

I. b

Die biologische Geschichte der Nord- und Ostsee

von SVEN EKMAN, Uppsala

Mit 22 Abbildungen

32864

Einleitung

In vielen Fällen läßt sich die gegenwärtige Verbreitung der Tiere unter alleiniger Berücksichtigung der jetzigen Naturverhältnisse verstehen; in anderen aber ist bekanntlich das Auftreten oder das Fehlen einer Tierart nur als Folge früherer Verhältnisse begreiflich, der jetzige Zustand somit nur historisch zu verstehen. Beispiele dieser Erscheinung gibt es in der Nord- und Ostseefauna ziemlich viele. Die frühere Naturgeschichte dieser Meere ist deshalb für ein tieferes Verständnis der jetzigen Zusammensetzung der Fauna nicht zu vernachlässigen.

Weiter zurück als bis zum Ende der maximalen Vereisung der Eiszeit, somit bis zur Abschmelzungsperiode der zweitletzten, sog. Saale-Eiszeit brauchen wir weder, noch können wir gehen; denn teils sind die früheren faunistischen Umstände ohne direkten Einfluß auf die jetzigen Verhältnisse geblieben, teils sind sie uns fast ganz unbekannt. Auch die letzte Interglazialzeit können wir im allgemeinen unberücksichtigt lassen, um uns der Abschmelzungsperiode der letzten, sog. Weichsel-Eiszeit und besonders der danach folgenden Zeit zuzuwenden. Es ist das, mit anderen Worten, die spät- und postglaziale Zeit, die uns am meisten interessiert. Sie ist uns besser als die früheren Perioden bekannt, und ihre Wirkungen auf die heutige Fauna sind noch nicht verwischt worden. Kurz möchten wir jedoch auch einige interglaziale Verhältnisse streifen.

Die letzte Interglazialzeit

Die letzte Interglazialzeit, die zwischen die zweite (Saale-) und die dritte oder letzte (Weichsel-) Eiszeit fiel, war natürlich zu Beginn und am Ende, wenn die betreffenden Eiszeiten ihr nahelagen, durch kaltes Klima gekennzeichnet. Aber auch in der Mitte dieser Interglazialzeit trat eine Klimaverschlechterung ein, und so kann man, wenigstens in Dänemark nach JESSEN (in: MADSEN 1928), zwei Wärmeperioden, eine frühere und eine spätere, unterscheiden, die auf dem Lande und in den Binnenseen durch Laubwälder und so wärmebedürftige Pflanzen wie *Brasenia purpurea*, *Dulichium spathaceum* und *Trapa natans* charakterisiert sind. In der früheren dieser Wärmeperioden trat eine Landsenkung ein; ein Meer, das nach dem holländischen Fließchen Eem Eem-Meer genannt wird, brach über gewisse Gebiete von Holland und der SO-Nordseeküste, von Dänemark, Schleswig-Holstein und dem südbaltischen Gebiete von O bis nach Ostpreußen ein. In Übereinstimmung mit der

Landflora hatte auch die Eemfauna ein ziemlich warmes Gepräge; eine beträchtliche Zahl der Arten waren mediterran-lusitanische Formen, was auf ein wärmeres Klima als das der jetzigen Nordsee hindeutet (NORDMANN 1908, 1928; u. a.). Die stratigraphische und zeitliche Bestimmung der Eemablagerungen war lange stark umstritten (vgl. GEINITZ 1923). Jetzt scheint ihre Einordnung in die letzte Interglazialzeit gesichert zu sein, und die meisten Fachgenossen dürften die Eemzeit mit der früheren Wärmezeit derselben identifizieren (vgl. WOLDSTEDT 1929). Die dänischen Eemablagerungen sind auch unter dem Namen „*Cyprina*-Ton“ bekannt.

Auch die spätere Wärmezeit der letzten Interglazialzeit hat marine Ablagerungen oberhalb der heutigen Meeresoberfläche hinterlassen, die eine Beurteilung der damaligen marinen Litoralfauna ermöglichen. Bei Skärümhede in N-Jütland wurde eine Tiefbohrung ausgeführt, die unterhalb einer 57 m mächtigen Ablagerung der letzten Vereisung eine 123 m mächtige marine Ablagerung, die sog. Skärümhede-Serie, antraf. Die unterste Zone derselben, die *Turritella terebra*-Zone von 74 m Mächtigkeit, enthielt 22 lusitanische, 18 boreale und 16 „arktische“ (nicht im eigentlichen Sinne arktisch!) Formen; dann folgte eine dünnere Zwischenschicht, die auch hinsichtlich ihrer Fauna zur Schicht der obersten 40 m überleitet, der sog. *Portlandia arctica*-Zone, wo arktische, z. T. hocharktische, Arten überwiegen, die zu dem im Anschluß an die letzte Vereisung schon eingebrochenen Eismeer gehören (JESSEN, MILTHERS, NORDMANN, HARTZ & HESSELBO 1910; JESSEN: bei MADSEN 1928). Über die allgemeine Ausdehnung des Meeres der Skärümhede-Serie ist nur wenig bekannt; ein in Odsherred (N-Seeland) in sekundärer Lage gefundener Ton gehört hierher, möglicherweise auch eine Ablagerung auf der Insel Møen.

Die wärmeliebende Meeresfauna der letzten Interglazialzeit wurde somit allmählich aus der Nordsee verdrängt; auch nicht eine eigentlich boreale Fauna dürfte dort während der letzten Vereisung gelebt haben können. Dagegen dürfte die Fauna der oberen Schichten der Skärümhede-Serie die ganze letzte Vereisung in der damaligen Nordsee überdauert haben.

Die spät- und postglaziale Geschichte der Nordsee und der Nordseefauna	Bekanntlich war die spät- und postglaziale Zeit von Verschiebungen in der gegenseitigen Lage des Landes und des Meeres gekennzeichnet. Diese hatten eine doppelte Ursache, teils eine sog. eustatische (Veränderungen in der Wassermenge der Ozeane, indem während der Vereisungsperioden viel Wasser in den Polargegenden als Eis akkumuliert und damit dem Meer entzogen und umgekehrt während der wärmeren Perioden ihm zurückgegeben wurde), teils sog. isostatische Ursachen, indem durch die Belastung der Eismassen Senkungen und durch die Entlastung während der Abschmelzungsperioden Hebungen der Erdkruste eingeleitet wurden. Beiderlei Ursachen konnten einander verstärken oder entgegenwirken, und es ist nicht immer möglich zu entscheiden, in welchem Maße die eine oder die andere der wirksame Faktor gewesen ist.
---	---

Man hat berechnet, daß während des Maximums der letzten quartären Vereisung, der sog. Weichseiszeit, vor etwa 40 000 Jahren die Eismassen der nördlichen Halbkugel um etwa 32 800 000 km^3 und die der südlichen Halbkugel um 4 100 000 km^3 die heutigen Eismassen übertrafen, was Wassermassen von etwa 30 077 000, bzw. 3 760 000 km^3 entspricht. Wenn wir die Maxima der nördlichen und südlichen Vereisungen als gleichzeitig annehmen, so würde die Akkumulation des Niederschlages in Form von Inlandeiskappen eine Senkung der Meeresoberfläche um etwa 93 m bedeuten. Wenn aber, was möglich ist, die beiden Maxima nicht synchron waren, so würde die nördliche Eisakkumulation eine Senkung von etwa 88 m verursacht haben (ANTEVS 1928a). Die Berechnungen verschiedener Forscher geben indessen in dieser Hinsicht verschiedene Resultate (vgl. WOLDSTEDT 1929, p. 320). Die Frage wird auch dadurch etwas verwickelt, daß die Anhäufung von Eis in den Polgegenden eine Attraktion der Wassermassen gegen die beiden Pole und eine noch stärkere Senkung in den Äquatorialgegenden bewirkte (DALY 1925; u. a.). Außerdem hat man in manchen Gegenden der Welt Beobachtungen gemacht, die darauf hindeuten, daß vor einigen Tausend Jahren die Meeresoberfläche um etwa 5 bis 6 m gehoben wurde, was wahrscheinlich der stärkeren Eisabschmelzung der Polargegenden während der postglazialen Wärmezeit zuzuschreiben ist (vgl. Fig. 2).

Die westliche und südliche Nordsee. — Was die westliche Nordsee betrifft, so hat man nur aus ihren *nördlichen Teilen*, aus Schottland, Beweise einer früher höheren Lage der Uferlinie. Als das schottische Hochland noch vereist war, lag das Ufer etwa 30 m höher als die heutige Uferlinie. Die betreffende sog. 100-Fuß-Terrasse (JAMIESON 1865; WRIGHT 1914, 1928) enthält eine glaziale Fauna, die schon 1839 von J. SMITH entdeckt wurde. Ebenfalls spätglazial, obgleich etwas später gebildet, ist die in etwa 15 m Höhe gelegene sog. 50-Fuß-Terrasse. Noch niedriger liegt eine Terrasse in etwa 7 bis 8 m Höhe von frühneolithischem Alter. Das Maximum der postglazialen Landhebung liegt im Bereiche der Hebriden, wo es 60 m beträgt (vgl. die Zusammenstellung bei WOLDSTEDT 1929).

Während der letzten Vereisung lebte in der nordwestlichen Nordsee eine subarktische¹⁾ Fauna. Die bekannte Muschel *Portlandia arctica* (syn. *Yoldia a.*), die heute ihre S-Grenze im Weißen Meer findet, lebte da an der O-Küste Schottlands, ebenso einige andere in arktischen Meeren ziemlich weit verbreitete Arten, sowie auch andere, die im eigentlich arktischen Gebiet nicht zu Hause sind, wie *Cardium edule* und *Tellinomya ferruginosa*. Die so zusammengesetzte Fauna entspricht am besten derjenigen, die jetzt in W-Finmarken (N-Norwegen)

¹⁾ Betreffs der Begriffe „boreal“ und „arktisch“ verweise ich auf v. HOFSTEN (1915, p. 202). Statt der von ihm gebrauchten und von APPELLÖR begründeten Bezeichnung „boreoarktisch“ für das Grenzgebiet zwischen dem borealen und dem arktischen Gebiet und die betreffende Fauna möchte ich aber lieber den Namen *subarktisch* gebrauchen. Es hat sich nämlich gezeigt, daß eine Verwechslung der beiden Begriffe „boreal und arktisch“ und „boreoarktisch“ fast unvermeidlich ist. Arten, die sowohl im borealen als auch arktischen Gebiete zuhause sind, werden in der Literatur oft boreoarktisch genannt, während dieser Name nach der genannten Terminologie nur den auf das boreoarktische Übergangsgebiet beschränkten Arten zukäme.

lebt (JAMIESON 1865; ANTEVS 1928 b). An der schottischen W-Küste (Firth of Clyde) mit ihrer gegen das wärmere atlantische Wasser offenen Lage lebte eine boreale Fauna.

Die *südlichen Gegenden* der Britischen Inseln sowie ein großer Teil der S-Nordsee und des Kanals lagen während des Maximums der letzten Vereisung und der spätglazialen Zeit, vielleicht auch vor jenem

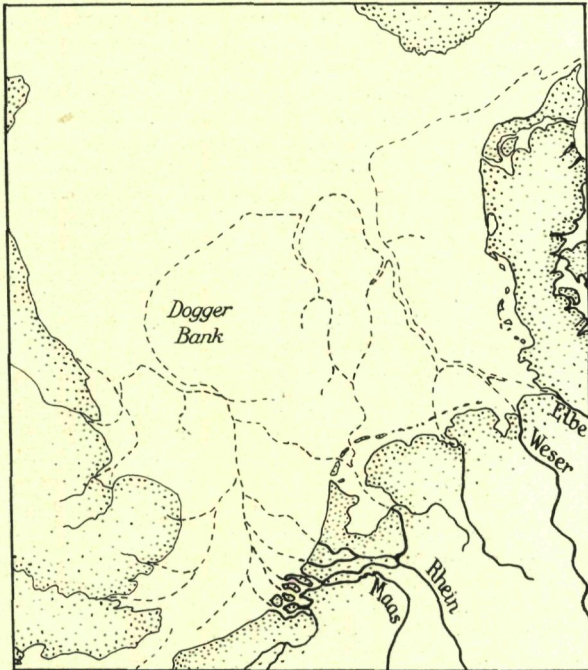


Fig. 1. Die Küstenlinie und die Flußläufe der Nordsee während der sogenannten Festlandszeit. — Nach REID.

Maximum, im Verhältnis zur Meeresoberfläche höher als jetzt. Inwieweit das nur eine Folge des damaligen niederen Standes der Meeresoberfläche oder dazu auch die Folge einer höheren Lage der Erdkruste in diesen Gegenden war, ist kaum zu entscheiden. Der maximale Unterschied zwischen der heutigen und der glazialen Küstenlinie betrug wenigstens 55 m. Infolgedessen war fast die ganze Nordsee S einer Linie von Scarborough bis Skagen (N-Spitze von Jütland) Land, ebenso der O-Teil des Kanals; England war mit dem europäischen Kontinent verbunden. Diese Zeit hat man daher *die (postglaziale) Festlandszeit* genannt. Die Beweise dieser höheren Lage des Nordseebodens haben die submarinen Moore geliefert, die man in Tiefen von 35 bis 40 m und sogar 54 m (Doggerbank) mancherorts

an den englischen, französischen und dänischen Küsten gefunden hat (REID 1913). Sie sind zum großen Teil sicher postglazial, und ihr Alter ist durch pollenanalytische Untersuchungen als wahrscheinlich frühboreal festgestellt worden (ERDTMAN 1925). Andere Beweise sind die steinzeitlichen Geräte und die Knochen von Säugetieren, die man vom Seeboden, besonders von der Doggerbank, heraufgeholt hat: Ren, Moschusochs, Mammut, Wollhaarnashorn, Höhlenhyäne usw., somit teilweise Arten, die jedoch kaum aus einer so späten Zeit wie der postglazialen stammen können. In 13 Jahren wurden sogar 2000 Backzähne des Mammuts auf der Doggerbank aufgefischt. Bei der folgenden Transgression des Meeres wurde die Doggerbank, deren Gipfel heute nur 13 *m* unter dem Meeresspiegel liegt, ringsum vom Meer umgeben und in eine große Insel verwandelt. Das Silverpit im S der Doggerbank, das früher die Mündung des Rheins, nachdem er die Themse als Nebenfluß aufgenommen hatte, in die Nordsee gewesen ist, wurde in eine Meerenge verwandelt, ebenso die heutige Senke des Bodens S der Jütlandbank, die früher die gemeinsame Mündung von Weser, Elbe und Eider gewesen war. Die Senke SO der Doggerbank und SW der Jütlandbank bildete früher ein Riesenhaff, in das die Flüsse ihren Schlamm absetzten; und so bildeten sich die ausgedehnten Schlickgründe der S-Nordsee, die heute in 30 bis 40 *m* Tiefe die großen Austernbänke tragen und die früher von einer ungeheuren Sumpflandschaft umgeben waren, deren Moore noch heute den Nordseeboden bedecken (SCHÜTTE 1927). Als die Doggerbank ihre Verbindung mit dem Festlande verlor, war aber das Klima nicht länger arktisch oder subarktisch, sondern entschieden temperiert, was aus den von ERDTMAN gemachten pollenanalytischen Untersuchungen hervorgeht.

Noch weniger war diese Bank bei ihrem schließlichen Untertauchen in die Nordsee arktisch oder subarktisch. Die zahlreichen aus dieser Gegend aufgefischten Knochen arktischer Säugetiere können daher nicht, wie man vermutet hat, den auf der sich immer mehr verkleinernden Doggerinsel zusammengedrängten Rest der Glazialfauna repräsentieren.

Es leuchtet ein, daß unter solchen Umständen die älteste glaziale und postglaziale Fauna der Nordsee nicht durch den Kanal, sondern von N her einwanderte. Durch den Kanal konnten Tiere erst in einer ziemlich späten Zeit in die Nordsee gelangen. In Übereinstimmung hiermit ist an der Küste von Flandern die älteste bekannte postglaziale Fauna, die an zwei Orten in der Umgebung von Ostende aus 26 bis 33, bzw. 15 bis 25 *m* Tiefe unterhalb der Bodenoberfläche aufgebohrt wurde, von DUBOIS als hauptsächlich boreo-lusitanisch bezeichnet worden; sie deutet etwa dasselbe Klima wie das heutige oder höchstens ein nur wenig kälteres an.

Die skandinavische Nordseeküste. — Bekanntlich haben die spät- und postglazialen geographischen Veränderungen im Zentralgebiet der Vereisung nicht denselben Verlauf wie in den peripheren Gebieten gehabt. Im nördlichen und mittleren Skandinavien

ist die Hauptveränderung nicht eine Transgression des Meeres gewesen, sondern das Gegenteil: Die Belastung durch die großen Eismassen hatte während des Zuwachsens und der maximalen Verbreitung des Eises eine Senkung der Erdkruste verursacht; die durch das Abschmelzen zustandegekommene Entlastung zog dagegen eine Hebung nach sich. Letztere erreichte in den zentralen Teilen von Fennoscandia, etwa an der Küste der schwedischen Provinz Ängermanland (zwischen Örnköldsvik und Umeå) und in den gegenüberliegenden Teilen Finnlands ihren höchsten Betrag. Nach der Eisabschmelzung in diesen Gegenden ist er reichlich 280 m gewesen. Der Totalbetrag ist aber entschieden höher. Die Hebung folgte indessen der Entlastung mit gewisser Verspätung. (Über die fennoskandischen Niveauveränderungen vgl. besonders A. G. HÖGBOM 1920.)

