

## 4. Über die arktischen Elemente in der aralokaspischen Fauna, ein tiergeographisches Problem.

Von

A. G. Högbom.

(Tafel XIV.)

---

### Das aralokaspische Transgressionsgebiet.

Das Kaspische Meer und der Aralsee, welche am Ende der Tertiärzeit als Reliktseen des eingeschrumpften sarmatischen Meeres erscheinen, wurden unter dem Einfluss der quartären klimatologischen und hydrographischen Verhältnisse wieder zu einem grossen Binnenmeer vereinigt. Dieses Aralokaspische Meer reichte über das nordkaspische Tiefland östlich von Wolga bis ins Kamatal hinauf, trat im Manytschtal über die Passhöhe (34 M. ü. d. Kaspische Meer) mit dem Pontus in Verbindung und reichte östlich von der Karabugasbucht in das Becken des Aralsees hinein. Durch die mächtigen Flüsse gespeist, welche die Schmelzwasser des nordischen Landeises aufnahmen, und ausserdem wegen der damaligen Strenge des Klimas weniger als in der Jetztzeit durch Verdunstung beeinträchtigt, hatte dieses aralokaspische Meer den Charakter eines riesigen Süsswassersees, als dessen Abfluss das oben genannte Manytschtal fungierte. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass in den östlichen Teilbecken und Buchten dieses grossen Sees das Wasser brakisch gewesen sein kann, da die Verbindung mit dem westlichen Hauptbecken recht eng war und dazu die Verdunstung im Osten grösser und die zufließenden Flüsse kleiner waren. Ausserdem können vielleicht durch Konvektionsströme Meereswasser in das aralokaspische Becken eingedrungen und sich in der Tiefe verbreitet haben.

Es scheinen noch nicht hinreichende Data vorzuliegen, um die Frage zu beantworten, ob dieses aralokaspische Meer sich nur einmal bildete, oder ob es in ähnlicher Weise während verschiedener Vereisungen entstand. Die Forscher, welche sich mit Untersuchungen der aralokaspischen Ablagerungen beschäftigt haben, nehmen nur eine solche Epoche an und

stellen diese mit der grössten Eisverbreitung zusammen. HJ. SJÖGREN (1, 1891) hat freilich die Frage von einem zweimaligen Erscheinen dieses Binnenmeeres gestreift, dabei auf die zweimalige Füllung des Bonnevillebeckens in Nordamerika hinweisend. Er kommt aber zu dem Schluss, dass die »zweite Vereisung« Nordeuropas, welcher man zu der Zeit, da SJÖGREN seine Arbeit publizierte, eine nicht weit über das baltische Becken reichende Ausbreitung zuschrieb, von zu geringer Umfassung gewesen wäre, um einen so beträchtlichen Einfluss auf die Hydrographie des kaspischen Beckens ausüben zu können. SJÖGREN sah nämlich im Zufluss von dem nordischen Vereisungsgebiet die primäre Bedingung für eine aralokaspische Transgression und meinte, dass diese Bedingung nicht vorhanden war während der s. g. zweiten Vereisung, deren äusserste Grenze die centralrussische Hauptwasserscheide nicht erreichte. Die Fortschritte der Eiszeitforschung in dem letzten Jahrzehnten haben aber die Auffassung von der Ausdehnung der »zweiten Vereisung« modifiziert, so dass man die äussere Grenze bis gegen, und teilweise südlich dieser Wasserscheide verlegt; und dazu kommt noch, dass man nunmehr von einer generellen, weit ausserhalb der unmittelbaren Wirkungen der Vergletscherungsgebiete reichende Temperaturenniedering während der Eiszeiten rechnet, wodurch die Herabsetzung der Verdunstung grösser gewesen sein dürfte, als sie von SJÖGREN berechnet wurde. Diese beiden Faktoren haben für wiederkehrende Transgressionen eine grössere Wahrscheinlichkeit gegeben. Eine endgültige Entscheidung kann aber erst durch detaillierte und mit besonderer Rücksicht auf den Resultaten der neueren Eiszeitforschung vorgenommenen Untersuchungen der aralokaspischen Schichtkomplexe gewonnen werden. Der Umstand, dass diese Ablagerungen als einheitlich, also nur einer Vereisung entsprechend, aufgefasst worden sind, kann übrigens vielleicht aus den wiederkehrenden ähnlichen Sedimentationsbedingungen erklärlich sein, welche die Verteilung der betreffenden Sedimente auf verschiedene Vereisungsepochen erschwert haben dürften.

Es mag in diesem Zusammenhang daran erinnert werden, dass J. GEIKIE in seinem Werk »The Great Ice Age« (1894) nicht weniger als drei Transgressionen annimmt, welche mit seinen zweiten, dritten und vierten Eiszeiten zusammenfallen, wobei er sich jedoch die erste Transgression als wahrscheinlich grösser als die zwei folgenden denkt.

Für die hier vorliegende tiergeographische Frage wäre es freilich aus gewissen Gesichtspunkten erwünscht, darüber entscheiden zu können, ob nur eine oder ob mehrere quartäre Transgressionen über den Passpunkt des Manytsch stattgefunden haben; die prinzipielle Gültigkeit meiner hier vorgelegten Lösung des Problems hängt aber davon nicht ab. Zu den Modifikationen meiner Hypothese, welche die verschiedenen Alternativen mitführen, werde ich weiter unten zurückkommen, nachdem ich die zu erklärende faunistische Eigentümlichkeit zuerst besprochen habe.

## Die arktischen Faunenelemente des aralokaspischen Gebietes.

Die als arktisch oder als Relikte einer arktischen marinen Fauna gehaltenen Elemente der jetzigen Faunen des Kaspischen Meeres und des Aralsees sind, ausser einigen Fischen, die wegen ihrer speziellen Wandermöglichkeiten ausser Betracht gelassen werden können, in dem hier unten mitgeteilten Verzeichniss aufgenommen. In derselben werden auch die im Polarmeer noch lebenden Stammformen und die verwandten oder identischen Relikte im baltischen Gebiete angeführt. Die recht fließende Nomenklatur für diese Relikte ist ein Ausdruck für verschiedene Meinungen über die systematische Bedeutung der morphologischen Unterschiede zwischen den Stammformen und den Relikten, ebensowie zwischen den Reliktformen verschiedener Gebiete oder Lokalitäten. SVEN EKMAN, der neuerdings eine komparative morphologische Untersuchung der relikten Crustaceen des baltischen und des kaspischen Meeres unternommen hat (2. 1916), kommt zu dem bemerkenswerten Ergebniss, dass die Variationsbreite der Arten innerhalb jedes dieser Gebiete für sich betrachtet über die Variationsgrenzen der entsprechenden Formen im anderen Gebiet hinübergreift, so dass die für die kaspischen Relikte aufgestellte Art- bzw. Unterartbezeichnung *caspica* nicht aufrecht gehalten werden darf. Dasselbe soll auch betreffs der *Phoca hispida* mit ihren Unterarten *saimensis*, *ladogensis*, *caspica*, *sibirica* der Fall sein. O. NORDQVIST hat nämlich gezeigt, dass die Variationen des Kraniums dieser Formen innerhalb der Variationsamplitude der Hauptart fallen (vgl. JÄGERSKIÖLD, 3. 1912). EKMAN fasst das Resultat seiner genannten Untersuchung folgendermassen zusammen: »Die kaspische glacial-marine Reliktenfauna ist etwa ebenso reich wie die des Ostseebeckens; ihre Komponenten stehen den Stammformen des Eismeerer morphologisch ebenso nahe wie die Relikte des Ostseebeckens und entschieden näher als die Relikte gewisser nordeuropäischer Binnenseen«. Und er kommt zu der Schlussfolgerung, dass »das Kaspische Meer mit dem Eismeer einst in direkter Verbindung gestanden haben muss, und dass diese Verbindung in eine ziemlich späte Zeit (vielleicht jedoch eine interglaziale oder möglicherweise sogar präglaziale) zu verlegen ist«.

