

6. ÜBER MOLLUSKENFAUNEN, KLIMA- UND VEGETATIONS- ENTWICKLUNGEN WÄHREND DES HOLOZÄNS IM OSTALPENRAUM: VERSUCH EINER VERGLEICHENDEN DISKUSSION UNTER BEZUGNAHME AUF AUSSERÖSTERREICHISCHE FUNDSTELLEN

Mehrere Autoren haben sich mit den Überdauerungsmöglichkeiten der heutigen mitteleuropäischen Land- und Süßwassermollusken während der Glazialperioden auseinandergesetzt. Für die Beurteilung der rezenten Verbreitungsbilder ist zweifellos die letzte Vereisungsphase am wichtigsten. Nach ANT (1963a, b) hat fast ein Drittel der rezenten Land- und Süßwassermollusken diese in Mitteleuropa überdauert. Nicht für alle Arten herrschten jedoch hier entsprechende Überlebenschancen. Die diesen Bedingungen nicht gewachsenen Arten bzw. Populationen mussten in Glazialrefugien ausweichen. Als solche sieht ANT (1966) die Ostküste Spaniens, die Westküste Italiens sowie den Raum Oberitalien; von dort ostwärts viele kleine Einzelrefugien bis Kleinasien, die asiatischen Waldgebiete westlich des Ural und Südengland. Einige Arten konnten in den Alpen, an lokalklimatisch begünstigten Stellen (Nunataker) überleben. Von diesen dürften aber postglazial keine größeren Ausbreitungen erfolgt sein.

Postglaziale Ausbreitungen von Gastropoden werden u. a. von ADENSAMER (1937), ANT (1963a, b, 1966, 1969, 1971), KLEMM (1974a), LOŽEK (1964b) diskutiert. In diesem Zusammenhang interessante Studien zur Vegetationsgeschichte und Klimaentwicklung im Ostalpenraum liegen von DRAXLER (1987), DRESCHER-SCHNEIDER (2000), OEGGL (1992, 2003), PESCHKE (1977), vor allem von VAN HUSEN (2000) vor. Aufschlussreiche Befunde enthält die Klimageschichte von KAISER (1993).

Eine markante Verbreitungsgrenze für viele Arten bildete zweifellos der ehemalige Salzachgletscher, doch leben einige gegenwärtig genau in diesem Gebiet (*Renea veneta*, *Platyla gracilis*, *Truncatellina strobili*, *Orcula gularis*, *Orcula tolimensis*, *Argna biplicata excessiva*).

Für einige Arten setzt sich die Nord-Süd-Grenze des Salzachverlaufes noch über die Tauern nach Süden fort, in Kärnten quer durch das Gebiet des ehemaligen Drau-Glet-

schers. Die gegenwärtig westlich des Salzachtales lebende Molluskenfauna ist artenärmer als die östlich davon lebende. KLEMM (1974a: 479–480) vermutet, dass die Ursachen dafür weniger in der im Westen stärkeren Vergletscherung als in der anderen Gebirgsart zu suchen seien: Durch den in einzelne Bergmassive aufgelockerten Alpen-Nordoststrand konnten abwandernde Populationen leichter ins Vorland gelangen, wo Überlebenschancen bestanden, und die Entfernung zum Bayerischen bzw. Böhmer Wald nicht allzu groß war. Die Nördlichen Kalkalpen westlich der Salzach bildeten Barrieren, die ein Ausweichen bzw. Zurückkehren ins bzw. vom bayerischen Alpenvorland erschwerten. Außerdem dürften dort die Lebensumstände wesentlich ungünstiger gewesen sein: Ausgedehnte Sumpf- und Schotterfelder aufgrund der vielen Flüsse, weit abgelegene Mittelgebirge. Deshalb dürften nur wenige Populationen ins bayerische Alpenvorland gelangt sein bzw. dort überlebt haben (siehe auch ADENSAMER 1937: 102).

Westlich der Salzach gibt es auch fast keine Rassen- oder Unterartenbildung; östlich davon, am Alpenostrand oder im Kärntner Becken dagegen findet man heute eine Vielfalt von Arten, sub- und infrasubspezifischen Differenzierungen. Das bedeutet, dass die pleistozänen Ab- und Rückwanderungen, Populationsüberschiebungen und -durchdringungen im heutigen Nordtirol gering gewesen sein müssen. Gegenwärtig noch sind die Lechtaler Alpen für viele Arten eine große Verbreitungslücke, deren Wiederbesiedelung aus östlicher und westlicher Richtung vermutlich noch im Gange ist.

Das Gebiet östlich der Salzach, der Alpenostrand und das Kärntner Becken im Bereich des ehemaligen Drau-Gletschers zeigen tiergeographisch äußerst bewegte Bilder, vor allem das letztere: Durch das sich von Osten öffnende Drau- und Savetal einerseits, andererseits durch die Tatsache, dass die Gurktaler und die Karnischen Alpen genauso wenig wie

die Karawanken solche geographischen Barrieren darstellten wie die Nordtiroler Alpen. Zu den Ab- und Rückwandern konnten noch Neuzuzüge aus Norden und Süden hinzutreten; daraus resultiert die erwähnte hohe Vielfalt in diesen Gebieten.

Die zahlreichen Molluskenfunde aus dem österreichischen Holozän erlauben Rekonstruktionen von Umweltverhältnissen, die diesem jüngsten Abschnitt des Quartärs zugeordnet werden. Entsprechende Untersuchungen für das Pleistozän bzw. das obere Pliozän wurden bereits von FRANK in DÖPPES u. RABEDER (eds.; 1997; viele Beiträge) veröffentlicht.

Verschiedene dem Spätglazial entsprechende Molluskenthanatocoenosen bzw. Vertebratengemeinschaften aus Österreich wurden in diesem Sammelband bereits beschrieben. Es sind dies beispielsweise die folgenden Fundstellen: **Teufelsrast-Knochenfuge** (DÖPPES 1997a: 65–68) im Waldviertel, mit wenigen Molluskenfunden, doch einer Kleinsäuger-Vergesellschaftung, die für kühle Bedingungen typische Arten enthält (Halsband- und Berglemming, Schneemaus, Nordische Wühlmaus), die **Allander Tropfsteinhöhle** im Kalk-Wienerwald mit kaltzeitlichen Elementen unter den Säugetieren (*Crocota spelaea*, *Sicista betulina*, *Microtus nivalis*, *Ochotona pusilla*; DÖPPES u. FRANK 1997a, 1997c: 157–161; die Gastropoden sind jünger als die Vertebraten und wurden von mir als mittelholozän eingestuft), die **Gamssulzenhöhle** im Toten Gebirge (FRANK u. RABEDER 1997l: 171–176; spätglaziale Gastropoden- und Kleinsäuger-Gemeinschaften aus den Sedimenten der Eingangshalle: Sie sind durch die Gastropoden und Arvicoliden ökologisch zu untergliedern in eine kalte Phase, eine darauf folgende warme Phase mit Waldbereichen, in denen Coniferen als vorherrschend angenommen wurden, und dann wieder eine etwas kühlere Periode anschließend; Datierungen rund 14.000 bis 10.000 Jahre v. h.), das **Nixloch** bei Losenstein-Ternberg (FRANK u. RABEDER 1997n: 195–200; Schicht „A“ entspricht p. p. einer kalten Phase des Spätglazials [„Lemmingzeit“], mit einer entsprechenden Mikrovertebratenfauna mit Halsbandlemming, Schneemaus, Schneehuhn, den fossilen Soriciden, Arvicoliden, dem Murmeltier und dem Pfeifhasen; ein Radiocarbondatum aus postcranialen Kleinsäugerknochen, Schicht A: 10.550 ± 150 a BP [VRI-1188]), die **Knochenhöhle bei Kapellen** (FLADERER u. FRANK 1997d: 275–277; Spätglazial/Älteste Dryas?; Datierung von Schneehasen-Knochen: 14.070 ± 100 a BP [GrN-22333]). Dieses Datum ist mit dem Gletschervorstoß der Gschnitz-Phase um 14 ka zu parallelisieren. Eine sehr hohe kontinentale Beeinflussung ist durch den Halsbandlemming, die große Häufigkeit der Schneemaus bei Fehlen von Spitzmäusen sowie durch die Schnee-Eule gegeben. Das Morphotypen-Verhältnis von *Microtus arvalis/agrestis*: *nivalis* beträgt 35:65), die **Große Badlhöhle** im Grazer Bergland

(FLADERER u. FRANK 1997e: 283–290; Kleinsäuger- und Vogel-Vergesellschaftung aus dem Portalbereich/unterer Eingang sowie die Mollusken aus dieser „Kleinsäugerschicht“; $^{14}\text{C}/\text{AMS}$ von Schneehuhn-Knochen: 12.430 ± 95 a BP [VRI -1259], Bölling/Dryas II. Durch die Mollusken wird eine weitgehend offene, stark felsbetonte Landschaft mit Einzelbäumen und Gebüschbewuchs angezeigt, ebenso das Nebeneinander von Kleinlebensräumen unterschiedlicher Feuchtigkeitsbetonung. Im Kleinsäuger-Spektrum kann die Häufigkeit der Spitzmäuse, der Feld- und der Waldmaus als Hinweis auf gemäßigttere Klimaverhältnisse gedeutet werden. Das Verhältnis von *Microtus arvalis/agrestis*: *nivalis*: *oecconomus*: *gregalis* liegt bei 79,4 : 19,0 : 0,8 : 0,8).