An der skandinavischen W-Küste war die Landhebung nicht so beträchtlich. Die höchste ehemalige marine Grenze, die am Öresund mit der heutigen zusammenfällt, steigt gegen N, so daß sie bei Göteborg etwa 95 m, bei Uddevalla etwa 130 m, bei Strömstad etwa 165 m und bei Oslo etwa 221 m ü. d. M. liegt. Noch schärfer ist aber die Steigung in nordöstlicher Richtung, so daß an der Küste vor Göteborg eine Entfernung von 20 km in dieser Richtung eine Erhöhung der marinen Grenze um etwa 30 m bedeutet. Den ganzen Betrag der Landhebung geben diese Zahlen im allgemeinen jedoch nicht wieder; denn die Hebung hatte in den meisten Gegenden begonnen, bevor das Eis abgeschmolzen war. Sie erfolgte nicht kontinuierlich, sondern hatte anscheinend den Verlauf, den Fig. 2 dar-

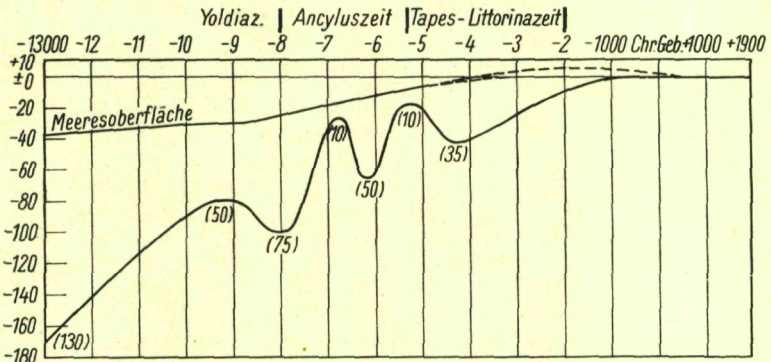


Fig. 2. Eustatische und isostatische Schwankungen bei Lysekil im mittleren Bohuslän an der Skagerakküste. — Auf der Abszisse: Zeitintervall in Jahren (Jahrtausenden); auf der Ordinate: Tiefen (in m). Die 0-Linie bezeichnet das Niveau der jetzigen Meeresoberfläche, die unterste Kurve die sukzessive Lage eines Punktes an der jetzigen Uferlinie, die eingeklammerten Ziffern die Tiefe dieses Punktes (in m) unterhalb der damaligen Meeresoberfläche. — Nach ANREVS (etwas verändert, um Übereinstimmung mit der Tabelle S. 1. b 11 zu erhalten).

stellt, über den sich indessen die Geologen nicht ganz einig sind. Der ganze Prozeß war ein Wettlauf zwischen der isostatischen Landhebung und dem durch das Abschmelzen der Eismassen verursachten eustati-

schen Ansteigen der Meeresoberfläche, von denen der erstgenannte Prozeß in den meisten Gegenden den größeren Betrag erreichte.

Längs der schwedischen und norwegischen Küste hat man eine sehr große Anzahl fossilhaltiger Tonablagerungen und Schalenbänke in verschiedener Höhe untersucht, ihre Artzusammensetzung festgestellt und so den Gang des Faunenwechsels bestimmen können. Schon 1839 entdeckte SVEN LOVÉN in Schweden gleichzeitig mit J. SMITH in Schottland eine fossile arktische Molluskenfauna, und bald danach machte MICHAEL SARS seine bahnbrechenden Untersuchungen in Norwegen; seitdem sind die Befunde sehr vermehrt worden. Für die schwedische W-Küste sind zu nennen die großen Arbeiten von DE GEER (1910) und ANTEVS (1928) und dazu solche von BODMAN, MUNTHE, HÄGG, ODHNER, RINGSTRÖM, SANDEGREN u. a. Von den Forschungen in der Gegend um Oslo und in W-Norwegen seien die beiden klassischen Arbeiten von MICHAEL SARS (1865) und BRÖGGER (1900/01) hervorgehoben, sowie diejenigen KOLDERUPS, REKSTADS, ØYENS u. a.; die entsprechende dänische Fauna ist von AD. S. JENSEN, A. JESSEN, NORDMANN u. a. untersucht worden. Der kontinuierliche Faunenwechsel von einer frühen hocharktischen durch eine spätere niederarktische zu einer borealen Fauna wird durch diese vielen Untersuchungen sehr gut beleuchtet.

Die älteste, wirklich hocharktische Fauna war auf Dänemark und den gegenüberliegenden Teil S-Schwedens beschränkt. In Vendsyssel in N-Jütland und, obgleich weniger gut vertreten, bei Varberg in Schweden hat man eine fossile Fauna angetroffen, die besonders durch 2 Muscheln, die beiden *Macoma*-Arten *M. torelli* und *M. lovéni*, gekennzeichnet ist. In denselben Tonablagerungen ist auch *Portlandia* (syn. *Yoldia*) *arctica* gemein, und man hat sie deshalb als jüngeren *Yoldia*-Ton bezeichnet, wobei man diesen spätglazialen dem älteren interglazialen *Yoldia*-Ton (vgl. S. I. b 2) gegenüberstellt. *Macoma torelli* ist in den fraglichen Tonschichten ebenso gemein wie *Portlandia*. Gegenwärtig sind die beiden *Macoma*-Arten aus dem nördlichen W-Grönland, O-Grönland, Spitzbergen und dem Karischen Meer bekannt, dagegen nicht aus niederarktischen Gegenden, wie z. B. der Barentssee. Auch wenn man den Begriff „hocharktisch“ im engsten Sinne gebraucht und als hocharktisch nur solche Tiere bezeichnet, die auf Wasser mit konstant negativer Temperatur beschränkt sind, verdienen somit diese beiden Arten diese Bezeichnung.

Es ist nun gewiß kein Zufall, daß diese spätglaziale hocharktische Fauna nur im südlichsten Skandinavien gefunden wurde. Untersuchungen über die Landflora haben ergeben, daß die Verbesserung des Klimas schneller als der Rückzug des Eisrandes fortschritt. Es steht damit gut im Einklang, daß die hocharktische marine Fauna nicht bestehen konnte, als der Eisrand die S-Spitze Skandinaviens verlassen hatte. Schon in der Gegend um Göteborg war die erste marine Litoralfauna nicht länger hocharktisch, sondern niederarktisch. Man war früher geneigt, jede Fauna mit *Portlandia arctica* als hocharktisch zu bezeichnen, bis vornehmlich durch russische Untersuchungen festgestellt wurde, daß diese Art auch niederarktische Ver-

hältnisse gut erträgt und sogar Grenzgebiete zwischen dem nieder- und dem subarktischen Gebiete mit einer Sommertemperatur von wenigstens $3.6^{\circ} C$ bewohnt.

Diese hocharktische spätglaziale Fauna ist wenig beachtet worden.

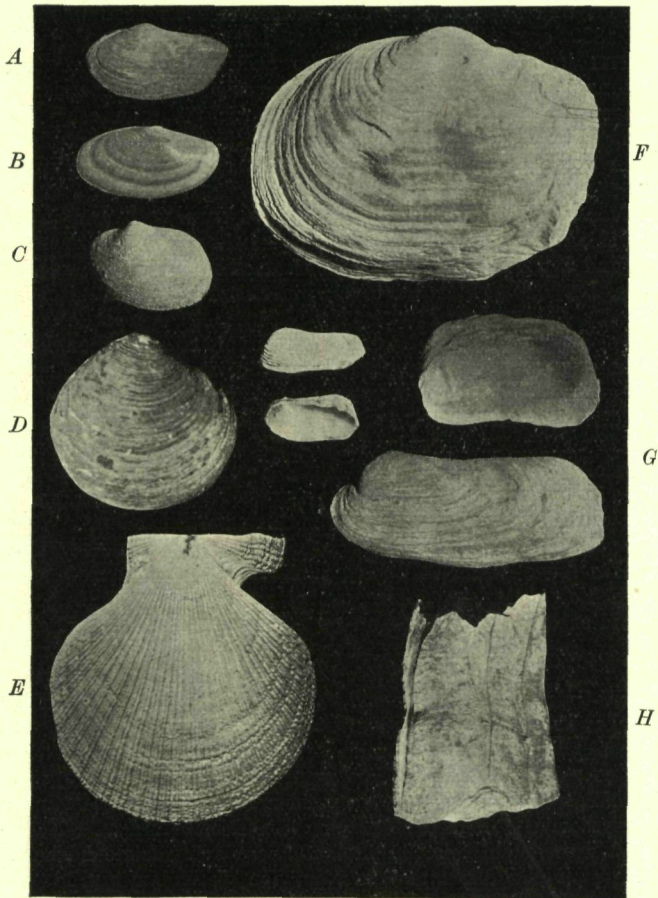


Fig. 3. Einige charakteristische Fossilien aus glazialen und spätglazialen Ablagerungen.
A: Portlandia arctica; *B: Yoldia hyperborea*; *C: Arca glacialis*; *D: Astarte borealis*;
E: Pecten islandicus; *F: Mya truncata uddevallensis*; *G: Sazicava arctica*, große,
 dickschalige Form, daneben in der Mitte zum Vergleich die kleine, dünnschalige, jetzt
 in W-Schweden lebende Form; *H: Balanus hameri*.
E und *H* 1:2; die übrigen nat. Größe. — Original.

Es ist das Verdienst AD. S. JENSENS (1905), die wahre Natur der betreffenden Leitfossilien enthüllt zu haben (vgl. auch NORDMANN 1910).

Später trat eine Fauna auf, die ebenfalls arktisch, obgleich nicht länger hocharktisch war. Rein hocharktische Arten sind in ihr nicht gefunden. Ihre arktische Natur wird aber durch den Fund der Muscheln *Portlandia arctica* (syn. *Yoldia a.*), *P. intermedia*, *Yoldia hyperborea*, *Arca glacialis*, *Pecten islandicus* und *Macoma calcarea*, der Scaphopoden-Art *Siphonodentalium lobatum*, des Seesterns *Ctenodiscus crispatus* und der beiden Fische *Mallotus villosus* und *Gadus saida* beleuchtet. Von diesen ist besonders *Portlandia arctica* wichtig, denn sie lebt in der alten Welt nicht S des Weißen Meers. Fossil ist sie an vielen Orten von S-Schweden und Dänemark bis Trondhjem gefunden. Dieselbe S-Grenze und somit auch etwa ähnliche Bedeutung hat der Polardorsch (*Gadus saida*), der fossil mit Sicherheit aber nur in Schonen (Skåne), möglicherweise auch im Oslogebiet, angetroffen wurde. Auch die übrigen sind in den arktischen Gegenden gemein, gehen aber etwas weiter nach S, *Macoma* sogar in die südliche Ostsee. Es liegt nichts im Wege, diese Fauna als eine arktische, auch im strengen Sinne des Wortes, zu bezeichnen; rein boreale Arten sind in ihr nicht vertreten.

Den jetzt genannten Tieren gleichzustellen sind einige arktische oder wenigstens streng nördliche Meeressäugetierte, die in spätglazialer Zeit im östlichen Nordseegebiet lebten, z. B. Grönlandwal (*Balaena mysticetus*), Weißwal (*Delphinapterus leucas*), Narwal (*Monodon monoceros*), Ringelrobbe (*Phoca hispida*), Sattelrobbe (*Phoca groenlandica*), Bartrobbe (*Phoca barbata*), Walroß (*Odoboenus rosmarus*) und Eisbär (*Ursus maritimus*).

In etwas späteren Ablagerungen wird *Portlandia arctica* vermißt. Die Anwesenheit in arktischen Gegenden weit verbreiteter Arten neben anderen mit hauptsächlich südlicherer Verbreitung deuten auf eine subarktische Fauna hin, die etwa derjenigen ähnlich war, die jetzt an der Murmanküste der Kolahalbinsel oder an der norwegischen Finmarkenküste lebt. Von streng nördlichen Arten sind in diesen Ablagerungen z. B. *Pecten islandicus* und *Macoma calcarea* vertreten, und zu ihnen gesellen sich andere mit hauptsächlich südlicherer Verbreitung, z. B. *Mytilus edulis* (heutige N-Grenze bei Nowaja Semlja), *Littorina litorea* (N-Grenze im Weißen Meer), *Zirphaea crispata* (ebenfalls) und der Rankenfüßer *Verruca stroemia* (N-Grenze an der O-Murmanküste). Diese Fauna ist sowohl in Dänemark als auch in Schweden und Norwegen gefunden.

Die jetzt besprochenen Ablagerungen sind nicht Schalenbänke, sondern Tonschichten mit zerstreuten Fossilien.

Gleichzeitig mit den genannten jüngeren subarktischen Tonablagerungen oder etwas später als diese wurden in seichterem, bis etwa 10 m tiefem Wasser wirkliche Schalenbänke gebildet, die u. a. *Balanus hameri*, *Verruca stroemia*, *Mytilus edulis* und *Macoma baltica* enthalten. Diese zeigen, daß das Klima des Meeres nicht kälter war als das gegenwärtig an der W-Murmanküste, in Finmarken oder Lofoten herrschende. Quantitativ überwiegen in diesen Bänken andere Arten, die indessen sehr eurytherm sind und daher nur wenig über das Klima besagen können: *Saxicava arctica*, deren Schalen aber sehr

groß und dick waren, was auf ein kaltes Klima zu deuten scheint; *Balanus crenatus*, ebenfalls größer als jetzt, und *Mya truncata* in der jetzt vielleicht ausgestorbenen²⁾ Varietät *uddevallensis*, durch ihre sehr kurzen Schalen ausgezeichnet (Fig. 3, 4). Immerhin muß diese Bankfauna sowohl quantitativ als auch qualitativ als arm bezeichnet werden.

Die bisher besprochenen Ablagerungen mit arktischer Fauna wurden gebildet, als sich der Eisrand von Skåne (Schonen) nach denjenigen Gegenden Mittelschwedens und SO-Norwegens zurückzog, wo



Fig. 4. *Mya truncata uddevallensis*; totes Exemplar von Spitzbergen, mit beibehaltener Siphonalepidermis. $\frac{2}{3}$ nat. Größe. — Nach ODHNER.

er später die großen mittelschwedischen Endmoränen absetzte. Sie wurden somit, nach der von DE GEER eingeführten glazialen Terminologie, während der „Gothiglazialzeit“ gebildet. Diese Zeit dauerte rund 4000 Jahre, etwa von 15 000 bis 11 000 vor unserer Zeitrechnung (nach der neuesten Schätzung DE GEERS wäre der Anfang des Gothiglazials auf das Jahr 16 500 zu verlegen). Da indessen am Ende des Gothiglazials S-Schweden, z. B. die Gegend S von Göteborg, schon weit vom Eisrand ablag, so konnte hier eine subarktische Fauna einwandern, als die Fauna SO-Norwegens noch ganz arktisch war.

Zum Finiglazial dagegen (d. h. zu der Zeit des folgenden Rückzuges des Eisrandes von den genannten mittelschwedischen und SO-norwegischen Moränen bis zur Bipartitionsstelle des Landeises in O-Jämtland) gehören die jüngsten der bisher genannten Schalenbänke. In dieser Zeit war das Klima nicht einmal in der Nähe des Eisrandes wirklich arktisch, was u. a. daraus hervorgeht, daß unter den zahlreichen Fundorten der *Portlandia arctica* in SO-Norwegen keine innerhalb (N) der genannten großen Moränen liegt (BRÖGGER).

Es würde zu weit führen, wollten wir den allmählichen Übergang der Fauna vom arktischen zum borealen Stadium durch besondere Belege aus der Schalenbankforschung beleuchten. Bei einer besonders stattlichen Schalenbank und einer besonders interessanten Zeit dieses Faunenwechsels möchten wir hier aber etwas verweilen.

Im mittleren Bohuslän sind die großartigsten Schalenbänke Skandinaviens und wohl auch ganz N-Europas gelegen: die Uddevalla-

²⁾ *M. truncata uddevallensis* Hancock wird allgemein als gänzlich ausgestorben betrachtet. Da sie, wie die beigegebene Abbildung von ODHNER (1915) zeigt, in so rezenten Exemplaren gefunden wurde, daß die Cuticula der Siphonalröhre noch erhalten war, ist die Möglichkeit vielleicht nicht ganz ausgeschlossen, daß die Art z. B. bei Spitzbergen noch lebt, aber wegen ihrer im Leben tief in den Sand eingegrabenen Lage von den gebräuchlichen Geräten bisher nicht erbeutet werden konnte.