### Verzeichniss der im aralokaspischen Gebiete lebenden arktischen Eismeerarten, nebst Angaben über ihre sonstige Verbreitung als Relikte und über die jetzige Verbreitung derselben, bzw. ihrer Stammformen im Polarmeere.<sup>1</sup>

*Phoca hispida*. Circumpolare Verbreitung im Eismeer; Relikt in der Ostsee, im Saimasee in Finnland (*Ph. saimensis*), in Ladoga (*Ph. ladogensis*), im Kaspischen Meer und im Aralsee (*Ph. caspica*) und

<sup>1</sup> Bezüglich der systematischen Terminologie folge ich der Arbeit JÄGERSKIÖLDS (3). Diese Arbeit enthält eine grosse Anzahl Karten, welche die Ausbreitung der Arten näher illustrieren. Betreffs der morphologischen Charaktere der relikten Formen im Vergleich mit ihrer Stammformen wird besonders auf EKMAN (2) hingewiesen.

ausserdem in Baikal und dem Oronsee in Sibirien (*Ph. sibirica*). In den sibirischen Seen dürfte der Seehund einfach durch Wanderung flussaufwärts eingekommen sein.

*Idotea entomon*. Im Karameer und längs der ganzen nordsibirischen Küste, dort auch in Süßwasser, in den Flussmündungen; ausserdem (relikt?) an der Mündung des Warangerfjords, im Weissen Meere und an den Küsten von Kamschatka. Relikt in der Ostsee, in Ladoga und Onega, im Wettersee und einigen anderen schwedischen Seen, im Kaspischen Meer und Aralsee (*Idotea entomon* f. *caspia*).

*Mysis oculata*. An den Küsten von Labrador, Grönland, Island, Jan Mayen, Spitzbergen und Kola und im Karameer. Relikt (*Mysis relicta*) im Weissen Meere, in den nördlichen Teilen der Ostsee, in Ladoga, Onega und in mehreren finnischen Seen, in vielen schwedischen Seen (vgl. die Karte Fig. 2, S. 258) und in einigen norddeutschen Seen, im Furesee im Dänemark, in irländischen und nordamerikanischen Seen, im Kaspischen Meer (*Mysis caspia* und *M. microphthalmia*).

*Gammaracanthus loricatus*. An den Küsten von Grönland, Spitzbergen und Nowaja Zembla, im Weissen Meere (relikt?). Relikt (*G. lacustris*) in Ladoga, Onega, mehreren finnischen Seen, Wetter, Wenern und einigen westschwedischen Seen, im Mjösensee in Norwegen und im Kaspischen Meer (*G. caspius*). Die Art fehlt in der jetzigen Ostsee.

*Pontoporeia affinis*. Im Karameer. Relikt im ganzen Ostseegebiet in den Seen Ladoga, Onega, Wetter, Wenern, im Mjösensee und in vielen anderen nordischen Seen, ebenso in einigen norddeutschen Seen und im Furesee, Dänemark, ferner in Kattegatt, an der nordfranzösischen Küste und in Lake Superior und Michigan. *Pontoporeia microphthalmia* im Kaspischen Meer ist nach EKMAN (2) nicht von den Varianten der *P. affinis* in gewissen schwedischen Seen zu unterscheiden. *Pontoporeia affinis* ist nach JÄGERSKIÖLD (3) selbst möglicherweise aus der im Polarmeere weit verbreiteten *P. femorata* entstanden.

*Limnocalanus grimaldi*. Im Karameer und um Spitzbergen, lokal auch an der nordsibirischen Küste (östlich von der Lenamündung). Relikt in der Ostsee und im Kaspischen Meer (dort die Hauptmasse des Plankton bildend). *Limnocalanus macrurus* ist ein Variant, der in den skandinavischen und finnischen, ebensowie in einigen nordamerikanischen Seen verbreitet ist.

## Frühere Hypotesen über die Herkunft der arktischen Fauna.

Die Einwanderung und die Eigentümlichkeiten in der Verbreitung der Eismeerrelikte des baltischen Meeres und der einst aus diesem abge-

trennten Binnenseen Skandinaviens und Finnlands sind in ihren Hauptzügen schon durch LOVÉNS klassische Untersuchungen bekannt und erklärt worden. Später sind durch eine Reihe schwedischer Forscher, unter welchen aus den letzten Jahren besonders v. HOFSTEN, EKMAN und JÄGER-SKIÖLD zu nennen sind, unsere Kenntnisse von dieser Reliktenfauna in morphologischer, biologischer und tiergeographischer Hinsicht, ebenso wie betreffs ihrer Einwanderungsgeschichte, in den Einzelheiten wesentlich erweitert worden. Betreffs der verwandten aralokaspischen Reliktenfauna sind dagegen unsere Kenntnisse in vielen Stücken noch recht mangelhaft, und besonders gilt dies von ihrer Einwanderungsgeschichte, für welche es noch nicht eine allgemein anerkannte, nicht einmal eine einigermaßen wahrscheinliche Theorie gibt. Es würde ausserhalb des Rahmens dieser kleinen Studie führen, alle die verschiedenen Hypothesen zu erörtern, welche sich an dieser aralokaspischen Reliktenfauna anknüpfen; es ist für den vorliegenden Zweck hinreichend, eine ganz summarische Übersicht zu geben.

Die erste, von Autoritäten wie PALLAS, HUMBOLDT, MURCHISON und später von WALLACE, PUMPELLE u. A. umfasste Ansicht über den faunistischen Verband zwischen dem Polarmeer und dem aralokaspischen Gebiete ging darauf aus, dass eine posttertiäre Transgression des Eismeres über Westsibirien bis in das Aralbecken stattgefunden hätte, durch welche die Einwanderung der arktischen Arten ermöglicht worden wäre. Spätere geologische Untersuchungen haben aber ergeben, dass von einer so weitgehenden Transgression des Eismeres nicht Rede sein kann. SUESS und andere österreichische Geologen haben eine derartige Transgression in die Miocenzeit verlegt, wodurch das sarmatische Meer, welches sich damals über die aralokaspische Depression verbreitete, einen Zuschuss zu seiner Fauna aus dem Polargebiet bekommen haben sollte. Diese Hypothese ist in Betracht der ausserordentlich kleinen morphologischen Abweichung der Relikte von ihren arktischen Stammformen schon aus entwicklungsgeschichtlichem Gesichtspunkt sehr unwahrscheinlich. Sie scheint auch nunmehr keine Anhänger haben. Bemerkenswert ist doch, dass SUESS noch in seinem »Antlitz der Erde« (III. 2, 1909, S. 759) in *Phoca caspica* einen Abkömmling der sarmatischen oder pontischen Seehunde sieht und auch betreffs *Mysis* sich ablehnend gegen ihre Einwanderung aus Norden während der Eiszeit stellt. Betreffs dieser beiden Arten, wie betreffs sämtlicher hier als Relikte der arktischen Quartärfauna betrachteten Arten, muss schon die oben gegen eine so entlegene Trennung gemachte Einwendung Gültigkeit haben. Überhaupt müssen wohl alle Hypothesen, welche eine vorquartäre Trennung der beiden, obgleich unter so verschiedenen Bedingungen lebenden, doch fast identischen Faunen als verfehlt betrachtet werden.

Ein andere Gruppe von Hypothesen nimmt eine quartäre Einwanderung durch das Mittelmeer und den Pontus an. Es ist bekannt, dass in beiden diesen Meeren faunistische Elemente vorkommen, welche auf eine

nördliche Herkunft deuten, und welche als Relikte aus kälteren Epochen der Quartärzeit betrachtet werden.

