

K. HOLDHAUS: *Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas*. Abhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien, Band XVIII. 493 Seiten, 52 Tafeln mit 66 Verbreitungsbildern, 1 Fundortskarte. Innsbruck 1954.

Die Diluvialprähistorie als eminent historische Wissenschaft bedurfte seit jeher der Mitarbeit aller historischen Naturwissenschaften. Neben der Geologie haben bisher die Paläontologie und die Floristik in Gestalt der Pollenanalyse die wichtigsten Beiträge geliefert. Alle diese Disziplinen bauen auf dem von Charles Lyell in die Geologie eingeführten Aktualitätsprinzip auf. Zum Kreise der Wissenschaftsgebiete, die zur Erhellung des Eiszeitproblems beitragen, ist nunmehr die historische Biogeographie getreten, der es gelingt, auf der Grundlage der heutigen Verbreitung von Organismenarten das historische Geschehen und Werden während der Eiszeiten zu erkennen. Für den zoologischen Zweig dieser historischen Biogeographie kann der Wiener Zoologe Karl Holdhaus als Begründer gelten; sein Werk ist in einem so hohen Maße erfüllt von Erkenntnissen, die dem Diluvialgeologen und dem Diluvialprähistoriker neue Anregungen zu geben vermögen, daß er es mit Recht als einen „zoologischen Ergänzungsband zur bisherigen Eiszeitliteratur“ bezeichnen darf. Jeder, der sich ernsthaft mit dem Eiszeitproblem befaßt, wird sich mit ihm auseinandersetzen müssen. Es beruht, nachdem notgedrungen auf sehr viel weitergehende Pläne verzichtet werden mußte, auf einer überaus kritisch gesichteten Auswahl wirklich eingehend erforschter Artenverbreitungen der Alpen und Europas und ist das Resultat einer 23jährigen Feldarbeit des Verfassers und einiger Dutzend Mitarbeiter aus vielen Ländern Europas, also von Tatsachen, nicht von Hypothesen. Die aus dieser ungeheuren Arbeitsleistung gewonnene Erkenntnis faßt der Verfasser in den Worten zusammen: „Wir können die rezente Verbreitung der Tierwelt überhaupt nur verstehen, wenn wir den weitgehenden Einfluß der Eiszeit berücksichtigen.“ Damit verläßt Holdhaus das bisherige Schema der Tiergeographie, das ausschließlich ökologische Gesichtspunkte vertrat und ohne die historische Betrachtung zu schweren Irrtümern verleiten kann. Bei dieser historischen Betrachtung spielt die Zahl der Vereisungen für den Zoogeographen keine ausschlaggebende Rolle, da die Verbreitung der Arten durch mehrere Glazialzeiten nicht wesentlich anders gestaltet werden konnte als durch eine einzige.

Zur Methodik der Holdhaus'schen Arbeit sei dem Referenten eine kurze kritische Bemerkung gestattet. Holdhaus erbaut sein Gebäude auf der von ihm in der zoologischen Sammlungspraxis erworbenen Erkenntnisse der Abhängigkeit der Tierspezies von der Art des Untergrundes, vom Boden, auf. Merkwürdigerweise geht er gar nicht auf die Tatsache ein, daß die Mehrzahl der Tierarten in genau so starkem Maße von der Pflanzenwelt abhängig ist. Tier- und Pflanzenarten bilden unlösbare Biocönosen, die sich im Laufe langer geologischer Zeiträume entwickelt haben. Dabei ist die Pflanze stets Substrat in irgendeiner Beziehung. Glücklicherweise, so ist man zu sagen versucht, ist nun die seit langem erkannte Abhängigkeit der Pflanzenarten vom Boden noch größer als die der Tierwelt; der Boden erweist sich daher als der ausschlaggebende Faktor innerhalb der Biocönose, so daß die von Holdhaus gewählte, ausschließlich bodenbestimmte Arbeitsmethode zu keinen Fehlschlüssen führen kann. Nach der Beschaffenheit des artspezifischen Bodens unterscheidet Holdhaus die Gruppen der gesteinsindifferenten Ubiquisten mit allgemeiner Verbreitung, die psammophilen Arten mit an Sandgebiete gebundener, die halophilen, salzliebenden Arten mit weiter, aber auf Salzgebiete beschränkter und die petrophilen mit Gebirgsverbreitung, also Arten, die ausschließlich auf Böden leben, die an Ort und Stelle aus festem Gestein entstanden. Nur aus der letzten Gruppe kann er sein Testmaterial entnehmen; zu ihr gehören auch noch die torrentikolen, Gebirgsbäche bewohnenden, und die Arten der Höhlenfauna. Diese Faunengruppen umfassen jeweils Arten aller Tierstämme. Der sehr verschiedene Grad der Kenntnis von der Verbreitung der einzelnen Tierstämme zwingt Holdhaus, sich auf die seit Jahrzehnten sehr eingehend erforschten Lepidopteren, Coleopteren, Orthopteren, weniger der Würmer, Gastropo-

