus. Sie werden intensiv für relative geologische Datierungen verwandt. Tatsächlich hat die vegetationsgeschichtliche Forschung des Eiszeitalters vor allem dies bearbeitet. Aber in dem Wechsel von Warm- zu Kalt- oder Eiszeiten, von Wald- zu Steppentypen der vorherrschenden Vegetation, sind schwierige biologische Probleme enthalten. Ihnen sei der vorliegende Aufsatz gewidmet. Hierbei kann es bei dem gegenwärtigen Kenntnisstand nur darum gehen, auf Fragen aufmerksam zu machen, vielleicht Wege zu ihrer Beantwortung zu zeigen, doch kaum, klare Antworten zu geben.

Die grösseren und kleineren Klimaschwankungen des Eiszeitalters hatten wiederholt zahlreiche Wanderungen der verschiedensten Pflanzen- und Tiersippen ausgelöst. Sicher gab es in Mitteleuropa kein einziges Gebiet, in dem sich Flora und Fauna über einen gesamten derartigen Klima-

cyclus hinweg unverändert hatten erhalten können. Dies gilt vermutlich insgesamt für die Alte Welt, erst recht aber für die Dauer mehrerer Klimacyklen. Hieraus folgt andererseits, dass sich nicht nur die verschiedensten Tier- und Pflanzengesellschaften, sondern auch ganze Ökosysteme haben ändern müssen. Die Änderungen könnten so abgelaufen sein, dass sich in ihrer Zusammensetzung unveränderte Gemeinschaften örtlich verlagerten; sie könnten aber auch dazu geführt haben, dass sich neue Gemeinschaften herausbilden mussten, dass sich aber die bislang vorhandenen aufgelöst hatten. Betraf dies dann alle Gemeinschaften des Tier- und Pflanzenreiches oder gab es Lebensgemeinschaften recht unterschiedlicher Lebensdauer?

Pflanzengesellschaften oder Assoziationen sind stabile Phytocoenosen einer in sich meist homogenen Zusammensetzung, die mindestens in einer ihrer Schichten durch eine sie bezeichnende Sippenkombination ausgezeichnet werden, da diese Sippen gleichartige ökologische Ansprüche stellen und enge soziologische Affinitäten zueinander haben (SCHWICKERATH, 1954; BRAUN-BLANQUET, 1964). Sind diese ökologischen Ansprüche für die einzelnen Sippen nun bezeichnend, und bleiben die pflanzensoziologischen Affinitäten konstant? Träfe das zu, dann müssten derartige Pflanzengesellschaften in gleichbleibender Zusammensetzung gewandert sein, und das von WALTER (1973) aufgestellte Gesetz der «relativen Standortskonstanz» müsste klar zur Geltung kommen, da es besagt, dass die verschiedenen Taxa während ihrer Wanderungen auch unter abweichenden Grossklimaten stets mehr oder weniger gleichartige Kleinstandorte aufsuchen und sich somit in der Regel immer unter einigermaßen gleichartigen Aussenbedingungen aufhalten können. Es

wird zu prüfen sein, wie weit diese Forderung zugetroffen ist.

Ökosysteme sind nach ELLENBERG (1973) Wirkungsgefüge aus Lebewesen und ihrer anorganischen Umwelt. Sie seien stets offen, also von aussen her störbar, aber doch z.T. zu gewissen Regulationen befähigt, so dass sie einen dynamischen Gleichgewichtszustand erreichen könnten. ODUM (1969) gliederte die Ökosysteme in protective und produktive. In den protectiven Ökosystemen findet fortlaufend ein Kreislauf der Nährstoffe und der organischen Substanz statt; eine Bruttozunahme der gesamten, grossen Biomasse ist in ihnen (fast) nicht zu beobachten. Produktive Ökosysteme sammeln stattdessen immer mehr Biomasse an. Sie können hierbei auch immer mehr tote organische Substanz anhäufen. Die Ansammlung toter bzw. lebender Biomasse ermöglicht es diesen Ökosystemen, Veränderungen auszulösen bzw. andere Lebensgemeinschaften in zunehmendem Masse zu bedrängen. Diese Systeme gehen schliesslich in protective über. Welcher Art waren nun die vorherrschenden Ökosysteme des Eiszeitalters, und sei es auch nur in Mitteleuropa? Reichen die genannten Definitionen aus, um hinreichend das zu beschreiben, was sich während der grossen Klimaschwankungen abgespielt hat? Konnten Tiergemeinschaften während des Eiszeitalters Pflanzengemeinschaften in neue Bahnen lenken? Konnten also von der Biomasse her unbedeutende Komponenten der Ökosysteme diese in neue Richtungen zwingen? Galt dies gegebenenfalls auch in der umgekehrten Richtung? Es wird zu prüfen sein, was heute schon bekannt ist und wo die Forschung ansetzen sollte.

Probleme der kalt- oder eiszeitlichen Steppen- und Tundravegetation

Eine vorsichtige Abschätzung lehrt, dass offene, also waldfreie, Vegetationstypen während des Eiszeitalters in der heutigen Waldzone Nordeurasiens mindestens drei-

mal länger das Bild beherrscht hatten als die verschiedenen Waldtypen. Für das Eiszeitalter gilt, dass Eurasien ein wichtiger Teil eines riesigen Steppenbereiches gewesen ist; Waldzeiten stellten aber nur kürzere Episoden dar.

Während der Kalt- oder Eiszeiten hatte die offene Vegetation unter sehr winterkalten und trockenen Klimaten zu leiden. Weit hin war der Boden jahreszeitlich oder gar ewig gefroren. Dies lässt vermuten, dass damals, besonders aber während der Höchststände der einzelnen Kalt- oder Eiszeiten, Tundren das beherrschende Element gewesen waren. Sie hatten sich allerdings erst während des Eiszeitalters langsam herausgebildet (FRENZEL, 1968). Aber das in Europa, wie auch in Sibirien reich entwickelte, arktisch-alpine Florenelement (HULTÉN, 1950, 1962) scheint die hohe Bedeutung der ehemaligen Tundren zu erweisen, und arealgeschichtliche Untersuchungen lassen erkennen, wie sich dieses ehemals zusammenhängende Element zurückgezogen oder aufgeteilt hat, als sich das Klima erwärmte (Abb. 1). Gut bestimmbare Makrofossilfloren heutiger Tundrenpflanzen sind aus eiszeitlichen Sedimenten Mittel-, West- und Osteuropas wiederholt bekannt gemacht worden. Desto mehr erstaunt, dass sich in der Regel, von einzelnen meernahen Klimagebieten abgesehen, keine kalt- oder eiszeitliche Tundren-Pflanzengesellschaften überzeugender Zusammensetzung und grösserer Ausdehnung nachweisen lassen. Stets scheinen die entsprechenden Pflanzensippen und vielleicht auch kleinere Gesellschaftsindividuen nur lokal vorgekommen zu sein, durchgehend untermischt oder übertönt von Pflanzen trockener bis extrem trockener Standorte. Dies gilt im selben Masse für Nordamerika, wenn dort auch entlang des spätglazialen Eisrandes der Letzten Eiszeit, häufiger als in Europa, heutige Tundrasippen beschrieben worden sind, ohne jedoch echte Tundren heutiger Zusammensetzung und ökologischer Bedingungen gebildet zu haben. Am ehesten scheint es in Nordost-Sibirien wiederholt tundraähnliche Pflan-

zengesellschaften gegeben zu haben, allerdings auch dort von Steppenelementen untermischt. Tundraähnliche Pflanzengemeinschaften werden erst wieder im Spätglazial der Letzten und der Vorletzten Eiszeit an mehreren Stellen Europas, so auch in Mitteleuropa, in grösserem Umfang nachweisbar, allerdings selbst sie waren begleitet von

weit bis nach Nordeuropa vorgedrungenen Steppengesellschaften Höherer und Niederer Pflanzen. Dies zeigt, dass während der Stadiale der Kalt- und Eiszeiten zwar heutige Tundrapflanzen bis in das südliche und südöstliche Mitteleuropa vorgedrungen waren; aber sie hatten keine im heutigen pflanzengeographischen Sinne als Tundren zu

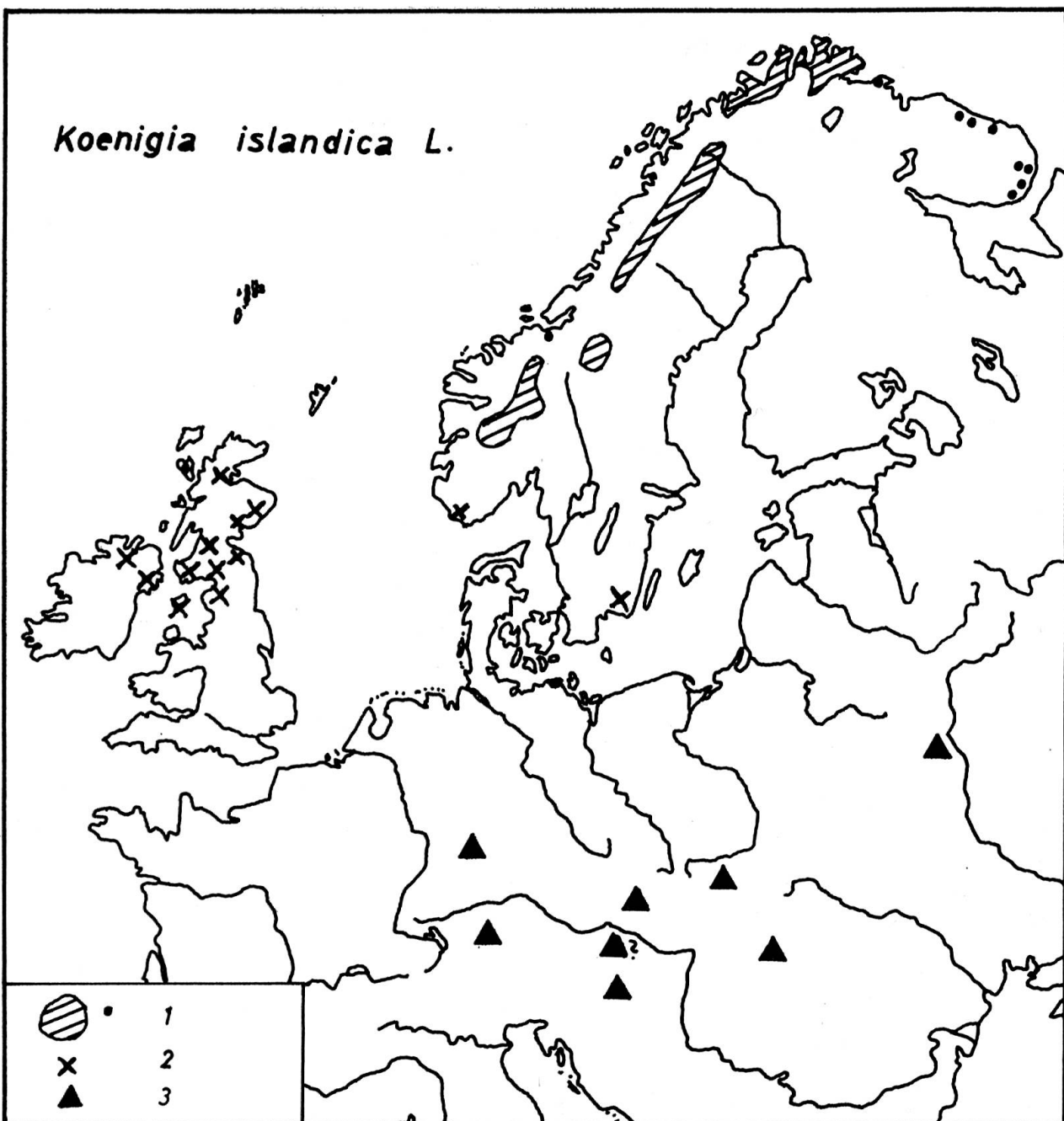


Abb. 1: Arealgeschichte der heute subarktisch-ozeanisch-alpinen *Koenigia islandica*. 1: Heutiges Areal. – 2: Spätglaziale Funde. – 3: Funde aus dem Hochglazial der Letzten Eiszeit.

bezeichnende Formationen oder Ökosysteme aufgebaut. Tundren sind offenbar warmzeitliche Vegetationstypen kalter Klimate, deren verfügbare Feuchte und Schneeschutz deutlich von denen der Stadiale vergangener Kalt- oder Eiszeiten verschieden gewesen sind. Es wäre zweifellos eine lohnende Aufgabe, die Geschichte der Tundrasippen und der entsprechenden Vegetationstypen für einen gesamten Interglacial-Glacial-Cyclus in Nordeurasien zu verfolgen, um die Veränderungen sowohl in ozeanischen, als auch in kontinentalen Klimaten ausführlich kennenzulernen.