Einteilung der spät- und postglazialen Zeit
(nach verschiedenen Originaltabellen zusammengestellt)

Jahreszahlen	Glazialgeologische Perioden	Baltische Stadien	Klimaentwicklung (S-Schweden)	Floraentwicklung (S-Schweden)	Archäologische Perioden	Jahreszahlen
+ 1 000 Christi Geb.	Postglazial-Zeit	Jetziges Stadium (<i>Mya</i> -Meer und <i>Lymnaea</i> -Meer)	Subatlantische Periode: kalt und feucht Klimasturz	Fichte-, Buchen- wälder	Histor. Zeit Eisenzeit	+ 1 000 Christi Geb.
— 1 000			Subboreale Periode: warm und trocken	Eichenmisch- wälder	Bronzezeit	— 1 000
— 2 000		<i>Littorina</i> -Meer	Atlantische Periode: warm und feucht		Jüngere nordische Steinzeit	— 2 000
— 3 000			<i>Ancylus</i> -See		Boreale Periode: warm und trocken	Ältere nordische Steinzeit
— 4 000		Subarktische Periode		Kiefer u. Birke	— 4 000	
— 5 000	Finiglazial-Zeit	<i>Yoldia</i> -Meer ?		Arktische	Dryasflora	— 5 000
— 6 000			Baltischer	Periode		— 6 000
— 7 000	Gothiglazial-Zeit	Eissee	Arktische	Dryasflora	Magdalénien	— 7 000
— 8 000						— 8 000
— 9 000						— 9 000
— 10 000	Daniglazial-Zeit	Eissee	Arktische	Dryasflora	Magdalénien	— 10 000
— 11 000						— 11 000
— 12 000						— 12 000
— 13 000						— 13 000

Bänke in der Nähe der kleinen Stadt Uddevalla (Bänke von Kapellbackarna, Kristineberg, Bräcke und Kuröd) (Fig. 5). Schon LINNÉ erwähnte sie; LYELL hat sie besucht, und in späterer Zeit sind sie besonders von DE GEER (1910), SANDEGREN (1923), ODHNER (1927) und RINGSTRÖM (1928) untersucht worden. Ihre obersten Schichten liegen 16 bis 63 *m* ü. d. M. Die Bank von Kapellbackarna



Fig. 5. Die Schalenbank von Bräcke bei Uddevalla. — N. HOLMÉN phot.

ist schon abtransportiert worden, die Bänke von Bräcke und Kuröd erreichen stellenweise eine Mächtigkeit von bis 13 *m*, obgleich sie größtenteils schon zerstört und zu Hühnerfutter verarbeitet worden sind. Sie sind von dicht gehäuften Schalen und Schalenfragmenten gebildet, die ihnen eine fast rein weiße Farbe verleihen; die Zwischenräume zwischen den Schalen sind von Sand und Ton ausgefüllt. Häufige Arten sind u. a. die Muscheln *Saxicava arctica*, *Modiolaria discors*, *Mya truncata*, *Pecten islandicus*, *Astarte borealis* und *Mytilus edulis*, die Schnecken *Trophon clathratus*, *Buccinum groenlandicum* und *Capulacmaea radiata*, die Rankenfüßer *Balanus hameri* und *Verruca stroemia*, dazu an einer Stelle reichliche Ansammlungen von Skelettnadeln des Schwammes *Ficulina montalbida* (syn. *Suberites m.*) vorhanden waren. Von diesen Arten ist besonders *Balanus hameri* bemerkenswert. Diese Art ist für jede Schicht der Bänke sehr charakteristisch, und ihre heutige Verbreitung, die sich von der Mündung des Weißen Meeres im N (auch bei SW-Grönland ist ein Stück gefunden) bis

Holland im S erstreckt, beweist in Verbindung mit der Verbreitung von *Pecten islandicus* und *Astarte borealis*, daß die Fauna der Bänke eine N-boreale oder subarktische war. Die allermeisten Schalen der Bänke befinden sich nicht in primärer Lage, sondern sind von nahe, aber höher gelegenen Gebieten aus heruntergeschwemmt worden. Auch mehrere Funde eingeschwemmter Wirbeltierknochen sind gemacht worden, so solche von Weißwal (*Delphinapterus leucas*), Sattelrobbe (*Phoca groenlandica*), Rentier (*Rangifer tarandus*) und Pferd (*Equus caballus caballus*), die mit dem N-borealen oder subarktischen Charakter der Meerestiere gut harmonieren.

Ihre große Mächtigkeit dürften diese Bänke lokalen Verhältnissen verdanken. Während der *Yoldia*- und der früheren Epoche der *Ancylus*-Zeit (vielleicht auch während anderer Perioden) ergossen sich sehr große Wassermassen durch die Meerengen, die zu diesen Zeiten das Wänerbecken und damit auch das große Baltische Meer mit dem Skagerak verbanden. Diese Meerengen befanden sich eben O von Uddevalla. Der starke oberflächliche Brackwasserstrom verursachte einen starken tieferen Gegenstrom salzreicheren Wassers, etwa wie es heute im Öresund und in den Belten der Fall ist. Es herrschte somit eine außerordentlich lebhaft Wasserzirkulation mit reichlicher Nahrungszufuhr, was eine sehr reiche Fauna hervorrufen mußte (ODHNER). Als das baltische Wasser wegen der mittelschwedischen Landhebung nicht mehr durch den Sveaälv und das Wänerbecken, sondern durch den Öresund und die Belte seinen Weg ins Weltmeer nahm, verschwanden auch die günstigen Bedingungen für eine Massenanhäufung von Mollusken in der Uddevalla-Gegend. Möglicherweise hat ein ähnlicher Auftrieb tieferen Salzwassers, obgleich in kleinerem Umfang, auch die reiche Fauna einiger anderer W-schwedischer Bänke verursacht, z. B. die einer Bank an der S-Küste der Insel Tjörn, die bei einer Mächtigkeit von mehr als 4 m anscheinend die reichste schwedische postglaziale (nicht spätglaziale) Schalenbank ist (WALLERIUS).

Am Ende der *Ancylus*-Zeit (oder etwas früher; vgl. die Tabelle S. I. b 11) scheint das Meerwasser an der W-schwedischen Küste etwa dieselbe Temperatur wie heute gehabt zu haben. Dann stieg indessen die Temperatur weiter, und so bekam die folgende Zeit ein milderes Klima als heute. Das war die sog. postglaziale Wärmezeit. Sie ist in den marinen Ablagerungen W-Schwedens und Norwegens durch die Muschel *Tapes decussatus*, in denen des Ostseegebietes durch die Schnecke *Littorina litorea* (*Littorina*-Meer) gekennzeichnet, weshalb man die betreffende Zeit oft auch *Tapes*-Zeit, *Tapes-Littorina*-Zeit oder *Littorina*-Zeit nennt.

Die Temperaturerhöhung des Meeres während dieser Zeit wird besonders durch das Auftreten einiger Muscheln in der damaligen skandinavischen Litoralfauna dokumentiert. *Tapes decussatus* selbst und *Pholas candida* wurden schon 1865 von MICHAEL SARS als ein jetzt verschwundenes, südliches Element in der subfossilen norwegischen Fauna erkannt. Seitdem hat sich gezeigt, daß *Tapes* ein isoliertes Vorkommen bei Bergen und in anderen W-norwegischen Gegenden (N bis

in den Trondhjemsfjord) hat; aber in zusammenhängender Verbreitung überschreitet sie nach N nicht die Shetland-Inseln. In der postglazialen Wärmezeit war sie aber viel gemeiner nicht nur in SW-Norwegen, sondern auch in SO-Norwegen und Schweden, wo sie jetzt ganz ausgestorben ist. Etwa ähnlich verhält sich, obgleich nicht in SW-Norwegen lebend, die genannte *Pholas candida*. Unter anderen Arten verdienen erwähnt zu werden *Solecirtus antiquatus*, *Donax vittatus*, *Lep-ton squamosum* und *Psammobia vespertina*. Nur letztere lebt jetzt in Norwegen (Bergen-Gegend); die übrigen sind sowohl dort als auch in Schweden ausgestorben, wurden aber in W-schwedischen Bänken aus der *Tapes*-Zeit gefunden. Einige Befunde machen es wahrscheinlich,

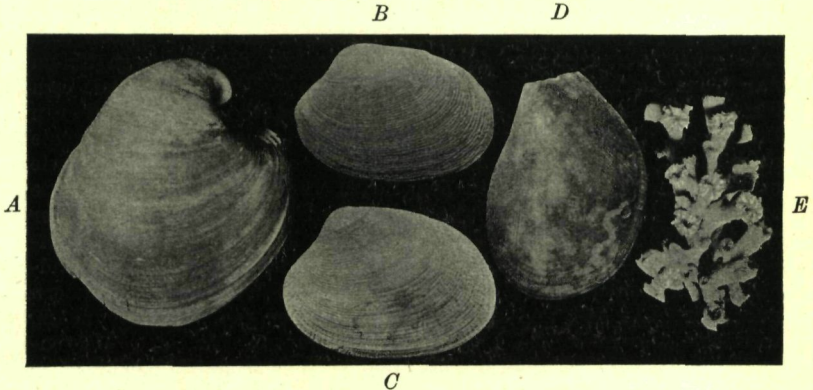


Fig. 6. Links: Drei für die Ablagerungen aus der *Tapes*-Zeit charakteristische Muscheln: *Isocardia cor* (A), *Tapes pullastra* (B) und *Tapes decussatus* (C), alle in nat. Größe. Rechts: Zwei Arten der „*Lophohelia*-Assoziation“: *Lima excavata* (D) und ein kleiner Zweig von *Lophohelia prolifera* (E), beide in $\frac{1}{2}$ nat. Größe.

daß diese Mollusken zum Teil erst am Ende der Wärmezeit Skandinavien erreichten. Als Anzeichen einer höheren Meerestemperatur in der fraglichen Zeit kann man vielleicht auch ansehen, daß u. a. *Ostrea edulis* und *Isocardia cor* damals offenbar individuenreicher, allgemeiner als heute und auch weiter im N auftraten. Wirklich reiche Austernbänke finden sich jetzt nicht N des Limfjords in N-Jütland, wo sie aber erst seit 1850 zu ihrem jetzigen Reichtum gelangt sind, dank des bekannten, durch eine Sturmflut verursachten Durchbruches im W am 3. II. 1825, wodurch der Limfjord, der früher nur mit dem Kattegat kommunizierte, auch mit der Nordsee in Verbindung trat. In der *Tapes*-Zeit waren Austern aber vielerorts in Dänemark gemein; sie bilden einen Hauptbestandteil der Schalenmassen der bekannten Kjökkenmöddinger und kamen auch an den schwedischen und norwegischen Küsten mancherorts reichlich vor, wo sie heute spärlich sind oder fehlen. Das reichlichere Auftreten an den dänischen Inseln wurde aber auch durch den damals höheren Salzgehalt der Ostsee ermöglicht (vgl. S. I. b 28 über das *Littorina*-Meer).

Zu diesen in Skandinavien gemachten Befunden stimmt sehr wohl, daß *Mytilus edulis*, *Cyprina islandica* *Littorina litorea* und 3 andere, mehr sporadisch auftretende Arten früher (allem Anschein nach in der *Tapes*-Zeit) bei Spitzbergen und in anderen arktischen Gegenden lebten, die heute jenseits der N-Grenze ihres Verbreitungsgebietes liegen (JENSEN & HARDER).

Man hat berechnet, daß der Unterschied zwischen der jetzigen und der früheren Meerestemperatur 1° bis 2° (ANTEVS) oder 2° bis 3° (NORDGAARD) betrug. Was den Faunenunterschied in W-Schweden und im Oslofjord betrifft, so dürfte außer der Temperatur auch der Salzgehalt des Wassers mitgespielt haben. Weil das Baltische Meer zur *Littorina*-Zeit salziger als jetzt war, konnte der baltische Oberflächenstrom, der bekanntlich an W-Schweden vorbeigeht und jetzt die Hauptursache des niedrigen Salzgehaltes des Küstenwassers ist, nicht eine ähnlich aussüßende Wirkung haben.

Eine andere Verschiedenheit der postglazialen W-skandinavischen Fauna gegenüber der heutigen liegt in dem schon von MICHAEL SARS (1865) beobachteten, in gewissen Fjorden allgemeineren Vorkommen der Steinkoralle *Lophohelia prolifera* nebst ihren Begleitern (Assoziation der *Lophohelia*-Riffe). Im Oslofjord z. B., wo die Art gegenwärtig nicht lebt, ist u. a. eine weite Fläche des Bodens, etwa 100 km^2 , in 130 bis 150 m Tiefe mit ihren toten Stöcken besetzt, und auch in geringeren Tiefen, ja sogar bis 30 m oberhalb des Meeresniveaus, ist sie subfossil angetroffen worden. In ihrer Gesellschaft findet man auch die riesengroße *Lima excavata*, die ebenfalls dem Oslofjorde jetzt fehlt. Da diese Tiere nicht besonders wärmeliebend sind, kann ihr heutiges Fehlen an den betreffenden Örtlichkeiten nicht vom Klimawechsel abhängen, sondern dürfte eher mit den durch die höhere Lage des Landes verursachten hydrographischen Eigentümlichkeiten, vor allem dem geringeren Salzgehalt, in Zusammenhang zu bringen sein.

Auch nach der *Tapes*zeit sind einige Muscheln in die Nordsee eingewandert. Unter ihnen ist *Mya arenaria* am meisten bekannt. Weder in Schweden, Norwegen und Dänemark noch in Belgien ist diese sehr gemeine und leicht zu findende Art aus früheren Zeiten als der rezenten oder (ausnahmsweise) der allerletzten Postglazialzeit bekannt (vgl. die Zusammenstellung von AD. S. JENSEN 1900). Mit den klimatischen Veränderungen kann aber diese späte Einwanderung nicht in Zusammenhang stehen, da diese Art heute vom Weißen Meer bis zur Biskaya verbreitet ist. Jedoch dürfte sie von S her gekommen sein (JENSEN). An sandigen skandinavischen Ufern ist sie jetzt sehr gemein. Dieser Art annähernd gleich verhält sich u. a. auch *Acmaea testudinalis*.

Auch die Säugetier- und Vogelfauna der W-skandinavischen Küsten hat sich seit der *Tapes*-Zeit verändert. Daß die eigentlich arktische Sattelrobbe (*Phoca groenlandica*) damals in Dänemark und W-Norwegen gejagt wurde, soll uns später bei der Besprechung der baltischen Fauna beschäftigen. Unter den Vögeln lebte der Baßtöpel (*Sula bassana*), der jetzt nicht O von Schottland brütet, sowohl an den W-norwegischen als auch dänischen Küsten des Limfjordes, Kattegats

und Öresundes (wo er wahrscheinlich nistete); ja sogar bei Wisby auf Gotland wurde er in einer Kulturablagerung aus der späteren Steinzeit gefunden. Den seit fast 100 Jahren gänzlich ausgerotteten Riesentalk (*Plautus impennis*) kennt man subfossil von mehreren steinzeitlichen Wohnplätzen in Bohuslän und auf der Insel Hitteren im Trondhjemgebiet, sowie auch aus spätglazialen Ton in S-Schonen, wo sogar ein Ei gefunden wurde. Sicher hat wohl der Mensch auch in der skandinavischen postglazialen Ausrottungsgeschichte dieses Vogels einen Anteil gehabt.

Reliktenbildung in der Nordseefauna Die jetzt geschilderten faunistischen Veränderungen im Nordseegebiet sind nicht ohne Einwirkungen auf die heutige Fauna geblieben. Rein theoretisch ist es ja denkbar, daß die arktische oder subarktische Fauna, nachdem sie sich wegen der Klimaänderung nach N zurückgezogen hatte, dennoch an vereinzelt Plätzen die eine oder andere Art hinterließ, die dort wegen besonders günstiger, rein lokaler Verhältnisse bis in unsere Zeit durchhalten konnte. Auch von der postglazialen Wärmezeit mit ihrer boreolusitanischen, W-skandinavischen Fauna könnte man vielleicht etwas derartiges erwarten.

Solche Überbleibsel einer früheren Fauna hat man bekanntlich Relikte genannt, und eine ziemlich große Zahl arktischer und lusitanischer Relikte ist, hauptsächlich für die Fauna der östlichen Nordsee, aufgestellt worden. Die Zahl ist sogar allzu groß geworden, was darauf beruht, daß man die beiden Begriffe „Relikt“ und „arktisch“ zu weit gefaßt hat. Eine Besprechung dieser prinzipiellen Fragen dürfte hier deshalb angezeigt sein.