Im Folgenden sollen holozäne Entwicklungen in verschiedenen Gebieten des Ostalpenraumes im Zusammenhang mit Befunden aus der Literatur dargestellt werden. Die Fundstelle im **Abri von Elsbethen** (Salzburg) wird besonders in die Diskussion einbezogen, da es hier zum ersten Mal in Österreich möglich war, den Übergang vom Spätglazial ins Postglazial malakologisch detailliert zu analysieren (FRANK 1997z, 1998b) (Abb. 122–123).

Auf der Nordhemisphäre fand der Übergang vom Pleistozän zum Holozän etwa zwischen 12.500 und 9.500 a BP statt (KAISER 1993). Radiocarbon-Daten, Sauerstoff-Isotopenmessungen und geologisch-sedimentologische Untersuchungen zeigen eine Klimaverbesserung am Beginn einer „initialen Strauchphase“ (OEGGL 1992, DRAXLER 1987, VAN HUSEN 2000), die in den Ostalpen großflächig-synchron erfolgte. In Anlehnung an die durch AMS-Daten korrigierte Chronozonierung für das Spätglazial in den Westalpen wäre diese „initiale Strauchphase“ auch in den Ostalpen in die Chronozone Bölling sensu MANGERUD et al. (1974) zu stellen. Diese konnte von PESCHKE (1977) anhand seiner neuen pollenanalytischen Profile von acht Lokalitäten im Waldviertel und im östlich anschließenden Gebiet nicht erfasst werden, wohl aber von DRAXLER (1987; Traungletscher-Gebiet). In ihrem Spätglazial-Profil Rödtschitzmoor (1,5 km außerhalb von Bad Mitterndorf) wird eine Stepentundra-Phase mit alpinen Elementen erfasst (^{14}C : 15.400 ± 470 a BP), die etwa 3000 Jahre dauerte (Älteste Dryas, Phase 1a). Diese geht in eine Strauchphase mit *Hippophaë*, *Juniperus*, *Salix*, *Betula* über, eben das Bölling (Phase 1b), etwa 13.000–12.000 a BP.

Der darauf folgenden **älteren Dryas** (Phase 1c) konnten an der Fundstelle im **Abri von Elsbethen** (FRANK 1997z, 1998b) folgende Grabungsbereiche zugeordnet werden: Qu. 9ijU2, Qu.9jX2 (3), Qu.9jX2 (6). Hier ließen sich mittel-feuchtes bis sehr feuchtes Klima sowie kühl-gemäßigte Temperaturverhältnisse (Gruppe „Nassbiotope, P“ bis zu 57 % der Individuen; Gruppe „M“ – Mesophile bis 28,6 %

der Individuen) rekonstruieren: Weitgehend offene bis halb-offene Landschaft, mit feuchten bis nassen, kraut- und hochstaudenreichen Biotopen, wahrscheinlich auch Sümpfen; dazu verschiedene mittelfeuchte Habitats, doch vermutlich nur Gebüschgruppen und Gebüsche; trockene (buschbestandene) Grasheiden verschiedener Ausdehnung; größere (wahrscheinlich gedeckte) Felsblöcke und Steine.

Nach KAISER (1993; 179–180) wird die Chronozone Ältere Dryas als ein nur angedeutetes, kurzes Interstadial, bei 12.000 bis 11.800 a BP angesetzt. Damit geht der Befund von DRAXLER (1987) konform: ^{14}C : 11.930 ± 250 a BP (Profil Schmiedgut) und ^{14}C : 11.970 ± 200 a BP (Profil Ramsau/Bad Goisern). Sie wird in den $\delta^{18}\text{O}$ -Profilen mit der ersten negativen Schwankung nach dem Bölling-Maximum korreliert. Im Profil Dättnau (WSW von Winterthur) wird die Lücke zwischen Bölling-Chronologie und Alleröd-Chronologie als Indiz für die Existenz der Älteren Dryas angesehen. Doch kann eine durchgehende Bewaldung nicht völlig ausgeschlossen werden. In Nordamerika fällt der Bewaldungsbeginn im Gebiet von Two Creeks um 12.000 a BP mit dem Höhepunkt des „melt-water-pulse 1A“ (mwp) zusammen. Die weitere Ausdehnung des Two-Creek-forests erfolgte während der nächsten 250 Jahre. Ein Zusammenhang zwischen der Älteren Dryas in Grönland und in Teilen Europas und dieser Two-Creek-Phase wird vermutet.

Im Dättnau-Profil gibt es für diese Zeit keine klaren Anhaltspunkte, außer man bringt die größere der beiden Überschwemmungsphasen in Zusammenhang mit den Ergebnissen, die in der Chronozone Bölling (Pollenzone 1b/Proben 74–64/Koten 479,30 bis 480,20 m) nachgewiesen worden sind. Zu Pollen- und Baumfunden würden sich keine Widersprüche ergeben (KAISER 1993: 49). Botanisch nachweisbar waren *Pinus*, *Betula*, *Juniperus*, *Artemisia*, Gra-

mineae, Cyperaceae. Auf einige Überschwemmungen deuten auch die Gastropodenarten *Gyraulus crista*, *Gyraulus laevis* und *Anisus leucostoma* hin (KAISER 1993: 56, fig. 21). Ein weiteres Beispiel wäre die Fundstelle Wylermoos (Berner Gebiet: Belpberg – Pollenzone 1c/um 1 m Tiefe): Es zeigt sich ein markanter Einbruch der Baumpollenanteile auf knapp 60 %; er wird ausgeglichen durch Gramineae, *Artemisia* (KAISER 1993: 57, 61). Dazu erfolgten die deutliche Abnahme von *Valvata piscinalis piscinalis* und das vorübergehende bzw. völlige Verschwinden einzelner Arten. *Hippentis complanatus* trat wiederum nur in dieser Phase auf; *Lymnaea stagnalis* erschien im Faunenbild (KAISER 1993: 64). LOŽEK (1982: 20) schreibt über diese Phase: „Die ältere Dryas-Zeit ist vermutlich die Zeit des Rückzuges einiger hochkaltzeitlicher Elemente der Lößsteppe. Zu einem deutlicheren Faunenwandel, der vor allem in der Zunahme von feuchtigkeitsbedürftigen Elementen und *Vallonia costata* (MÜLL.) seinen Ausdruck findet, kommt es offenbart im Alleröd, während die Jüngere Dryas-Zeit nur durch eine wenig ausgeprägte Verarmung angedeutet ist und bisher an keiner Fundstelle verlässlich belegt werden konnte. Als Ganzes gesehen, weist die spätglaziale Weichtierfauna im nicht vereisten Teil Mitteleuropas ziemlich charakteristische Züge auf und unterscheidet sich sowohl von den pleniglazialen als auch von den ältestholozänen Molluskenbeständen (LOŽEK, THOSTE 1972; LOŽEK, ŠIBRAVA 1982).“

Die **Allerödschwankung** ließ sich in **Elsbethen** im Bereich von Qu. 9iQ1, 9iR2, 9ihS1, 9ihS2, 8iS2, 9iT1T2, 9i(1)U1 manifestieren (FRANK 1997z): Es zeigten sich stärkere standörtliche Differenzierung und ausgeprägtere Vegetationsgliederung; die klimatischen Gegebenheiten sind etwas ungünstiger als im Präboreal (besonders hinsichtlich der Ar-

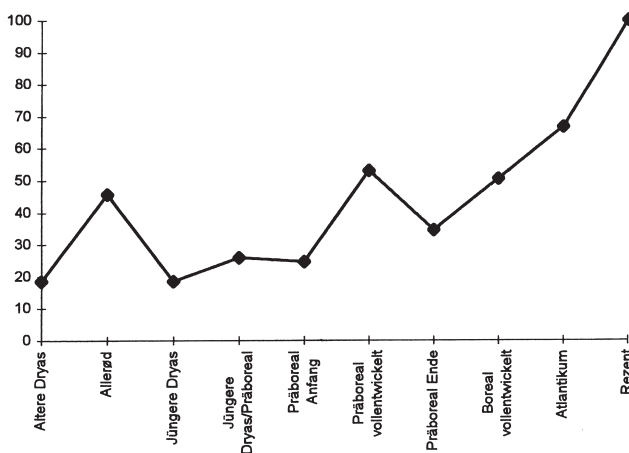


Abb. 122: Artenzuwachs seit dem Spätglazial in Prozenten gegenüber den rezenten Verhältnissen (100 %); nach FRANK (1998b: Abri von Elsbethen).

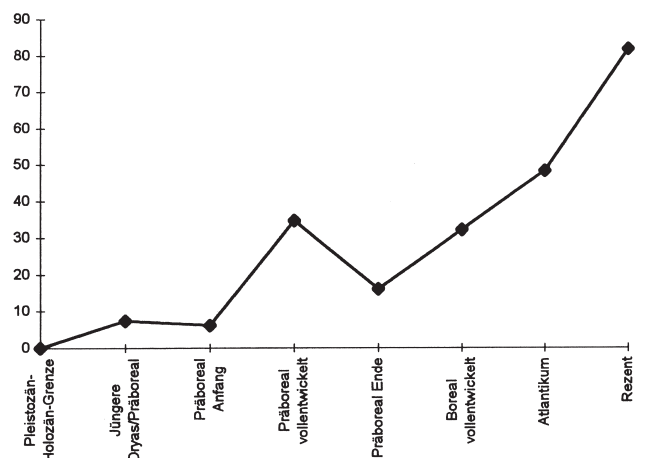


Abb. 123: Artenzuwachs gegenüber der Pleistozän-Holozän-Grenze in Prozenten (nach FRANK (1998b: Abri von Elsbethen).

tenspektren der Waldarten s. str. erkennbar). Hinsichtlich der Feuchtigkeitsbetonung besteht Vergleichbarkeit, auch in der noch relativ hohen Beteiligung von *V. costata*; Landschaftsbild: feuchte bis lokal vernässte, kraut- und hochstaudenreiche Flächen, dazu eher trockene, buschbestandene Grasländer, Gebüschformationen mit einzelnen Bäumen; vermutlich kaum anspruchsvollere Komponenten. Das Klima dürfte kühl-gemäßigt, mittel- bis stärker feucht gewesen sein.