Bei der ökologischen Analyse heutiger Tundren spielt die Xeromorphie vieler Pflanzensippen eine grosse Rolle. Man denkt an physiologisch trockene oder auch an stickstoffarme Standorte, die gleichartige Strukturen fördern. Die stadialen Böden waren in Mitteleuropa sicher weiterhin sehr stickstoffarm und trocken. Dennoch gab es dort keine Tundren, obwohl Tundrenpflanzen weit verbreitet waren. Sind dann nicht die heutigen Tundren Pflanzengemeinschaften, deren äussere Bedingungen zwar die für die Tundren typischen Sippenkombinationen ermöglichen, ohne dass dieser oder jener Aussenfaktor jedoch einen entscheidenden selektiven Wert für bestimmte Formkreise hat, oder anders ausgedrückt, sind nicht die heutigen ökologischen Bedingungen der Tundren viel günstiger als es die stadialen, besonders die hochglazialen, je gewesen sind? Natürlich ermöglichen es die zusammenwirkenden physiologischen sowie anatomisch-morphologischen Eigenschaften der in den heutigen Tundren vorkommenden Sippen diesen Formkreisen, dort auszudauern. Aber sind das Anpassungen oder handelt es sich um ökologisch mehrdeutige Eigenschaften, die unter ganz anderen Umweltbedingungen ebenso zur Geltung kommen können, die aber – unter den gegebenen grossklimatischen und den damit zusammenhängenden Konkurrenzverhältnissen – heute das Bild der Tundra-Ökosysteme prägen, ohne letzten Endes die notwendigerweise formenden Faktoren zu

sein? Wenn aber die heutigen Tundrenpflanzen unter ganz anderen Umweltbedingungen leben können (für Tundrentiere gilt dasselbe), ist ihre ökologische Bindung an bestimmte Umweltbedingungen nicht eng. Dann ist aber auch die gegenwärtig zweifellos zu beobachtende, ökologische Bindung einzelner Formkreise des Tier- und Pflanzenreiches an ganz bestimmte Aussenfaktoren in der Regel nur ein Augenblickszustand. Damit verliert das Konzept der Pflanzengesellschaften viel an genereller Gültigkeit, und zwar im Blick auf die verstreichende Zeit. Gilt das für alle Gesellschaften und Ökosysteme?

Bei aller Ähnlichkeit untereinander, sind Flora und Vegetation der alpinen Region unserer Hochgebirge deutlich verschieden von denen der Tundrazone. Man fragt sich, wie weit die heutige alpine Vegetation mit der der eiszeitlichen Stadiale verwandt ist oder ihr gar entspricht. Bedauerlicherweise beruht dieser Vergleich im wesentlichen nur auf Pollenfloren, nicht aber auf den in diesem Zusammenhang viel aussagekräftigeren Makrofossilfloren. Die hochglaziale Vegetation der damaligen mitteleuropäischen Nunatakter und diejenige am Aussenrand der zeitgleichen Eisstromnetze im Gebirge kennen wir nicht, wohl aber diejenigen der gleichalten Steppen des angrenzenden Flachlandes und der Vorhügelzone (FRENZEL, 1965, 1983). Sie lehrt, dass die eiszeitlichen gehölzfreien Vegetationstypen bestenfalls eine sehr schwache Ähnlichkeit mit der einzelner Höhenstufen der heutigen alpinen Vegetation Mitteleuropas hatten. Wahrscheinlich ist es richtiger, beide als ökologisch und floristisch ganz verschiedene Varianten anzusehen, nämlich als stadiale Steppen bis Wüstensteppen und als die heutige alpine Mattenvegetation. Selbst die Vegetation mancher Partien der Alpen während des letzteiszeitlichen Spätglazials entsprach nicht der heutigen alpinen Vegetation (Abb. 2, 3). Zwar gab es viele Formkreise, die beiden Vegetationstypen gemeinsam waren, und manche Ähnlichkeiten werden sich in der grossen Gruppe pollen-

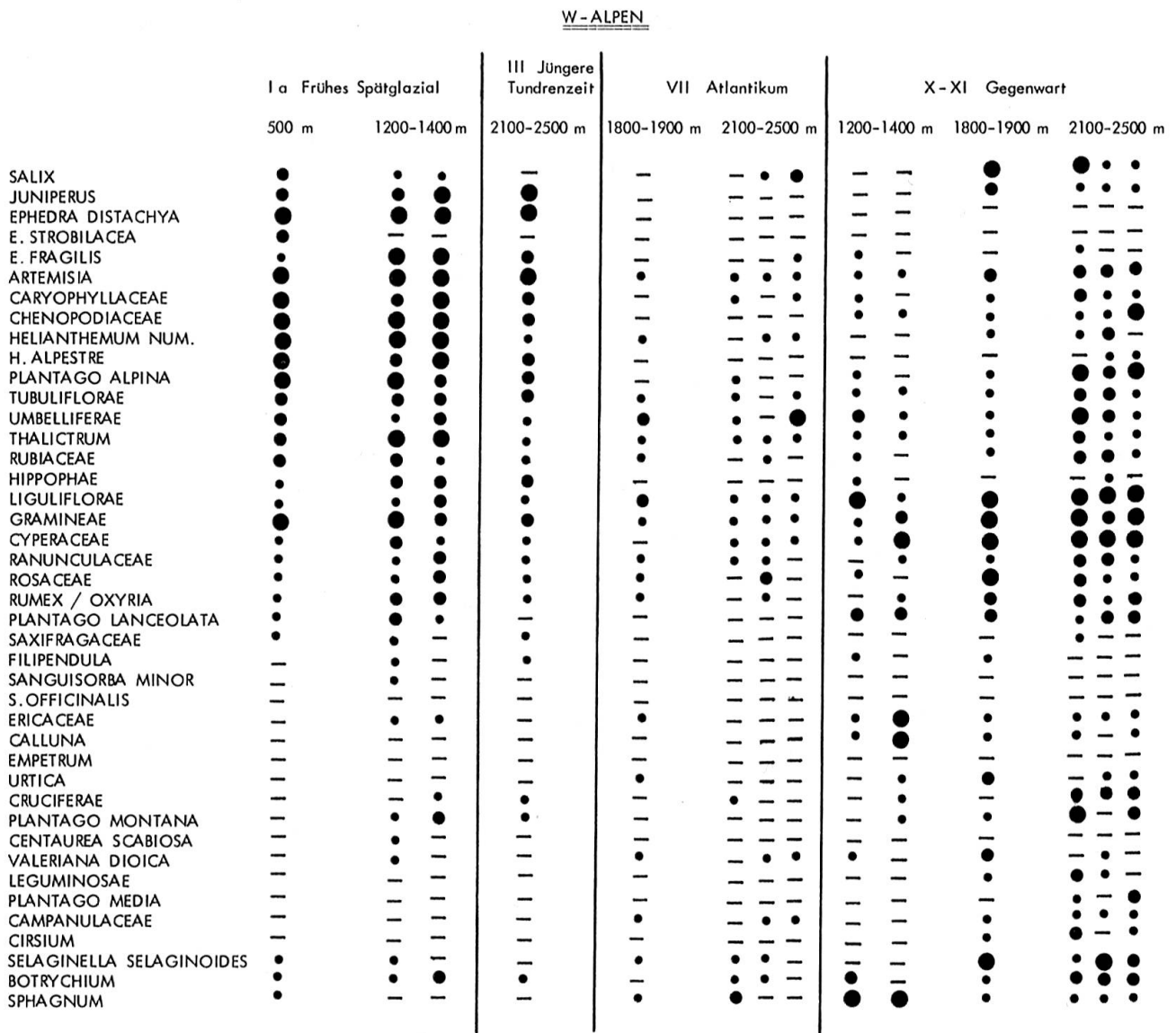


Abb. 2: Vergleich der spätglazialen offenen Vegetation (Nichtbaumpollenflora) verschiedener Höhen der Westalpen mit der alpinen Höhenstufe zur Zeit des Atlanticums und der Gegenwart. Für jede unterschiedene Sippe ist das relative Ausmass der Pollen- und Sporenproduktion zu den einzelnen Zeiten angegeben. Die Sporomorphenwerte sind also innerhalb jedes Taxons über die verschiedenen Zeiten vergleichbar, nicht aber zwischen den einzelnen Sippen.

analytisch meist nicht über Familien oder Gattungen hinaus bestimmbarer Formkreise verbergen. Dennoch zeigen die qualitativen und quantitativen Gegensätze der Abb. 2, 3, dass sich wahrscheinlich viele Pflanzengemeinschaften der heutigen alpinen Vegetation Mitteleuropas selbst nicht einmal direkt auf spätglaziale Vegetationstypen der damals recht artenreichen Steppen zurückführen lassen. Dies lässt erkennen, dass auch die heutige, natürliche

alpine Vegetation eine holozäne, also warmzeitliche Bildung ist, die sich erst aus der spätglazialen offenen Vegetation, die nach Ausweis der Abb. 2, 3 in der Vertikalen erstaunlich homogen gewesen war, seither herausgebildet hat. Es bleibt zunächst offen, von wann an mit den heutigen Pflanzengesellschaften der alpinen Matten gerechnet werden muss.

Die eiszeitliche Steppenvegetation Mitteleuropas war zeitlich und räumlich sehr ver-