Offenbar können nicht alle Überbleibsel der früheren arktischen Fauna als Relikte bezeichnet werden. Es hätte kaum einen Sinn, wollte man z. B. die Muschel *Saricava arctica* oder die Krabbe *Hyas araneus* in der Nordsee als Glazialrelikte betrachten, nur weil diese Arten dort seit der Eiszeit ununterbrochen gelebt haben. Denn diese beiden Arten wären sicherlich jetzt in der Nordsee zu Hause, auch wenn dort früher keine glazialen Verhältnisse geherrscht hätten; dieses Meer ist ein Teil ihres zusammenhängenden Ausbreitungsgebietes. Nur die Arten verdienen als Relikte bezeichnet zu werden, die unter den heutigen Verhältnissen in das betreffende Gebiet nicht hätten herein kommen können, deren Auftreten in ihm somit nur als Resultat früherer; von den gegenwärtigen abweichender Naturverhältnisse zu verstehen ist. Der Reliktbegriff ist demnach etwa so zu formulieren (EKMAN 1915): Eine Art ist in einer Gegend ein Relikt, wenn sie hier von ihrem Hauptverbreitungsgebiet isoliert lebt und wenn ihr Dortsein nur so zu verstehen ist, daß sie selbst oder ihre Stammform dort unter Naturverhältnissen, die der fraglichen Gegend jetzt fremdartig sind, zurückgelassen wurde.

Erste Vorbedingung einer Relikthypothese ist, daß die betreffende Art im betreffenden Gebiet von ihrem Hauptverbreitungsgebiet sicher isoliert lebt. Denn wenn eine kontinuierliche, obgleich über größere oder kleinere Strecken sehr individuenarme Verbreitung vorhanden ist,

so liegt offenbar die Möglichkeit einer jetzigen Besiedelung des Gebietes vor. Schon das sichere Konstatieren der Isolierung kann manchmal schwierig sein, und wohlbegründete Relikthypothesen können somit nur für faunistisch gut durchforschte Gebiete aufgestellt werden. Manche Hypothesen haben sich mit der Zeit als verfrüht erwiesen. So

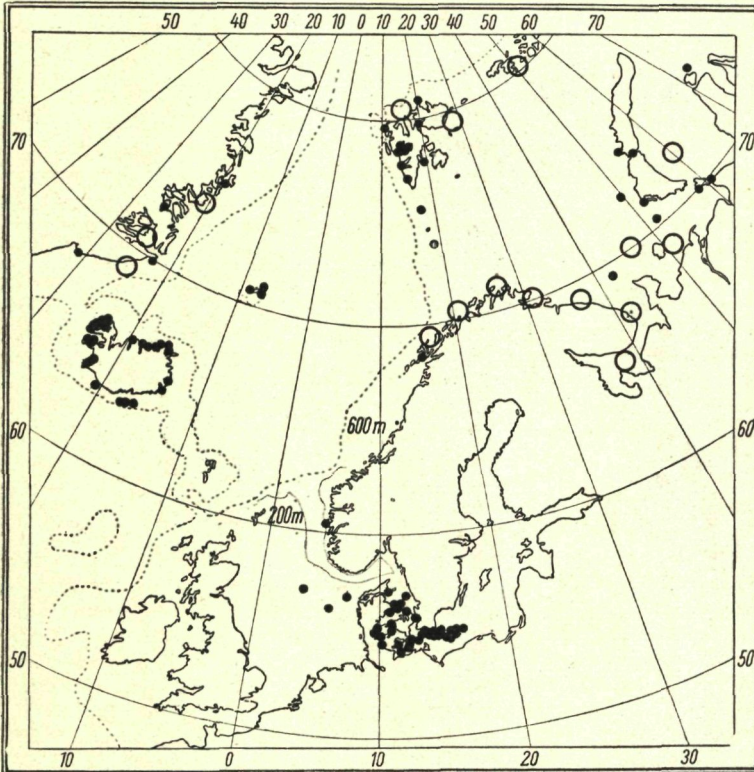


Fig. 7. Verbreitung von *Astarte borealis* in Nordeuropa und den angrenzenden Gebieten (die Art ist im übrigen zirkumpolar). Die großen Kreise (○) bezeichnen nicht näher bestimmte Lokalitäten. — Die baltischen und Nordsee-Funde nach A. C. JOHANSEN.

betrachtete man z. B. die bekannte Garnele *Pandalus borealis* als ein Glazialrelikt im Oslofjord, bis sich zeigte, daß sie nicht nur arktisch ist, sondern längs der ganzen skandinavischen W-Küste in geeigneter Tiefe ein zusammenhängendes Verbreitungsgebiet besitzt. Aber auch die Feststellung der Isolierung ist in manchen Fällen nicht hinreichend, denn Tiere mit freischwimmenden Larvenstadien können \pm weit verfrachtet werden; der Abstand zwischen den isolierten Beständen muß somit größer sein als die Strecke, über die eine Verfrachtung geschehen kann. Bei der Aufstellung mariner Relikte muß man

deshalb sehr vorsichtig vorgehen und die Angaben in der Literatur mit genügender Kritik gebrauchen.

Was den Begriff „arktisch“ betrifft, so hat auch er eine Umwertung

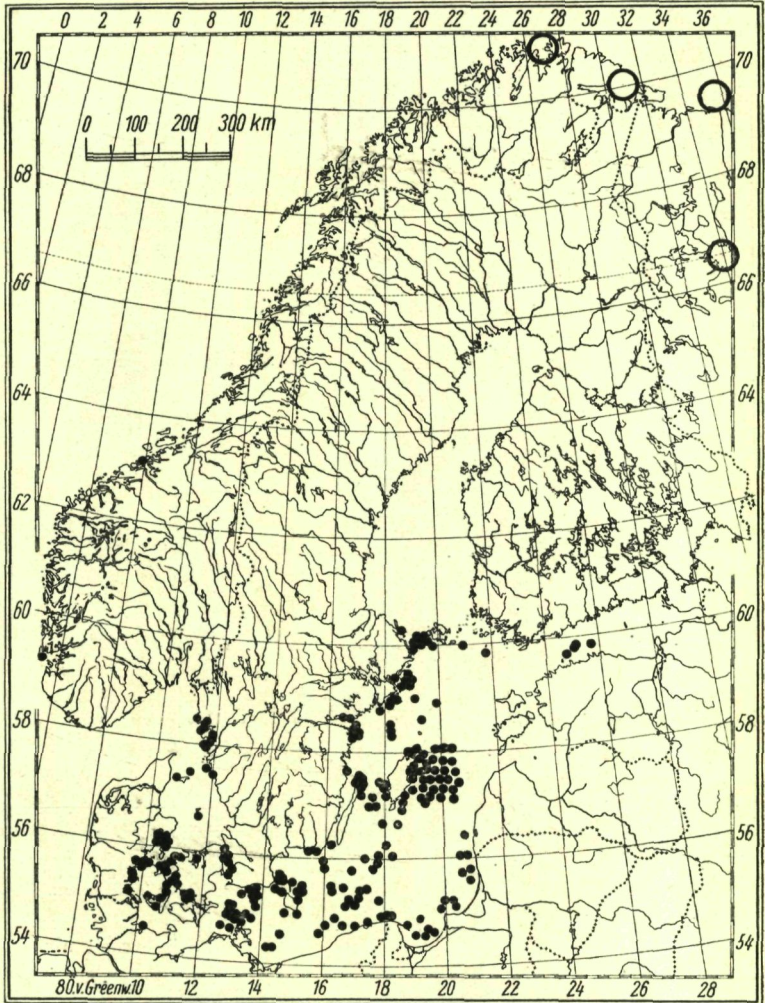


Fig. 8. Die Fundorte von *Pontoporeia femorata* in NW-Europa. Die großen Kreise im N bezeichnen nicht näher angegebene Fundorte in Finnmarken und im Weißen Meer. Original.

erfahren müssen. Noch zu Beginn dieses Jahrhunderts ließen einige Forscher die S-Grenze des arktischen Gebietes ganz künstlich längs des Polarkreises verlaufen, obgleich schon früher eine richtigere Auf-

fassung zum Ausdruck gekommen war, indem man sie etwa ans Nordkap verlegte. Jetzt ist sie noch weiter gegen NO verschoben worden; man verlegt sie etwa an den Ausgang des Weißen Meeres (vgl. die zusammenfassende Darstellung v. HOFSTENS 1915).

Es gibt indessen in der Nordseefauna einige wenige Arten, die in den südöstlichen Gebieten ihren Reliktcharakter ziemlich deutlich bekunden. Nach PETERSEN und v. HOFSTEN (1913; vgl. auch BJÖRCK) führe ich hier zunächst 2 Arten auf.

Die Muschel *Astarte borealis* (Fig. 3 D) hat folgende Verbreitung (Fig. 7): Im arktischen Gebiet ist sie zirkumpolar und geht nach S bis zu den Aläuten und in das Ochotskische Meer, bis Nova Scotia, Island, ins Weiße Meer und längs der Murmanküste und der Küste N-Norwegens bis zur Gegend um die Lofoteninseln. S dieses zusammenhängenden Verbreitungsgebietes wurde sie bei Bergen (ein einziges Stück) und an 3 Stellen in der mittleren Nordsee gefunden und hat außerdem im S-Kattegat, in der Beltsee und der südlichsten Ostsee ein zweites zusammenhängendes Gebiet, wo sie ziemlich gemein ist.

Die zweite Art ist der Amphipode *Pontoporeia femorata*, der in den arktischen Meeren ebenfalls sehr weit verbreitet, aber an der norwegischen W-Küste S von Finmarken nur von 2 Stellen gemeldet ist, wogegen er in der Ostsee S der Ålandsinseln, in der Beltsee, im Kattegat und an der schwedischen Skagerak-Küste ein zweites Hauptverbreitungsgebiet hat; hier tritt er ziemlich allgemein auf (Fig. 8).

Diesen Arten annähernd gleichzustellen sind ein paar andere: *Mysis mixta* ist offenbar im arktischen Atlantik und in den angrenzenden Meeren weit verbreitet. Ihre südlichsten W-atlantischen Fundorte liegen in der Massachusetts Bay bei Kap Cod und an der W-, N- und O-Küste Islands. An der europäischen Seite ist sie noch an der Murmanküste, in Finmarken und bei den Lofoten ± gemein, zwischen den Lofoten und dem Kattegat dagegen nur im Trondhjemsfjord, Oslofjord und in zwei Fjorden Bohuslän's gefunden³⁾. In der eigentlichen Nordsee wurde sie niemals angetroffen. S dieser Gegenden hat sie aber ein neues, großes und reich besetztes Gebiet: die Beltsee und den Öresund nebst dem angrenzenden Skälderviken (ein paar Funde außerdem im N-Kattegat) und dazu die ganze Ostsee mit dem Finnischen und dem äußeren Teile des Bottnischen Busens. In der Ostsee, Beltsee und im Öresund ist diese Art so gemein, daß sie als Fischnahrung eine wichtige Rolle spielt. Da sie an der Küste Bohuslän's und S-Norwegens nur in brackischem Wasser vorkommt, scheint hier eine ziemlich gesicherte Isolierung vorzuliegen.



Fig. 9.
Halicyptus spinulosus;
2:1.
Nach THEEL.

³⁾ Brofjord und Gullmarfjord.

Noch deutlicher ist dies mit der Priapulidenart *Halicryptus spinulosus* der Fall, der schon von LOVÉN als Glazialrelikt bezeichnet

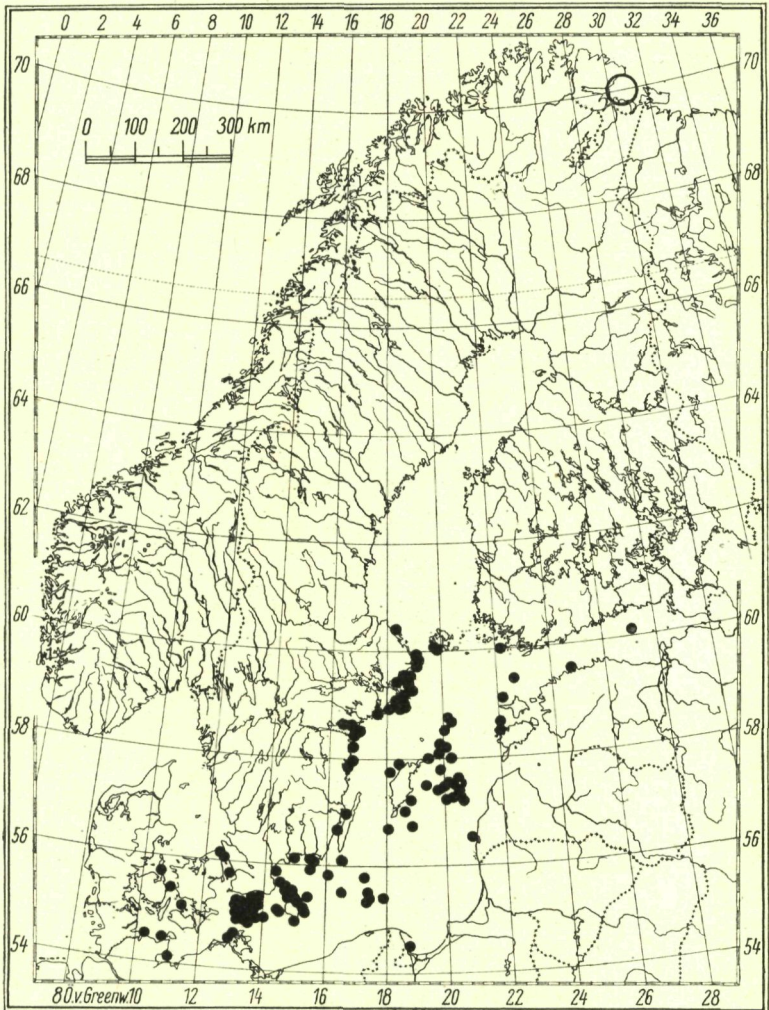


Fig. 10. Die NW-europäischen Fundorte von *Halicryptus spinulosus*. Der Kreis in NO-Norwegen (O-Finmarken) bezeichnet die SW-Grenze der Art im europäischen Eismeer. Ein Fundort bei Göteborg ist hinzuzufügen. — Original.

wurde (Fig. 9, 10). Zwischen O-Finmarken und der Flußmündung bei Göteborg ist diese im Eismeer weit verbreitete Art niemals angetroffen worden. In der Beltsee und im Øresund tritt sie wieder

auf und ist fast in der ganzen Ostsee gemein. Ihre N-Grenze fällt hier annähernd genau mit der von *Pontoporeia femorata* zusammen.

Endlich gehört nach KRAMPs Untersuchungen (1927) auch die Hydroide *Halitholus cirratus* (Fig. 11; syn. *Tiara pileata*, partim) hierher. Sie ist in den arktischen Gegenden wahrscheinlich zirkumpolar verbreitet, da sie an der Murmanküste, in der Barentsee, bei Spitzbergen, Grönland und an der N-Küste Alaskas gefunden wurde. Außerdem hat sie in der Ostsee und im Kattegat ein zweites Gebiet, das fast ganz mit dem der oben genannten *Pontoporeia femorata* zu-

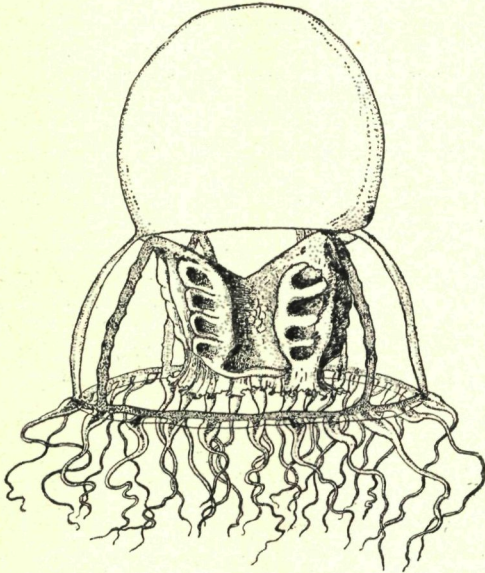


Fig. 11. *Halitholus cirratus*. — Nach HARTLAUB.

sammenfällt. Die meisten Funde stammen aus 50 bis 70 m Tiefe und einer Wassertemperatur, die, von Ausnahmen abgesehen, $5.3^{\circ} C$ nicht überschreitet. Der Salzgehalt des Fundgebietes beträgt wenigstens 7.6‰ . Auch im Kattegat ist die Art offenbar heimisch, obgleich seltener als in der Ostsee (s. Karte S. III. b 46). Die Polypengeneration, *Perigonimus cirratus* (s. S. III. b 57), ist nur einmal gefunden worden, nämlich auf der Schale einer *Mesidothea entomon* aus der Danziger Bucht.

Für alle genannten Arten ist das südliche Reliktengebiet größtenteils baltisch, und wir müssen uns unten deshalb mit ihnen nochmals beschäftigen. Die Verbreitung im Kattegat steht mit der baltischen in offenem Zusammenhang, und die Fundorte in W-Schweden und SO-Norwegen, die anscheinend isoliert sind, haben jedoch mit dem kattegat-baltischen Gebiet eins gemeinsam: das ganze Reliktengebiet dieser

Arten ist ein Brackwassergebiet! Es ist auch in seiner Gesamtheit eigentlich baltisch, denn die Herabsetzung des Salzgehaltes an der W-schwedischen und SO-norwegischen Küste ist eben eine Wirkung des hier entlanglaufenden baltischen Stromes. Wie dies zu erklären ist, ob es eine Folge des niederen Salzgehaltes an sich ist oder ob es von den mit diesem Brackwasser zusammenhängenden Temperaturverhältnissen abhängt, das ist bis auf weiteres eine offene Frage.