den, Amphibien, Reptilien und Säuger zu beschränken. Für eine eindrucksvolle Zahl solcher petrophiler Spezies hat Holdhaus in mühevoller Arbeit Verbreitungskarten hergestellt. Diese zahlreichen Arealkarten eröffnen auch dem Nichtzoologen das Verständnis für das Werk, dem Zoologen geben sie die Nachprüfungsmöglichkeit. Und da ergibt sich die erstaunliche Tatsache, daß die geographische Verbreitung der Petrophilfauna sehr eigenartig durch die Eiszeit modifiziert wurde. Typische Petrophilfaunen sind in den Gebirgen der Mittelmeerlande, Mitteleuropas einschließlich Frankreichs verbreitet, aber sie fehlen vollständig in den Gebirgen Fennoskandiens, obwohl sie dort die gleichen zusagenden Lebensbedingungen antröfen. In den Alpen selbst weisen sie eine sehr disjunkte Verbreitung auf: die während der Eiszeit intensiv vergletscherten Alpentile enthalten heute nur solche petrophile Arten, welche infolge größerer Migrationsfähigkeit im Postglazial ausgedehnte Alpentile wieder zu beziehen vermochten, dagegen sind die ungeflügelten, sehr kleinen oder besonders anspruchsvollen, z. T. auch augenlosen, kaum wanderungsfähigen Arten der alpinen Petrophilfauna auf kleine Teile der Randzone beschränkt. Das ist nur durch eine vollständige Vernichtung der präglazial sicher allgemeiner verbreitet gewesenen Arten in den durch totale Eisbedeckung devastierten Gebieten zu verstehen, und die disjunkte heutige Verbreitung spiegelt jene Nunataker und eisfrei gebliebenen Gebiete wider, für die die Schweizer Botaniker Chodat und Pampanini bereits 1902 den Ausdruck „Massifs de refuge“ der Alpen geprägt haben, nämlich jene Areale, in denen die Tierwelt des Präglazials die Eiszeiten an Ort und Stelle zu überdauern imstande war. Auch für die beweglicheren Arten dieser rein alpinen und subalpinen Gruppe bildete das durch die Eiszeit im nordeuropäischen Flachlande geschaffene ausgedehnte Gebiet lockerer Sedimente eine aus ökologischen Gründen unüberschreitbare Barre, eine Wiederbesiedelung Fennoskandiens war unmöglich geworden. Das gleiche gilt für die Fauna der Gebirgsbäche und der Höhlen; auch sie fehlen in Fennoskandien völlig. Äußerst instruktiv ist in dieser Beziehung ein Kärtchen, das die Nordgrenzen der Verbreitung der echten Höhlentiere und der Blindkäfer der Gebirgswälder zeigt.

„Die „Massifs de refuge“, meist an den Nahtstellen der aus den Alpen austretenden einzelnen Eisströme gelegen, sind für die verschiedensten Arten und Gattungen immer wieder mehr oder weniger die gleichen, die Verbreitungsareale decken sich in so eigentümlicher Weise, daß bereits auf tiergeographischer Grundlage eine Karte der in allen Glazialzeiten unvergletschert gebliebenen Refugialgebiete gezeichnet werden könnte; für die Schweiz und Norditalien ist eine solche Karte beigelegt.

Am Beispiel der Karpaten zeigt Holdhaus, wie auch in diesem nur minimal vergletschert gewesenen Gebiete die Wirkung der Eiszeit in der Nord-Südverbreitung der petrophilen Arten greifbar wird.

Nicht minder instruktiv zeigen die zahlreichen Verbreitungskarten der zweiten geographischen Tiergruppe, der boreo-alpinen Arten, daß die heutige Arealbildung eine historische Folge der Eiszeit ist. Handelte es sich bei der vorigen Gruppe um Arten, die präglazial in Mitteleuropa wohl allgemeiner als heute beheimatet waren, so gehören die boreo-alpinen Arten zu einer präglazial im hohen Norden lebenden Fauna, die, etwa wie Mammut und Moschusochse, vor dem vorrückenden Eis nach Süden auszuweichen genötigt und imstande waren. Sie sind heute auf die an der Schneegrenze liegenden Alpenhöhen und auf Fennoskandien beschränkt, soweit sie nicht den Einflüssen des postglazialen Klimas erlagen und ausstarben. Ihr Vorrücken nach Süden ist durch öftere Fossilfunde im Flachlandgebiet belegt, in dem sie heute vollständig fehlen. Diese Verbreitung auf Alpengipfeln und im höheren Norden in Verbindung mit der Einschaltung der Auslöschungszone beweist ein teils horizontales, teils vertikales Ausweichen der boreo-alpinen Faunenbestandteile im Postglazial. Betrachtet man die einzelnen Verbreitungskarten der boreo-alpinen Arten, so fällt auf, daß im Norden die Verteilung auf östliche und auf westliche Gebiete sehr different ist. Dies und der Umstand, daß eine Reihe nordischer Botaniker (Nannfeldt 1944, Blakelock 1953, Holmen und