Eine solche Einwanderung ins Mittelmeergebiet während früquartärer Zeit wird auch durch die bekannten Muschelbänke auf Sicilien bezeugt, in welchen mehrere ausgeprägt nördliche Arten, wie *Tellina calcarea*, *Mya truncata* v. *uddevallensis*, *Pecten islandicus*, *Buccinum undatum*, *Cyprina islandica* u. A. gefunden werden. Es ist wohl berechtigt, diese Fauna als gleichzeitig mit der Klimaverschlechterung der grossen nordeuropäischen Vereisung zu betrachten, welche dann eine Verschiebung der atlantischen Tierregionen soweit südwärts bewirkte, dass die nordatlantische boreale Fauna Zutritt zum Mittelmeer bekam. Nichts deutet jedoch auf eine so weit gegangene Verschiebung, dass eine rein arktische Fauna auf den Breitegraden des Mittelmeres aufgetreten sei. Die Hypothese von einer Einwanderung von dort ins aralokaspische Gebiet, für welche JÄGERSKIÖLD sich neuerdings ausgesprochen hat (3), muss deshalb als schwach begründet angesehen werden. Es ist in der Tat nur betreffs *Cardium edule*, das jedoch keine arktische Spezies ist, man einen Einwanderungsweg aus dem Pontus durch Manytsch vielleicht mit einiger Berechtigung gelegt hat.<sup>1</sup> Es wäre übrigens sonderbar, wenn die arktischen Formen über das Mittelmeer und den Pontus ins kaspische Gebiet hineingekommen wären, dass (mit einer eventuellen Ausnahme für *Cardium edule*) boreale Arten nicht auch dorthin übersiedelt wären und in die Jetztzeit hinein dort als boreale marine Relikte fortlebten. Von solchen aralokaspischen Relikten ist aber nichts bekannt.

Eine andere Verbindung zwischen dem Eismeer und dem aralokaspischen Gebiet hat man in der s. g. borealen Transgression des Eismeres über Nordrussland finden wollen. Von dieser kann aber, ebenso wie von der oben berührten westsibirischen Transgression, gesagt werden, dass sie die Wasserscheide nicht überschritten, und folglich keine Kommunikation mit dem kaspischen Becken zu Stande gebracht haben kann. Geographische, geologische und faunistische Erwägungen führen übereinstimmend zu diesem Resultat. Diese von den russischen Geologen meistens als spät- oder postglacial bezeichnete Transgression in Nordrussland wird nunmehr, in Übereinstimmung mit den Untersuchungen von RAMSAY (4. 1898), für interglacial gehalten, und sie kann möglicherweise als eine isostatische Reaktion nach der durch die Abschmelzung der Eiskecke der grossen Nordeuropäischen Eiszeit stattfindenden Entlastung betrachtet werden. Die Sedimente dieser Transgression sollen eine Meereshöhe von 120—150 m erreichen. Im Westen sind nach RAMSAY diese Sedimente von den Ablagerungen der »zweiten Vereisung« bedeckt. Die Mollusken dieser borealen Formation scheinen auf etwas mildere Temperatur als die der jetzigen Küste Nordrusslands zu deuten. So fehlt ihnen die jetzt an

<sup>1</sup> Das angebliche Auftreten von *Idotea entomon* im Pontus (vgl. CREDNER 9, S. 58, Note) kann, wenn es sich bestätigt hat, eher auf eine Einwanderung aus dem Aralokaspischen Meer als aus dem Mittelmeer zurückzuführen sein.

der Dwinamündung und im Weissen Meere lebende *Yoldia arctica*, während die heutzutage dort nicht lebenden, mehr temperierten *Cardium edule* und *Astarte sulcata* in den borealen Sedimenten vorkommen. Da die russischen Arbeiten nur unvollständig von mir benutzt werden konnten, darf ich nicht beurteilen, ob diese Ablagerungen betreffs ihrer Fossilien so detailliert untersucht worden sind, dass man die Klimaverhältnisse und ihre eventuellen Veränderungen während der borealen Transgression mit Sicherheit bestimmen kann. Wenn die aus Petrodawodsk bekannten, nach oben *Yoldia*-führenden moränbedeckten Sedimente mit dieser Transgression zusammenzustellen sind, dürfte eine Klimaverschlechterung am Ende der Transgressionsepoche eingetreten haben. Wie unten näher erörtert wird, können aber die genannten Lager vielleicht mit grösserer Wahrscheinlichkeit einer klimatischen Oscillation während der spätglacialen Zeit gehören.

Eine andere, für die Quartärgeologie Russlands und speziell für die hier aufgenommenen Probleme wichtige Frage ist, wie genau die obere Grenze dieser borealen marinen Transgression verfolgt und festgestellt worden ist. Die Werte 120—150 M, welche von TSCHERNYSCHEW angegeben werden, würden zu einem Überschreiten der mittlrussischen Wasserscheide leiten und somit eine Transport mariner Formen ins aralokaspische Becken ermöglichen. Dies würde z. B. durch das Suchomatal und das zum Wolgasystem führende Tal des Würtembergkanals geschehen sein können. Auf der geologischen Karte über Russland (Comité géologique, 1892) reichen die borealen Sedimente bis im oberen Suchoma hinauf; in der später ausgekommenen internationalen geologischen Karte haben sie aber eine beschränktere Verbreitung und gehen nur in den unteren Teil desselben Flusstals hinein, während in der oberen Partie lakustrine Ablagerungen markiert sind. Es scheint mir aus unten angeführten Gründen vermutet werden können, dass für die boreale Transgression ein zu hoher Betrag angenommen worden sei, weil Eisseesedimente mit den marinen Sedimenten dieser Transgression zusammengeführt worden sind. Ohne Rücksicht auf diese Möglichkeit dürfte doch, aus anderen Gründen, eine über die Wasserscheide reichende Transgression des borealen Meeres ausgeschlossen sein und folglich eine auf diese Weise stattgefundene Überführung faunistischer Elemente in der aralokaspische Gebiet aus der Rechnung zu lassen sein. Vorausgesetzt nämlich, dass die boreale Transgression die niedrigsten Pässe der Wasserscheide erreicht hätte, dann müssten mächtige Flüsse aus dem borealen Meere in das aralokaspische Tiefland hineingeströmt haben, und da diese Flüsse, im Gegensatz zu den gewöhnlichen »terrestren« Flüsse, über unbegrenzte Wassermassen verfügten, würden sie sich schnell in die Wasserscheide hineinerodiert haben und das aralokaspische Becken binnen kurzer Zeit gefüllt haben, damit auch dieses zu einem Meer mit etwa den normalen Salzgehalt der Weltmeere und mit einer reichen marinen Fauna umwandelt haben. Keine Ablagerungen kommen aber im aralokaspischen Gebiet vor, welche auf derartige ehemaligen Zustände deuten. Im Gegenteil zeugen

die einzigen quartären Sedimente dieses Gebietes von einem Süßwasserbecken, welches übrigens nicht interglacial, gleichzeitig mit der borealen Transgression, war, sondern, nach Allem was über dieselben bekannt worden ist, eiszeitlich sein müssen.

Nach dem oben Gesagten dürfen demnach sämtliche auf unmittelbar marine Verbindungen in verschiedenen Richtungen und zu verschiedenen Zeiten gegründete Hypothesen über die Herkunft der arktischen Tierarten im aralokaspischen Gebiet als unbefriedigend ausgemustert werden können. Andere Hypothesen, die eigentlich keine Lösungen des Problems geben, sondern eher als *Ignorabimus*-Erklärungen bezeichnet werden können, wollen geltend machen, dass die als Relikte bezeichneten Arten durch zufällige Transportmittel, wie Wirbelwinde, Vögelzug u. A., übergeführt worden sind. Da derartige Transportmittel jedoch nicht von den Robben in Anspruch genommen werden können, hat man hervorgeworfen, dass diese sich selbst über die Wasserscheide von dem einen Gebiet zu dem anderen hinüberpraktisiert haben möchten. Dabei hat man sich auf die vielen Beispiele von Wanderungen der Seehunde weit hinauf in die Flüsse gestützt und auch auf verschiedene Berichte, dass sie kürzere Strecken über Land zurückgelegt haben. Gesetzt aber auch, dass die Seehunde bis in die Quellengebiete der nordrussischen Flüsse hinaufgekommen sein können, dürfte doch die im Verhältniss zur Bewegungsfähigkeit der Seehunde breite Wasserscheide ein unübersteigliches Hindernis dargeboten haben, dies um so viel mehr, da die Tiere wohl keine Leitung gehabt haben, um eben die kürzesten Überfahrtstellen aufzusuchen können.