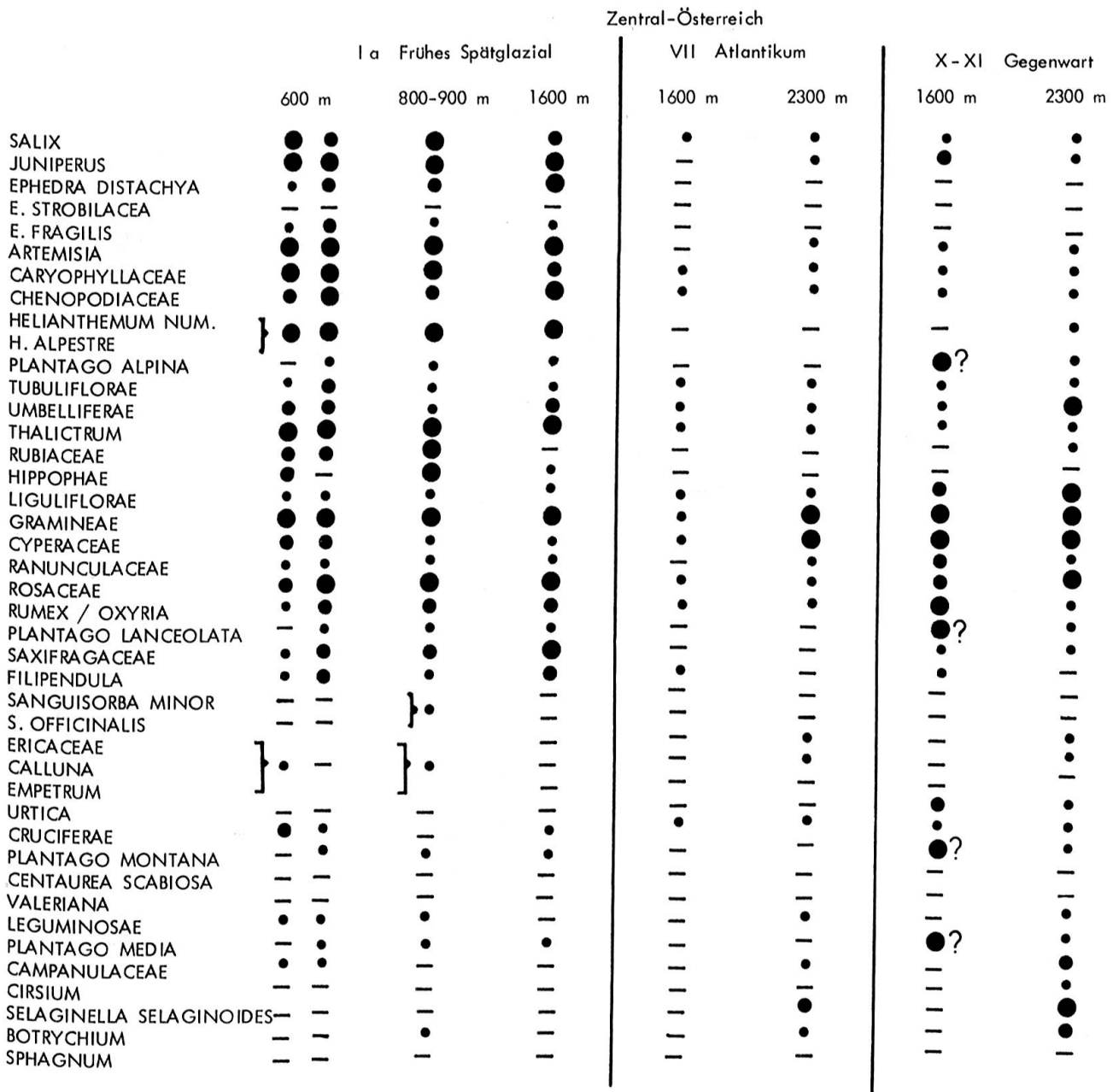


Abb. 3: Wie Abb. 2, doch für die Ostalpen.

schiedenartig zusammengesetzt. Dennoch scheint es in den meisten Gebieten Nordeuropas das gemeinsame Charakteristikum gegeben zu haben, dass mindestens jede der jüngeren Eiszeiten und jedes Stadien von einer Zeit weit verbreiteter Grassteppen eingeleitet worden ist, auf die später die verschiedenartigsten Kräutersteppen gefolgt sind. Soweit heute bekannt, hat der floristische Reichtum der Pflanzengemeinschaften eines bestimmten Raumes von der

Zeit der Gras- zu der der Kräutersteppen zugenommen. Dieser Unterschied war gebietsweise quantitativ verschieden, mit offenbar den geringsten Differenzen an den Gebirgsrändern, den grössten aber in den weiten Flachländern und Beckenlandschaften des gebirgigen Mitteleuropas. Dennoch scheint der erwähnte Unterschied nicht nur für Mittel- sondern auch für Osteuropa gegolten zu haben. Dies erinnert an vergleichbare Bedingungen heutiger Gletschervorfeld-

der der Alpen, in denen eine dicht geschlossene Grasmattenvegetation bedeutend artenärmer ist als die Vegetation der offenen Pionierrasen auf noch wenig besiedelten Moränen und Schotterfeldern, soweit diese nicht ökologisch zu extrem geartet sind (JOCHIMSEN, 1986). Die geschlossenen alpinen Matten stellen unter den gegebenen Aussenfaktoren Endglieder der Entwicklung dar, die über produktive Ökosysteme erreicht worden sind. Ähnliches scheint auch für die stadialen Grassteppen gegolten zu haben. In diesen recht dichten Pflanzengemeinschaften konnte sich aller Wahrscheinlichkeit nach, ebenso wie in den alpinen Grasmatten, ein eigenes Bestandesklima aufbauen; es gab enge Wechselbeziehungen der Pflanzen untereinander. Beides stand in starkem Gegensatz zu den artenreichen, nach Ausweis der Pollenfloren aber sehr lückigen Pflanzengemeinschaften der Kräutersteppen, als die Sedimentation des Lössstaubes eine zusätzliche Erschwerung dargestellt hatte. Es ist also offenbar nicht nur zwischen protectiven und produktiven Ökosystemen zu unterscheiden, sondern auch zwischen solchen, die sich in weitem Rahmen selbst regulieren können, gegenüber denen, die klar unter dem Zwang der Umwelt stehen. Man mag diese beiden Ökosysteme «autigen» und «allogen» nennen. Ihre Unterscheidung spielt bei den warmzeitlichen Waldgesellschaften eine besonders grosse Rolle. Produktive und protective Ökosysteme scheinen aber Untertypen der beiden gerade genannten Kategorien zu sein. Allerdings ist verständlich, dass autigene offene, gehölzfreie Vegetationstypen weniger stark zur Selbstregulation befähigt sind und damit – umgekehrt – stärker von der Umwelt abhängig sind als autigene Halbschattholz- und Schattholzgesellschaften.

Aus den urgeschichtlichen Funden ist bekannt, dass die einleitenden Grassteppenzeiten der verschiedenen Stadiale eine art- und individuenreiche Herbivorenfauna und die mit ihr zusammenhängende Carnivorenfauna stark begünstigt hatten. Die damals erreichte Wilddichte lässt sich nicht am Ob-

jekt quantifizieren, zumal da selbst heute die zuverlässige Bestimmung der Wilddichte äusserst schwierig ist (Gossow, 1976). Man kann die stadialen Wilddichten Mitteleuropas nur rechnerisch aus dem Äsungsangebot abschätzen (FRENZEL, 1979, 1983). So bleibt offen, ob diese Herbivorenfaunen, die in mehreren Fällen herdenbildende Tiere enthielten, die Vegetation durch selektiven Verbiss ähnlich haben steuern können, wie heute aus einer sehr reichen Wildliteratur bekannt ist. Man muss allerdings generell damit rechnen, dass sich dieser selektive Verbiss einerseits am Übergang der Grassteppen zu den Gehölzen bemerkbar gemacht hat, falls die Wilddichte einigermaßen hoch gewesen ist. Doch die erwähnten reichen Funde scheinen dies zu belegen. Der Verbiss sollte hier ein Zurückdrängen des Waldrandes verursacht haben, wie es möglicherweise in Nordamerika vor dem Eingriff der Europäer in bezug auf die Bisonherden und die stellenweise erstaunlich wenig, direkt klimatisch bedingte Grenze des Waldlandes, gegenüber den Prärien, der Fall gewesen zu sein scheint. Andererseits muss vermutet werden, dass mit immer kälter und trockener werdendem Klima, zu den Höhepunkten der Stadiale hin, der Äsungsdruck auf die ohnehin immer deutlicher geschwächte Vegetation gefährlich zugenommen hat. Dies sollte zu einer beschleunigten Installation sehr lückiger, wenig produktiver Pflanzengemeinschaften geführt haben, bis auch die Wilddichte so weit zurückreguliert war, dass sie in der Regel nicht mehr der Vegetation gefährlich werden konnte. Dieser Zustand scheint auf dem Höhepunkt der Eiszeiten erreicht worden zu sein, wie aus der ungewöhnlichen Fundarmut Europas nördlich der Alpen in der Zeit um etwa 20000 bis 17000 v.h. hervorgeht.

Interglaziale und bedeutende Interstadiale sind in Mitteleuropa in der Regel mit einer Zunahme der Bedeutung von Ericaceenheiden und von *Sphagnum*-Gesellschaften zu Ende gegangen, aber auch während verschiedener Spätglaziale stellten sich ähnliche Zwergstrauchgesellschaften ein, doch

meist unter nur äusserst geringer Beteiligung der Sphagnen. Falls das zur Verfügung stehende, recht reiche Fundmaterial nicht trägt, scheint aber insofern ein Unterschied in der Bedeutung der Zwergstrauchgesellschaften zu Beginn und am Ende eines Stadials, bzw. einer Eiszeit, bestanden zu haben, als die jeweils spätglazialen Zwergstrauchgesellschaften nicht nur an verschiedenen Zwergstraucharten reicher, sondern anscheinend auch ausgedehnter waren als diejenigen zu Beginn einer Eiszeit oder eines Stadials. Dies könnte ausnahmslos klimatisch bedingt gewesen sein. Dennoch bleibt offen, ob nicht neben dem unzweifelhaften Klimaeinfluss auch das Wild berücksichtigt werden müsste. Zu Beginn einer Eiszeit oder eines Stadials wies die Klimaentwicklung in Richtung eines schnell kälter und immer trockener werdenden Klimas. *Calluna*, manche *Vaccinien*, *Betula nana* reagieren bei Verbiss mit starkem Austreiben ruhender Knospen: Die Zwergstrauchheide wird dichter. Dies kann leicht in Lappland beobachtet werden, wenn der Verbiss durch Rentiere verfolgt wird. Unter den genannten klimatischen Bedingungen eines beginnenden Stadials, scheint sich dies aber nicht nennenswert ausgewirkt zu haben, zumal da schon bald die Sedimentation des Lössstaubes in einer Stärke eingesetzt hatte, dass die Bodenbildung mit der beginnenden Staubsedimentation nicht mehr Schritt halten konnte, wie an nach oben diffus ausklingenden, begrabenen eiszeitlichen Steppenböden zu beobachten ist. Während der Spätglaziale ging die Klimaentwicklung in die entgegengesetzte Richtung. Es ist denkbar, dass der Verbiss jetzt die Ausbreitung der Zwergstrauchheiden durchaus gefördert hat. Dies mag stellenweise dazu geführt haben, dass mit der so geförderten Ausdehnung der Zwergstrauchheiden die Wilddichte zurückging, da das Äsungsangebot schlechter wurde. Gleichzeitig wurden aber am Ende der Glaziale die bislang vorherrschenden Steppenfaunen durch individuenärmere Waldfaunen ersetzt. Der Äsungsdruck muss infolgedessen sehr hoch gewesen

sein, wahrscheinlich sogar grösser, als während der häufigen Übergänge von Stadialen zu Interstadialen, in denen in der Regel kein Ersatz der Steppen- durch Waldfaunen stattgefunden hat. Zu diesen Zeiten breiteten sich aber auch die Zwergstrauchheiden nicht nennenswert aus, obwohl die Pflanzenarten selbst in Mitteleuropa durchaus weit verbreitet gewesen sind.

Notwendigerweise bleibt dies alles Spekulation, so lange es nicht gelingt, auf dem Hintergrund einer sorgfältigen paläoökologischen Analyse der betreffenden Vegetation, die in Coprolithen Mitteleuropas, bzw. in Magen-Darm-Trakten gefrorener Tiere Sibiriens enthaltenen Pflanzenreste gerade in Hinsicht auf das Problem des Wildverbisses und der Äsungsgewohnheiten zu untersuchen. Die bisher aus Sibirien mitgeteilten Befunde sind hierzu noch viel zu spärlich und zu unsystematisch erhoben worden, obwohl diese Wechselbeziehungen während der grossen klimatischen und vegetationskundlichen Umbruchszeiten des Eiszeitalters von hoher Bedeutung gewesen sein müssen.