Nach KAISER (1993: 175–176, 180) geht die Alleröd-schwankung im Dättnau (WSW von Winterthur) um 10.900–10.850 a BP zu Ende; in LANG (1994: 87, 88, Tab 4.1–6) wird die „mittlere subarktische Zeit“, „Stufe II“ sensu FIRBAS (1949, 1952), etwa 12.000–11.000 a BP, parallelisiert. Während der Chronozone Alleröd (= Pollenzone II, Koten 480,20 bis 483,50 m, Proben 60–24) herrschte nach den Dättnau-Befunden durchgehende Bewaldung, die eventuell schon seit dem Bölling bestand, aber spätestens mit der Alleröd-Chronologie 1, kurz vor 11.900 a BP begann, und um 10.850 a BP abrupt an der Wende zur Jüngeren Dryas endete. Die durchschnittliche Dauer dieser Schwankung wird mit ca. 1060 Jahren (1050–1100) angenommen. Während dieser Zeit verlangsamte sich der Anstieg des Meeresspiegels, er erreichte um 11.000 a BP ein Minimum und blieb gering bis 10.500 a BP. Diesen Daten entsprechen die δD -Befunde an fossilem Holz und die $\delta^{18}O$ -Kurve: Um 11.000 a BP erfolgt ein letzter deutlicher Anstieg der Isotopenkurve, bevor sie mit dem Beginn der Jüngeren Dryas markant abfällt. Paläobotanisch ist *Pinus* prägend im Verhältnis von Baum- zu Nichtbaumpollen bis auf die Kote von 484,20 m (= 4,70 m Tiefe). Ein Rückgang des *Pinus*-Pollens erfolgt mit Verzögerung auf die Baumfunde (KAISER 1993: 47; Abb. 7).

Im genannten Profil vollzog sich der Übergang vom Bölling nicht abrupt. Etwa ab Probe 56 entwickelte sich die Molluskenfauna nach und nach zu ihrer größten Vielfalt (die umfangreichsten Populationen zwischen Probe 53 und 56). Während der ganzen Chronozone sind autochthone Waldarten ziemlich durchgehend vertreten, und die thermophilen Vallonien breiteten sich aus. Das Klima war feucht (*Carychium minimum*, *Vertigo substriata*, *Succinella oblonga*), oder der Talgrund ist überschwemmt worden (*Galba truncatula*, *Radix peregra*, *Anisus leucostoma*, *Gyraulus laevis*, *Gyraulus crista*; KAISER 1993: 49, 51, Abb. 7). Im zweiten Abschnitt dieser Phase trat die petrophile *Chondrina avenacea* zurück, doch die Hänge selbst dürften trotz der offenbar hangwärts sich ausbreitenden Vegetation felsig-kahl geblieben sein. Zum Ende der Phase verschwanden nach und nach die Wärme- und Feuchtigkeitszeiger: *Carychium minimum* (ab Probe 35; fällt im $O^{18}O$ -Profil mit dem Gipfelpunkt der Gerzensee-Schwankung zusammen), *Vertigo substriata* (ab Probe 27), *Ena montana* (ab Probe 26). *Discus ruderratus* und *Eucobresia* sp. blieben bis Probe 22 erhalten.

Die $\delta^{18}O$ -Kurve zeigt zwischen Probe 25 und 23 einen deutlichen Abfall, der die obere Alleröd-Begrenzung bzw. den Übergang in die Jüngere Dryas markiert (zwischen Kote 483,40 und 483,60 m). Auf dieser Höhe enden am östlichen Grubenrand die Baumfunde (mit K-306, Alleröd-Chronologie 3). Bei Kote 484,8 gehen die Baumpollen von 90 % auf 60 % zurück. Paläobotanische Befunde (Probe 56, fig. 21) für Alleröd 1: *Betula*, *Pinus*, Gramineae, *Dryopteris*, *Sphagnum*; Alleröd 2: *Betula*, *Pinus*, *Sphagnum*, *Dryopteris*, Cyperaceae; Alleröd 3: *Betula*, *Pinus*, *Dryopteris*, Cyperaceae. Malakologische Befunde für Phase 1: *Succinella oblonga*, *Vertigo substriata*, *Carychium minimum*, *Anisus leucostoma*, *Galba truncatula* (= wärmeres, feuchtes, manchmal nasses Klima); Phase 2, 3: *Ena montana*, *Discus ruderratus*, *Eucobresia* sp. (Bewaldung; weniger warmes, aber mehr feuchtes Klima).

An der Fundstelle Wylermoos (Belpberg, Berner Gebiet; 0,95 m bis 0,66 m Tiefe; Pollenzone II) zeigt sich in 0,95 m Tiefe eine Zunahme des Birkenpollens. In den folgenden 5 cm beginnt die Dominanz des Föhrenpollens, der bei 0,70 m Tiefe vorübergehend gegenüber dem Birkenpollen zurückbleibt (= kurz vor dem Ende der Allerödschwankung). Der Übergang zur Jüngeren Dryas erfolgte zwischen 0,675 m und 0,60 m und ist durch die $\delta^{18}O$ -Kurve gut dokumentiert (KAISER 1993: 61). Unter den Mollusken traten besonders *Valvata piscinalis* und *Lymnaea stagnalis* in größeren Zahlen auf, waren aber gegen Ende dieser Phase rückläufig. Sie sprechen ebenso wie die Pisidien (indet.) auf eine negative Temperaturabweichung an (Gerzenseeschwankung), die im Seekreidprofil erkennbar ist (KAISER 1993: 64).

Nach LIMONDIN (1995: 694–695) sind allerödzeitliche Faunen in Frankreich noch wenig bekannt, doch in England gibt es besser untersuchte Abfolgen (Pitstone, Kent: die Faunen des „Alleröd-soil“ = „zone z“ zeigen höhere Diversitäten als die der vorangegangenen Zone „y“). Im Sommetal (Nord-Frankreich) wurde bei äquivalenten Faunen ein ähnlicher Diversitätsanstieg festgestellt, obwohl die Anzahl der neu hinzutretenden Taxa etwas geringer war als bei den englischen Faunen.

LOŽEK (1993a: 256, Tab. 1) gibt für das Spätglazial („Weichselian“), 12.000 a BP Folgendes an: Art- und Habitatdiversität deutlich ansteigend; Kältesteppen, mesophiles Grasland, Taigas und Feuchtbiootope; mäßige Erwärmung und Feuchtigkeitszunahme; Klimaschwankungen. – Im Spätglazial waren feuchte Standorte offenbar viel weiter verbreitet als im Vollglazial, da Arten mit höherer Hygrophilie in größeren Populationen auftraten: *Arianta arbustorum*, *Vitrea crystallina*, *Perpolita hammonis*, *Discus ruderratus* (mit der ersten Phase der „Ruderratus-Faunen“). In den trockeneren Lagen bestanden Steppengemeinschaften mit *Pupilla triplicata*, *Helicopsis striata* und der mehr euryöken *Vallonia costata*. Scheinbar im späten Alleröd einziehende Elemente mit etwas höheren thermischen Ansprüchen sind ein Indiz für

den Holozänbeginn: *Fruticicola fruticum*, *Euomphalia strigella*, *Vertigo pusilla*, *Carychium tridentatum* (LOŽEK 1982: 19).

Nach RÄHLE (1983: 29–32) führen die jungpaläolithischen Horizonte IIIa und IIF7 der Grabung Helga-Abri bei Schelklingen neben Felsbewohnern (mehr als 65 % der Individuen) Ubiquisten – *Perpolita hammonis*, Limacidae, *Euconulus fulvus*, *Trichia hispida* u. a., und Schatten liebende Arten (14 % der Individuen; *Discus rotundatus*, *Clausilia dubia*, *Trichia striolata*). Thermisch besonders anspruchsvolle Arten fehlen noch. Selten kommen anspruchsvollere Pionierarten wie *Aegopinella pura*, *Ena montana*, *Cochlodina laminata*, *Monachoides incarnatus* und *Cepaea hortensis* vor, im Horizont IIF7 noch *Aegopinella nitens*, *Macrogastra plicatula*, *Helicodonta obvoluta*. Einige dieser Arten sind dendrophil (*Discus ruderratus*, *Ena montana*, *Macrogastra plicatula*, *Helicodonta obvoluta*, *Cochlodina laminata*). Als wichtiges Leitelement ist die gegenwärtig in der Schwäbischen Alb nicht mehr vorkommende *Eucobresia nivalis* anzuführen, die in früh- und spätglazialen Thanatocoenosen dieses Gebietes charakteristisch ist. Sie ist heute alpin-karpatisch verbreitet.

Die Thanatocoenosen der genannten Horizonte sind in eine spätglaziale Wiederbewaldungsphase zu stellen. RÄHLE (1983) ist der Ansicht, dass diese beiden Horizonte die Allerödschwankung mitumfassen.

Der nordwesteuropäischen Gliederung zufolge ist das Ende der Jüngeren Dryas bei 10.200 a BP anzusetzen. In den Komplexen F, E, D vom Euerwanger Bühl ist in der älteren Hälfte des 10. Jahrtausends BP der Faunenwandel schon abgeschlossen. KOENIGSWALD u. RÄHLE (1975) stellen zur Diskussion, ob diese holozän geprägten Faunen nicht früher, etwa in der vorangegangenen Allerödschwankung, eingewandert sein könnten. In den Komplexen R und A2 wurden typische „*Discus ruderratus*-Faunen“ festgestellt, vergesellschaftet mit *Perpolita petronella*. Diese beiden Arten waren im Altholozän Süddeutschlands offenbar sehr verbreitet und haben sich erst im Mittelholozän infolge der Klimaänderungen in die Gebirgslagen zurückgezogen.