Mit der Brackwassernatur der Reliktenbestände verknüpft sich eine andere interessante Frage. Bekanntlich war das baltische Becken früher von einem gewaltigen Süßwassersee, dem *Ancylus*-See, eingenommen (vgl. S. I. b 25). Da die jetzt in Frage stehenden Arten süßes Wasser offenbar nicht vertragen können, so ist nicht anzunehmen, daß sie das *Ancylus*-Stadium an Ort und Stelle hätten durchmachen können. *Aster*te fordert in der Ostsee einen Salzgehalt von wenigstens 10 bis 13‰ (JOHANSEN), *Pontoporeia femorata* wenigstens 6‰ (EKMAN 1918) usw. Wahrscheinlich haben sie das *Ancylus*-Stadium in dem damals mit dem Skagerak verbundenen Wänerbecken (vgl. Fig. 14) oder im Kattegat überdauert, um sich dann in der *Littorina*-Zeit wieder in die Ostsee auszubreiten. Es dürfte demnach wahrscheinlich sein, daß in der *Ancylus*-Zeit die Reliktgebiete sich wesentlich anders als heute gestalteten. Unter der genannten Voraussetzung wären die betreffenden Arten im Baltischen Meere nicht wahre Relikte, sondern Pseudorelikte, d. h. Immigranten von einem Reliktgebiete aus.

Auch die postglaziale Wärmezeit (die *Tapes*-Zeit) hat man für das Vorkommen einiger ziemlich wärmeliebender Arten in SW-Skandinavien verantwortlich gemacht, indem man diese Arten als Relikte der *Tapes*-Fauna oder als lusitanische Relikte bezeichnete. Die Isolierungs- und Verbreitungsverhältnisse dieser Arten dürften aber nicht so bekannt sein, daß man von einer Reliktbildung nach der obigen Definition des Begriffes mit vollem Recht sprechen könnte. Es dürfte sich in den meisten Fällen eher um nördliche Vorposten der mediterran-borealen Fauna handeln. Ob z. B. *Tapes decussatus* selbst in W-Norwegen ein lusitanisches Relikt ist, dürfte kaum bestimmt zu entscheiden sein.

Die spät- und postglaziale Geschichte des Baltischen Meeres und seiner Fauna

Die Geschichte des Baltischen Meeres ist verwickelter als die der Nordsee. Denn Wasserstandwechsel sind im Baltischen Meere nicht nur durch eustatische und isostatische Veränderungen, sondern auch durch Aufstauung zustande gekommen. Deshalb haben auch Süß- und Salzwasserstadium miteinander gewechselt.

Schon 1706 und 1719 beschäftigten sich die beiden bekanntesten schwedischen Forscher URBAN HJÄRNE und EMANUEL SWEDENBORG in 2 Abhandlungen mit einer Erscheinung, die seitdem nicht aufgehört hat, das Interesse der gelehrten Welt zu beschäftigen, nämlich die baltischen Niveauveränderungen. Später faßte SVEN LOVÉN (1863) die damaligen Kenntnisse zu der Ansicht zusammen, daß die Ostsee nach der Eiszeit zuerst ein Eismeer gewesen sei, dann ein Süßwassersee wurde, um schließlich mit der Nordsee in Verbindung zu treten. Die

groben Züge der Geschichte des Baltischen Meeres waren somit schon damals in der Hauptsache nach richtig erfaßt. Andere Stadien sind indessen in die Geschichte später eingefügt worden.

Der Baltische Eissees. — Nachdem das große Landeis sich vom norddeutschen Landrücken nach N zurückgezogen hatte, staute es zwischen sich und der genannten Wasserscheide Wasser auf, und der so entstandene eisgestaute See wurde natürlich mit dem Zurückweichen der Eismassen immer größer. So wurde der Baltische Eissees (*Eisstauee*) gebildet, der mit der Zeit das ganze Becken der südlichen und mittleren Ostsee einnahm, bis er nach dem Rückzug des Eisrandes bis zum N-Ende des Berges Billingen in Wästergötland dort einen neuen Abfluß bekam; der bisherige hatte durch den Großen Belt stattgefunden. Um diese Zeit also, etwa 11 000 Jahre vor unserer Zeitrechnung, entleerte sich der Baltische Eissees in einem Zeitraum von kaum 200 Jahren in wenigen Etappen katastrophenartig durch einen neuen Paß, bis er zur Meereshöhe gesenkt wurde, indem die „Billinger Pforte“, deren eine Wand aus dem genannten Berg und deren andere aus dem Eisrand bestand, durch das Zurückweichen des letztgenannten immer breiter und tiefer wurde. Das Meerwasser konnte von W her allmählich einströmen, und so entstand aus dem Baltischen Eissees das sog. *Yoldia*-Meer. Es scheinen mehrere Aufstauungen und Entleerungen miteinander gewechselt zu haben; der ganze Prozeß hatte eine Senkung der Wasseroberfläche von 70 bis 75 m zum Resultat.

Die frühere Ansicht, daß es vor dem *Yoldia*-Stadium in S-Baltikum 2 eisgestaute Seen gegeben habe, zwischen die ein salziges Eismeerestadium, das sog. *Zanichellia*-Meer, eingeschaltet gewesen sei, kann nach der Ansicht der Quartärgeologen jetzt nicht aufrecht gehalten werden.

Über die Fauna des Baltischen Eissees ist sehr wenig bekannt. Es ist nicht unmöglich, daß während des sog. Daniglazials, als der Eisrand eben im Gebiete der Belte und des Öresunds mehrmals oszilliert zu haben scheint und Eisvorstöße mit interstadialen Perioden abwechselten, eine kurzdauernde Verbindung mit dem Meere bestanden hat; doch läßt sich hierüber nichts mit Sicherheit aussagen. Solchenfalls würden euryhaline Tiere aus dem Kattgat ins SW-baltische Gebiet gekommen sein. Die Verbreitung maringlazialer Relikte in gewissen norddeutschen Binnenseen, wohin sie offenbar durch Eisstauung hinaufgeschleußt wurden, spricht für eine solche Möglichkeit (vgl. EKMAN 1930); dabei wäre besonders an den Öresund als den Einwanderungsweg zu denken.

Die Hauptfauna muß aber aus kälteliebenden und eurythermen Süßwassertieren zusammengesetzt gewesen sein. Aus den Ablagerungen des Baltischen Eissees in der Gegend um Leningrad sind außerdem Reste des Welses (*Silurus glanis*) gemeldet worden⁴⁾.

⁴⁾ Etwa in derselben Gegend hat der Wels seine heutige N-Grenze, weshalb ein Fund hier schon aus der spätglazialen Zeit nicht gerade zu erwarten war. Es wäre deshalb erwünscht, wenn als Beweis etwas mehr als ein bloßer Tiername (in der Abhandlung JAKOWLEFFS 1923) angeführt werden könnte.

Das *Yoldia*-Meer. — Als der Baltische Eissee durch die Billinger Pforte bis zur Meeresoberfläche gesenkt worden war und nachdem dann das Inlandeis den tiefer gelegenen Boden der nächsten nördlicheren Gegend frei gelassen hatte, konnte das Salzwasser ins

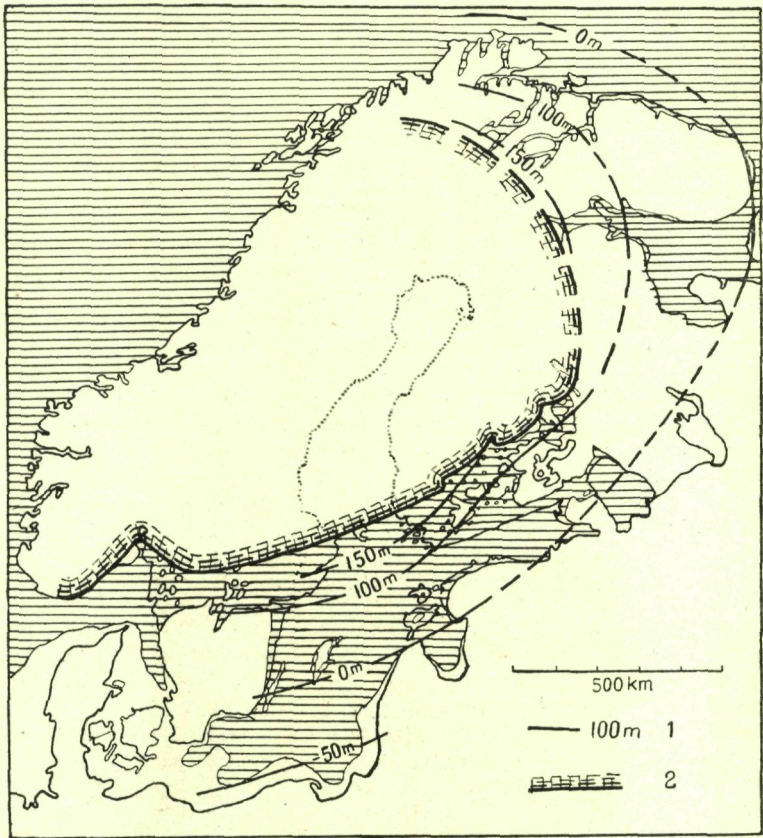


Fig. 12. Das *Yoldia*-Meer. — 1 Isobaren; 2 der Eisrand. — Aus SAURAMO.

Baltische Becken einströmen, und das *Yoldia*-Meer wurde gebildet. Es ist nach der Muschel *Portlandia arctica* (früher *Yoldia a.*) benannt, und bedeckte weite Gebiete, die heute Land sind⁵⁾ (Fig. 12). Wegen der ungleichen Landhebung liegen indessen die höchsten Uferlinien des *Yoldia*-Meeres in verschiedener Höhe. An der S-Küste der Ostsee dürften sie sogar beträchtlich unterhalb des jetzigen Meeresspiegels

⁵⁾ Als *Yoldia*-Meer wird fälschlich bisweilen auch das gleichzeitig bestehende Wskandinavische Eismeer bezeichnet.

liegen, während sie am Billingen in etwa 130 m ü. d. M. gelegen haben. Die Verbindung des *Yoldia*-Meeres mit dem Weltmeer scheint nur durch Mittelschweden, über die jetzige Provinz Närke, gegangen zu sein; mit dem Weißen Meer scheint es, entgegen einer früheren Ansicht, keine Kommunikation gehabt zu haben.

Die Fauna des *Yoldia*-Meeres war keine echte Meeresfauna, was offenbar darauf beruht, daß wegen der verhältnismäßig schmalen und seichten Verbindung mit dem Weltmeer und der großen Massen von Fluß- und Schmelzwasser, die sich in das *Yoldia*-Meer ergossen, dieses einen stark herabgesetzten Salzgehalt hatte. Nur in der Nähe der Meerenge von Närke konnte sich der Salzgehalt einigermaßen halten, und damit stimmt sehr gut, daß *Portlandia arctica* nur in den W-baltischen Gegenden, am östlichsten bei Stockholm, angetroffen wird. Diese Muschel war also für das *Yoldia*-Meer im allgemeinen nur wenig charakteristisch und übrigens in ihm wie auch im Wänergebiet und in den damit früher zusammenhängenden Wasserstraßen in S-Norwegen nur durch eine Kümmerform vertreten.

Durch Untersuchungen mittels der bekannten exakten chronologischen Methode DE GEERS hat sich ergeben, daß das *Yoldia*-Stadium nur kurze Zeit, von der letzten Ablassung des Eissees gerechnet vielleicht nur 400 Jahre, dauerte.

Der *Ancylus*-See. — Durch fortgesetzte Landhebung wurde die genannte mittelschwedische Meerenge gehoben, wodurch das *Yoldia*-Meer in einen Süßwassersee, den sog. *Ancylus*-See, verwandelt wurde, nach der Schnecke *Ancylus fluviatilis* (Fig. 13) benannt. Diese

B

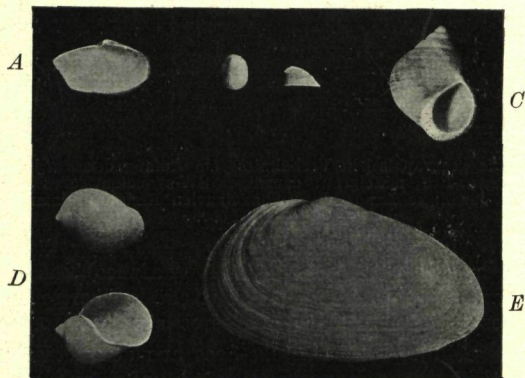


Fig. 13. Leitformen unter den Mollusken zur Geschichte des Baltischen Meeres. A: *Portlandia arctica*; B: *Ancylus fluviatilis*, von oben und von der Seite; C: *Littorina litorea*; D: *Lymnaea ovata baltica*, von oben und unten; E: *Mya arenaria*. *Mya* in $\frac{1}{2}$, die übrigen in nat. Größe. — Original.

Schnecke, die nur in reinem Süßwasser lebt, ist neben Arten der hauptsächlich lakustrischen Gattungen *Lymnaea*, *Planorbis* usw. für die Ablagerungen dieses gewaltigen Süßwassersees charakteristisch.

Die von dem Hauptforscher dieses Stadiums, H. MUNTHE, vertretene Ansicht, daß wir es hier mit einem süßen Binnensee zu tun haben, ist zwar zeitweise angezweifelt worden, hat sich aber nunmehr als unzweifelhaft richtig herausgestellt, nachdem durch Untersuchungen des ehemaligen Abflusses, des sog. Sveaälv (Sveaflusses), festgestellt worden ist, daß dieser mit einer Fallhöhe von reichlich 30 m

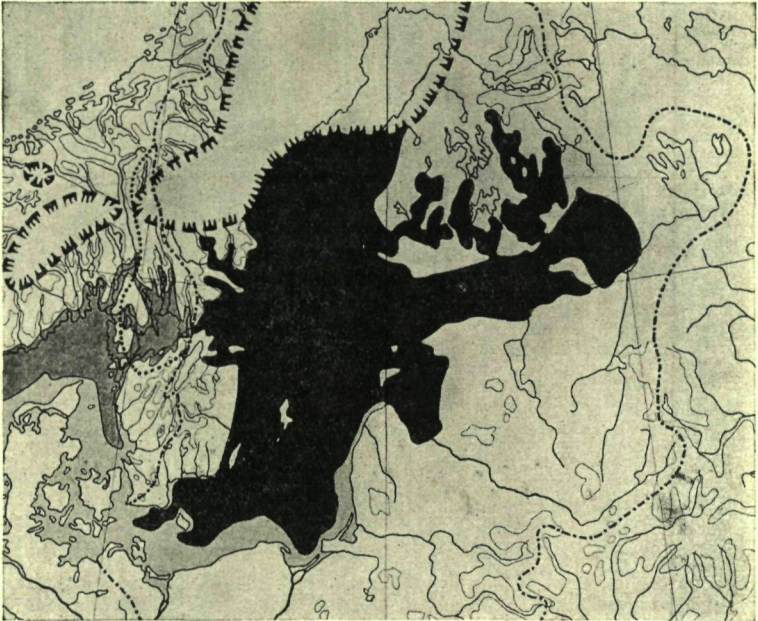


Fig. 14. Die geographischen Verhältnisse am Anfang der *Ancylus*-Zeit. Tiefgrau: der *Ancylus*-See; mittelgrau: damaliges SW-skandinavisches Meer; hellgrau und weiß: damaliges Land. In N-Skandinavien Reste des Inlandeises. Nach L. von Post.

(also zwischen der des Rhein- und des Niagara-falles) und einer Breite von etwa 750 m (die Breite dieser beiden Fälle übertreffend) in die Wänerbucht des W-skandinavischen Meeres stürzte (MUNTHE 1927).

Zur Zeit der Bildung des *Ancylus*-Sees aus dem *Yoldia*-Meer war das zentrale und nördliche Fennoskandia noch tief gesenkt und der Rand des Inlandeises stand über dem südlichen N-Schweden und mittleren Finland (Fig. 14). Mit dem Zurückweichen des Eises wurde in den nördlicheren Gegenden das Land somit erst in der *Ancylus*-Zeit bloßgelegt, und die höchste „marine Grenze“, die S der N-schwedischen Stadt Umeå ihr Maximum mit reichlich 280 m ü. d. M. erreicht, ist in diesen Gegenden somit als Uferlinie des *Ancylus*-Sees, nicht als marine Strandlinie, ausgebildet worden. Die frühe Geschichte des *Ancylus*-

Sees scheint einen recht komplizierten, noch kaum geklärten Ablauf gehabt zu haben.