Die Unwahrscheinlichkeit aller dieser Übersiedelungen durch Vögel, Wirbelstürme und dergleichen wird übrigens, wie schon SVEN EKMAN bemerkt hat, daraus ersichtlich, dass unter den zahlreichen skandinavischen und finnländischen Seen, welche Eismeeresrelikte enthalten, kein einziger vorkommt, welcher nicht unterhalb der höchsten Grenze des spätglazialen Eismeeres liegt. Die oberhalb dieser Grenze gelegenen Seen, z. B. im Inneren von Norrland und Småland, unter welchen viele wesentlich günstigere Bedingungen für das Gedeihen der betreffenden Tiere darboten, haben in keinen untersuchten Falle solche gegeben. Die Litteratur hat freilich von einem solche See, nämlich dem Nömmensee in Småland, berichtet, in welchem *Linnocalanus macrurus* vorkommen sollte (vgl. EKMAN 5). Später von EKMAN vorgenommene Nachforschungen haben aber ergeben, dass die Art ganz sicher nicht dort zu finden ist, und dass die ältere Angabe durch irgendwelche Verwechslung entstanden haben muss.

In einigen ausserhalb Fennoskandia gelegenen Seen, welche oberhalb der höchsten Eismeergränze liegen, kommen einige mit den Eismeerrelikten identische Formen vor, speziell *Mysis relicta*. Ich werde weiter unten zeigen, wie ihr Auftreten zu erklären ist, ohne dass man zu den oben erwähnten zufälligen Transportmitteln oder zu weiten Wanderungen stromaufwärts greifen darf.

## Eisseen als Vermittler der Überführung von marinen arktischen Arten ins aralokaspische Gebiet.

Ich gehe nun dazu über, einen neuen Versuch zur Lösung des hier behandelten tiergeographischen Problems vorzulegen. Meine Hypothese steht, sofern ich finden kann, in gutem Einklang, sowohl mit unseren jetzigen Kenntnissen von der quartärgeologischen Entwicklungsgeschichte des betreffenden Gebietes, wie auch mit den morphologischen Charakteren und den biologischen Eigentümlichkeiten der in Betracht kommenden Fauna.

Ich nehme für die Überführung dieser Fauna aus dem Eismeer zum aralokaspischem Gebiet die eisgestauten Seen an, welche sich in den nordrussischen Flusstälern vor dem Rand des nordischen Landeises gebildet haben müssen und bei seinem Vorrücken talaufwärts verschoben wurden, bis sie ihre Abflüsse über die Wasserscheide nahmen. Die Aufstauung der ins Eismeer mündenden nordrussischen Flüsse und der aus Russland gegen Ladoga und Onega gehenden Gewässer ist, soweit ich aus der mir zugänglichen Litteratur habe finden können, nicht Gegenstand näherer Untersuchungen gewesen. Eine Aufstauung des Pinegafusses und seine Ablenkung gegen die Mündung des Mesen ist doch von RAMSAY (4) aufgewiesen worden. Trotz des Mangels auf diesen Gegenstand sich beziehenden Forschungen sind aber derartige Störungen der Hydrographie unter Bildung von Eisseen aus der Ausbreitung und Bewegungsrichtung des nordischen Landeises und aus der Richtung der Flussläufe mit voller Sicherheit anzunehmen. Die Verhältnisse müssen sich prinzipiell ganz analog mit denjenigen in den Ostseeprovinzen gestaltet haben, über deren eiszeitliche Hydrographie HAUSEN (6. 1914) neuerdings wertvolle Untersuchungen publiziert hat, auch z. T. Ähnlichkeiten mit den bekannten Aufstauungen und den durch diese ausgebildeten Urstromtälern an den Eisrandlagen Norddeutschlands darbieten.

Aus dem hier zunächst in Frage kommenden Gebiete sind, ausser der oben erwähnten, von RAMSAY beschriebenen Aufstauung im Pinegatal, Bildungen beschrieben worden, welche sich auf Eisseen beziehen müssen, obgleich Sie als solche nicht gedeutet worden sind. Wegen des Interesses, die sie aus mehreren Gesichtspunkten beanspruchen, und da sie in einer Arbeit versteckt sind, welche vielleicht der Aufmerksamkeit der Quartärgeologen entgangen ist, dürfte es angemessen sein, in diesem Zusammenhang ein wenig darauf einzugehen. In seiner grossen petrographischen Arbeit l'Oural du Nord (Part III, S. 149 u. f., Génève 1909) beschreibt und abbildet L. DUPARC aus dem Quellengebiet des Wischeraflusses (nördlich von Perm, mitten in der Uralkette) grossartige Terrassensysteme und horizontal verlaufende, ins feste Gestein eingeschnittenen Linien, welche für jedermann, der in Gebieten früherer Eisseen gearbeitet hat, ganz ungezwungen den Gedanken auf Eisseeterrassen und Uferlinien führen. Auch werden tiefe Erosionsschluchten erwähnt, in welchen man

die Abflussrinnen der Eisseen vermuten kann. Die Lage des Gebietes, im Winkel zwischen der Südgrenze des uralischen Landeises und dem Ostrand des gegen Wischera reichenden grossen Landeises, spricht entschieden für die Richtigkeit dieser Deutung. Der Umstand, dass auf der russischen Karte (Comité géologique, 1892) die — dort offenbar recht schematisch eingezeichnete — äusserste Grenze des Landeises nicht weit genug ins Wischeratal hinauf reicht, um so bedeutende Aufstauung zu Stande zu bringen können, dürfte nicht als ein entscheidendes Hinderniss für die hier hervorgeworfene Deutung angesehen werden, da die exakte Grenzlage des Landeises hier nicht festgestellt worden sein dürfte. Es ist deshalb recht möglich, besonders mit Rücksicht auf dieser im ganzen Ural allein darstehenden Terrassenlandschaft, dass das Eis, wie ich auf der hier mitgegebenen Karte (Tafel XIV) angedeutet habe, das Kamatal überschritten hat und nicht seine Grenze, wie auf der russischen Karte angegeben, am Westrande desselben Tals hatte. Mein eigener Eindruck von einer frei-

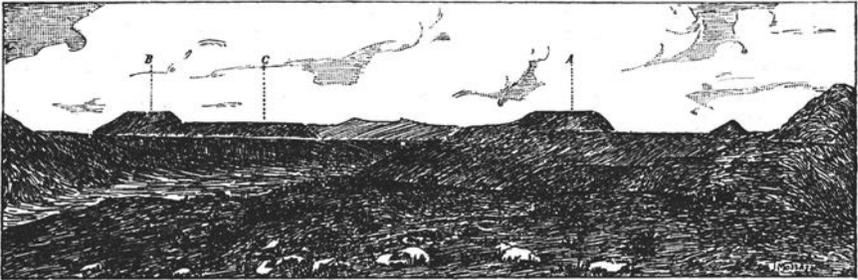


Fig. 1. Terrassen im Wischeragebiet, Ural, nach L. DUPARC.

lich sehr kurzen Tour in der Umgegend von Perm (1897) war übrigens, dass die äusserste Grenzlage des Eises sich kaum hinreichend deutlich kund gibt, um ohne sehr detaillierte Aufnahmen genau angegeben werden können. Ich habe diese Terrassen und Liniensysteme im Wischeratal erwähnt, mehr um die Aufmerksamkeit der Quartärgeologen darauf zu richten, als um dieselben zur Benutzung für die Lösung des hier behandelten tiergeographischen Problems zu benutzen. Es ist freilich möglich, dass ein Hinübertransport der Eismeertiere durch diesen vermuteten Eisseekomplex vermittelt worden sein kann. Die fragliche Fauna hat aber so viele andere, so zu sagen, bequemere Routen nehmen können, dass meine Theorie für die Rolle der Eisseen bei diesen Übersiedelungen in keiner Weise davon abhängt, ob meine Vermutung betreffs des Wischeragebietes richtig ist.