Als weiteres Beispiel wäre die Fundstelle Felsställe bei Mühlen (Stadt Ehingen, Alb-Donau-Kreis, RÄHLE 1987: 269–271) zu nennen: Der unterste ergrabene Horizont (GH4) enthielt eine artenarme, vorwiegend aus Indifferenten zusammengesetzte Thanatocoenose, wie sie für kaltzeitliche Verhältnisse bezeichnend ist. Im unteren Profilabschnitt (GH4–2b) überwogen die Offenlandarten, vor allem *Pupilla sterrii*, *Vallonia costata*, *Vallonia pulchella*. Die Schatten liebenden Arten traten stark zurück. Erst im Horizont GH 3a traten mehr baumgebundene Arten (*Paracochlodina orthostoma*, *Helicodonta obvoluta*) auf, im Horizont GH 2b außerdem *Macrogastra attenuata lineolata* und *Isognomostoma isognomostomos*. Hier ist der Wechsel von einem offenen Lebensraum, vielleicht mit einzelnen Gebüschern, zu einem Lichtwaldbestand angedeutet.

Im unteren Profilabschnitt sind drei Einwanderungswellen der thermophilen Arten erkennbar: Im Horizont GH 3b *Aegopinella pura*, *Ena montana*, *Cochlodina laminata* und *Macrogastra plicatula* als Pionierelemente; in Horizont GH 3a Anspruchsvolle wie *Acanthinula aculeata*, *Paracochlodina orthostoma* und *Helicodonta obvoluta*, in Horizont GH 2b *Macrogastra attenuata lineolata* und *Isognomostoma isognomostomos*. Während im Horizont GH 3b etwa 30 % und im Horizont GH 3a etwa 55 % der im Gebiet vorkommenden holozänen Arten repräsentiert sind, sind sie ab Horizont GH 2b voll etabliert. In diesem letzteren wäre die Holozänbasis zu vermuten.

Der Horizont GH 3b als die älteste Zuwanderungsphase wird von RÄHLE (1987: 270, Tab. 2, Abb. 1A) mit dem Bölling-Interstadial korreliert, der Horizont GH 3a mit dem Alleröd; beiden entsprechen die Befunde von STORCH (1987: 276) hinsichtlich der Kleinsäuger. Das Vorkommen von *Jaminia quadridens* in Horizont GH 3b ist ein Hinweis für relativ hohe Sommertemperaturen. Sie wurde in der Schwäbischen Alb auch noch in anderen altholozänen Faunen gefunden und scheint heute dort zu fehlen.

Auch die archäologische Datierung stimmt gut überein: Im oberen Schichtbereich wurden viele Magdalénien-Artefakte festgestellt. Ebenso sprechen die ¹⁴C-Daten für eine Zeitstellung Ende Bölling/Ältere Dryas. Der Horizont GH 3b wäre also etwas jünger als die durch die Mollusken, Säugetiere und Vegetation angezeigte Wärmephase.

Die in Horizont GH 3a erstmals auftretenden stärker waldgebundenen Arten sprechen für eine zunehmende Bewaldung, die in diesem Gebiet im Alleröd eingesetzt hat und offenbar während der Jüngeren Dryas keine wesentlichen Einbußen erlitten hat. Parallelen bestehen auch zu anderen allerödzeitlichen Faunen Deutschlands (Zigeunerfels bei Sigmaringen/Schicht E; Burghöhle Dietfurt; Geißenklösterle bei Blaubeuren).

HORÁČEK u. LOŽEK (1988: 98) trennen die Allerödschwankung („warming, expansion of woodland“) nicht von der vorangegangenen Älteren Dryas („cooling“) ab; Datierung etwa 10.000–9.000 a BC: “In dry habitats: *Helicopsis striata*, *Pupilla triplicata*, *muscorum*, *sterrii*, *Vallonia tenuilabris* and abundantly *V. costata*. In moist habitats *Columella columella* associated with *Vertigo genesii* and *geyeri*. Locally *Arianta arbustorum* in high amounts.” – “*Dicrostonyx* disappears in the Carpathian Basin, *Citellus* in decline. (Alleröd)” – „Regular incidence of *Microtus oeconomus*, *Arvicola terrestris*, *Sicista* cf. *subtilis*, *Crocidura* spp.; *Cricetus arictus*. (Older Dryas)“.

Die Elsbethener Thanatocoenosen, die der Allerödschwankung zugeordnet werden, sind, untereinander verglichen, recht einheitlich, von mittlerem Artenreichtum, mesophiler Prägung, meist ohne anspruchsvollere Komponenten (in Qu. 9iR2 – *Ena montana*, *Aegopinella nitens*, *Petasina unidentata*, Qu. 9ihS2 – *Macrogastra* sp. cf. *plicatula*,

Aegopinella nitens, *Semilimax semilimax*, Qu. 9iT1T2 – *Aegopinella nitens*, *Semilimax semilimax*, *Petasina unidentata*, Qu. 9i (1)U1 – *Semilimax semilimax*, Qu. 20jH3 – *Aegopinella nitens*, *Causa holosericea*, *Petasina unidentata*). *Vallonia costata* und *Cochlicopa lubrica* sind die vorherrschenden Arten, ebenso *Arianta arbustorum*. *Abida secale*, *Pyramidula pusilla*, *Vertigo alpestris* und *Clausilia dubia* zeigen Felsbetonung an.

Einem Hinweis von RETTENBACHER u. TICHY (1994: 628) zufolge begann die Vermoorung zwischen den Schwemmkügeln von Salzach und Saalach mit der Allerödschwankung.

Die Befunde aus der Literatur entsprechen diesen Thanatocoenosen recht gut: Relativ geringe individuenmäßige Beteiligung der Waldarten s. str., stetige Präsenz von *Discus ruderratus*, hohe Beteiligung von *Vallonia costata*. *Arianta arbustorum* ist immer, meist in höheren Zahlen, enthalten. Für die Allerödschwankung sprechen auch die ¹⁴C-Datierungen aus der Brandschicht B-3: 11.620 ± 145 a BP und 11.130 ± 125 a BP.

Der **jüngeren Dryas** entsprechen in **Elsbethen** die folgenden Bereiche: Qu. 8hP1, 9jR2, 9hP1P2: Die Thanatocoenosen sind trotz fazieller Unterschiede recht gut vergleichbar. Es gibt keinen Hinweis auf ausgedehntere, geschlossene Bewaldung, sondern nur auf Gebüsche mit einzelnen Bäumen bzw. auf Baumgruppen (wahrscheinlich hauptsächlich Coniferen). Wahrscheinlich bestanden große offene bis halboffene Lebensräume mit teils trocken-heideartiger, teils mittel- bis stärker feuchter Prägung. Das Klima dürfte kühl und mittelfeucht gewesen sein.

Nach KAISER (1993: 175–176, 187; Fig. 95) liegen vom Profil Dättnau (WSW von Winterthur; Pollenzone III, Koten 484,20 bis 486 m bzw. 483,5 m; Proben 23–5) zahlreiche Daten vor. Die Angaben, die diese Phase betreffen, deren Dauer dort mit 550–690 ¹⁴C-Jahren angesetzt wird, sind jedoch spärlich. Der Beginn der Chronozone Jüngere Dryas wird im Dättnau mit 10.850 a BP angesetzt, ihr Ende mit 10.300 a BP (Zürich/Krankenheim Wiedikon) bzw. mit 10.220 a BP (Birmensdorf). Sie dauerte mindestens 400 bzw. höchstens 800 Jahre. Gestützt sind diese Angaben auf den in Alleröd und Präboreal im Lehm festgestellten Sedimentationsraten. Sind die Raten hoch (was dort wahrscheinlich ist), wäre die Dauer 400 Jahre. Hierin besteht gute Übereinstimmung mit Holzmaar. Geringere Raten würden eine Annäherung an ¹⁴C-Werte in der schwedischen Warvenchronologie (800 ± 150 Jahre), am Rotsee (750–800 Jahre) und auf Barbados bedeuten. Die Angaben vom Soppensee sind 684 ± 22 Warven. Nicht relevant sind „nicht kürzer als 1200 Jahre“ vom Gosciak-See (Zentralpolen). – Gut entsprechen hier wieder die Befunde von DRAXLER (1987): ¹⁴C: 10.230 ± 140 a BP (Moosalm) und ¹⁴C: 10.160 ± 130 a BP (Ödenseemoor). LANG (1994: 87, 88, 119; Tab.

4.1–6) gibt für die Jüngere Dryas („Stufe III“ sensu FIRBAS 1949, 1952; „Jüngere subarktische Zeit“) 11.000–10.100 a BP an.

Bis zu dieser Phase, in der noch Eisvorstöße angenommen werden, waren die Gletscher bereits auf relativ kleine Flächen in den höheren inneralpinen Lagen zurückgezogen.