Soweit heute bekannt, hatten nach den einleitenden Grassteppen der einzelnen Eiszeiten und Stadiale gebietsweise ausserordentlich bunte und in ihrer Zusammensetzung regional voneinander abweichende Steppengesellschaften während der langen Höhepunkte der Stadiale das Bild Eurasiens, einschliesslich Mitteleuropas, geprägt. Die diese Vielfalt verursachenden Faktoren lagen sowohl im Grossklima, als auch in den verschiedenen Regionalklimaten und in den Gesteinsverhältnissen. Dies dürfte nur dadurch möglich geworden sein, dass Pflanzenwanderungen in allogenen Ökosystemen, in denen die Vegetationsdecke nicht geschlossen ist, schnell hatten erfolgen können. Die rezente Ausbreitung des Areals von *Senecio vernalis*, mit durchschnittlich etwa 11 km pro Jahr, mag hierfür ein gutes Beispiel sein, zumal da diese Arealausbreitung der anemochoren Pflanze gegen die in Mitteleuropa vorherrschenden Windrichtungen erfolgt ist, also nur die rela-

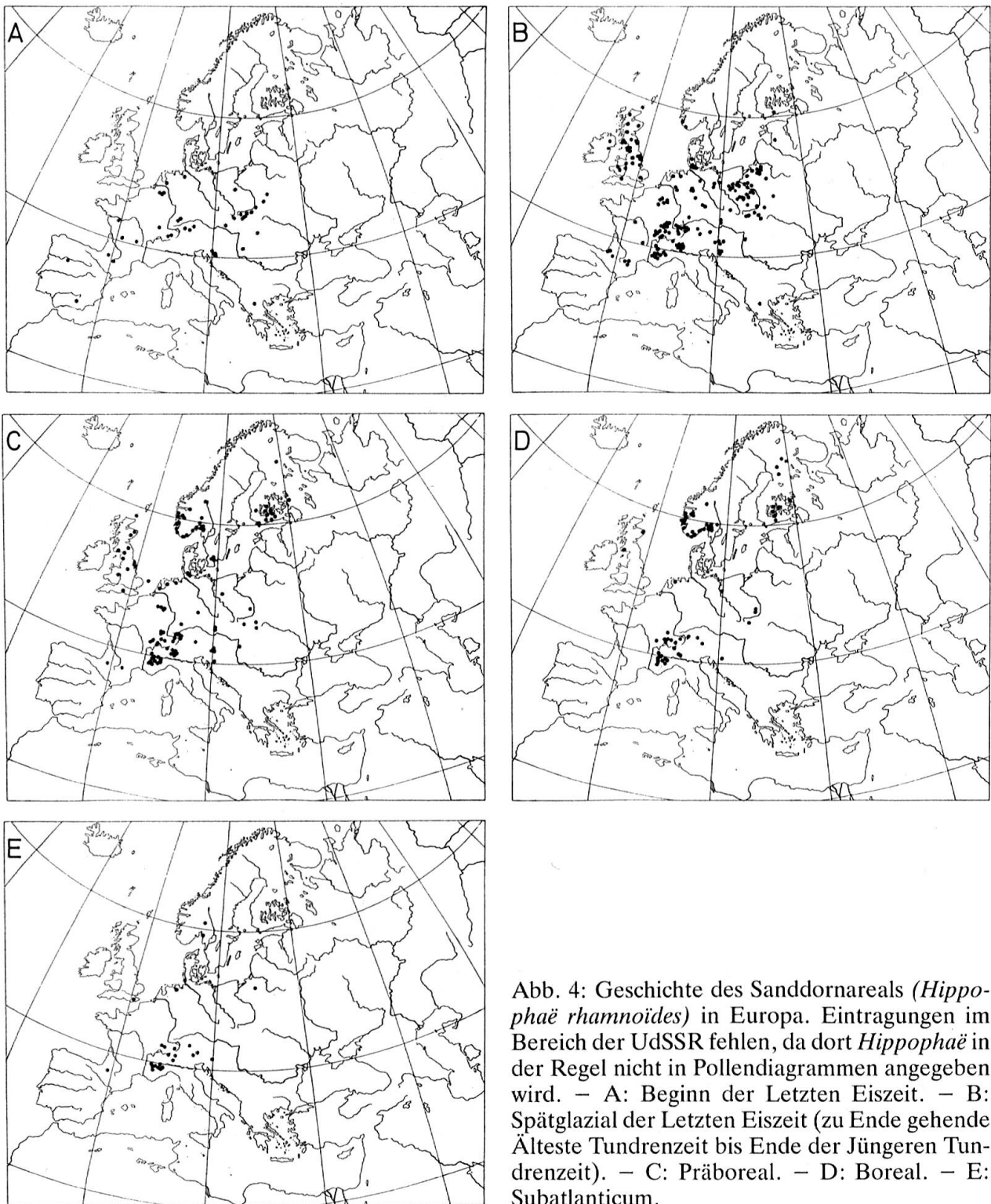


Abb. 4: Geschichte des Sanddornareals (*Hippophaë rhamnoides*) in Europa. Eintragungen im Bereich der UdSSR fehlen, da dort *Hippophaë* in der Regel nicht in Pollendiagrammen angegeben wird. – A: Beginn der Letzten Eiszeit. – B: Spätglazial der Letzten Eiszeit (zu Ende gehende Älteste Tundrenzeit bis Ende der Jüngeren Tundrenzeit). – C: Präboreal. – D: Boreal. – E: Subatlanticum.

tiv kurzen Zeiten sommerlicher Ostwinde hatte nutzen können (MEUSEL, 1943). Ein Vergleich der Florulae einzelner süddeutscher Felssteppenheiden anhand unterschiedlich alter Beschreibungen und Ge-

bietsflore lässt zusätzlich erkennen, wie schnell diese Veränderungen verlaufen. So gesehen, stellt sich aber die Frage, wie heutige Arealtypen zu bewerten sind. *Hippophaë* ist hierfür ein gutes Beispiel (Abb. 4), denn

es wird deutlich, dass das heutige europäische Küstenareal dieser Pflanzentaxa eine sehr bewegte Geschichte gehabt hat. Sollte nicht – *rebus sic stantibus* – die Arealgeschichte zur Diagnose des jeweiligen Arealtyps hinzutreten, um ökologische Fehlinterpretationen zu vermeiden, so weit derartige historische Angaben schon heute verfügbar sind? Die Frage zielt ab auf das Problem der generellen Anwendbarkeit ökologischer Charakteristika der einzelnen Sippen, damit aber auch auf das Konzept der Pflanzengesellschaften als durch ökologische Affinitäten zusammengehaltene Taxa. Es ist nicht zu bestreiten, dass Pflanzengesellschaften ökologisch charakterisiert werden. Aber eine zu starre Bewertung heutiger Umweltbedingungen einzelner Gesellschaften und Taxa verschliesst den Blick gegenüber den häufig erfolgten neuen Kombinationsmöglichkeiten im Ablauf der Zeit und kann die Forderung nach einer weit in die Vergangenheit zurückreichenden Geschichte der einzelnen Assoziationen und Formationen begründen, obwohl dies im Tatsachenmaterial nicht nachweisbar ist.

Da Steppen verschiedener Ausprägung während des Eiszeitalters unvergleichlich viel länger in der heutigen Waldzone Nord-eurasiens geherrscht hatten als Wälder und da die Steppenvegetation meist unter sehr hartem Selektionsdruck gestanden hatte, erscheint es zunächst unverständlich, dass diese Zeiten nicht gleichbedeutend mit Phasen des Aufblühens neuer Formenkreise des Pflanzenreiches gewesen sind. Denn die bislang bis zur Art oder Unterart bestimmbar Resten zahlreicher Pflanzentaxa lassen dies für Europa ausserhalb der Hochgebirge nicht erkennen. Man fragt sich, ob dies nicht mit zwei wichtigen Faktoren zusammengehängt hat: Einerseits hatte der hohe Lössstaub-Gehalt der Atmosphäre sicher in Flachländern und Mittelgebirgslandschaften, die sich im Bereich dieses Filters befunden hatten, den Zutritt der mutationsfördernden UV-Strahlung ähnlich stark beeinträchtigt, wie es heute in den subtropischen Trockengebieten der Erde der Fall ist. An-

dererseits dürften die häufigen, schnellen und weitreichenden Wanderungen nahezu aller Pflanzentaxa Europas ein Herausbilden neuer Formenkreise durch Isolation weitgehend unterbunden haben, da stets eine lebhaft Durchmischung der entsprechenden Gen Pools die Folge war. Dies könnte im Gegensatz zu manchen Formenkreisen des Tierreiches stehen, bei denen die Geschlechtspartner nicht passiv miteinander vermischt werden, sondern bei denen sich diese Partner aktiv aufsuchen. Erst die Hochgebirge scheinen für die Evolution verschiedener Sippen des Pflanzenreiches dadurch wichtig geworden zu sein, dass in ihren grösseren Höhen einerseits das UV-Filter des Lössstaubes weitgehend ausgefallen war (in Mitteleuropa gemäss der Verbreitung des Lössstaubes etwa oberhalb von ungefähr 900 m; in den turkestanischen Gebirgen oberhalb von ungefähr 3400 m, in Tibet oberhalb 4500 m), dass aber trotz aller klimabedingter Wanderungen stets derart viele Spezialbiotope vorhanden gewesen sind, dass sich doch über längere Zeiten hinweg, als in Flachländern und Mittelgebirgen, einzelne Sippen an Ort und Stelle haben weiter entwickeln können. Ein grosser Teil der Kulturpflanzenzentren VAVILOVS verweist auf diesen Sachverhalt, und MERXMÜLLER (1952 bis 1954) hat sich ausführlich mit diesem Vorgang in den Alpen beschäftigt, der angesichts der damals wenig bekannten starken Wanderungen zahlreicher Taxa in Zeit und Raum, wohl heute erneut überdacht werden sollte, da er bei der gegenwärtigen Kenntnis der klimabedingten Wanderungsvorgänge des Eiszeitalters die Rolle einzelner Hochgebirgsbiotope in noch wichtigerem Licht erscheinen lässt.

Probleme der Waldvegetation

Die interglaziale Vegetationsentwicklung Mitteleuropas ist, bei allen Unterschieden im Einzelfall, nach einem recht einheitlichen Schema verlaufen, das möglicherweise auch für bedeutendere Interstadiale gegolten hat-

te, falls Warmzeiten des Typs Wacken oder St. Germain I und II als Interstadiale aufgefasst werden dürfen: Es war die auch im Holozän wiederkehrende «mitteleuropäische GrundsucceSSION» von Lichtholzbeständen, über Halblichholz- und Halbschattholzwäldern und schliesslich zu Schattholzwäldern. Obwohl dies eine ökologisch einleuchtende Abfolge ist, fragt es sich, ob sie tatsächlich nur Ausdruck der Lichtökologie der beteiligten Pflanzenarten gewesen ist. Der Zweifel rührt daher, dass diese Abfolge vom beginnenden Lichtholzwald bis zum Beginn der Schattholz-Herrschaft einerseits regional sehr unterschiedlich lange gedauert hatte, nämlich während des Holozäns auf den Hochlagen des Nord-schwarzwalde etwa 4000 ¹⁴C-Jahre, im

Waldviertel Niederösterreichs ungefähr 4800 bis 5200 Jahre, in der Westeifel um 6500 Jahre, dass dieser Übergang aber insgesamt in der Regel erstaunlich viel Zeit benötigt hatte, und zwar, soweit dies Jahres-schichtenzählungen interglazialer Seeab-lagerungen erweisen, zwischen 3500 und 7000 Jahren. Dies ist für eine lichtökologisch ge-steuerte Succession viel zu lang. Es kommt hinzu, dass vielfach bei neu einwandernden Holzarten ein sehr langer Zeitraum verstrichen war zwischen dem ersten nennenswer-ten Auftreten der betreffenden Art im Ge-biet oder in seiner unmittelbaren Nähe und der endgültigen Vorherrschaft. Im besser untersuchten Holozän wurden hierfür, un-terschiedlich für einzelne Holzarten und be-stimmte Gebiete, Zeiten von ungefähr 1000

Tab. 1: Dauer der Übergangszeiten zwischen zwei vorherrschenden Waldtypen, in Jahren