Ebenso naturnotwendig wie die Bildung von Eisseen vor dem Eisrande in dem gegen diesen gerichteten Flusstälern ist die Entstehung von Abflüssen aus diesen Seen über die Wasserscheide hin. Obgleich derartige, die Wasserscheide überquerende Durchbrüche, meines Wissens,

nirgends als solche erkannt und beschrieben worden sind, scheint es mir jedoch berechtigt, ihr Dasein anzunehmen, um so viel mehr, da sie in den näher untersuchten, im Verhältniss zum Landeis analog gelegenen Ostseeprovinzen, eine reiche Entfaltung bekommen haben.

Die vielen Kanäle, welche die grossen nord- und südrussischen Flusssysteme mit einander verbinden, dürften sich in der Tat von solchen alten Eisflussbetten benutzt haben, ganz ebensowie die grossen Urstromtäler Norddeutlands für Kanalisation ausgenutzt worden sind. Solche Durchbruchtäler der mittlrussischen Wasserscheide, die für Kanalanlagen in Anspruch genommen worden sind, dürfen wahrscheinlich vorhanden sein: zwischen Wolga und Ladoga (Titzhvinskykanal, etwa 160 M. Maximihöhe), zwischen Wolga und Onega (Mariakanal, 145 M. Maximihöhe), zwischen Dwina und Onega (Alexander von Württembergkanal, etwa 120 M. Maximihöhe) und zwischen Dwina und Kama (Katherinakanal, nördl. von Perm, etwa 190 M. Maximihöhe). Mehrere Kanalverbindungen zwischen dem Pontus und der Ostsee dürfen ebenfalls in Eisflusstälern über die Wasserscheide angelegt worden sein. Die Verbindungen zwischen diesen letztgenannten Meeren haben für die hier behandelte tiergeographische Frage kein unmittelbares Interesse und können deshalb vorübergegangen werden.

Um die bersichtskarte (Tafel XIV) nicht zu überlasten, habe ich nur einige wichtigere Eisrandlagen und an diesen geknüpft Eisseen mit ihren Abflüssen eingezeichnet. Die Eisseen sind freilich betreffs ihrer Details ganz hypotetisch, insofern keine direkte auf diese Eisseebildungen gerichteten Beobachtungen in der Natur zu Grunde für die Karte liegen; diese dürfte dessen ungeachtet prinzipiell recht einwandfrei sein und den Zweck erfüllen, meine tiergeographische Hypotese und ihren Zusammenhang mit der geologischen Entwicklung des Gebietes zu illustrieren.

Die erste Randlage, welche die Grenze der Maximalverbreitung des Landeises summarisch angibt, fällt in ihrer ganzen Ausdehnung auf der Südseite der mittlrussischen Wasserscheide und kann folglich keine eisgestauten Seen gebildet haben. Nur in dem Wischeragebiet können von diesem Eisrand und dem uralischen Landeis aufgedämmte Eisseen, wie oben auseinandergesetzt worden ist, vorhanden gewesen sein. Es ist aber deutlich, dass das nordische Landeis während seines Vorrückens zu dieser Randlage Eisseen vor sich geschoben habe, bis er die Wasserscheide erreichte, und dass folglich Faunenelemente schon damals auf dieser Weise ins aralokaspische Gebiet hinübergeführt worden sein können.

Hinter dieser Randlage habe ich auf der Karte einige Rückzugsetappen eingezeichnet und die zu ihnen geknüpften Eisseen angegeben, obgleich diese natürlich nicht von irgend welcher Bedeutung als Vermittler der Überführung mariner Tiere ins kaspische Gebiet gedient haben können. Mit dem Hervorheben dieser Eisseen habe ich nur die Aufmerksamkeit darauf richten wollen, dass einige in den oberen Petschora- und Dwinagebieten auf der russischen geologischen Karte (1892) als boreale

marine Sedimente bezeichneten Ablagerungen Eisseen zugeschrieben werden können und dass die östlich von der Stadt Wiatka markierten »Dépôts anciens lacustres» auch wahrscheinlich Eisseesedimente sind. Im Gegensatz zu dem auf der genannten Karte in derselben Weise bezeichneten Gebiete am unteren Teil des Wiatkaflusses sind sie in nordwärts gerichteten Talläufen gelegen. Ich habe auf meiner Karte das Sedimentgebiet am unteren Wiatka als ein extramarginales Überschwemmungsgebiet oder eine »Überrieselungsebene» des ersten Randeisrages betrachtet. Das auf derselben Weise markierte Bielaigebiet (östlich von Kama) kann möglicherweise den aralokaspischen Sedimenten zugerechnet werden. Auf der russischen Karte fehlt für dieses Gebiet die Buchstabenzeichen, durch welche an anderen Stellen diese Sedimente und die lakustrinen Ablagerungen unterschieden werden. SJÖGREN führt in seiner oben citierten Darstellung (1) diese Ablagerungen im Bielaialtal zu dem aralokaspischen Transgressionsgebiet. Ohne damit mich gegen diese Auffassung opponieren zu wollen, habe ich das Gebiet wegen seiner Höhenlage eben an der aralokaspischen Transgressionsgrenze als Überrieselungsebene des Bielaiaflusses bezeichnet.

Die zweite Eisrandlage auf der Karte wird nunmehr gewöhnlich als die Grenzlage einer selbständigen (»zweiten») Vereisung bezeichnet, wobei jedoch die Konnektierung zwischen den verschiedenen Strecken, die noch nicht in ihrer ganzen Ausdehnung verfolgt worden sind, als etwas unsicher betrachtet werden muss. Diese Randlage fällt betreffs ihres russischen Anteils etwa mit der äusseren Grenze des Kleinseengürtels zusammen. Wie die Karte zeigt, reichte dieser Eisrand streckenweise über die grosse Wasserscheide hinüber, aber der Oberlauf einiger der nach Norden gerichteten Flüsse (Pinega, Dwina, Weichsel) wurde nicht überschritten. Dort bildeten sich folglich Eisseen. Unter diesen können diejenigen im Pinegatal und im Suchomatal in Frage kommen als Verfrachter einer arktischen marinen Fauna über die Wasserscheide in das Wolgagebiet hinein. Die Eisseen des Weichseltales hatten dagegen ihre Abflüsse durch die norddeutschen Urstromtäler nach der Nordsee und auch zum Teil nach dem Pontus hin.

Die dritte Eisrandlage bezeichnet ein spätglaciales Rückzugstadium, welches für die hier behandelte Frage ein spezielles Interesse hat. Ehe ich auf die Bedeutung desselben eingehe, ist es zweckmässig, zuerst das nächste, als das vierte bezeichnete Stadium in Betracht zu ziehen.

Die vierte Eisrandlage wurde durch einen Vorstoss aus der vorigen erreicht. Sie kann mit der für das südliche Ostseegebiet wichtigen gotiglazialen Grenzlage DE GEERS (7. 1917) zusammengestellt werden, obgleich der Verlauf in den Einzelheiten recht unsicher ist. Diese Eisrandlage dürfte für das hier behandelte tiergeographische Problem die wichtigste sein. An derselben sind nämlich einige Eisseen gebunden, welche durch Aufstauung von Meeresbuchten entstanden sein dürften und

bei dem Vorrücken des Eises sich verschoben, bis sie ihre Abflüsse über die Wasserscheide gegen das Wolgagebiet bekommen. Diese Eisseen nahmen den Oberlauf des Onegaflusses und der aus Südosten dem Onegasee und dem Ladoga zuströmenden Flüsse auf. Die aus diesen Eisseen über die Wasserscheide abfließenden Wasser vereinigten sich im Wolgabassin in der Gegend von Rybinsk. Der in Ladoga ausfallende Wolchowfluss und ebenso Düna, Niemen und Weichsel wurden zu Eisseen aufgestaut, welche ihren Abfluss in südwestlicher Richtung bis in das norddeutsche Urstromtalsystem suchten.