Manche Autoren sehen die Ursachen für die Klimaverschlechterung der Jüngeren Dryas im Auslaufen des riesigen Schmelzwasserreservoirs des Lake Agassiz (NW des Oberen Sees, USA) und einer generellen Umlenkung der Entwässerung vom Mississippi auf das St. Lorenz- und Hudson-System. Der Nordatlantik wäre damit plötzlich von Schmelzwässern bedeckt worden, die früher in den Golf von Mexiko flossen. Das spezifisch leichtere Süßwasser wäre oberflächlich verblieben und schneller als das Meerwasser gefroren, und die ozeanische Tiefenwasserbildung unterbrochen worden. Dies hätte zur Klimaverschlechterung geführt (BROECKER et al. 1988, 1989; zit. ex KAISER 1993: 180–181). FAIRBANKS (1989; zit. ex KAISER 1993: 180–181) registriert für Barbados um 11.000 a BP eine geringe, und erst ab 10.500 a BP eine verstärkte Anhebung des Meeresspiegels. Die Feststellungen bezüglich des „Two Creek-Events“ sprechen dafür, dass diese Änderungen der Schmelzwasserströme des nordamerikanischen Kontinentes in Richtung Nordatlantik in mehr als einer Phase erfolgten. Eine erste wird zwischen 12.000 und 11.800 a BP angenommen, während der Ausbreitung des „Two Creek-Forests“ in Wisconsin.

Im Profil Dättnau wird die Jüngere Dryas durch einen Abfall des *Pinus*- und einen Anstieg des Nicht-Baum-Pollens zwischen Kote 484 m und 484,40 m (Tiefe 4,90–4,50 m) eingeleitet. Die *Pinus*-Anteile bleiben um 50 % und darunter; *Juniperus* und *Artemisia* erscheinen wieder. Dies muss nicht ein völliges Aussterben des Waldes bedeuten, doch zumindest eine Reduktion der Bäume auf Buschform, oder die Beschränkung des Waldes auf Refugien.

Besonders in der $\delta^{18}\text{O}$ -Kurve der Weichtierschalen ist der Kälterückschlag deutlich sichtbar (KAISER u. EICHER 1987; KAISER 1993: 47). Am Beginn der Jüngeren Dryas setzte ein auffälliger Rückgang der Gastropodengemeinschaften ein. Die im Alleröd bezeichnenden Arten verschwanden (*Galba truncatula*: Probe 21; die Waldarten vermutlich durch die Verbuschung der vorhandenen Baumarten). Die zahlenmäßig überwiegenden Elemente waren Offenlandarten (*Pupilla muscorum*, *Vallonia costata*, *Vallonia „pulchella/excentrica“*) und Mesophile (*Clausilia dubia*, *Cochlicopa lubrica*, *Euconulus fulvus*, *Perpolita „hammonis/petronella“*, *Punctum pygmaeum*, *Trichia plebeja*), begleitet von *Arianta arbustorum* und *Trichia villosa*. Dass das Klima kurzfristig trockener und kälter wurde, ist aus dem weitgehenden Verschwinden von Feuchtigkeits- und Nässezeigern sowie der Cyperaceen ersichtlich. In Probe 9 des Dättnau-Profiles traten *Discus ruderratus*, *Ca-*

rychium minimum und *Galba truncatula* wieder vereinzelt auf. Im $\delta^{18}\text{O}$ -Verlauf manifestiert sich diese Veränderung erst nach Probe 5 und im Pollenprofil ist sie etwa 0,50 m höher erkennbar als im Molluskenprofil (KAISER 1993: 51, 56; Fig. 21). Nachgewiesen wurden *Betula*, *Pinus* und *Artemisia* sowie anpassungsfähige, mesophile Gastropoden (Vallonien, *Arianta arbustorum*, *Trichia* div. sp.).

An der Fundstelle Wylermoos (Belpberg, Berner Gebiet; Pollenzone III; 0,66–0,40 m Tiefe) macht sich der Übergang vom Alleröd zur Jüngeren Dryas scheinbar vor allem in der *Betula*-Kurve bemerkbar: Am Ende des Alleröd fallen ihre Anteile von 23 % auf unter 5 %; *Pinus* dominierte weiterhin. Da aber bis dato weder an einer Schweizer noch an einer süddeutschen Fundstelle Föhren aus dieser Zeit gefunden worden sind, wird angenommen, dass es entweder zu einer Umlagerung des *Pinus*-Pollens gekommen ist, oder, dass *Pinus* in Gebüschform weitergewachsen und wichtigste Vegetationskomponente geblieben ist. Möglicherweise war *Pinus* auch auf Refugialstandorte beschränkt. Für den Übergang ins Präboreal sind im $\delta^{18}\text{O}$ -Verlauf der Seekreide keine Anzeichen gegeben. Malakologisch ist nur eine schwache Zunahme bei den Pisidien (indet.) gegeben. *Radix ovata* und die seit der Gerzenseeschwankung auftretenden *Radix peregra* und *Bithynia tentaculata* wurden durch die veränderten Umweltbedingungen begünstigt. *Valvata piscinalis piscinalis* und *Lymnaea stagnalis* kamen weiterhin vor; *Bathymphalus contortus* und *Gyraulus crista* traten wieder auf (KAISER 1993; 61, 64).

LOŽEK (1982: 19) schreibt über die Jüngere Dryas: „Die Jüngere Dryas-Zeit kommt in warmen Gebieten der ČSFR kaum zum Ausdruck, wenigstens was die qualitative Zusammensetzung der Weichtierfauna anbelangt. Nur an einigen Fundstellen, z. B. in der Mažarná-Höhle (LOŽEK 1980) dürfte mit dieser Kältephase eine Verarmung der Bestände verknüpfbar sein.“ Ein Wandel trat in der aquatischen Fauna, z. T. auch in der feucht-terrestrischen ein (*Pisidium stewartii*, *P. lilljeborgii*, *P. obtusale*, *Gyraulus laevis*, *Valvata piscinalis alpestris*, *Vertigo genesii*).

In HORÁČEK u. LOŽEK (1988: 97–98) heißt es über die Jüngere Dryas, –9000 bis –8300 BC: „Tolerant open ground assemblages with *Discus ruderatus* and higher numbers of catholic elements as *Vitrea crystallina*, *Nesovitrea* (= *Perpolita*) *hammonis*, *Euconulus fulvus*, *Cochlicopa lubrica*; *Clausilia dubia* in hilly countries with solid bedrock.“ Und: „Slight increase in faunal diversity without dominance structure being changed. *Microtus arvalis* and *M. gregalis* approximately in equal number in SE regions, while the latter is rare or absent in Bohemia.“ – „Cooling“.

LIMONDIN (1995: 695–696) berichtet, dass die generellen Faunencharakteristika der Jüngeren Dryas in Frankreich und England ähnlich seien, obwohl die relative Häufigkeit bestimmter Arten wechselt. Weder erscheinen neue Taxa noch

verschwinden welche aus dem Artenbild. Deutliche Individuenzunahmen werden bei *Trichia hispida* verzeichnet. Eine klare Abtrennung der allerödzeitlichen Faunen von jenen der Jüngeren Dryas sei nicht möglich, daher werden in SO-England die Faunen beider Perioden an den entsprechenden Fundstellen in einer einzigen Molluskenzone („Z“) zusammengefasst. Im Somme-Tal (N-Frankreich) können Faunen der Jüngeren Dryas („S3“/„*Trichia-Succinea* assemblage zone“/minerogene Silte) von denen des Alleröd („S2“/„*Helicopsis striata* assemblage zone“/organischer Silt) unterschieden werden. Bei *Trichia hispida* ist eine deutliche Zunahme zu verzeichnen, auch bei *Succinella oblonga*. Die Dominanzverhältnisse bei den *Pupilla*- und den *Vallonia*-Arten verändern sich – während in Zone „S2“ *Vallonia* vor *Pupilla* dominierte, ist es in Zone „S3“ umgekehrt, wo *Pupilla muscorum* die vorherrschende Art ist. Das Nebeneinander der mehr xeromorphen *Pupilla muscorum* und der „hygrophilous species such as *Succinella oblonga* ... appears incompatible“ (LIMONDIN 1995: 696). Dem Autor zufolge bleibt noch offen, ob diese Gegebenheiten regionalen oder lokalen Charakters sind. Herkömmlicherweise wurde die Jüngere Dryas als eine trockene Periode angesehen, doch ergaben palynologische Untersuchungen das Vorkommen von Bäumen (an Fundstellen geringer Höhenlage), was doch auf feuchtere Bedingungen hindeutet. Feuchtigkeitsschwankungen während der Jüngeren Dryas wären auch an nordwesteuropäischen Fundstellen feststellbar (LIMONDIN 1995: 688, 696).

Nach den Befunden von STORCH (1987) am Horizont GH2b/3a der Fundstelle Felsställe bei Mühlen (Alb-Donau-Kreis) würden die dortigen Kleinsäuger für die Jüngere Dryas sprechen: Die starke Beteiligung des Halsbandlemmings (zusammen mit der Schmalschädelligen Wühlmaus 57 % der Nagerfunde) bedeutet eine Wiederausbreitung offener, relativ sommertrockener Kaltsteppen-Gesellschaften. Die Anwesenheit von Rötelmaus, Maulwurf und Schermaus spricht aber auch für den Weiterbestand bewachsener, feuchter Lebensräume wie Flussauen und kleinerer Tälchen.

Die Elsbethener Befunde sind mit den Daten aus der Literatur sehr gut vergleichbar: Der arten- und individuenmäßige Rückgang der Gastropodengemeinschaften, und das Vorherrschen anspruchsloser Elemente meist mesophiler Prägung sind Indizien für Abkühlung bzw. für den Weiterbestand einzelner anspruchsloser Baumarten und Gebüsche. Größere zusammenhängende Bewaldung ist nicht ableitbar. Offene und halboffene Wiesen- und Rasenflächen, häufig mit großblättrigen Kräutern und Hochstauden, dürften landschaftsbestimmend gewesen sein. Auch sind Indikationen für Feuchtigkeitsschwankungen gegeben, besonders bezüglich der unterschiedlichen Beteiligung von *Vallonia costata* an den Thanatocoenosen (sie liegt zwischen 9,1 und 42,8 % der Gesamtindividuen) und der relativen Anteile der ökologischen Gruppen „W (M)“ und „W (H)“ (zwischen

17,1 und 34,5 % bzw. 0–18,2 % der Individuen). Der Klimacharakter dürfte demnach kühl, teils eher sommertrocken, teils mittelfeucht gewesen sein.