Holozän (Nord- Schwarzwald)		Holozän (Ammergebirge)		Holozän (Waldviertel)	Süd- Teil	Nord- Teil	Eem (Lüneburger Heide)	
Eichen- Lindenwälder mit einwandernder Tanne und Buche	1300	Fichtenwälder mit einwandernder Tanne und Buche	fast 4000	Fichtenwälder mit einwandernder Tanne und Buche	1000	1500	Hain- buchenwälder mit einwandernder Kiefer und Fichte	etwa 1000
Hasel- gebüsch mit einwandernder Eiche, Linde und Ulme	1060	Eichen-Linden- wälder mit einwandernder Fichte	1400	Kiefern- Birkenwälder mit einwandernder Fichte	2200	1100 bis 1500	Haselwälder mit einwandernder Linde und Hainbuche	etwa 1000
Kiefern- Birkenwälder mit einwandernder Hasel	280	Kiefern- Birkenwälder mit einwandernder Hasel, Eiche, Linde, Ulme	1800				Eichen- Ulmenwälder mit einwandernder Hasel	450
							Kiefern- Birkenwälder mit einwandernder Eiche und Ulme	450

bis zu 2500 Jahren benötigt (WATTS, 1973; FRENZEL, 1983; BLUDAU, 1985). Soweit Pollenanalysen an jahreszeitlich geschichteten, interglazialen Seesedimenten durchgeführt worden sind, scheint Ähnliches auch für manche Interglaziale zu gelten (MEYER, 1974; MÜLLER, 1974; Tab.1). Da es sich hierbei um Holzarten gehandelt hat, die schon lange im Gebiet oder in seiner unmittelbaren Nähe vorhanden gewesen sind, kann diese ungewöhnlich lange Verzögerung der Durchsetzung lichtökologisch deutlich überlegener Sippen nicht mit der ehemaligen Refugienlage oder geomorphologischen Barrieren begründet werden, die sich der Wanderung entgegengestellt hatten. Sicher muss in vielen Fällen mit einer Behinderung durch selektiven Verbiss gerechnet

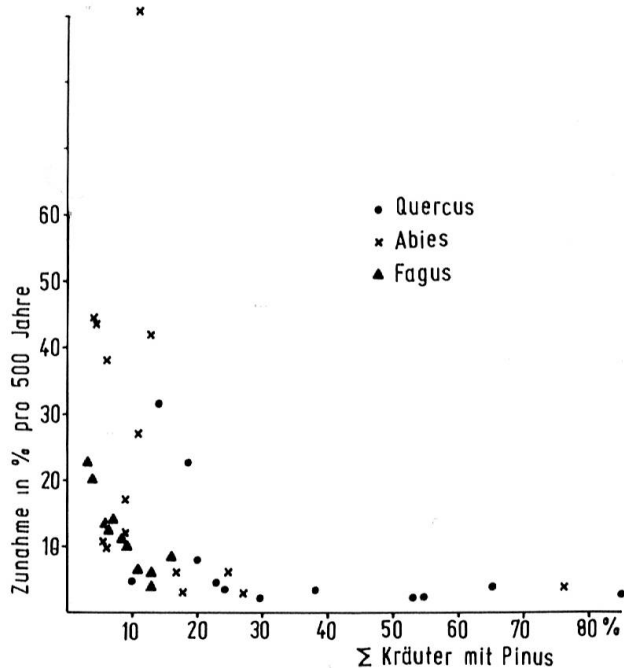


Abb. 5: Geschwindigkeit des Durchsetzens einiger Holzarten in lichtökologisch weniger konkurrenzkräftigen Waldbeständen, in Abhängigkeit von der Lichtoffenheit der betreffenden Pflanzengemeinschaften. — Ordinate: Errechnete Werte aus gut datierten Pollendiagrammen. — Abszisse: Heliophytische Kräuter (ohne Sumpf- und Wasserpflanzen) und *Pinus* in % an der Gesamtpollensumme als Mass der Lichtoffenheit. Es wurden nur Pollendiagramme verwandt, die nicht an extremen Standorten gewonnen worden waren.

werden, wie früher dargestellt worden ist (FRENZEL, 1983). Denn tatsächlich haben sich wiederholt diejenigen Holzarten nur schwer durchzusetzen vermocht, die heute bevorzugt von Reh- oder Rotwild verbissen werden, und das Durchsetzen neu einwandernder Holzarten scheint in der Regel desto langsamer erfolgt zu sein, je lichter die Vegetation der Umgebung trotz guter Wasserversorgung gewesen ist (Abb. 5). Dies verweist auf den Einfluss einer höheren Wilddichte an derartigen offenen Stellen im Walde, wie er aus der Wildbiologie gut bekannt ist. Dennoch ist es höchst unwahrscheinlich, dass selektiver Verbiss die Ausbreitung einer Holzart derart lange verhindert haben kann, zumal da es sich vielfach bei den neu einwandernden Holzarten um lichtökologisch kräftigere Konkurrenten gehandelt hatte. Das Beispiel heutiger Urwälder lehrt allerdings, dass sich Jungwuchs derselben oder einer neu einwandernden Art auch bei geringer Wilddichte vielfach nur dann durchzusetzen vermag, wenn der zunächst vorhandene Bestand zusammengebrochen ist, sei es durch Windwurf, Feuer oder Schnee. So ist in einem Fichten-Kiefern-Birkenwald des Muddus-Nationalparks Nordschwedens die Altersklassenverteilung folgendermassen: Kiefer, mittleres Alter um 280 Jahre; Fichten um 140 bis 160 Jahre; Birken um 60 bis 80 Jahre. Es gab an diesen Stellen kaum Fichten- oder Kiefern-Jungwuchs (und selbst er war mehrere Jahrzehnte alt). Lediglich an Waldbrandstellen hatte eine stürmische Regeneration eingesetzt. Selbst in diesen Wäldern vermochte sich also die Halbschattholzart Fichte nicht den Lichtholzarten Kiefer und Birke gegenüber durchzusetzen. Jeder Waldbrand löst aber an den regenerierenden Stellen einen verstärkten Verbiss aus, da hier viel und verschiedenartige Äsung vorhanden ist (Abb. 6). Ein Windwurf wird aber wegen der damit verbundenen Unzugänglichkeit (auch für das Wild) diesen selektiven Verbiss weitgehend verhindern (Abb. 7). Die ökologischen Folgen unterschiedlicher Auflichtungsarten der natürlichen Waldvegeta-



Abb. 6: Verbiss einer *Salix caprea* im Waldbrandgelände des Muddus-Nationalparks, Nord-Schweden. Ausserhalb des Waldbrandgebietes war der Verbiss in der Regel gering.

tion sollten also verschieden voneinander sein. Die natürliche Waldbrandfrequenz scheint nach eigenen Jahrringzählungen in den Nadelwäldern Jakutiens und Nordeuropas bei etwa einem Brand pro 200 bis 240 Jahren zu liegen. Entsprechendes geht auch aus der Literatur hervor. Wie weit dieser Wert auch auf andere Waldtypen übertragen werden darf, ist unklar, doch wird deutlich, dass die natürliche Bestandesdichte tat-

sächlich ein bedeutendes Hindernis für die Ausbreitung der Arten sein kann, das leicht die erwähnten Verzögerungsarten erklären hilft. Diese Hemmnisse können überaus wirkungsvoll sein. Sie führen zu dem Problem der Stabilität der Ökosysteme.

SMITH (1965) hat die Frage schon vor Jahren behandelt. In den Ökosystemen liege ein Trägheitsmoment, und es müsse erst ein Schwellenwert der äusseren Bedingungen überschritten werden, bevor sich ein Ökosystem ändere. Tatsächlich scheinen diese Regelmechanismen bemerkenswert leistungskräftig zu sein, wenn bedacht wird, dass sich manche Waldtypen nach Ausweis der Pollenanalyse zwischen 2000 und 9300 Jahren mehr oder weniger unverändert an Ort und Stelle erhalten haben. Dies schliesst nicht aus, dass in ihnen der normale Cyclus von der Jugendphase über die Optimal- zur Terminalphase abgelaufen ist, doch im Grossen waren derartige Systeme über ungewöhnlich lange Zeiten konstant und hatten keine Änderungen durch Klimaschwankungen geringeren Ausmasses oder durch bodengenetische Prozesse erkennen lassen. So sind auch die Beispiele einer edaphischen regressiven Succession ausserordentlich selten (IVERSEN, 1964; FRENZEL, 1978). Vermutlich muss hinsichtlich der Stabilität einzelner Ökosysteme und des Durchsetzungsvermögens der Pflanzenarten unterschieden werden zwischen ökologisch sehr überlegenen Sippen und einer recht lückigen Kraut- und Moosschicht in den vorhandenen Beständen einerseits und nur schwach überlegenen und/oder dicht geschlossenen Kraut- und Moosschichten der Bestände andererseits, die das Keimen verhindert oder doch mindestens erschwert haben. Doch selbst in diesen Fällen gilt, dass auch das Verhalten ökologisch an sich sehr überlegener Arten selbst innerhalb eines so kleinen Gebietes wie Mit-

Abb. 7: Für Wild und Mensch nahezu unzugänglicher Windwurf im Fichtenwald des Nord-schwarzwaldes.



teleuropa nicht konstant ist. Dies lehrt die holozäne Einwanderungsgeschichte von *Fagus* in Westeifel und Hunsrück, auf Kosten der bis dahin dort herrschenden Eichen-Lindenwälder (Abb. 8). Man erkennt, dass der Buche unter den dortigen natürlichen Bedingungen nicht spontan der Schritt zur vorherrschenden Baumart gelungen war. Erst Rodungen und Waldweide hatten dies ermöglicht. Ähnliche Beispiele lassen sich auch für andere Florengebiete beibringen, etwa im Falle der *Picea obovata* in den *Larix dahurica*-Wäldern des nordöstlichsten Mittelsibiriens.

Ausgehend von heutigen Verhältnissen, scheinen als stabilisierende Faktoren die Fähigkeit in Frage zu kommen, ein eigenes, spezifisches Bestandesklima aufzubauen, die Stoffkreisläufe, Allelopathie und Besetzungsmöglichkeiten einzelner Nischen, sowie die Tätigkeit der Bodenfauna. Mindestens zeitweise dürfte auch der Verbiss durch das Wild, das in den vergangenen Interglazialen viel artenreicher gewesen ist als während selbst des beginnenden Holozäns (also ohne den nennenswerten Eingriff des Menschen), als stabilisierender Faktor aufgetreten sein.

Hierbei ist bemerkenswert, dass, wie es das Beispiel der Buche in Westeifel und Hunsrück lehrt, selbst lichtökologisch schwächere Partner unter gewissen Bedingungen derart stabile Systeme aufbauen können, dass sich der stärkere Partner nicht durchzusetzen vermag. Es scheint somit, dass der Begriff der Ökosysteme anders definiert werden sollte, als es ELLENBERG (1973) getan hat: Nach Ausweis der pleistozänen Vegetationsgeschichte sind Ökosysteme physisch-geographische Einheiten, die aus bestimmten Landschaftsräumen und der in ihnen enthaltenen Vegetation und Fauna bestehen. Die Landschaftseinheiten können in sich geschlossen sein, so dass kaum nennenswerte Stoffausträge zu berücksichtigen sind, oder sie können dem Ein- und Austrag offen sein. Der biotische Teil der Ökosysteme steht entweder unter dem direkten Zwang der Umwelt («allogene Ökosyste-

me») oder er ist zu einer weitreichenden Eigenregulation befähigt («autigene Ökosysteme»). Diese Eigenregulation ist – gemäss den vorhandenen Wuchsformen, in Kombination mit dem jeweiligen Grossklima – unterschiedlich stark, kann aber im Extremfall dazu führen, dass sich selbst lichtökologisch stärkere Konkurrenten über mehrere Jahrhunderte, vielleicht sogar über Jahrtausende hinweg, nicht durchzusetzen vermögen. Diese stark regulierenden autigen Ökosysteme sind protectiv und gehen aus produktiven Phasen ihrer Entwicklung hervor, oder produktive Ökosysteme steuern Successionsvorgänge.