Alle die gegen das aralokaspische Gebiet abfließenden Seen dieser Eisrandlage können bei dem Vorrücken aus der dritten Eisrandlage der Karte marine Tierarten eingeschlossen haben, da das spätglaciale Meer bei diesem Stadium über die Landbrücken transgredierte hatte, welche Ladoga und den Onegasee vom Weissen Meere trennen. Im Drainierungsgebiet des Onegaflusses lebt noch (im Kenosee) *Mysis relicta*, deren Auftreten dort, oberhalb der spätglacialen höchsten marinen Grenze, eine ungezwungene Erklärung durch Transport mit dem in diesen Flusstal vorgeschobenen, durch Absperrung des Mündungsbuchtes des Onegaflusses gebildeten Eissee bekommt. Mit demselben Eissee können marine Formen durch den Abfluss über die Passhöhe ins aralokaspische Gebiet übergeführt worden sein. Einen kürzeren Transportweg bot der über den Pass (145 m ü. M.) zwischen dem Onegasee und dem Bielo-Osero abfließende kleine Eissee dar, der sich beim Vorrücken des Eises durch Absperrung des südöstlichen Teils des Onegasees bildete. Dass dieser See damals dem Eismeer zugehörte ist schon oben bemerkt worden. Ein Zeugnis davon scheinen die moränbedeckten, marine Mollusken enthaltenden Sedimente in der Nähe von Petrosawodsk, am Westufer des Sees, abgeben. RAMSAY hat wie oben, S. 246, erwähnt, diese Sedimente für interglacial und äquivalent mit den Sedimenten der borealen Transgression an der Eismeerküste, ausserhalb der Grenze der »zweiten« Vereisung, gedeutet. Es ist jedoch bemerkenswert, dass sie, in Gegensatz zu denen der borealen Transgression, in ihren oberen Teilen *Yoldia* enthalten. Da gemäss den Untersuchungen dänischer und schwedischer Geologen die gotiglaciale Randlage, also die Randlage IV auf meiner Karte, einen Vorstoss markiert, welche auf einer früheren Rückzugsperiode folgte, die s. g. Allerödocillation (vgl. DE GEER 7 und NORDMANN 8), scheint es näher zu liegen, den Profil von Petrosawodsk mit dieser Oscillation zusammenzustellen, als ihn für interglacial und älter als die durch die Randlage II bezeichnete Vereisung anzusehen. Die auf mehr temperierte Verhältnisse deutenden unteren Teile der fossilienführenden Lagerserie von Petrosawodsk sprechen nicht gegen die hier vorgeschlagene Parallelisierung, da der gotiglaciale Vorstoss im Südbalticum auch von einer Epoche vorangegangen war, welche durch eine recht bedeutende Klimaverbesserung ausgezeichnet gewesen ist, welche sogar die Einwanderung von Birken und Tannen in das vom Eise befreite Gebiet gestattete.

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass das Landeis während der Alleröd-oscillation sich hinter der auf meiner Karte markierten Eisrandlage III zurückgezogen habe. Für meinen Zweck ist es aber nicht nötig, den Rückzug hinter der Lage III zu verfolgen. Die Hauptsache für die hier vorliegende Frage ist, dass die Vereisung, ehe sie die Randlage IV erreichte, über etwa diese Lage, oder von jener Linie aus sich vorschob und dabei den im Onegabecken befindlichen Eismeerbucht in einen Eissee verwandelte, der schliesslich seinen Abfluss nach dem Wolgagebiet nahm.

Die fünfte Eisrandlage ist die finiglaciale Grenzlage DE GEERS, wo das Eis vor 10,000 Jahren einen Aufenthalt machte. Sie ist nur wegen ihres kronologischen Interesses auf die Karte eingezeichnet worden.

Die oben gegebene Darstellung der Einflüsse, welche die Vereisung an den verschiedenen Stadien auf die Hydrographie Russlands ausgeübt haben muss, dürfte erwiesen haben, dass zu verschiedenen Epochen der Quartärzeit die physisch-geographischen Bedingungen für eine Transport mariner Tierarten aus dem Eismeer zu dem aralokaspischen Gebiet vorhanden gewesen sind, und dass dies ganz besonders für das durch die Randlage IV des Landeises bezeichnete Stadium gelten dürfte.

Obgleich es nicht ausgeschlossen ist, dass Überführung mariner Formen auf dieser Weise mehrmals und auf verschiedenen Routen stattgefunden habe, scheint jedoch die grösste Wahrscheinlichkeit dafür vorzuliegen, dass die jetzt im aralokaspischen Gebiet lebenden arktischen Arten zur Zeit der Randlage IV dorthin eingekommen sind. Die damaligen Eisseen im Tal des Onegaflusses und südlich des Onegasees haben nämlich bessere Transportgelegenheiten als andere, ältere Eisseen dargeboten, da sie gleichmässig kurze Strecken sich zu verschieben hatten, nachdem sie durch Absperrung der Meeresbuchten sich bildeten und bis sie die Wasserscheide erreichten. Und die dann hinübergeführten Arten haben nicht so viele und tiefgreifende Veränderungen innerhalb des Übersiedlungsgebietes durchzumachen gehabt, wie die eventuell während älterer Epochen hinüberführten Arten. Die grosse morphologische Übereinstimmung zwischen den Relikten des Ostseegebietes und den aralokaspischen Formen, ebenso wie der Umstand, dass es dieselben Arten sind, welche in den beiden Gebieten auftreten, sprechen auch dafür, dass sie aus demselben Eismeer zu nicht allzu weit getrennten Zeiten in ihre neuen Gebiete eingekommen sind. Wenn die aralokaspischen Formen zur Zeit der Eisrandlage IV in ihr Gebiet hinübergeführt wurden, so ist es kein grosser Zeitspann, welcher ihre Überführung von der Einwanderung der Eismeerformen ins Ostseegebiet trennt. Einige können etwas früher (Eisrandlage III) dorthin eingekommen sein, andere etwas später, während des gotiglacialen Rückzuges, wenn das Eismeer wieder in Verbindung mit dem Ostseegebiet kam.

### Biologische Bemerkungen.

Zugegeben, dass gegen Überführung der marinen arktischen Arten durch Eisseen aus geologischen oder physikalischen Gesichtspunkten keine triftige Einwendung gemacht werden kann, muss die Theorie noch die biologischen Bedingungen satisfizieren, um als eine befriedigende Lösung des Problems angesehen werden können. Ich will deshalb die Frage aufnehmen, ob die betreffenden Organismen die bedeutenden und z. T. auch plötzlichen Veränderungen in ihren Lebensbedingungen überlebt haben können. Es ist eine bekannte Sache, dass die Mehrzahl der Meeresorganismen sehr empfindlich für starke und schnelle Veränderungen im Salzgehalt und in der Temperatur des Wassers sind, und dass sie meistens solche Veränderungen nicht überleben können. Betreffs einiger der hier in Betracht kommenden Relikten weiss man jedoch, dass sie mehr widerstandskräftig sind, z. B. *Idotea entomon* und andere Crustaceen, welche ebensogut in dem Süsswasser der Flussmündungen wie im Meerwasser gedeihen und schroffe Veränderungen dulden. Ihr reliktes Auftreten in vielen nordischen Seen und in der Ostsee selbst, welche tiefgreifenden Temperaturveränderungen und Änderungen von salzigem zu süßem Wasser und umgekehrt in postglacialer Zeit ausgesetzt gewesen sind, ist schon ein Beweis für ihre Anpassungsfähigkeit. Für nähere hierauf bezüglichen Erfahrungen und Experimente wird auf die Zusammenstellung hingewiesen, welche CREDNER (9, S. 70 u. f.) ebensowie auch STUXBERG (10) gegeben hat. Es mag nur noch darauf aufmerksam gemacht werden, dass bei der hier angenommenen Überführung vermittelt Eisseen die Veränderungen der Lebensbedingungen nicht so schroff gewesen sein dürfen, wie man vielleicht geneigt ist, sich vorzustellen. Schon ehe der sich zu einem Eissee aufstauende Meeresbucht durch das Landeis vollständig abgesperrt wurde, muss er allmählich durch die dorthin ausmündenden Flüsse und durch das Schmelzwasser des Eises so ausgesüsst worden sein, dass seine Verwandlung zu einem Eissee wenig merkbar gewesen sein dürfte. Die eingeschlossenen Meeresorganismen haben somit gute Zeit gehabt, sich für das Fortleben in dem Eissee anzupassen, wenn sie überhaupt zu den Arten gehörten, welche in Süsswasser leben können.<sup>1</sup> Auch bezüglich der Temperaturveränderungen, welche wie es scheint oft mehr verhängnisvoll für die Organismen sind als die Änderungen des Salzgehalts, waren die Verhältnisse nicht so ungünstig. Man könnte vermuten, dass die Eisseegewässer, nachdem sie über die Wasserscheide das Wolgabassin erreichten, dort einer so starken Temperaturerhöhung ausgesetzt wurden, dass die