Der **Beginn** des **Präboreals** zeichnet sich in **Elsbethen** im Bereich von Qu. 87.72.3 ab: Die Thanatocoenose ist nur mäßig artenreich und besteht vorwiegend aus anspruchslosen Komponenten. Beherrschend sind *Vallonia costata* (35,2 % der Individuen) und die ökologische Gruppe „W(M)“ (20 % der Individuen). Die einzige Waldart s. str. ist *Discus ruderatus*.

Die Landschaft dürfte von mesophilen Gebüschgruppen mit einzelnen anspruchslosen Bäumen, wahrscheinlich Coniferen, bewachsen gewesen sein bzw. mit ausgedehnten trockenen Grasheiden und Büschen. Auch sind Felsen- u./o. loser Gesteinsschutt anzunehmen (*Discus ruderatus*, *Clausilia dubia*, *Abida secale*, *Pyramidula pusilla*). Verschiedene mittelfeuchte, kraut- und hochstaudenreiche Lebensräume mit vernässten Senken waren ebenfalls vorhanden. Das Klima ist als kühl und nur mäßig feucht zu interpretieren.

Das **voll entwickelte Präboreal** kommt sehr deutlich zum Ausdruck (Qu. 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 8hN1N201): Die Waldarten sind im Artenspektrum beherrschend; *Discus ruderatus* erreicht die höchsten Individuenzahlen. Die relativ höchsten Anteile an der Gesamtfaua erreicht *Vallonia costata* (25,5 %). Mittelfeuchte Böden, mäßig entwickelte Krautschicht, Teilbewaldung und (randlich) Gebüschformationen sind anzunehmen. Vermutlich waren noch Coniferen und eher anspruchslose Laubbölzer bestandsbildend. Feuchte bis nasse Senken sind aus der Anwesenheit von *Galba truncatula* und einer kleinen Nacktschneckenart (*Deroceras* sp.) rekonstruierbar. Die hohe Beteiligung von *Vallonia costata* lässt auf große unbewaldete, eher trockene Grasflächen mit Gebüsch schließen; eine Reihe petrophiler Arten auf blockreichen Oberboden bzw. Felsen außerhalb des Waldes. Das Klima ist als gemäßigt und höchstens mittelfeucht anzunehmen.

In Qu. 9hL2 erreichen die Waldarten s. str. höhere Individuenanteile an der Gesamt-Thanatocoenose (33,7 %), wobei *Aegopinella nitens* die vor *Discus ruderatus* vorherrschende Art geworden ist. Diese Tatsache und die schlanken, lang gestreckten Morphen von *Carychium tridentatum* deuten eine zumindest lokal stärkere Entwicklung von Laubgehölzen an; eine Tendenz, die auch in Qu. 9hL1 gegeben ist (*Euconulus alderi*; ökologische Gruppe „W(H)“ mit 21,6 % an der Gesamtindividuenzahl beteiligt). Diese Morphe tritt auch in Qu. 8hM2 auf. In diesen Quadranten ist *Vallonia costata* hoch dominant (30,8 % der Individuen).

Bei allen untersuchten Thanatocoenosen ist die individuenmäßige Beteiligung von *Vallonia costata* verhältnismäßig hoch (16,6–30,8 % der Gesamtindividuen). Stellt man dem die relativen Individuenanteile der Waldarten s. str. (14,2–

33,7 %) und die der übrigen ökologischen Gruppen im offenen bis halboffenen Bereich gegenüber, wird deutlich, dass die Ausdehnung bewaldeten Territoriums noch nicht allzu groß gewesen sein kann. Gebüsch dürften in der Strauchschicht und als Saumformationen vorhanden gewesen sein (ökologische Gruppe „W(M)“ zwischen 12,2 und 20,5 % der Individuen). Teils mehr trockene, teils mehr mesophile offene, begraste, auch felsige Habitate, teils sickerfeuchte Kleinelbensräume und nasse Senken in- und außerhalb des Waldes, gehörten zum Landschaftsbild. An der Krautschicht waren vermutlich Hochstauden und großblättrige Pflanzen beteiligt, da Jungtiere von *Monachoides incarnatus*, *Petasina unidentata* und anderen Hygromiidae sich dort aufhalten, auch *Fruticicola fruticum* und *Arianta arborum*. Die Baumbestände dürften noch vorwiegend aus Nadelhölzern, mit beigemischten, anspruchslosen Laubbäumen (z. B. Birke) bestanden haben. Anzeichen für eine dichtere, durchgehende Falllaubdecke sind nicht gegeben, doch dürfte sich in den Mulden und Senken Laub angesammelt und den feuchtigkeitsbedürftigen Arten Lebensraum geboten haben.

Das Klima dürfte mittelfeucht und gemäßigt, mit ersten deutlichen Erwärmungen, gewesen sein.

KAISER (1993: 175–176; 181) nimmt den Beginn des Präboreals um 10.300–10.210 a BP (Zürich) an. Eine zweite Abschmelzphase („melt-water-pulse 1B“) am Übergang Jüngere Dryas/Präboreal führte ab 10.500 a BP zu einem erneuten Meeresspiegelanstieg, mit Kulmination um 9.500 a BP (zeitlich übereinstimmend mit der Termination 1b in der Tiefseeterminologie). Der letzte CO₂-Anstieg begann etwa zur selben Zeit und erreichte sein erstes Maximum um 10.000 a BP. Während des Präboreals kam es anscheinend zu Rückschlägen. Die Schwankungen endeten etwa bei 9.000 a BP an der Grenze zum Boreal. Sie sind auch in den δ¹⁸O-Kurven sichtbar („Friesland-Oszillation“). Gewisse Analogien bestehen zu den Schwankungen im Anschluss an den „melt-water-pulse 1A“ auf dessen Höhepunkt vermutlich der Klimarückschlag der Älteren Dryas folgte. Die Rückschläge der „Friesland-Oszillation“ werden vor allem mit der raschen Vegetationsausbreitung und der verstärkten Photosynthese am Holozänbeginn in Verbindung gebracht. Die Schwankungen der ¹⁴C-Produktionsrate könnten auch mit Wechseln in der Intensität des Erdmagnetfeldes und Änderungen des Kohlenstoffkreislaufes zusammenhängen. Außerdem sinkt die ¹⁴C-Produktionsrate mit steigender Anzahl von Sonnenflecken.

Die Chronozone Präboreal („Pollenzone IV“; Koten 486–487 m, bzw. Probe 4 oberhalb Kote 485,35 m) ist in der Schweiz durch vier Chronologien belegt: Birmensdorf, Friesenberg, Landikon, Belpberg; außerdem durch fossile Einzelbäume im Utolehalm (bei Zürich). Entsprechend der erstgenannten setzte die Wiederbewaldung im Schweizer Mittelland um 10.200–10.250 a BP ein. Die Bewaldungs-

phase ging (vorläufig nach einer Unterbrechung von 50–100 Jahren) mit der Friesenberg-Chronologie weiter. Die zeitliche Lücke mit eingeschlossen, decken beide 650–700 Jahre Präboreal ab (KAISER 1993: 181, Fig. 93). Es bestehen gute Übereinstimmungen mit ^{14}C -Daten der süddeutschen Föhrenchronologie; möglicherweise war die zeitliche Unterbrechung kürzer. BECKER et al. (1991; zit. ex KAISER 1993: 183–184) postulieren ein Minimalalter für den Übergang vom Spätglazial zum Präboreal von 10.970 Dendrojahren BP (= das Jahrringalter in Kalenderjahren vor 1950 AD) am Ende des ^{14}C -Plateaus.

An der Fundstelle Dätttau (Koten 486–487 m) ist eine deutliche Spitze der *Pinus*-Kurve in 2,70 m Tiefe (= 486,20 m Höhe) zu verzeichnen. Dies ist möglicherweise ein Anhaltspunkt für die letzte Ausbreitung von *Pinus* in dieser Phase, die in 1,90 m Tiefe (=487 m Höhe) endet. Aus der Zunahme der Cyperaceae sind wieder feuchte Verhältnisse ablesbar; aus der $\delta^{18}\text{O}$ -Kurve und der Anwesenheit von Waldarten (*Discus ruderratus*) und Thermophilen (*Vertigo substriata*) ebenfalls. Paläobotanische (*Betula*, *Pinus*, Gramineae, *Dryopteris*) und malakologische Befunde (*Discus ruderratus*, *Vertigo substriata*, *Succinella oblonga*, *Carychium minimum*) sprechen für die Zunahme von Feuchtigkeit und Wärme sowie für Bewaldung (KAISER 1993: 47, 51, 56; Fig. 21). An der Fundstelle Wylermoos (< 0,35 m Tiefe, „Pollenzone IV“) erfolgte scheinbar durch die holozäne Erwärmung eine relativ starke Verlandung des Sees und die Entstehung eines Torfmooses, darauf Föhrenbewuchs; Datierung: 9.450 ± 110 a BP (KAISER 1993: 61).

Nach LANG (1994: 87, 88; Tab. 4.1–6) beträgt die Dauer des Präboreals 10.100–8.800/8.500 a BP („Stufe IV“ sensu FIRBAS 1949, 1952; „Vorwärmezeit“).