Es ist dringend notwendig, die steuernden Regelmechanismen im Einzelfall kennenzulernen, doch mag bezweifelt werden, dass die heute häufig untersuchten Energieflüsse und Stoffkreisläufe diejenige Bedeutung haben, die ihnen meist zugeschrieben wird. Wichtiger scheinen bestandesklimatische Vorgänge und subtile stoffliche Beziehungen zu sein, die z.T. allelopathischer Art sind, z.T. aber höchst indirekt wirken, etwa über den mit der Rohhumusakkumulation zusammenhängenden Wärme- und Feuchtehaushalt der Böden usw.

Diese Regelmechanismen lassen auch das Gesetz der «relativen Standortskonstanz» in seiner generellen Anwendbarkeit fraglich erscheinen. Es gilt offenbar für Sippen und Gesellschaften sehr einseitiger ökologischer Abhängigkeiten. Ein Beispiel hierfür dürften Schluchtwälder sein. Der vegetationsgeschichtliche Nachweis ihres recht gleichartigen Aufbaus gelingt auch in den Gebirgen der Balkanhalbinsel für Abschnitte einzelner Stadiale so deutlich, dass an ein relativ hohes Alter derartiger Gesellschaften gedacht werden muss, was nicht ausschliesst, dass auch diese Bestände haben wandern müssen. Diese Bestandestypen konnten, wie es der vegetationsgeschichtliche Nachweis lehrt, in hochozeanischen Klimaten flächenhaft entweder während der verschiedenen Warmzeiten neu gebildet werden, oder die Wälder haben sich aus langsam nach Norden und Nordwesten vordringenden

Hochscheid, Oberes Birkenbruch

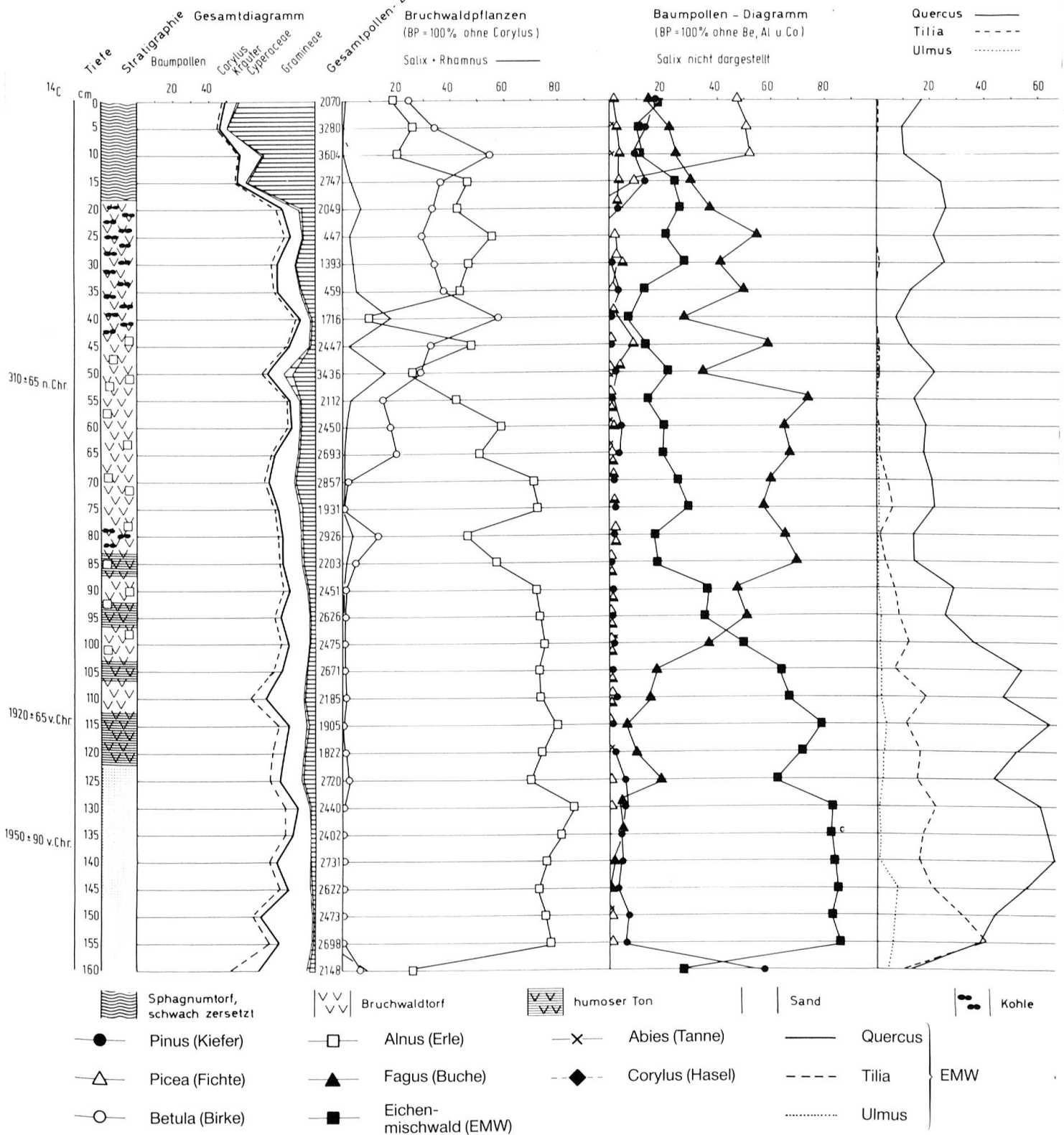


Abb. 8: Teil der holozänen Vegetationsentwicklung im westlichen Hunsrück: Die extreme Schattholzart Buche bildete nach ihrer Einwanderung in die bereits vorhandenen Eichen-Linden-Wälder mit der Eiche einen stabilen Waldtyp, in dem die Halblichtholzart Eiche dominierte. Erst der Eingriff des neolithischen Menschen ermöglichte *Fagus* die Vorherrschaft. Das Klima war hierbei nicht beteiligt.

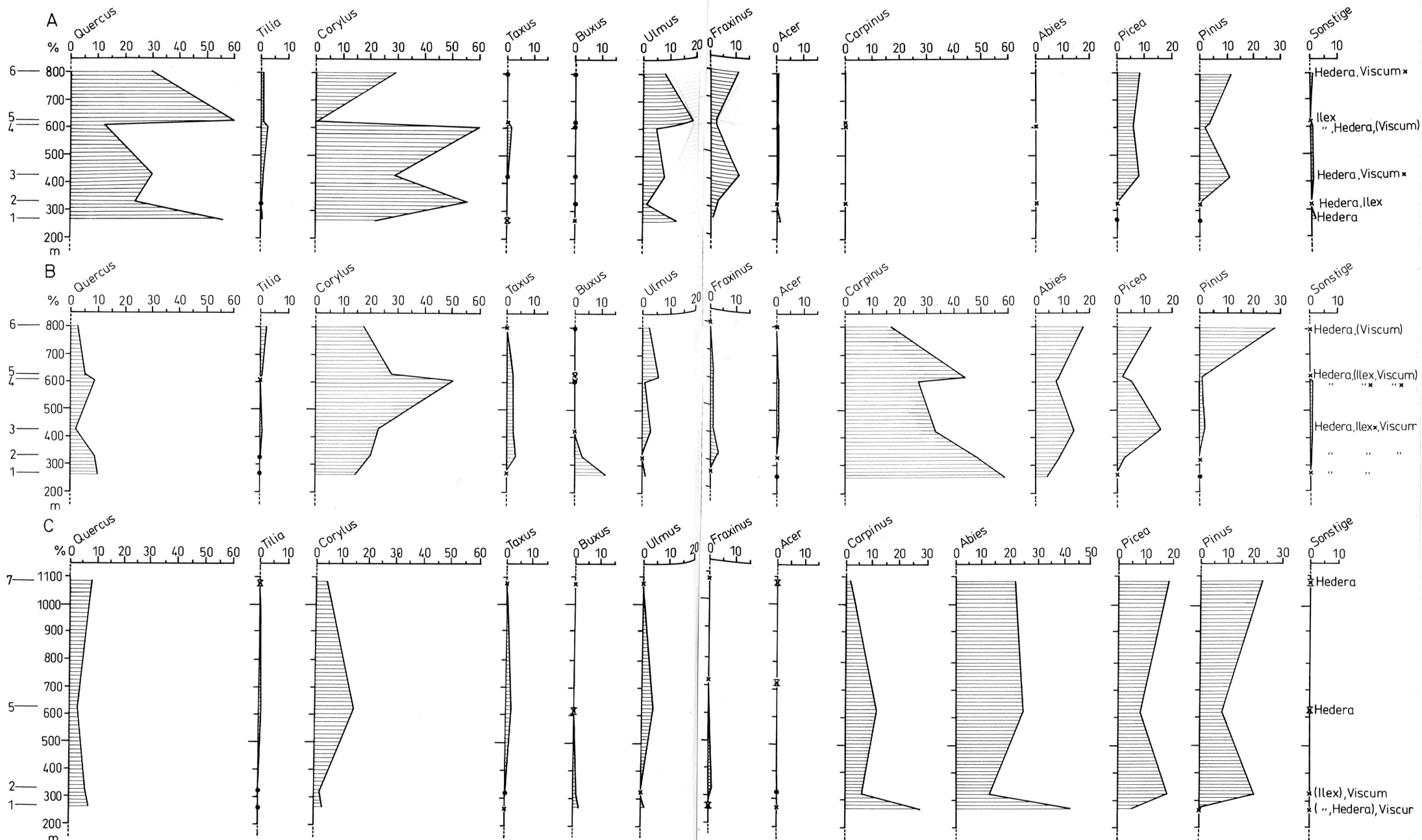


Abb. 9: Hinweise auf eine mögliche Höhenstufung der letztinterglazialen Waldtypen, anhand verschieden hoch gelegener Interglazialvorkommen des südlichen Mitteleuropas. Da bis zu 60 km voneinander entfernte Gebiete miteinander verglichen worden sind, ist der Hinweis auf die etwaige Höhenstufung nicht eindeutig. – A: Quercus-Ulmus-Phase im früheren Teil, B: Carpinus-Phase im späteren Teil, C: Abies-Picea-Phase im Schlussteil des Letzten Interglazials.

1 – Les Echets, 267 m; 2 – Grande Pile, 330 m; 3 – Zeifen, 427 m; 4 – Krumbach, 606 m; 5 – Maikirch, 620 m; 6 – Amourette, 800 m; 7 – Marais de Limagne I, 1080 m.
Ein Punkt bedeutet: Kein Nachweis; Kreuz: Nachweis in Spuren.

Schluchtwaldgesellschaften entwickeln können. Der erste Weg scheint mir der wesentlich häufiger begangene zu sein.

In diesem Falle gilt anscheinend das erwähnte Gesetz. Wo aber die entsprechenden Standorte bereits durch stärkere Konkurrenten oder sehr fest gefügte Pflanzengemeinschaften besetzt waren, scheint wiederholt der Weg über nicht optimale, aber noch immerhin erträgliche Standorte ganz anderer Qualität gegangen zu sein. So lässt die holozäne Einwanderung der Fichte im Ammergebirge erkennen, dass diese Holzart zunächst Moorstandorte besiedelt hat, bevor sie sich schliesslich auf die ausgewogeneren mineralischen Böden hatte vorschieben können, die bereits von Eichen, Ulmen, Linden und Eschen, mit Haselnuss, besetzt waren (BLUDAU, 1985). Ähnliches hat sich auch in einigen Mittelgebirgslandschaften ereignet (TRAUTMANN, 1952; JANKOVSKÁ, 1971). Es lohnt sich sicherlich, den hiermit zusammenhängenden Fragen durch sorgfältige paläoökologische Prozessanalysen nachzugehen.