Im S-Baltikum lag das Land dagegen hoch. Im allgemeinen ist diese Gegend in der ganzen Zeit zwischen dem Rückzug des Eisrandes und dem Einbruch des *Littorina*-Meeres von einer höheren Lage des Landes als der jetzigen ausgezeichnet. Die geographische Ausbildung des S-Baltikums hat einen ziemlich verwickelten Verlauf gehabt. Wahrscheinlich während zwei verschiedener Epochen lagen hier große Teile des Meeresbodens oberhalb der Wasseroberfläche (HÖGBOM 1919). Die erste fiel mit der *Yoldia*-Zeit zusammen, nachdem das Niveau des Eissees durch die Billinger Pforte zum Meeresniveau gesenkt worden war, und dauerte bis Beginn der *Ancylus*-Zeit, somit während ganz kurzer Zeit. Nachdem dann die mittelschwedische Meerenge gehoben worden war, wurde das Wasser des *Ancylus*-Sees wegen der in den nördlicheren Gegenden stärkeren Landhebung immer mehr nach S verschoben, bis es den Paßpunkt der damals gehobenen Darsser Schwelle erreichte und sich dort einen neuen Weg durch die Darsser Rinne (Kadettrinne) und den Großen Belt ins Weltmeer bahnte. Damit versiegte der Sveaälv. Der Betrag der *Ancylus*-Transgression war in den S-baltischen Gegenden ganz erheblich. Die Insel Gotland z. B. wurde kleiner, als sie jetzt ist. Die neuen Abflußverhältnisse verursachten dagegen eine Senkung des Wasserstandes, wodurch neue Ufergebiete wieder trockengelegt wurden.

Beweise für eine höhere Lage des S-Baltikums zwischen Eisrückzug und *Littorina*-Zeit bilden u. a. vom Meeresboden heraufgeholt Baumstrünke und Torfstücke. Die aus größter Tiefe stammenden Strünke wurden in 35 bis 37 m Tiefe vor S-Schonen und in 35 m Tiefe S von Bornholm gefunden. Die Torfstücke wurden pollenanalytisch untersucht und erwiesen dabei eine Herkunft aus der spätborealen Zeit, also aus der letzten Hälfte der *Ancylus*-Zeit (ISBERG 1927). Andere der tieferen Funde wurden vor Pommern in 16 bis 22 m Tiefe gemacht. Die 40 m-Tiefe muß zu der genannten Zeit an der Küste Schonens trockengelegen haben, und die S-Küste des Baltischen Meeres war wenigstens ebenso hoch, wahrscheinlich noch höher gehoben. Bornholm war damit durch eine breite Brücke mit N-Deutschland verbunden. Fig. 14 soll die wahrscheinlichen Verhältnisse zu Beginn der *Ancylus*-Zeit veranschaulichen. MUNTHE hat neuerdings (1927, p. 81) die bisherigen Resultate zu der Ansicht zusammengefaßt, daß die Gegend um Travemünde vor der *Ancylus*-Zeit um wenigstens 34 m (wahrscheinlich sogar um 45 bis 46 m oder 58 bis 59 m) höher gelegen habe als heute.

Auf die Ausbreitung der Süßwasserfauna nach Skandinavien übte der *Ancylus*-See einen stark fördernden Einfluß aus, was uns hier aber nicht weiter beschäftigen soll. Die stenohalinen marinen Tiere wurden natürlich vernichtet, die ausgeprägt eurýhalinen konnten aber weiterleben.

Das *Littorina*-Meer. — Sowohl durch eine Senkung der S-baltischen Erdkruste als auch durch die eustatische Hebung des Wasserstandes der Ozeane durch die fortschreitende Eisschmelzung in den Polargegenden wurden mit der Zeit die Täler des Öresunds und der Belte sogar noch etwas tiefer unter die Meeresoberfläche als jetzt gesenkt, salziges Wasser konnte ins baltische Becken sogar in größerer

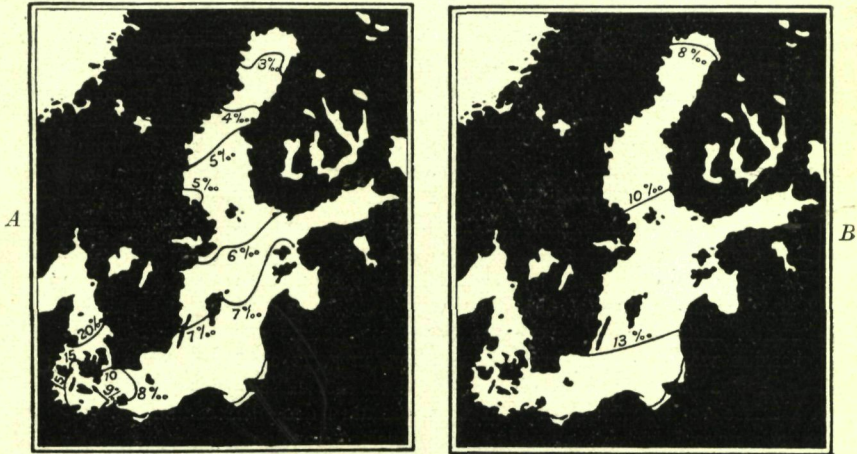


Fig. 15. Der Salzgehalt des Oberflächenwassers im heutigen Baltischen Meer (A) und im *Littorina*-Meer (B). — Nach O. PETERSSON.
(Das Areal des *Littorina*-Meeres ist zu klein dargestellt.)

Menge als jetzt eindringen. Ein neues Stadium des Baltischen Meeres wurde damit eingeleitet: Das *Littorina*-Meer entstand, genannt nach der Gemeinen Strandschnecke (*Littorina litorea*), die in diesem Meer eine weit größere Verbreitung als in der heutigen Ostsee erreichte. Das Wasser des *Littorina*-Meeres war nämlich, wie erwähnt, infolge der genannten Vertiefung der Meerengen und der infolgedessen erleichterten Einstromung von Wasser aus dem Kattegat salziger als das heutige Ostseewasser (Fig. 15). Als der Salzgehalt sein Maximum erreicht hatte, war er bei Gotland etwa ebenso hoch (12‰) als jetzt im Großen Belt. Die Beweise dieses höheren Salzgehaltes haben Studien über die damalige innere Verbreitungsgrenze einiger Mollusken geliefert. So war die genannte *Littorina litorea* bis Sundsvall ($62^{\circ} 20' N$) verbreitet, während sie heute ihre Grenze eben diesseits Malmö und Kjöge und bei Warnemünde und Rügen findet. *Rissoa membranacea* lebte in der *Littorina*-Zeit noch bei Åland, jetzt aber nicht mehr innerhalb des Öresunds; die Auster (*Ostrea edulis*) kam im Großen und Kleinen Belt (nicht aber im Öresund) vor; man kennt sie aus dieser Zeit fossil sogar in der Kieler und der Neustädter Bucht der Deutschen Beltsee⁶⁾

⁶⁾ Diese Benennung dürfte dem üblichen, aber zweideutigen und sehr wenig geeigneten Namen „Westliche Ostsee“ vorzuziehen sein. Über die Einteilung und Terminologie des Baltischen Meeres im allgemeinen s. EKMAN 1931.

(NORDMAN 1903). Austernschalen bilden die Hauptmasse der meisten dänischen Kjökkenmöddinger, die eben in der fraglichen Zeit gebildet wurden und deren mehrere an den Küsten der Beltsee liegen. Andere Beispiele des weiteren Eindringens der Meeresfauna ins *Littorina*-Meer ließen sich noch anführen.

Auch der gemeine Seehund (*Phoca vitulina*), der gewöhnlich nicht N von Gotland lebt und seine äußerste baltische N-Grenze jetzt bei der Höhe der Insel Gotska Sandön hat, lebte früher, wahrscheinlich in der *Littorina*-Zeit, bedeutend nördlicher, sogar noch bei 64° N im Bott-nischen Busen. Möglicherweise hat dies etwas mit dem erhöhten Salzgehalt zu tun; daß es nicht mit der höheren Temperatur zusammenhängt, geht daraus hervor, daß die Art sowohl im Weißen Meer als an der W- und sogar O-Küste Grönlands lebt.

In der Größe einiger Mollusken hat man ebenfalls Anzeichen eines höheren Salzgehaltes gesehen. *Cardium edule* und *Mytilus edulis* z. B. waren während der *Littorina*-Zeit im Baltischen Meere größer, als sie jetzt an den gleichen Orten sind. Wenn das in den meisten Fällen wohl auch mit dem Salzgehalt in Zusammenhang steht, so darf doch nicht vergessen werden, daß die (maximale) Größe auch jetzt in ein und derselben Gegend oft sehr variabel ist und offenbar auch mit der Nahrungszufuhr schwankt. So ist *Macoma baltica* jetzt wegen reichlicherer Nahrung in den inneren Buchten des Finnischen Busens oft größer als in den äußeren Schären, ja sogar größer als in den *Littorina*-Zeit-Ablagerungen (LUTHER 1908).

Der hohe Salzgehalt des *Littorina*-Meeres wurde natürlich nicht mit einem Mal erreicht. Anfangs trat ein durch niedrigeren Salzgehalt ausgezeichnetes Übergangsstadium ein, das u. a. durch die Brackwasser-Diatomeen *Campylodiscus clypeus* und ein paar *Mastogloia*-Arten charakterisiert ist, weshalb man bisweilen von einem *Clypeus*-, bzw. *Mastogloia*-Meer gesprochen hat. Im N-baltischen Gebiet bilden die Ablagerungen dieses Übergangsstadiums die höchste Grenze (maximale Höhe etwa 120 bis 130 m) des *Littorina*-Meeres (s. lat.), während in S-Baltikum wegen der späteren sog. *Littorina*-Transgression die höchste Grenze vom salzreicheren eigentlichen *Littorina*-Stadium erreicht wurde (MUNTHE 1931).

Die Klimaverbesserung, die schon am Ende der *Ancylus*-Zeit eine etwas höhere Sommerlufttemperatur als die jetzige herbeigeführt hatte, setzte fort und erreichte in der *Littorina*-Zeit ihr Maximum. Die Lufttemperatur des VII. dürfte da in S-Schweden um 2 bis 2.5° C höher als jetzt gewesen sein; es war die postglaziale Wärmezeit. Wie schon S. I. b 13 erwähnt, war das baltische *Littorina*-Stadium mit dem atlantischen *Tapes*-Stadium synchron. Für eine direkte Beurteilung der Wassertemperatur des *Littorina*-Meeres entbehren wir indessen des nötigen Tatsachenmaterials.

Spätere Stadien. — Mit der Zeit nahm der Salzgehalt des *Littorina*-Meeres wieder ab, weil die Belte und der Öresund weniger tief wurden. Nach einer Ansicht hing dies davon ab, daß nach dem Aufhören der Wärmezeit die erhöhte Akkumulation von Landeis in den

Polargegenden eine eustatische Senkung der Ozeanoberfläche zur Folge hatte. In der Fauna machte sich die stärkere Aussüßung des Baltischen Meeres durch Einwanderung einiger Süßwassermollusken bemerkbar, unter denen *Lymnaea ovalis baltica* (Fig. 13 D) die bekannteste ist, nach welcher dieses Stadium als *Lymnaea*-Meer bezeichnet wurde. Als stenohaline Brackwasserform war indessen die genannte *Lymnaea* auch für jenes Übergangsstadium charakteristisch, das den *Ancylussee* mit dem *Littorina*-Meer verband, weshalb man bisweilen ein früheres *Lymnaea*-Meer, das etwa mit dem genannten *Clypeus*- oder *Mastogloia*-Meer zusammenfiel, von einem späteren unterscheidet. Der Eintritt des späteren *Lymnaea*-Meeres erfolgte erst am Anfang der Bronzezeit. Noch später, in der letzten Hälfte der Eisenzeit oder vielleicht sogar erst in historischer Zeit, wanderte noch ein Mollusk ein, die Klaffmuschel (*Mya arenaria*), die wir ja auch an der skandinavischen W-Küste als sehr späten Eindringling kennen gelernt haben. Nach ihr

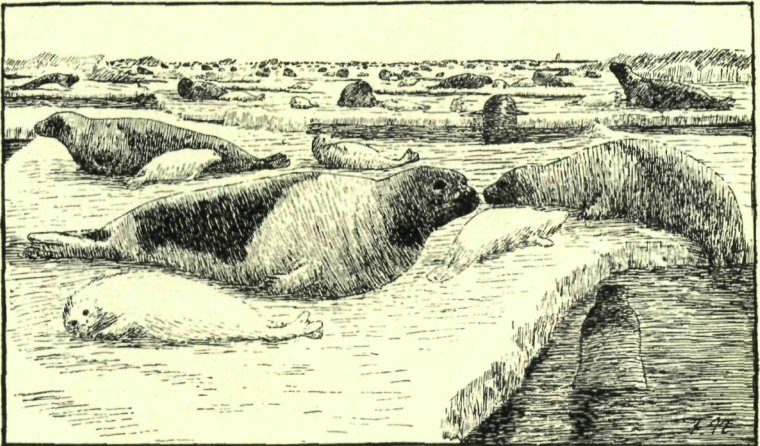


Fig. 16. Sattelrobbe (*Phoca groenlandica*), ♀ und Junge auf dem Treibeis.
Nach NANSEN.

hat man das letzte Stadium in der Entwicklungsgeschichte des Baltischen Meeres als *Mya*-Meer bezeichnet. Das spätere *Lymnaea*-Meer und das *Mya*-Meer sind jedoch nur als Einheit zusammengenommen den früheren Hauptstadien gleichwertig; sie vertreten das jetzige Baltische Meer gegenüber dem *Littorina*-Meer. Mit dem Eintritt des späteren *Lymnaea*-Stadiums traten sowohl in dem hydrographischen Zustand als auch in den Hauptzügen der Fauna die jetzigen Verhältnisse ein. Das sog. *Mya*-Meer wich von dem späteren *Lymnaea*-Meer nur faunistisch, nicht aber hydrographisch ab und ist aus diesem Grund nicht als selbständiges Stadium aufzufassen.

Ein Glazialrelikt im *Littorina*-Meer. — Unter den Tierarten des *Littorina*-Meeres beansprucht die Sattelrobbe (*Phoca groenlandica*; Fig. 16) unsere besondere Aufmerksamkeit (vgl. EKMAN 1922).

Jetzt ist diese Art, die nur auf dem Eise Junge wirft, auf die arktischen Treibeisgebiete beschränkt, wo sie ihre südlichsten Fortpflanzungsgebiete an der amerikanischen Seite vor Neufundland und im St.-Lorenz-Golf, an der europäischen bei NO-Island und im Weißen Meer hat. Wenn somit ihr schon erwähntes spätglaziales Auftreten an den skandinavischen Küsten als ganz natürlich erscheint, ist ihr allgemeines Vorkommen noch während der *Littorina*-Zeit, somit der postglazialen Wärmezeit, im Baltischen Meere und an der dänischen

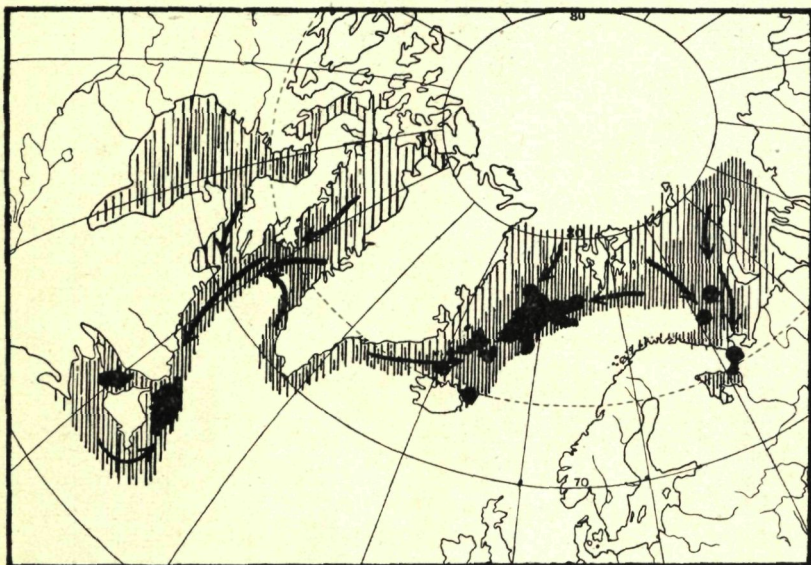


Fig. 17. Das Verbreitungsgebiet der Sattelrobbe (*Phoca groenlandica*).
Dichte Strichelung: zahlreiches, lichte Strichelung: weniger zahlreiches Vorkommen.
Schwarz: Fortpflanzungsgebiete. Pfeile: Wanderung nach dem Fortpflanzungsgebiet.
Nach NANSEN und WOLLEBAEK.

Wie es sich mit der Verbreitung der Sattelrobbe im pazifischen Gebiet und den angrenzenden Teilen des Eismeres verhält, scheint noch nicht ganz entschieden zu sein.