Nach MAYER (1974: 240–241) war während des Präboreals („Stufe IV“) im Alpenraum *Pinus* vordergründig. Oberhalb der Kiefernwaldgesellschaften schlossen Grasheiden an. Die eisfrei gewordenen Initialstandorte waren mit artenreicher Pioniervegetation bewachsen: *Artemisia*, *Helianthemum*, *Thalictrum*, Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Umbelliferae, Compositae u. a.; Zwergsträucher wie *Juniperus (nana, sabina)*, *Ephedra*. Vorübergehend – bei Klimarückschlägen – kam es wieder zur Ausweitung baumarmer bzw. – freier Standorte, die aber dann von den erneut vordringenden Wäldern auf Gipfelregionen und Hänge zurückgedrängt wurden. In den tieferen Lagen des Alpenrandes und in den großen Tälern dominierte im Pinetum wahrscheinlich überwiegend die Weißkiefer, in den höheren Lagen kamen Bergkiefer und Zirbe vor. Begleitend war *Betula*, in der subalpinen Stufe südlich des Alpenhauptkammes auch schon die Lärche. Die Fichte stockte erst nur in einem schmalen Areal am Südost-, Ost- und Nordostrand der Alpen in subbis tiefmontanen Lagen. Im Süden und Osten schloss unterhalb des Pinetums ein Quercetum an.

Malakologisch traten in dieser Phase die „*Arianta*“ und „*Chondrula tridens*“-Faunen sensu LOŽEK (1964b: 147–148) auf. Stufenweise erschienen thermisch anspruchsvolle Arten, vermehrt erst im Boreal. Xerothermophile Elemente drangen sowohl in Gebirgslagen als auch in später zusammenhängend bewaldete Gebiete vor, wo sie dann aber wieder verschwanden. *Discus ruderratus* begann sich auszubreiten. Der Mollusken- und Kleinsäugerbefund für das Präboreal ist nach HORÁČEK und LOŽEK (1988: 97): „*Helicopsis striata* – *Chondrula tridens* – *Pupilla muscorum* – *Vallonia costata* – *Truncatellina cylindrica* – *Cochlicopa lubricella*. Decline of last glacial elements as *V. tenuilabris*, *C. columella*, *V. genesii*.“ „*Sicista* spp., *Crociodura* spp., *A. (Sylvaemus)* spp., *Cl. glareolus* occurring over all regions. *Lemmus* and *Dicrostonyx* disappeared (exc. Moravian Karst?), no Gliridae in Bohemia.“ – „Warming.“ (Zeitstellung: zwischen 8.300 und 8.000 a BC). Für die Zeit zwischen 8.000 und 7.500 a BC heißt es: „*Discus ruderratus* – *Bradybaena fruticum* – *Euomphalia strigella* in high amounts.“ „*M. arvalis* becomes eudominant, overspreading *M. gregalis* even in the Carpathian Basin.“ – „Cooling in younger Preboreal.“

Die Zone „S4“ oder „*Carychium tridentatum* – *Aegopinella* – *Vitrea* assemblage zone“ sensu LIMONDIN (1995: 688) von Fundstellen im nordfranzösischen Somme-Tal (organische holozäne Silte mit mesolithischen Horizonten) zeigt arten- und individuenreichere Faunen als die vorangegangenen Zonen. Waldarten und andere Thermophile nehmen gegenüber den Offenlandarten zu: *Carychium tridentatum*, *Discus rotundatus*, *Aegopinella* sp., *Vitrea contracta*, *Acanthinula aculeata*, *Clausilia bidentata*. *Pupilla muscorum* und *Vallonia pulchella* treten zurück, *Vallonia costata* bleibt mäßig häufig. Es werden zwei Subzonen („S4a“ und „S4b“) unterschieden. Die erstere ist durch den starken Rückgang von *Pupilla muscorum* und das Erscheinen Schatten liebender Taxa (*Carychium tridentatum*, *Aegopinella* sp., *Vitrea contracta*) gekennzeichnet; *Vallonia costata* und *Vallonia pulchella* bleiben erhalten. Die letztere zeigt einen weiteren Rückgang von *Pupilla muscorum*, auch von *Vallonia pulchella*, die Expansion der Schatten liebenden Arten auf > 25 % und das Vorkommen von *Discus ruderratus*. In England, Holywell Coombe, ist die frühestholozäne Zone („Zone a“) durch den Rückgang der Offenlandarten, besonders *Pupilla muscorum*, die Entwicklung der Mesophilen und das Erscheinen einiger Thermophiler wie *Carychium tridentatum*, *Vitrea*- und *Aegopinella*-Arten gekennzeichnet (LIMONDIN 1995: 696). Die darauf folgenden Zonen „b“ und „c“ zeigen Waldfaunen, die von *Carychium tridentatum*, *Aegopinella* und *Discus* dominiert sind. Ein wichtiges Charakteristikum der englischen Holozänsequenzen (Flixecourt, Hangest II und III) ist das Vorkommen von *Discus ruderratus* und *Discus rotundatus*. Die erstere bezeichnet „Zone b“ und erscheint in einer kurzen Zeitspanne zwischen etwa 9.500 und 8.500 a BP (Frühes Boreal), die letztere erscheint erstmalig um etwa 8.600 a BP.

In der Chronologietabelle von LOŽEK (1993a: 250–251, 256; Tab. 1; 8.300 a BC) steht zu lesen: Deutliche Zunahme des Artenreichtums und der standörtlichen Diversität; Expansion thermophiler Elemente; warmer Eichenwälder, Xerothermformationen, Tschernosemsteppen; rascher Anstieg der Temperatur, später auch der Feuchtigkeit. – Trotzdem ist die Korrelation von Weichtierfaunensukzessionen und nacheiszeitlicher Vegetationsentwicklung noch lückenhaft (LOŽEK 1982: 20–25, 86; Tab. 3, 4, 7, 8). Die meisten Fundgebiete liegen in Hügel- und niedrigen Berglagen; gegenwärtig gekennzeichnet durch Böden der Braunerdegruppe und ursprünglich mischwaldbedeckt. Bezeichnend ist der Rückzug der hochkaltzeitlichen Arten aus der Fauna (*Columella columella*, *Vallonia tenuilabris*, *Vertigo genesii*) bzw. die starke Zunahme von Arten mittlerer Ansprüche (*Fruticicola fruticum*, *Euomphalia strigella* als Bewohner von Mantelformationen und Lichtgehölzen). In Steppengebieten lebten voll entwickelte Gemeinschaften der Tschernosemsteppe mit *Chondrula tridens*, *Helicopsis striata*, *Pupilla muscorum*, *Vallonia costata* (massenhaft), *Truncatellina cylindrica*, *Cochlicopa lubricella* (diese oft ebenfalls in hohen Anteilen).

Die Landschaft dürfte erst einer offenen bzw. Parklandschaft mit noch schwach entwickelten, kalkreichen Böden entsprochen haben. Unter den wärmebedürftigen Einwanderern fanden sich vorerst Arten, die Trockenheit (*Granaria frumentum*) und lichte Standorte (z. B. *Aegopinella minor*, *Helix pomatia*) gut vertragen. Unter den Waldarten waren es erst diejenigen, die auch xerotherme Haine bewohnen können (*Cochlodina laminata*, *Merdigera obscura*). Zudem kam es zu einer gleichzeitigen Ausbreitung von Elementen der borealen Taiga (*Discus ruderratus*, *Perpolita petronella*, *Vertigo substriata*; später lokal auch *Clausilia cruciata*). *Clausilia dubia* war weit verbreitet.

Der gesamte Zeitabschnitt ist gekennzeichnet durch die etappenweise Einwanderung wärme- und feuchtigkeitsbedürftiger Arten, meist Waldarten s. str., die aber noch nirgends höhere Anteile erreichten. Heliophile Arten waren weithin beherrschend. Der Wald nahm zwar flächenmäßig zu, doch blieben überall offene Flächen verschiedener Ausdehnung, wo sich einige xerothermophile Arten ausbreiten konnten.

Auch für die Aufklärung der Vorgänge in unserem Gebiet ist die Kenntnis der Dauchlager mit mächtigen altholozänen Schichtpaketen aus der ehemaligen ČSFR von Bedeutung (Malý dolík, Štajngrovka, Čierna dolina etc.). Sie enthalten reiche, von hygrophilen Elementen beherrschte Thanatocenosen: Als Ganzes gesehen handelt es sich um eine Phase schneller und progressiver Entwicklungen, deren Anfänge offenbar auch eine kältere Oszillation umfassten. Zu ihrem Ende hin entfalteten sich die wärme- und feuchtigkeitsliebenden Molluskengemeinschaften. Dazwischen liegen in-

tensive standörtliche Veränderungen, die in ökologisch unausgeglichene, heterogene Übergangsfauen zum Ausdruck kommen.

Die Grenze zwischen Präboreal und Boreal ist unscharf und approximativ. Dort, wo es relativ früh zum Einzug von Waldgemeinschaften kam, ist das Präboreal dem Boreal vergleichbar, da der Anteil an anspruchsvollen Waldbewohnern bereits ausgeprägt ist. Die vorangehende, meist kurze Periode würde dann dort dem Präboreal entsprechen (etwa „Stufe IV a“, Friesland, und „Stufe IV b“, Jüngste Dryaszeit sensu BEHRE 1978).