Man muss annehmen, dass die mitteleuropäische Vegetation während der verschiedenen Interglaziale ähnlich in Höhenstufen gegliedert gewesen ist wie heute, wenn auch die Höhenstufen anders strukturiert gewesen sein mögen (Abb. 9). Die bisher verfügbaren Analysen geben keinen Aufschluss über die ehemalige Höhenstufung, da man sich im Einzelfall, ohne ganze Vertikalprofile untersucht zu haben, fragen muss, ob lokal festgestellte Besonderheiten der Vegetation auf eine Höhenstufung oder auf unterschiedliches Alter zurückgehen (FRENZEL, 1983; WELTEN, 1982). Dennoch stellt die warmzeitliche Höhenstufung der Vegetation ein generelles pflanzengeographisches Problem dar, das bekannt sein sollte.

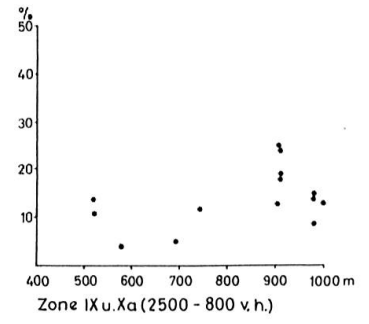
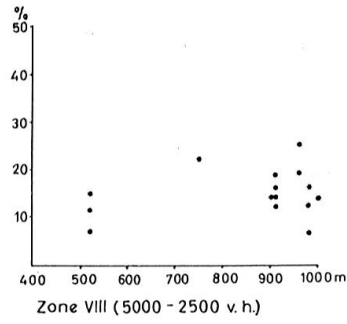
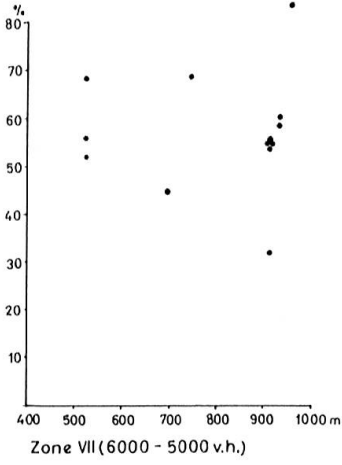
Hinsichtlich der stadialen oder spätglazialen Vegetation lassen sich, vom Flachland zum Gebirgsrand aufsteigend, regionale Unterschiede erkennen (FIRBAS, 1948; FRENZEL, 1965, 1983), die allerdings eher etwas mit der unterschiedlichen Durchfeuchtung der Standorte zu tun haben als mit einer

tatsächlichen Höhenstufung. Für den westlichen und östlichen Alpenrand war aber oben schon hinsichtlich des Spätglazials auf eine erstaunliche Homogenität in der Zusammensetzung der Pollenfloren in der Vertikalen verwiesen worden, die auf eine fehlende Höhenstufung der Vegetation verweist, und zwar auch dann, wenn ein gewisser Nah- und Ferntransport der Sporomorphen berücksichtigt wird. Für die Warmzeiten sollte aber mit einer Höhenstufung der Vegetation gerechnet werden. Sie kann auf zwei Wegen entstanden sein: Entweder war stets eine Höhenstufung der Vegetation vorhanden, wenn diese auch anders als heute gewesen ist; oder es mag Zeiten gegeben haben, in denen vielleicht nur eine einzige Waldgesellschaft einen grossen Höhenbereich überspannt hatte, in den dann aber später andere Waldgesellschaften eingewandert sind, die damit erst die eigentliche Höhenstufung herausbilden konnten.

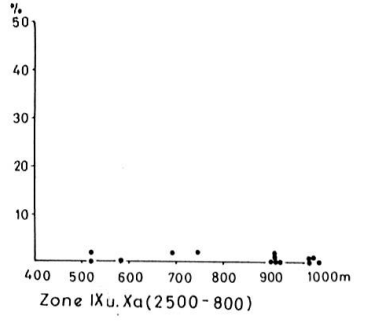
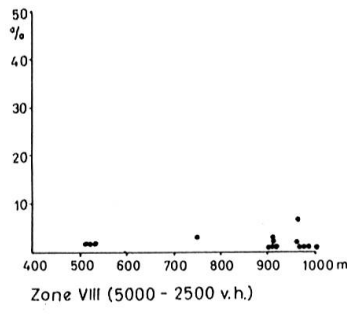
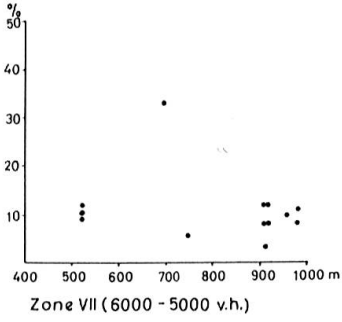
Nimmt man das wesentlich besser untersuchte Holozän zum Vergleich, dann wird deutlich, dass mindestens in den Mittelgebirgen, zum Teil auch am nördlichen Alpenrand, im gesamten Vertikalprofil zunächst Kiefern- oder Kiefern-Birkenwälder, dann Hasel-Birken- und Eichen-Linden-, bzw. Ulmen-Eichenwälder das Bild beherrscht hatten, die erst mit dem Auftreten der Tannen-Buchen-Bestände nach unten oder auch in die warmen Hangzonen verschoben worden sind, nach oben hin begleitet oder umschlossen von den Tannen- oder Tannen-Buchenwäldern (Abb. 10). Hier war es also, wie in der Horizontalen, ein Nacheinander der wichtigen Pflanzengemeinschaften, das schliesslich auch in der Vertikalen die Vegetationsgliederung verursacht hatte. Ob dies mit einer Einwanderung der neuen Holzart

Abb. 10: Entstehung der Vegetations-Höhenstufen im Nordschwarzwald durch die neu einwandernden Tannen und Buchen während des jüngeren Holozäns. – Bezugsbasis der Prozentrechnung ist die Gesamtsumme des Baumpollens der Hang- und Hochflächenstandorte, ohne Moore.

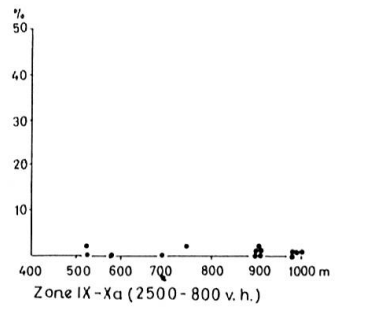
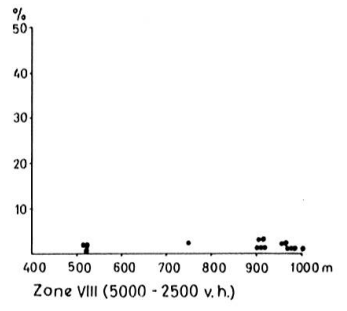
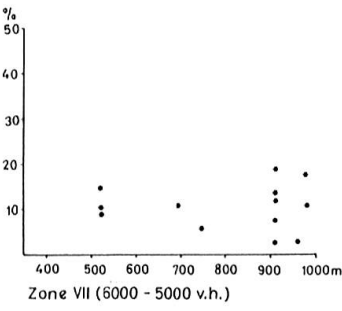
Quercus



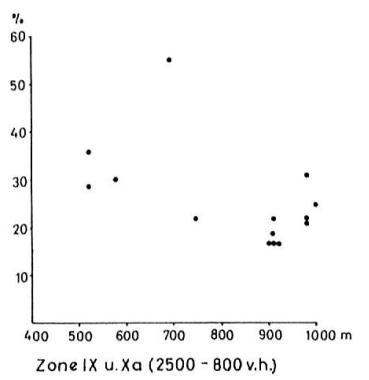
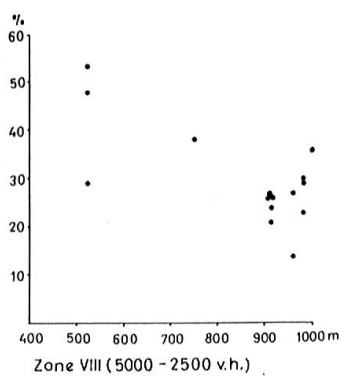
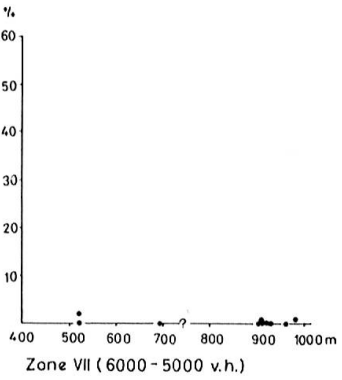
Tilia



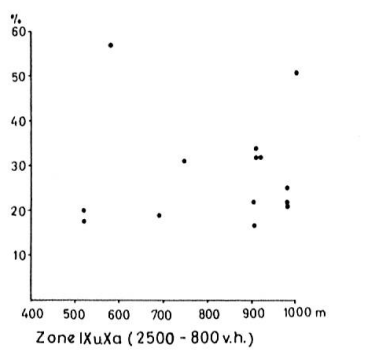
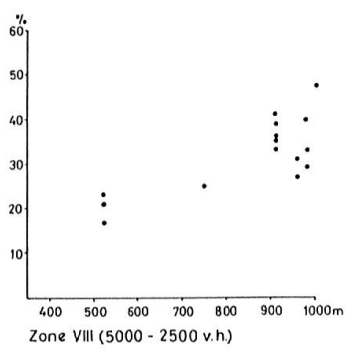
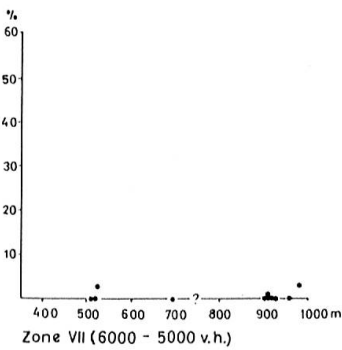
Ulmus



Abies



Fagus



ten in nur bestimmten Höhenstufen zusammenhängt (WEGMÜLLER, 1966), oder ob sich ein genereller Umbau im gesamten Vertikalprofil ereignet hat (Abb. 10), dürfte von Fall zu Fall verschieden gewesen sein, war aber sicherlich sehr oft ein rein biotischer Vorgang, ohne direkte klimatische Steuerung als Auslöser. So lange nicht mehr über die gleichzeitige Zusammensetzung der Krautschichten bekannt ist, bleibt offen, wie stark sich in den neu entstandenen Höhenstufen auch diese gewandelt haben, wie weit diese also Folgeerscheinungen der geänderten Holzartenzusammensetzungen sind. Haben sich also mit der Herausbildung einzelner Höhenstufen nur die bereits vorhandenen Pflanzengesellschaften auf bestimmte Höhenlagen zurückgezogen, oder wurden innerhalb der gleichartig zusammengesetzt bleibenden Holzartengesellschaften geänderte Krautflora diesen Waldgesellschaften zugeteilt? Ist also der Eichenwald in Südexposition an einer warmen Hangschulter pflanzensoziologisch über viele Jahrtausende hinweg derselbe geblieben, wie er es vorher im gesamten Vertikalprofil gewesen ist, oder hat sich unter dem stofflichen Einfluss und dem Sameneintrag aus neu entstandenen Buchen-Tannenwaldgesellschaften der Umgebung auch in ihm eine floristische Änderung vollzogen? Sicher müssten umfassende paläoökologische Untersuchungen überhaupt erst die Grundlage zum Verständnis legen. Augenblicklich wissen wir noch viel zu wenig.