Kattegatküste um so überraschender (Fig. 18). Die reichen Funde zeigen, daß es sich hier nicht um zufällig vom Nördlichen Eismeer eingewanderte Individuen handeln kann, sondern daß das Baltische Meer während der *Tapes-Littorina*-Zeit einen guten festen Stamm von Sattelrobben hatte. Diese Funde sind vor allem an den menschlichen Wohnplätzen der jüngeren Steinzeit gemacht worden und zeigen, daß diese Robbe an mehreren Stellen in bedeutend größerer Zahl als andere Seehunde erlegt wurde. Allem Anschein nach war diese Art im *Littorina*-Meer ein Relikt aus dem *Yoldia*-Meer. Daß noch kein Fund aus der *Ancylus*-Zeit gemacht wurde, spielt hierbei kaum eine Rolle; denn aus dieser Periode sind an der damals offenen Küste archäologische Funde bisher noch nicht gemacht worden.

Wie diese arktische Robbe während der Wärmezeit in diesen südlichen Breiten leben konnte, erfordert natürlich eine besondere Erklärung. Es ist in diesem Zusammenhange von Interesse zu erfahren, daß diese im Eismeer so deutlich an das Treibeis gebundene Form in

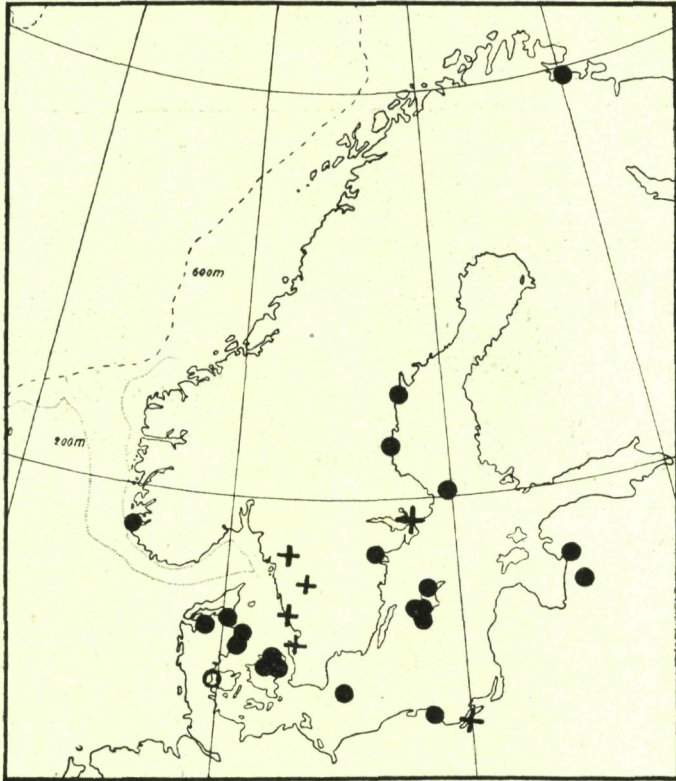


Fig. 18. Die europäischen Fundorte der fossilen Sattelrobbe (*Phoca groenlandica*). Kreuze: spätglaziale Funde (beim Frischen Haff präglazial); schwarze Kreise: Funde aus der *Tapes-Littorina*- oder aus späterer Zeit; der weiße Kreis in S-Jütland: Fund aus unbekannter Zeit. — Original.

ihrem südlichsten heutigen Gebiet, dem St.-Lorenz-Golf, zwar auf dem Eise gebärt, aber von ihm sonst unabhängig ist, da sie das ganze Jahr über in dieser gegen den Ozean recht gut abgeschlossenen Meeresbucht, die etwa von der Größe der eigentlichen Ostsee ist, bleibt. Die Eisverhältnisse des *Littorina*-Meeres während der Fortpflanzungszeit im Vorfrühling dürften wohl das Entscheidende gewesen sein. Wie gestalteten sie sich? Trotz des wärmeren Klimas war vielleicht eine stärkere Eisbildung als jetzt vorhanden. Die reichlichere Einströmung von Salzwasser hatte zur Folge, daß die Schicht des süßen Wassers,

die das salzige Tiefenwasser bedeckte, dünner war. Wenn die obere Grenze des 9⁰/₀₀-Wassers bei Bornholm etwa 8 bis 10 m und bei Gotland 15 bis 20 m höher als jetzt läge, so würde nach O. PETERSSON (1914) die Ostsee in kalten Wintern zufrieren. In der südlichen Ostsee würde man damit „die reiche Heringsfischerei des Mittelalters zurückbekommen, aber gleichzeitig die kalten Winter des Mittelalters mit Eisbelegung der Ostsee, sowie ein kaltes, kontinentales Winterklima in Schonen, ungefähr so wie zur Zeit TYCHO BRAHES“. Vielleicht war etwas Derartiges die Ursache dafür, daß zu gewissen Jahreszeiten (wohl im Winter) oder in manchen Jahren die Sattelrobbe sogar in der Beltsee und im S-Kattegat auftreten konnte; daß sie nur in den N-Teilen des Baltischen Meeres, die ja auch zur fraglichen Zeit die kältesten gewesen sein müssen, ihr Fortpflanzungsgebiet hatte, muß wohl als sehr wahrscheinlich gelten. Wenn man den außerordentlich umfangreichen heutigen Wanderungen der Sattelrobbe im Eismeer Rechnung trägt (Fig. 17), so wird man eine Wanderung vom Bottnischen Busen nach den dänischen Inseln als eine sehr mäßige Ortsveränderung der Sattelrobbe, dieses Bewältigers großer Distanzen, finden (vgl. NANSEN 1924). Wahrscheinlich waren aber im *Littorina*-Meer die Existenzbedingungen für die Sattelrobbe nicht gerade günstig. Die baltischen Tiere waren auffallend klein, und das allmähliche Aussterben der Art wurde vielleicht schon in der *Littorina*-Zeit durch eintretende Degeneration eingeleitet. Funde bei den N-schwedischen Städten Söderhamn und Sundsvall machen es wahrscheinlich, daß die Sattelrobbe erst im Bronzealter oder sogar im Eisenalter in Baltikum ausstarb.

Ausrottung seitens des Menschen dürfte auch kräftig mitgespielt haben. Unter den jetzt in den europäischen Meeren gejagten Seehunden wird nämlich die Sattelrobbe am leichtesten erlegt, sowohl auf dem Treibeis als auch an den Küsten; dazu kommt noch, daß die Jungen während ihrer 3 bis 4 ersten Wochen hilfloser sind als die anderer Robben, da sie während dieser Zeit nicht ins Wasser gehen können. Das muß der Art im Kampfe gegen die Steinzeitjäger offenbar verhängnisvoll geworden sein.

Während die Sattelrobbe im Material der steinzeitlichen Siedlungen auf der Hauptinsel von Gotland und besonders auf Åland entschieden zahlreicher vertreten ist als die 3 übrigen im *Littorina*-Meer lebenden Seehundarten, liegen die Verhältnisse auf der Insel Stora Karlsö vor der W-Küste Gotlands und in den dänischen Kjökkenmöddingern gerade umgekehrt (WINGE 1903; PIRA 1926). Besonders die Kegelrobbe (*Halichoerus grypus*) ist hier viel zahlreicher gewesen. Das dürfte so zu verstehen sein, daß die Sattelrobbe ihre eigentliche Heimat in den inneren, stärker mit Eis belegten Teilen des Baltischen Meeres hatte, von wo aus sie Streifzüge nach dessen südwestlichen Gegenden unternahm. An der norwegischen W-Küste, von der mehrere subfossile Funde anderer Robben vorliegen, ist diese Art nur von einer Stelle bekannt.

Die hier gegebene Deutung wird durch einige Fossilfunde der Ringelrobbe (*Phoca hispida*; syn. *Ph. foetida*) bestätigt. Diese aus-

geprägt nördliche Art, deren regelmäßige Verbreitung heute Gotland nicht mehr einschließt, sondern erst etwas weiter N im baltischen Gebiet beginnt, kennt man fossil aus der *Littorina*-Zeit von dieser Insel; sie ist außerdem in Kulturfunden aus der gleichen Zeit sowohl von Gotland als auch aus der Höhle Stora Förvar auf der nahegelegenen Insel Stora Karlsö zusammen mit der Sattelrobbe in ziemlich großer Individuenzahl vorhanden (PIRA 1926). Auch in Dänemark sind ein paar Funde aus der jüngeren Steinzeit gemacht worden. Immerhin ist die Möglichkeit nicht ganz von der Hand zu weisen, daß in der Geschichte dieses jagdbaren Tieres der Mensch eine größere Rolle als das Klima gespielt hat.

Daß die Sattelrobbe während der Wärmezeit und die Ringelrobbe bis in die Jetztzeit im Baltischen Meere als Relikte zurückblieben, hängt wohl sicherlich nicht nur vom Klima, sondern auch von der Form dieses Meeres ab: der weiten Ausdehnung gegen N und der S-Lage der sehr engen Verbindungen mit dem Weltmeer. Als den beiden Robben das Klima im S ungünstig wurde, lag es für sie am nächsten, sich nach N zurückzuziehen; aber hier, im Bottnischen und Finnischen Busen, war ihnen der Weg weiter nach N versperrt, und so mußten sie in der Ostsee zurückbleiben. Ein Rückzug nach S in milderes Klima wäre für diese Tiere ja ganz unnatürlich; und wenn sie, etwa in der Beltsee angelangt, nördliche Richtung hätten einschlagen wollen, so würden sie im Kattegat und Skagerak auf noch wärmeres Wasser gestoßen sein. Man würde sich überhaupt keine für die Entstehung von Glazialrelikten — rein geographisch gesprochen — geeignetere Abgrenzung als die des Baltischen Meeres denken können.

Heutige Glazialrelikte des Baltischen Meeres

Bekanntlich gibt es einige Tierarten, die ihre Hauptverbreitung im Nördlichen Eismeer haben und an der N- und W-Küste der skandinavischen Halbinsel fehlen oder wenigstens sehr selten sind, aber im Baltischen Meere, besonders in dessen mittleren und nördlichen Teilen, wieder beheimatet sind. Die baltischen Stämme sind somit von den arktischen gänzlich isoliert. Es ist nicht möglich, diese baltische Verbreitung als Folge einer unter den jetzigen Verhältnissen stattfindenden Einwanderung zu deuten, sondern die betreffenden Arten sind unzweifelhaft echte Relikte seit der *Yoldia*-Zeit, in der die arktische Fauna rings um die skandinavische Halbinsel eine kontinuierliche Verbreitung hatte. Die betreffenden Arten sind:

Mammalia: *Phoca hispida* (syn. *Ph. foetida*),

Pisces: *Cottus quadricornis*,

Crustacea: *Mesidothea entomon* (syn. *Idothea e.*, *Chiridothea e.*),

Pontoporeia affinis,

P. femorata,

Mysis oculata,

M. mixta,

Limnocalanus grimaldii,

Priapulida: *Halicryptus spinulosus*,

Mollusca: *Astarte borealis*,

Hydrozoa: *Halitholus cirratus*.

Nach der allgemeinen Verbreitung kann man diese Arten auf drei Gruppen verteilen, die sich auch im baltischen Gebiete verschieden verhalten.

Eine Gruppe ganz euryhaliner Arten erträgt sowohl den vollen Salzgehalt des Meeres als auch das reine Süßwasser der Binnenseen; hierher gehören *Phoca*, *Cottus* und *Mysis oculata*. Für diese Tiere spielt die Temperatur natürlich eine größere Rolle als der Salzgehalt (vgl. aber unten über *Mysis*); sie bewohnen deshalb im Baltischen Meere hauptsächlich seine nördlichen, inneren Teile. Die Ringelrobbe geht nur selten S bis nach Gotland oder bis an die gegenüberliegenden Festlandküsten; dahingegen ist sie in der nördlichen Ostsee und im Bottnischen und Finnischen Busen sehr gemein. Auch sie wirft ihre Jungen auf dem Eise und ist deshalb von der Vereisung abhängig (vgl. die Karte über die Dauer der Vereisung in der Abhandlung von B. SCHULZ in diesem Werke, S. I. d 54). Die in der Beltsee sehr selten gefundenen Exemplare waren offenbar nur wandernde Fremdlinge. Dasselbe gilt von der skandinavischen W-Küste, wenigstens S von Bergen. Erst O des norwegischen Finmarken beginnt wieder das Wohngebiet dieser Robbe.

Cottus quadricornis ist zwar einmal bei Rügen gefunden, lebt aber nicht regelmäßig S von Kalmar oder W der Danziger Bucht. An

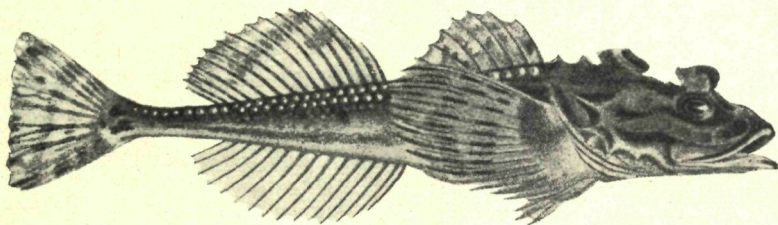


Fig. 19. *Cottus quadricornis*; Exemplar aus der Ostsee. — Nach F. A. SMITT.

der skandinavischen W- und N-Küste fehlt er gänzlich, seine nächsten Fundorte liegen im Weißen Meer. In den arktischen Gegenden ist er zirkumpolar (Fig. 19).

Mit ihm stimmt *Mysis oculata* (die baltische Form hält die Mitte zwischen der Hauptart und der var. *relicta*) in ihrer baltischen und N-europäischen marinen Verbreitung fast ganz überein; nur scheint sie in der Ostsee S von 59° N sehr selten zu sein. Da dies kaum von der Temperatur abhängen kann, so hat man wohl anzunehmen, daß die relikte baltische Form im Gegensatz zur arktischen Stammform den Salzgehalt der südlichen Ostsee nicht erträgt (EKMAN 1914). Eine Erklärung hierfür ist zur Zeit nicht zu geben. Durch diese Eigenschaft leitet *Mysis* zu den folgenden Arten über.

Eine zweite Gruppe bilden die Brack- und Süßwasserarten: *Mesidothea entomon* (Fig. 20), *Pontoporeia affinis* und *Limnocalanus*

grimaldii. Ihre Stammformen im Eismeer leben nur im Brackwasser der Flußmündungen (*M. entomon* ist oft mit der in ganz salzigem Wasser lebenden *M. sibirica* verwechselt worden, und *P. affinis* wurde bisweilen unrichtig von *P. femorata* hergeleitet; vgl. EKMAN 1918). Die baltische Verbreitung ist derjenigen der erstgenannten Gruppe sehr ähnlich, weil diese Tiere im S-Teil der Ostsee spärlich sind; nur *P.*



Fig. 20.
Mesidothea entomon; Exemplar aus der Ostsee. — Nach v. HOFSTEN.

affinis ist auch hier einigermaßen gemein, erträgt aber nach THULIN nicht andauernd einen Salzgehalt von mehr als 13 bis 15‰, weshalb sie in der S-Ostsee die tieferen Wasserschichten meidet. Als Beispiele mögen Verbreitungskarten von *Pontoporeia affinis* und *Limnocalanus grimaldii* (Fig. 21, 22) gegeben werden.

Wenn wir das baltische Reliktengebiet dieser Arten mit dem arktischen Verbreitungsgebiet der Stammformen vergleichen, so ergibt sich eine sehr interessante Tatsache. *Mesidothea entomon* wurde in mehreren Flußmündungen und unteren Flußläufen des eurasischen Eismeres und des Beringmeeres gefunden, am westlichsten am Varangerfjord⁷⁾. Für *Pontoporeia affinis* sind als arktische Fundorte 3 sibirische Flußmündungen und ein Ort in Kanada

anzuführen, und für *Limnocalanus grimaldii* kennt man, vom Kaspische abgesehen, als marine Fundorte nur 3 sibirische Flußmündungen oder Brackwassergebiete. Auch wenn wir die Möglichkeit zugeben müssen, daß die arktische Verbreitung dieser Tiere zum großen Teil unbekannt ist, so ist es doch wahrscheinlich, daß der baltische Reliktenbestand mit dem arktischen Ursprungsbestand an Individuenreichtum wetteifern kann oder ihn sogar übertrifft. Es könnte unter solchen Umständen vielleicht fraglich erscheinen, ob der Reliktbegriff für diese baltischen Stämme wirklich anwendbar ist. Die Bedenken müssen aber fallen, da das arktische Gebiet doch sicher das primäre, das baltische das sekundäre ist. Die Kernfrage des Reliktbegriffes ist in der historischen Entwicklung der Verbreitungsver-

⁷⁾ Der von einem Verfasser aufgeführte Fundort „Peisen“ ist später unrichtig aufgefaßt worden. Dies ist ein anderer Name jener Gegend am S-Ufer des Varangerfjords, die gewöhnlich Petschenga oder Petsamo genannt wird.

hältnisse und nicht in der gegenseitigen Größe der verschiedenen Bestände zu suchen.