<sup>1</sup> Die Jetztzeit bietet im Kangerdlukasikfjord, Westgrönland, ein Beispiel dar, wie Seehunde durch Vorrücken eines Gletschers in einem zu Eissee aufgedämmten Bucht des Fjords mehrere Jahre lebten, bis die Gletscherzunge sich wieder zurückzog und die Verbindung mit dem Meere wiedergestellt wurde (Litteratur hierüber bei CREDNER, 9, S. 67).

hinübergeführten arktischen Organismen für dieselbe unterlagen. Dagegen ist aber zu bemerken, dass man nicht die damaligen Verhältnisse im Wolgatal mit den jetzigen vergleichen darf. Jetzt erwärmt sich das Wolgawasser und erreicht seinen Niederwasserstand schon im Beginn des Sommers; damals wurde der Wolgafluss durch das kalte Eisseewasser während des ganzen Sommers reichlich gespeist und behielt wahrscheinlich bis gegen den Eintritt der kalten Jahreszeit einen hohen Wasserstand, weshalb die hinübergeführten arktischen Formen dort unter Verhältnissen leben könnten, welche nicht sehr verschieden von denjenigen in den Eisseen gewesen sein dürften. Und auch von dem Wolgaflusse zu dem aralokaspischen Süswassermeer kann der Übergang kein schroffer gewesen sein. Auch wenn zu der Zeit, die nach meiner oben gegebenen Darstellung die für eine Überführung der Fauna die besten Bedingungen darbot (die Randlage IV), das Kaspische Meer nicht so weit transgredierte war, dass es zu einem Süswassermeer mit Abfluss durch das Manytschtal umwandelt war, muss es in dem damaligen Mündungsgebiet des wasserreichen Wolgas so ausgesüsst gewesen sein, dass die mit dem Wolgafluss dorthin mitgeführten Organismen keiner plötzlichen Veränderung in ihren Lebensbedingungen ausgesetzt wurden.

Betreffs der nachher stattgefundenen klimatologischen und hydrographischen Veränderungen im aralokaspischen Gebiete, so dürften sie so allmählich geschehen sind, dass die eingewanderte Fauna, oder wenigstens die bis jetzt dort fortlebenden Representanten derselben, Zeit genug gehabt, um sich anzupassen. Es ist übrigens deutlich, dass die damit verbundenen Schwierigkeiten, wenn sie vorhanden gewesen sind, alle Theorien treffen, welche diese arktischen marinen Organismen als glaciale Relikte betrachten. Je weiter zurück man die Einwanderung der Fauna verlegt, z. B. zu interglacialen oder gar zu präglacialen Epochen, desto grösser werden diese Schwierigkeiten, denn desto zahlreichere und tiefgreifendere Veränderungen haben das Gebiet getroffen.

Es ist bemerkenswert, dass unter den aralokaspischen arktischen Relikten nur zwei, nämlich *Phoca caspica* und *Idotea entomon* im Aralsee vorkommen.<sup>1</sup> Dies kann vielleicht dahin gedeutet werden, dass in diesem entlegenen Teil des Gebietes, wo wahrscheinlich die grössten Veränderungen stattgefunden haben, die übrigen Formen ausgestorben sind. Auch ist es möglich, dass diese nicht bis in das Aralgebiet hervordringen könnten. Da sowohl *Phoca* wie *Idotea* — diese sich an den Stören (*Acipenser*) anhaftend —, weit hinauf in die Flüsse gehen, ist es möglich, dass sie aus dem Kaspischen Meer in den einst dort einfallenden Amudarjafluss hinaufgegangen sind und weiter durch den in den Aralsee einmündenden

<sup>1</sup> Während JÄGERSKIÖLD in seinem Verzeichniss der Eismeerrelikte (3) nur *Idotea* aus dem Aralsee anführt, hat CREDNER in seinem Verzeichniss (9) nur *Phoca* aufgenommen. KOBELT in seiner Arbeit »Verbreitung der Tierwelt« erwähnt ebenfalls *Phoca* als in Aralsee lebend. Möglicherweise ist der Seehund in der Jetztzeit dort ausgerottet worden. Dass er früher dort vorkam, ist wohl ausser Zweifel gesetzt (vgl. CREDNER, 9).

Flussarm dorthin übergesiedelt sind. Diese letzte Möglichkeit dürfte besonders in dem Falle als wahrscheinlich betrachtet werden, dass die arktischen Formen in das kaspische Gebiet übergeführt wurden zu einer Epoche, da die aralokaspische Transgression nicht mehr den Aralsee umfasste.

### **Andere arktische Eismeerreliktvorkommen, die durch Überführung mittels Eisseen zu erklären sein dürften.**

Ausser dem hier behandelten aralokaspischen Gebiete sind mehrere Seen bekannt, in welchen die eine oder andere der im vorgenannten Gebiet lebenden arktischen Arten, vor allem *Mysis relicta*, gefunden werden, und für deren Auftreten eine unmittelbare einstige Verbindung mit dem Eismeer nicht angenommen werden kann, da diese Seen oberhalb der höchsten Eismeergränze liegen.<sup>1</sup> Ausser dem schon oben besprochenen Kenosee im Drainierungsgebiet des Onegaflusses (Lokalität 55 auf der Karte Fig. 2) sind es einige Seen in Norddeutschland und der Furesee auf Seeland in Dänemark, alle auf der Fig. 2 unten ausgezeichnet, welche zu dieser Kategorie gehören. Man hat angenommen, dass *Mysis* in diese Seen aus dem Meere in den Flüssen aufgewandert sei, oder dass die Art vielleicht »zufällig« hinübergeführt worden sei. In Betracht der Lage dieser Lokalitäten in der unmittelbaren Nähe der gotiglacialen Eisrandlage (auf der Karte, Tafel XIV als die Randlage IV bezeichnet) scheint mir eine plausible Erklärung in der Aufstauung zu liegen, welche der gotiglacialen Vorstoss verursachte. Dabei müssen nämlich die Meeresbuchten der südlichen Ostsee zu Eisseen umwandelt worden sein. Es wäre demnach eine Überführung in kleinem Maassstab von derselben Art wie diejenige, welche ich für das aralokaspische Gebiet in Anspruch genommen habe, und welche ich ebenfalls schon betreffs des Kenosees angedeutet habe. Für die norddeutschen Seen liegt freilich eine Möglichkeit vor, dass ihre Relikte aus Ladoga mittels des Eissees im Wolchowtale und seiner Abflüsse (vgl. die Karte, Taf. XIV) hinübergefrachtet worden seien; die erste Alternative scheint jedoch viel näher zu liegen, besonders betreffs der westlichen Lokalitäten.