Mehrere Interglaziale Europas waren durch geographisch recht klar umgrenzte Strauchphasen ausgezeichnet. In ihnen wurden *Corylus* und *Taxus* besonders bedeutungsvoll, in Westirland z.T. auch hochstämmige Rhododendren und *Buxus*, obwohl *Buxus* sonst in dieser Strauchvegetation keine hohe Bedeutung gehabt zu haben scheint, sich auch in der Regel erst viel später hatte durchsetzen können, als die anderen Holzarten. Es fällt ausserordentlich schwer, Beginn und Ende dieser Phasen klimatisch zu deuten. Die ursprüngliche Annahme, die boreale Haselphase des Holo-

zäns sei durch ein trockenwarmes Klima gekennzeichnet gewesen, lässt sich heute kaum noch halten, zumal da die gegenwärtig besten Bestände von *Corylus avellana* unter dem hochozeanischen Klima der westschottischen Küste gedeihen und sich Hasel-Birkenbestände in den Hochlagen vieler Mittelgebirge Europas lange bis in spätere Phasen des Holozäns hinein erhalten hatten. Schliesslich spricht die ungewöhnlich weite Ost-West-Erstreckung der holozänen und der interglazialen Haselgürtel gegen eine derartige Auffassung. Diese Strauchphasen scheinen sich immer dann herausgebildet zu haben, wenn die bereits vorhandene Waldvegetation noch licht gewesen ist, wie aus der heliophytischen Krautflora erwiesen wird. Aber die Lichtoffenheit thermo- und hygrophiler Wälder allein kann auch nicht der entscheidende Faktor gewesen sein, denn derartige Bedingungen haben während der Interglaziale des Cromer-Komplexes nicht zur Ausbreitung der Gesträuche geführt. SMITH (1970) hatte erwogen, ob nicht der mesolithische Mensch zur Ausbreitung der Hasel im Holozän beigetragen habe. Dies mag stellenweise der Fall gewesen sein, dürfte aber kaum generell gegolten haben und kann sicher nicht für die früheren Interglaziale als Erklärung herangezogen werden. *Taxus* und *Corylus* sind offenbar durch die zugrunde liegende Tierverbreitung zu grossen Verbreitungssprüngen befähigt; es gelingt aber nicht, für beide Arten spezifische Umweltfaktoren herauszuarbeiten, die das Vorkommen entweder der einen oder der anderen Holzart auf Kosten der jeweils anderen begünstigt hätten. Man gewinnt den Eindruck, dass ein breiter, grossklimatischer Grenzsäum im bereits vorhandenen Bestand die Ausbreitung und Bestandesbildung beider Holzarten ermöglicht habe, zumal da beide zeitweise sowohl den Charakter von Lichtholzarten haben, als sie auch einen dichten Zusammenschluss oder gar stärkeren Schatten ertragen können. Für ihre generative Regeneration bedürfen sie aber des Lichtes. Man gewinnt den Eindruck, dass es eher Einwanderungsvorgänge

und delikate ökologische Bedingungen und Quasi-Gleichgewichte in bereits vorhandenen Beständen beider Holzarten ermöglicht haben, sich schnell, z.T. recht dauerhaft und über grosse Strecken durchzusetzen, als klar umschreibbare Klimaänderungen.

Die Interglaziale haben mit einer allgemein gültigen Vegetationsfolge geendet, die über Laub-Nadel-Mischwälder zu Tannen-Fichtenwäldern (mit einzelnen hygrophilen Laubholzarten), dann zu Fichten-Kiefernwäldern und schliesslich zu Kiefer-Birken-Fichtenwäldern geführt hat. Dies kann als Folge vom subalpinen zum borealen Nadelwald Europas gedeutet werden und verweist auf die zunehmende Abkühlung. Die Kraut- und Strauchschicht war anfangs diejenige staudenreicher Wälder, mit thermo- und hygrophilen Straucharten, die zu sehr schwach entwickelten Ericaceen- und Lycopodien-Beständen im Unterwuchs übergeleitet hatten. Dies passt noch in das Bild des eben genannten grosszügigen Wechsels. Aber neben den Ericaceen traten in der Regel schon sehr früh ganz andere Pflanzenarten auf, wie verschiedene *Artemisien*, *Helianthemumarten*, *Chenopodiaceen*, *Hippophaë*, z.T. *Ephedra* u.a. Ihre Bedeutung nahm fortlaufend zu, ungefähr parallel zu dem gleichzeitigen Verschwinden von *Picea*. Man gewinnt hieraus den Eindruck, dass der Weg zu Wäldern, wie sie etwa in Zentral-Jakutien oder später auch in den mittelmee-rischen Gebirgslandschaften vorherrschend anzutreffen sind, weiter geführt habe. Die Vegetationsentwicklung der zu Ende gehenden Interglaziale hat also offenbar schon sehr früh zu kontinentalen und im Süden zu eher mediterranen Pflanzengemeinschaften geführt, als Einleitung der sich bald flächenhaft durchsetzenden Steppengesellschaften, ohne entscheidende Beteiligung der Tundren. Dies fand seine Entsprechung in der damals auch in Mitteleuropa beginnenden

Lösssedimentation und verweist abermals darauf, dass Tundren keine eiszeitlichen Vegetationstypen gewesen sind.

Schlussbemerkung

In der pleistozänen Vegetationsgeschichte Mitteleuropas prägen sich zweifellos die grossen Klimaschwankungen und Klimaänderungen aus. Sie bestimmen aber nicht allein das Bild, vielmehr spielen wiederholt rein biotische Vorgänge, einschliesslich oft sehr wirkungsvoller Regelmechanismen eine sehr wichtige Rolle. Gerade dieser zuletzt genannte Teil ist uns heute noch weitgehend verschlossen, weil die eigentliche paläoökologische Forschung erst begonnen hat. Die Kenntnis der biologischen Mechanismen ist aber von hoher Bedeutung, wenn es darum geht, die in der Natur schlummernden Potentiale zu erfassen, um die Prozesse der pleistozänen Vegetationsgeschichte richtig verstehen zu lernen und um diese Kenntnisse für eine Prognose des Verhaltens der vom Menschen direkt oder indirekt gestörten Ökosysteme zu nutzen. Denn nur auf diesem Hintergrund wird es gelingen, auch diejenigen anthropogenen Änderungen klar zu erfassen, die schon der ur- und frühgeschichtliche Mensch verursachte und von denen aus alle spätere wirtschaftliche Tätigkeit des Menschen abhing, die aber auch Eigendynamiken entfalteteten, die zunächst nicht vorhersehbar gewesen sind.

Pleistozäne Vegetationsgeschichte und damit auch Paläoökologie ist ein faszinierendes, aber auch ungewöhnlich schwieriges Wissensgebiet, das nur bei einer sehr breiten Basis der Forschungsansätze, der zu berücksichtigenden Vernetzungsmöglichkeiten und der gezielten Planung erforscht werden kann.

LITERATURVERZEICHNIS

- BLUDAU, W., *Zur Paläoökologie des Ammergebirges im Spät- und Postglazial*. 363 S., Schäubele, Rheinfelden, 1985.
- BRAUN-BLANQUET, J., *Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde*. 3. Aufl., Springer, Wien-New York, 865 S., 1964.
- ELLENBERG, H., *Ziele und Stand der Ökosystemforschung*. In: ELLENBERG, H. (Herausg.): *Ökosystemforschung*, 1–31, Springer, Berlin-Heidelberg-New York, 1973.
- FIRBAS, F., *Über das Verhalten von Artemisia in einigen Pollendiagrammen*. Biol. Zbl., 67, 17–22, 1948.
- FRENZEL, B., *Über die offene Vegetation der Letzten Eiszeit am Ostrand der Alpen*. Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien, 103–104, 110–143, 1965.
- FRENZEL, B., *Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens*. Erdwissenschaftliche Forschung, 1, 322 S., Steiner, Wiesbaden, 1968.
- FRENZEL, B., *Landschaftsgeschichte und Landschaftsökologie des Kreises Freudenstadt*. Der Kreis Freudenstadt, 52–76, Theiss, Stutthart-Aalen, 1978.
- FRENZEL, B., *Europe without forests*. Ice Age Earth. Geogr. Magaz., 60, 756–761, 1979.
- FRENZEL, B., *Die Vegetationsgeschichte Süddeutschlands im Eiszeitalter*. In: MÜLLER-BECK, H.J. (Herausg.): *Urgeschichte in Baden-Württemberg*, 91–166, Theiss, Stuttgart-Aalen, 1983.
- GOSSOW, W., *Wildökologie; Begriffe, Methoden, Ergebnisse, Konsequenzen*. 316 S., BLV, München, 1976.
- HULTÉN, E., *Atlas över växternas utbredning i Norden. Fanerogamer och ormbunksväxter*. 512 S., Generalstabens litogr. anstalts förlag, Stockholm, 1950.
- HULTÉN, E., *The circumpolar plants I. Vascular cryptogams, conifers, monocotyledons*. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens handlingar, 4 ser., 8, nr. 5, 275 S., 1962.
- IVERSEN, I., *Retrogressive vegetational succession in the postglacial*. J. Ecol., 52 (suppl.), 59–70, 1964.
- JANKOVSKÁ, V.L., *The development of vegetation on the western slopes of the Bohemian-Moravian uplands during the late holocene period: A study based on pollen and macroscopic analysis*. Folia Geobot. Phytotax., 6, 281–302, Praha, 1971.
- JOCHIMSEN, M., *Zum Problem des Pollenfluges in den Hochalpen*. Dissertationes Botan., 90, 241 S., Cramer Berlin-Stuttgart, 1986.
- MERXMÜLLER, H., *Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen*. – Jahrbuch Ver. Schutze Alpenfl. und -tiere, 17, 96–133, 1952; 18, 135–158, 1953; 19, 97–139, 1954.
- MEUSEL, H., *Vergleichende Arealkunde*. Einführung in die Lehre von der Verbreitung der Gewächse, mit besonderer Berücksichtigung der mitteleuropäischen Flora, 1, 466 S., Borntraeger Berlin, 1943.
- MEYER, K.J., *Pollenanalytische Untersuchungen und Jahresschichtenzählungen an der holstein-zeitlichen Kieselgur von Hetendorf*. Geol. Jb., A 21, 87–105, 1974.
- MÜLLER, H., *Pollenanalytische Untersuchungen und Jahresschichtenzählungen an der holstein-zeitlichen Kieselgur von Munster-Breloh*. Geol. Jb., A 21, 107–140, 1974.
- ODUM, E.P., *Fundamentals of Ecology*. 2. Aufl., 246 S., Saunders Philadelphia-London, 1969.
- SCHWICKERATH, M., *Die Landschaft und ihre Wandlung auf geobotanischer und geographischer Grundlage entwickelt und erläutert im Bereich des Messtischblattes Stolberg*. 118 S., Georgi, Aachen, 1954.
- SMITH, A.G., *Problems of inertia and threshold related to postglacial habitat changes*. Proc. R. Soc., B 161, 331–342, 1965.
- SMITH, A.G., *The influence of mesolithic and neolithic man on British vegetation: A discussion*. – In: WALKER, D., and WEST, R.G. (eds.): *Studies in the vegetational history of the British Isles. Essays in honour of HARRY GODWIN*, 81–96, Cambridge univ. Press, 1970.
- TRAUTMANN, W., *Pollenanalytische Untersuchungen über die Fichtenwälder des Bayrischen Waldes*. Planta, 41, 83–124, 1952.
- WALTER, H., *Allgemeine Geobotanik, eine kurze Einführung*. 256 S., Ulmer, Stuttgart, 1973.
- WATTS, W.A., *Rates of change and stability in vegetation in the perspective of long periods of time*. – In: BIRKS, H.J.B., and WEST, R.G. (eds.): *Quaternary plant ecology. The 14th symposium of the British Ecological Society, University of Cambridge, 28–30 march 1972*; 195–206, Blackwell, Oxford-London-Edinburgh-Melbourne, 1973.
- WEGMÜLLER, S., *Über die spät- und postglaziale Vegetationsgeschichte des südwestlichen Jura*. – Beitr. zur geobot. Landesaufn. d. Schweiz, 48, 143 S., Huber, Bern, 1966.
- WELTEN, M., *Pollenanalytische Untersuchungen im Jüngeren Quartär des nördlichen Alpenvorlandes der Schweiz*. – Beitr. Geol. Karte d. Schweiz, N.F. 156, 174 S., Stämpfli, Bern, 1982.

Prof. Dr. B. Frenzel
 Universität Hohenheim
 Botanisches Institut
 Postfach 700562
 7000 Stuttgart 70