Mathiesen 1953) für einige nordische Pflanzenarten ein Überdauern der Glaziale in Refugien des hohen Nordens für erwiesen halten, läßt ebenso wie die durchweg reichere Verbreitung der Boreo-Alpinen im Norden die von Holdhaus angenommene Rückwanderung nach Norden öfters fraglich erscheinen, ohne daß jedoch dadurch an seinem Ergebnis, die rezente Verteilung der Boreo-Alpinen sei eine unmittelbare Folge der Eiszeit, etwas geändert wird. Als hervorstechendes Beispiel sei vom Referenten die Schnecke *Zoogenetes harpa* genannt, die winzig und kaum wanderungsfähig, im Norden sehr verbreitet ist, in den Alpen dagegen nur auf der Riffelalp bei Zermatt vorkommt. Daß bereits während des letzten Glazials Klimadifferenzierungen zwischen dem kontinentaleren Osten und dem weniger kontinentalen Westen bestanden haben, ergibt der Vergleich der Molluskenfaunen im Löß: einer sehr geringen östlichen Artenzahl steht ein großer Reichtum im Westen gegenüber. Sicher ist, daß einige Arten jener hochnordischen eiszeitlichen Fauna (unter den Säugern z. B. der Schneehase) in der Nacheiszeit Refugien an der Schneegrenze der Alpen gefunden haben.

Der Diluvialprähistoriker wird der tüchtigen und mühevollen Arbeit des Österreicher Holdhaus Dank wissen, wirft sie doch ein ganz ungewohntes neues Licht auf einige Forschungsprobleme. Es sei nur an die alpinen Eiszeitkulturen erinnert, die sich vermutlich innerhalb von Massifs de refuge in sehr isolierter Lage befunden haben, was ihre Primitivität erklären hülfe. Es sei aber auch daran erinnert, daß viele Eiszeitjägerstationen sich in Mitteleuropa in heute noch klimatisch begünstigten Gebieten befinden, auf „warmen“ Kalkböden, die z. B. an den Hängen der Donau und der Altmühl heute auch faunistisch und floristisch begünstigt sind. Könnte man nicht an Massifs de refuge auch im Flachland denken? Das Nebeneinander von kalter und warmer Fauna in vielen Höhlensedimenten würde sich dann zwanglos erklären: so wie in den Alpen die verschiedensten „Klimate“ während der Eiszeit unmittelbar benachbart gedacht werden müssen, so ähnlich könnte es hier und da auch im Alpenvorlande gewesen sein.

Eine glänzende Bestätigung haben die Thesen des Verfassers von seiten der modernen botanischen Arealkunde erfahren. Die Klage, die Holdhaus in dieser Beziehung — neben sonstigen recht persönlich geschriebenen Darlegungen — gegen die Botanik führt, ist unbegründet. Der Münchener Privatdozent der Botanik Hermann Merxmüller hat bereits 1952 in äußerst straffer Darlegung für die Alpenflora genau dieselben Massifs de refuge nachgewiesen wie Holdhaus für die Fauna. Die Ergebnisse decken sich bis in Einzelheiten (H. Merxmüller, Untersuchungen zur Sipplgliederung und Arealbildung in den Alpen, München 1952). Seine Arbeit enthält eine zweifarbige Karte der unvereis gebliebenen Teile des gesamten Alpengebietes. Auch die boreo-alpine Verbreitung einiger Pflanzenarten ist berücksichtigt. Weiter noch als Holdhaus geht Merxmüller in seinen Forderungen an das Überdauern fast der Gesamtflora, ja vielleicht auch des Waldes während der Eiszeit in den Alpenrefugien in einer gemeinsam mit J. Poelt herausgegebenen Arbeit im 30. Bande der Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft, München 1954: Beiträge zur Florengeschichte der Alpen.

So hat sowohl die österreichische Wissenschaft, die uns in letzter Zeit besonders wertvolle Beiträge zum Eiszeitproblem geliefert hat, als auch die deutsche moderne Botanik das Problem der eiszeitlichen Lebensverhältnisse von einer ganz neuen Seite angefaßt und ist zu vielversprechenden Ergebnissen gekommen, an denen kein Diluvialprähistoriker ohne Schaden vorbeigehen darf.

H. Lindner