Die grossen nordamerikanischen Seen, Lake Superior, Michigan und Ontario beherbergen auch einige Eismeerrelikte (*Mysis relicta*, *Pontoporeia*-Arten u. A.). Der Ontariosee stand in spätglacialer Zeit in unmittelbarer Verbindung mit dem Eismeer, zu welchem es ein Bucht war. Das Vorkommen von Relikten dort ist deshalb ebenso leicht verständlich wie z. B. ihr Auftreten im Ostseebecken. Auffallender ist das Auftreten

<sup>1</sup> Für diese Seen und ihre marinen Tierarten wird auf die Litteraturangaben in den Arbeiten von CREDNER (9) und SAMTER (11) hingewiesen.

derselben in den höher liegenden grossen Seen, welche oberhalb der spätglacialen Meeressgrenze gelegen sind. Diese Seen sind aber bekanntlich zu grossen Eisseen aufgestaut gewesen (Lakes Algonkin, Nippising u. A.). Ein Vorstoss des laurentischen Landeises, oder dessen »Ottawa«- und »Ontario-lobes«, kann Partien des gleichzeitigen »Champlain Sea« mit der

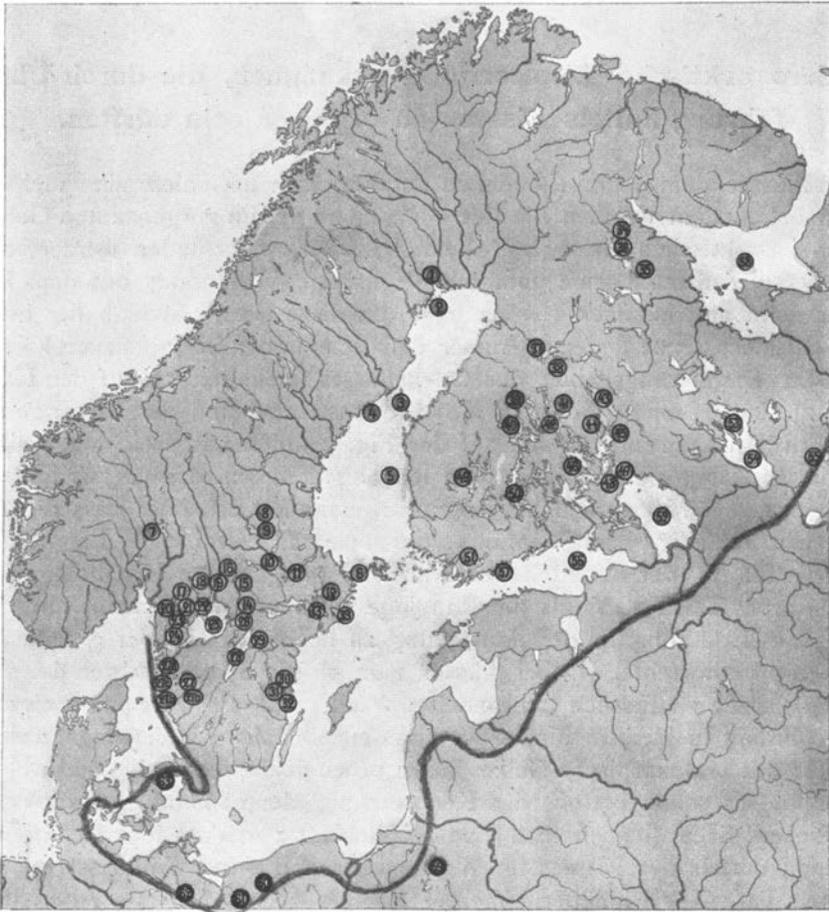


Fig. 2. Auftreten der *Mysis relicta* (nach JÄGERSKIÖLD 3). Alle Lokalitäten in Finnland und Skandinavien liegen unterhalb der höchsten spätglacialen Meeressgrenze. Die Lokalitäten in Dänemark und Norddeutschland, ebenso wie die Lokalität östlich von Onega, liegen oberhalb derselben Grenze und in der Nähe der gotiglacialen Eisrandlage, welche auf der Karte eingezeichnet worden ist.

dort lebenden Eismeerfauna abgesperrt haben und mittels den dabei gebildeten Eisseen in das Lake-Superiorgebiet übergeführt haben. Dies würde prinzipiell ganz den beschriebenen Überführungen in Europa durch Eisseen entsprechen, und es würde auch in etwa demselben Abschnitte der quartärgeologischen Entwicklung wie in Europa stattgefunden haben.

In noch einem Gebiet, nämlich auf Irland, tritt *Mysis relicta* in einigen Seen auf, in welche sie nicht durch unmittelbare eiszeitliche Meeresverbindung eingekommen sein dürfte. Es scheint einer Untersuchung wert zu sein, ob nicht auch diese Seen einst durch Absperrung von Meeresbuchten mittels Landeis zu Eisseen aufgestaut gewesen sind, welche die Relikte übergeführt haben.

Unter diesem Seen hat Loch Neagh seinen Abfluss nach Norden; er kann durch das aus Schottland nach Westen hervordringende Landeis aufgestaut worden sein. Loch Erne und Loch Corib können vielleicht durch lokale, aus irländischen Glaciationscentren kommenden Gletscher, welche Buchten von Donegal Bay und Galway Bay absperreten, aufgestaut worden sein. Da die quartären marinen Transgressionen in Irland noch nicht genau zu ihrem Betrag bekannt zu sein scheinen, liegt auch die Möglichkeit vor, die Relikte in diesen Seen oder in einigen derselben einer solchen zuzuschreibenen.

### Litteratur.<sup>1</sup>

1. HJ. SJÖGREN. Ueber das diluviale, aralokaspische Meer und die nord-europäische Vereisung. Jahrb. d. K. K. Reichsanstalt, Bd. XL, Wien 1891.
2. SVEN EKMAN. Systematische und tiergeographische Bemerkungen über einige glazialmarine Relicte des Kaspischen Meeres. Zool. Anzeiger, Bd. XLVII, Nr. 9, 1916.
3. L. A. JÄGERSKIÖLD. Om marina, glaciala relikter i nordiska insjöar. Ymer, 1912. Stockholm 1912.
4. W. RAMSAY. Über die geologische Entwicklung der Halbinsel Kola in der Quartärzeit. Fennia 16. Helsingfors 1898.
5. SVEN EKMAN. Über der Crustaceenplankton des Ekoln (Mälaren) und über verschiedene Kategorien von marinen Relikten in schwedischen Seen, in Zoologiska Studier tillägnade Professor T. Tullberg. Upsala 1907.
6. H. HAUSEN. Über die Entwicklung der Oberflächenformen in den russischen Ostseeländern und angrenzenden Gouvernements in der Quartärzeit. Fennia 34. Helsingfors 1914.
7. G. DE GEER. Om tidpunkten för Alleröscillationen. Geol. Fören. Förhandl. Bd. 28. Heft 4. Stockholm 1916 (vgl. auch Geol. Fören. Förhandl. Bd. 39, Heft 4, S. 242 u. f.).
8. V. NORDMANN. Postglacial climatic Changes in Denmark, in »Die Veränderungen des Klimas» etc. 11 Internat. Geol. Kongr. Stock-

<sup>1</sup> Aus der umfassenden Litteratur, welche die hier behandelten Fragen berührt, habe ich nur die Arbeiten hier aufgeführt, die besonders von mir benutzt worden sind. Schon im Text angeführte Arbeiten wurden in diesem Verzeichniss nicht wieder aufgenommen.

- holm 1910 (vgl. auch Geol. Fören. Förhandl. Bd. 38, Heft 4, S. 232 u. f.).
9. R. CREDNER. Die Reliktenseen, eine physisch-geographische Monographie. Petermanns Mitteilungen, Ergänzungsband XIX, 1887—1888. Gotha 1888.
  10. A. STUXBERG. Evertbratfaunan i Sibiriens ishaf. Bih. K. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 5, No. 22. Stockholm 1880.
  11. M. SAMTER. Die geographische Verbreitung von *Mysis relicta* etc. in Deutschland als Erklärungsversuch ihrer Herkunft. Anh. d. Abhandl. d. K. Preuss. Akad. d. Wissensch. Berlin 1905.

*Gedruckt* <sup>30</sup>/<sub>6</sub> 1917.





Karte über die glaciale Hydrographie von Russland.