Die dritte Gruppe endlich setzt sich aus Salz- und Brack-

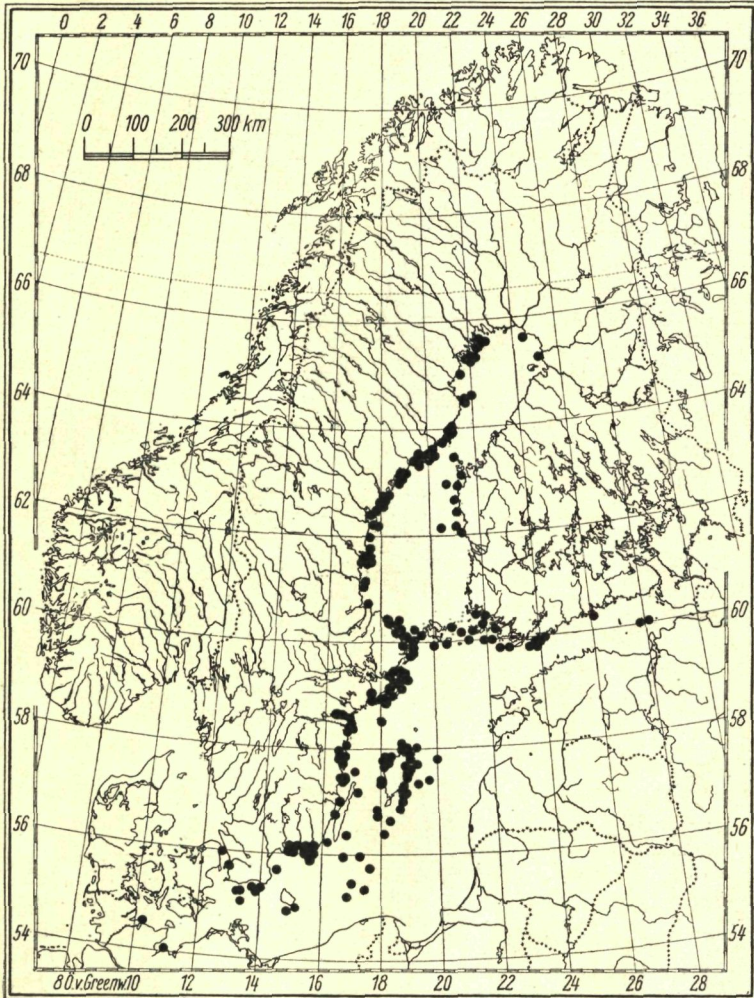


Fig. 21. Die europäischen marinen Fundorte von *Pontoporeia affinis*. — Original.

wasserformen zusammen, somit aus Arten, die ziemlich euryhalin sind, obgleich nicht in demselben Grade wie die der ersten Gruppe. Hierher gehören *Pontoporeia femorata*, *Mysis mixta*, *Hali-cryptus spinulosus*, *Astarte borealis* und *Halitholus cirratus*. Diese Arten sind schon oben (S. I. b 19—22) besprochen worden.

Es sind verschiedene Meinungen zu der Frage geäußert worden, ob die glazialmarinen Relikte von NO her (vom Weißen Meer) oder von W her (durch die mittelschwedische Meerenge) ins Baltische Meer ge-

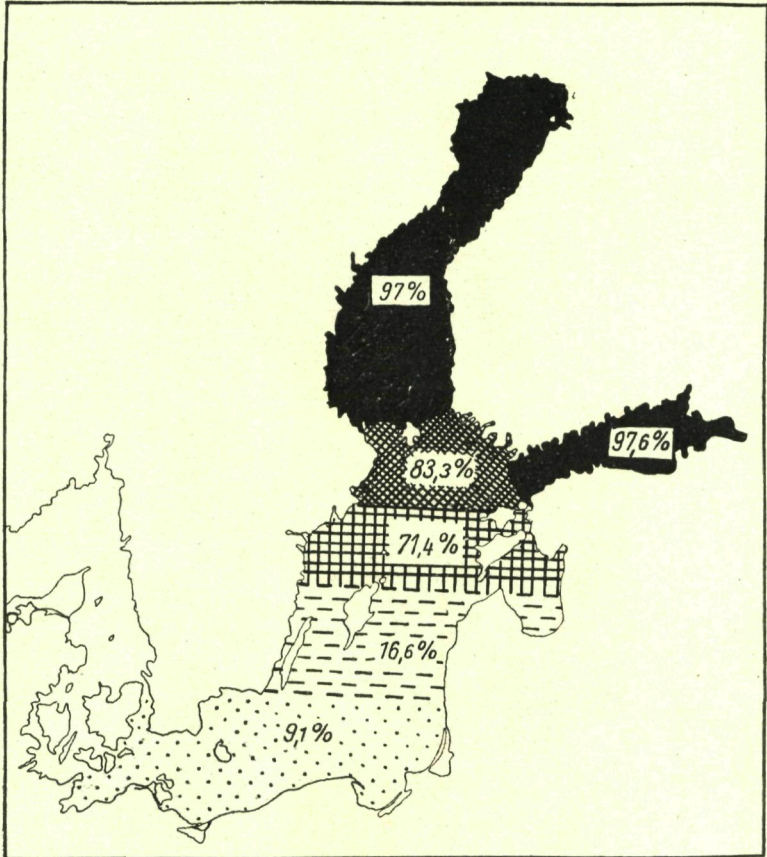


Fig. 22. Das Auftreten des Kopepoden *Limnocalanus grimaldii* im Baltischen Meere. Die Ziffern geben (in % der überhaupt gemachten Fänge) die Zahl der Fänge an, in denen die Art gefunden wurde. — Nach S. EKMAN.

langt sind. Nachdem die Geologen immer entschiedener zu der Ansicht übergegangen sind, daß während der *Yoldia*-Zeit keine Verbindung zwischen Weißem und Baltischem Meer bestanden hat (MUNTHE 1929), so ist eine Einwanderung von W her wahrscheinlicher.

Die hier gegebene Darstellung ist der Geschichte der Nord- und Ostseefauna gewidmet. Die hier nicht besprochenen übrigen tiergeographischen Züge dieser Fauna sind vor allem das Resultat der gegenwärtig wirksamen ökologischen Faktoren. Sie gehören damit

nicht in das Gebiet der historischen, sondern der ökologischen Tiergeographie.

Literatur

- ANTEVS, E.: The last glaciation; in: Amer. Geogr. Soc., Research ser., 17; New York 1928.
 — Shell beds on the Skagerak; in: Geol. Fören. i Stockholm Förhandl., 50; 1928 (1928 a).
- BJÖRCK, W.: Biologisk-faunistiska undersökningar av Öresund. II. Crustacea Malacostraca och Pantopoda; in: Lunds Univers. Årsskr., (NF), Afd. 2, 11; 1915 (Englische Zsfg.).
- BODMAN, G.: Kvantitativ undersökning av en finiglacial och postglacial *Mya*-bank vid Brandshult, Släps s:n, Halland; in: Geol. Fören. i Stockholm Förhandl., 38; 1916.
- BRÖGGER, W. C.: Om de sen-glaciale och postglaciale nivåförändringar i Kristianiafeltet (Molluskfaunan); in: Norges Geol. Unders., 31; Kristiania 1900/01.
- DALY, R. A.: Pleistocene changes of level; in: Amer. J. of Sci., 10; 1925.
- DE GEER, G.: Quaternary Sea-bottoms in Western Sweden; in: Geol. Fören. i Stockholm Förhandl., 32; 1910.
- DUBOIS, G.: Recherches sur les terrains quaternaires du Nord de la France; in: Mém. Soc. Géol. du Nord, 8.1; Lille 1924.
- EKMAN, S.: Studien über die marinen Relikte der nordeuropäischen Binnengewässer, III. Über das Auftreten von *Limnocalanus grimaldii* (de Guerne) und *Mysis oculata* (Fabr.) im Meere, besonders im Ostseebecken; in: Internat. Rev. Hydrob. Hydrogr., 6; 1914. IV. Welches ist die marine Stammform der relikten *Pontoporeia affinis* Lindström?; in: Ebenda, 8; 1918.
 — Vorschläge und Erörterungen zur Reliktenfrage in der Hydrobiologie; in: Ark. f. Zool., 9; 1915.
 — Djuvr världens utbredningshistoria på Skandinaviska halvön. — Stockholm 1922.
 — Die südbaltischen marin-glazialen Relikte und die Stauseetheorie; in: Internat. Rev. Hydrob. Hydrogr., 24; 1930.
 — Vorschlag zu einer naturwissenschaftlichen Einteilung und Terminologie des Baltischen Meeres; in: Ebenda, 25; 1931.
- ERTDMAN, O. G. F.: Some micro-analyses of Moorlog from the Dogger Bank; in: The Essex Natur., 21.3; 1925.
- GAMS, H.: Die Geschichte der Ostsee. Sammelreferat über die neuere Liteatur; in: Internat. Rev. Hydrob. Hydrogr., 22; 1929.
- GEINITZ, E.: Die Meere der Diluvialzeit; in: Ctrbl. f. Mineral. usw.; 1923.
- VON HOFSTEN, N.: Glaciala och subarktiska relikter i den svenska faunan; in: Pop. Naturv. Revy; Stockholm 1913.
 — Die Echinodermen des Eisfjords. Zool. Ergebn. Schwed. Exp. Spitzbergen 1908; in: K. Svenska Vet.-Akad. Handl., 54.2; 1915.
- HÄGG, R.: Stängnäs-kraniet Skalbänk; in: Geol. Fören. i Stockholm Förhandl., 46; 1924.
- HÖGBOM, A. G.: Eine graphische Darstellung der spätquartären Niveauperänderungen Fennoskandias; in: Bull. Geol. Inst. Uppsala, 16; 1919.
 — Nivåförändringarna i Norden; in: Göteborgs Vet.- o. Vitt.-Samh. Handl., 4. följden, 21.3; 1920.
- ISBERG, O.: Beitrag zur Kenntnis der postarktischen Landbrücke; in: Geogr. Annaler; Stockholm 1927.
- JAKOWLEFF, S. A.: Zur Einteilung der Quartärablagerungen der Umgebung von Petersburg; in: Ctrbl. f. Mineral. usw.; 1923.
- JAMESON, T. F.: On the History of the Last Geological Changes in Scotland; in: Quart. J. Geol. Soc., 21; 1865.
- JENSEN, AD. S.: Studien over nordiske Mollusker. I. *Mya*. II. *Cyprina islandica*. III. *Tellina* (*Macoma*); in: Vid. Meddel. Naturhist. Foren. Kjøbenhavn; 1900, 1902, 1905.
 —, & P. HARDER: Post-glacial changes of climate in arctic regions as revealed by investigations on marine deposits; in: Die Veränd. d. Klimas usw., hrsg. vom XI. Internat. Geologenkongr.; Stockholm 1910.
- JESSEN, A.: Vendsysels Geologi; in: Danmarks Geol. Unders. (5), 12; 1918.
 —, V. MILTHERS, V. NORMANN, N. HARTZ, & A. HESSELBO: En Boring gennem de kvartære Lag ved Skårumhede; in: Danmarks Geol. Unders., (5), 25; 1910.
- JOHANSEN, A. C.: Om hydrografiske Faktorens Indflydelse paa Molluskernes Udbredelse i Østersøen; in: Forh. Skand. Naturf., 16 (1916); Kristiania 1918.
- KOLDERUP, C. F.: Bergensfeltet og tilstødende trakter i sen-glacial og postglacial tid (Das Bergengebiet mit Umgebung in spät- und postglazialer Zeit). Mit deutsch. Züsfg.; in: Bergens Mus. Aarbog 1907, 14; 1908.
- KRAMP, P. L.: The Hydromedusae of the Danish waters; in: K. Danske Vid. Selsk. Skr., Naturv. og mathem. Afd., (8), 12.1; 1927.
- LOVÉN, S.: Om Østersjøen. Föredrag vid Skand. Naturf.-Sällsk., 1 (1863); Stockholm 1864.

- LUTHER, A.: Über eine *Litorina*-Ablagerung bei Tvärminne; in: Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica; 32.4; 1909.
- MADSEN, V.: Oversigt over Danmarks Geologi; in: Danmarks Geol. Unders., (5), 4; 1928.
- , C. G. JOH. PETERSEN, H. WINGE, u. a.: Affaldsdynger fra Stenalderen i Danmark. — Köbenhavn 1900.
- MUNTHE, H.: Studier över Gotlands senkvartära historia; in: Sveriges Geol. Unders., (Ca), 4; 1910.
- Studier över *Ancylussjöns* avlopp; in: Ebenda, (C), 346; 1927.
- Några till den fennoskandiska geokronologien och isavsmältningen knutna frågor; in: Ebenda, (C), 358; 1929.
- *Litorinahavet, Clypeushavet och Limneahavet*; in: Geol. Fören. i Stockholm Förhandl., 53; 1931.
- , H. E. JOHANSSON, & R. SANDEGREN: Göteborgstraktens geologi; in: Skrift. utg. till Göteborgs stads 300-årsjubileum, 2; 1923.
- NANSEN, F.: Blant sel og björn. — Kristiania 1924.
- NORRGAARD, O.: Havströmmene og den norske marine fauna; in: K. Norske Vid. Selsk. Skr.; 1914, 1915.
- NORDMANN, V.: Östersens (*Ostrea edulis*) Udbredelse i Nutiden og Fortiden i Havet omkring Danmark; in: Meddel. Dansk Geol. Fören., 9; 1903.
- Molluskfaunaen i *Cyprinaleret* og Mellem-Europas andre Eemvlejringer. — Köbenhavn 1908 (Diss.).
- Postglacial climatic changes in Denmark; in: Die Veränd. d. Klimas usw., hrsg. vom XI. Internat. Geologenkongr. Stockholm 1910.
- La position stratigraphique des dépôts d'Em; in: Danmarks Geol. Unders., 2.47; 1928.
- OHNER, N. H.: Die Mollusken des Eisfjords. Zool. Ergebn. Schwed. Exp. Spitzbergen 1908; in: K. Svenska Vet.-Akad. Handl., 54.1; 1915.
- Några fakta till belysning av skalbanksproblemet (m. engl. Zsfg.); in: Geol. Fören. i Stockholm Förhandl., 49; 1927.
- ÖYEN, P. A.: Kvartärstudier i den sydöstlige del af vort land; in: Vid.-selsk. Skrift. (Math.-naturv. Kl.); Trondhjem 1908.
- PETERSEN, C. G. JOH.: De skalbærende Molluskers Udbredningsforhold i de danske Have indenfor Skagen. — Köbenhavn 1888.
- PETTERSSON, O.: Die Veränderungen der Ostsee und ihr Einfluß auf das Fischleben (schwed., deutsch u. engl.); in: 2. Nordeuropäischer Fischhändler- und Hochseefischereikongreß; Malmö 1914.
- PIRA, A.: On bone deposits in the cave „Stora Förvar“ on the isle of Stora Karlsö, Sweden; in: Acta Zool., 7; Stockholm 1926.
- v. POST, L.: Svea, Göta och Dana älvar; in: Ymer, 49; Stockholm 1929.
- RAMSAY, W.: Geologiens grunder, 3. Aufl. — Stockholm & Helsingfors 1931.
- REID, C.L.: Submerged forests; in: The Cambridge Manuals of Sci. a. Lit.; Cambridge 1913.
- REKSTAD, J.: Kvartäre avleiringer i Østfold; in: Norges Geol. Unders., 91; 1922.
- RINGSTRÖM, T. J.: Vertebratfynd i finiglaciala skalbankar vid Uddevala; in: Göteborgs Vet.-o. Vitt.-Samh. Handl., (4), 33.6; 1928.
- SANDEGREN, R. 1923; s. MUNTHE.
- SÄRS, M.: Om de i Norge forkommande fossile Dyrlevninger fra Kvartärperioden. — Universitetsprogram; Kristiania 1865.
- SAURAMO, M.: The Quaternary Geology of Finland; in: Bull. Comm. Géol. de Finlande, 86; 1929.
- SCHUTTE, H.: Krustenbewegungen an der deutschen Nordseeküste; in: Aus d. Heimat, 40; Stuttgart 1927.
- THULIN, G.: Botenboniteringar i södra Östersjön i samband med fisktrålningar; in: Ut Svenska Hydrogr.-biol. Komm. skrift., 7; 1922.
- WALLERIUS, I. D.: Två geologiskt intressanta platser i Klövedal, Bohuslän; in: Geol. Fören. i Stockholm Förhandl., 44; 1922.
- WINGE, H.: Om jordfyndne Pattedyr fra Danmark; in: Vid. Meddel. Naturh. Fören.; Köbenhavn 1904.
- WOLDSTEDT, P.: Das Eiszeitalter. — Stuttgart 1929.
- WRIGHT, W. B.: The Quaternary Ice Age. — London 1914.
- The raised Beaches of the British Isles; in: First Rep. of the Comm. on Plioc. a. Pleistoc. Terraces, ed. by Union Géogr. Internat.; 1928.