Auch die Fundstelle Euerwanger Bühl bei Greding bietet Vergleichsmöglichkeiten („Schwarze Wand“; KOENIGSWALD u. RÄHLE 1975: 159–164, 176; Abb. 8). Der liegende Komplex F enthielt neben Rothirsch und Kleinsäuern (dominierend Wärme liebende Arten des Postglazials; keine glazialen Komponenten mehr) *Discus ruderratus*, *Clausilia dubia* und *Fruticicola fruticum*. *Discus ruderratus* sowie *Pitymys subterraneus* unter den Kleinsäuern ermöglichen eine Eingrenzung des Fundkomplexes auf „Alt-“ bis „Mittelholozän.“ Aus den darüber liegenden Komplexen E und D sowie dem etwa 3 m weiter nordöstlich liegenden Komplex C aus den gleichen Holzkohle führenden Lagen wurden ¹⁴C-Daten (Holzkohle) erhoben: Komplex E (H 3603–2759): 9790 ± 100 a BP, Komplex D (H 3602–2758): 9.760 ± 90 a BP, Komplex C (H 3605–2777): 9.225 ± 110 a BP, Komplex C (H 3605–2760): 9.390 ± 190 a BP. Die Großsäuger aus Komplex E und D sind Wolf, Dachs, Rothirsch, Reh und Ur; die Kleinfauuna aus Komplex C (Gewölle) ist eine reine Holozänfauna mit vorherrschend *Clethrionomys glareolus* (wie in Komplex F) und anderen holozänen Leitarten (*Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, *Pitymys subterraneus*), etwa gleichen Anteilen von *Microtus agrestis* und *M. arvalis*; *Arvicola* (vgl. auch KOENIGSWALD und RÄHLE 1975: 161–163; Abb. 2). Die Gastropoden waren nur durch *Fruticicola fruticum* repräsentiert. Zeitliche Einstufung der Komplexe: „Altholozän.“ Eine ¹⁴C-Datierung aus Fundkomplex B: 9.190 ± 90 a BP. Dieser Komplex mit Kleinsäuern, *Fruticicola fruticum* und *Euomphalia strigella* würde dem Präboreal entsprechen. Der Horizont 2b und der Übergangsbereich 2b/2a3 der Fundstelle Felsställe bei Mühlen (Alb-Donau-Kreis) würden ebenfalls ins Präboreal oder ältere Boreal zu stellen sein (RÄHLE 1987: 273). Unter den Kleinsäuern dominiert im Horizont 2b die Rötelmaus; Eichhörnchen und Feldspitzmaus erscheinen. Dies würde einerseits Wald, andererseits auch relativ warme, mehr offene Biotope bzw. allgemeine Erwärmung voraussetzen. Im Übergangsbereich 2b/2a3 tritt auch der Siebenschläfer auf, der für anspruchsvollere Laubmischwaldarten spricht. Auch der starke Rückgang der Rötelmaus gegenüber der Gelbhalsmaus bedeutet vordergründig geschlossene, hohe Baumbestände mit wenig Unterwuchs. Nordische Wühlmaus und Schermaus brauchen feuchte bis nasse, gut gedeckte Stellen.

Dieser Bereich würde schon dem älteren Boreal entsprechen (STORCH 1987: 276–278).

Zusammenfassend kann man sagen, dass die angesprochenen Thanatocoenosen des **Abri von Elsbethen** gut in das rekonstruierte Bild des Präboreals passen: Noch relativ geringe Individuenbeteiligung der Waldarten an der Gesamtfauuna, daher keine großflächigen zusammenhängenden Bewaldungen, aber steigende Tendenz in diese Richtung. Strauch- und Krautschicht gut entwickelt; die offenen und halboffenen Lebensräume teils mehr trocken (hohe Beteiligung von *Vallonia costata*; die ökologische Gruppe „Sf“), teils mehr mesophil geprägt. Die Waldarten sind noch eher genügsam, fast durchgehend besteht Individuendominanz von *Discus ruderratus*. Sie können auch in Lichtgehölzen und Saumformationen leben, bei mittleren Feuchtigkeitsverhältnissen. Rasche und progressive standörtliche Entwicklungen hatten auch hier offenbar intensive Habitatveränderungen zur Folge, die zum Teil durch Faunen mit Übergangsscharakter dokumentiert sind.

Das **ausklingende Präboreal** ist in **Elsbethen** im Bereich von Qu. 20jF4/Grab II und Qu. 20kF3 (2) dokumentiert: Arten- und individuenmäßig herrschen Waldarten vor; *Vallonia costata* ist mit 12,9 % der Individuen enthalten. Das Gesamtbild der Thanatocoenosen, der mittlere Artenreichtum, die relativ geringen Individuenzahlen und die wenigen thermisch hoch anspruchsvollen Elemente (im Wesentlichen aus der Gruppe der Waldarten s. str.) lassen Bewaldung, bestehend aus Coniferen mit beigemischten Laubböhlzern annehmen. Der Lebensraum ist felsbetont (*Neostyriaca corynoides*, *Helicigona lapicida*, *Chilostoma achates*), mit mittelfeuchten bis feuchten Gras-, Kraut- und Hochstaudengesellschaften, dazu auch kleinräumige trockene Rasenbiotope mit Gebüsch. Der individuenmäßige Anteil von *Vallonia costata* ist geringer als im voll entwickelten Präboreal; wie auch im Boreal ist die ökologische Gruppe „W (M)“ günstig beteiligt. Wesentliche Unterschiede zu den als boreal eingestuften Thanatocoenosen bestehen in der allgemein geringeren standörtlichen Differenzierung, in der geringeren Anzahl der Waldarten s. str. und hinsichtlich der weit geringeren Zahlen von *Carychium tridentatum*. Das Klima dürfte mäßig feucht und gemäßigt bis mild gewesen sein.

Am **Ende des Präboreals** dürfte auch der Sedimentbereich SE 4 des „Steinbruches“ von **Hohenberg** (südlich von Lilienfeld) abgelagert worden sein. Die Thanatocoenosen zeigen reichliches Wasserangebot und allmählich zunehmende Jahresmitteltemperaturen (FRANK 1993d). Es handelt sich um die Sedimente eines nicht besonders tiefen größeren, nährstoffreichen, stehenden Gewässers mit schlammig-sandigem Grund, das für längere Zeit bestanden haben muss: Prädominanz von *Radix ovata* (in hoher Variabilität); dazu *Euglesa subtruncata*, *Euglesa nitida* und *Euglesa casertana*. Ver-

sumpfbende Uferpartien mit kleinen Lachen, Tümpeln und dgl. werden durch *Galba truncatula* und *Euglesa milium* angezeigt, die bevorzugt verwachsene, seichte Gräben, Tümpel und Sümpfe bewohnen. *Bythinella austriaca* und die unter den Pisidien zahlenmäßig vorherrschende *Euglesa personata* weisen auf bewegtes Wasser hin: Beide sind krenophil und bezeichnen artenarme Molluskengemeinschaften in Quellaustritten; kommen aber auch in verschiedenen, meist fließenden Gewässern vor. Man findet sie auch in Spaltengewässern und in Grundwasser-Einströmbereichen am Grund von Seen. Aus ihrer Anwesenheit ist daher auf Wasserbewegung im Uferbereich des Gewässers und/oder auf einen Zufluss zu schließen. Auch die terrestrische Fauna ist feuchtigkeitsbetont: Auf nasse, zur Versumpfung neigende Habitate – Typus Feuchtwiesen- und Hochstaudengesellschaften (Trollio-Cirseten und Kontaktgesellschaften des Filipendulion mit deren Kontakt- und Folgegesellschaften, Seggenbestände, auch fragmentarische Scirpo-Phragmiteten; vgl. BALÁTOVÁ-TULÁCKOVÁ u. HÜBL 1985) verweisen vor allem *Vertigo antivertigo*, *Oxyloma elegans*, *Euconulus praticola*. Auch die Waldarten sind \pm hygrophil (*Carychium tridentatum*, *Macrogastra ventricosa*, *Semilimax semilimax*, *Vitrea crystallina*, *Aegopis verticillus*, *Petasina unidentata*). Pioniergesellschaften, Weidengebüsche (Salicetalia), bruchwaldähnliche Alnetea mit seggenreicher Krautschicht und hoher Bodenfeuchtigkeit wären denkbar.

Etwa zeitgleich dürften auch die Thanatocoenosen aus **Leesdorf** und **Gumpoldskirchen** sein (FRANK 2000a): Bei ersterer ist die Feuchtigkeitsbetonung ausgeprägt und ein deutlich strukturierter Lebensraum annehmbar: Bestimmte Arten entsprechen einem fließenden Gewässer mit rascher Strömung und sandigem, leicht schlammigem Grund (*Theodoxus danubialis*, *Ancylus fluviatilis*, *Unio crassus cytherea*, *Pisidium amnicum*; *Theodoxus danubialis* ist auch im ostösterreichischen Donaauraum ehemals weiter in die Nebentäler vorgedrungen: FRANK 1991 – Stillfried). Entlang des Fließgewässers bestanden ausgedehnte Nass- und Feuchtbiotope, dazwischen temporäre Kleingewässer, vermutlich auch versumpfte Gebiete. Die Ufervegetation dürfte aus reichlich krautigen Pflanzen, Hochstauden, Gebüsch und Buschgruppen, vermutlich auch Bäumen (Pioniergehölzen) bestanden haben; im Anschluss daran waren offene Gras- und Krautheiden. Vermutlich an höher gelegenen Stellen und an Böschungen müssen auch halboffene Trockenbiotope existiert haben (angezeigt durch Vertreter der xeromorphen Standortgruppen).

Die Wasserführung der Donau und ihrer Zubringer muss im frühen Postglazial durch Abschmelzwässer aus dem alpinen Raum reichlich gewesen sein. Die Entwicklung großflächiger, sumpfiger, verlandender Vegetationsgürtel war sicherlich begünstigt. Das Klima war offensichtlich niederschlagsreicher und gemäßigt.

Auwaldtypische, thermisch meist anspruchsvolle Elemente wie *Ena montana*, *Cochlodina laminata*, *Macrogastra ventricosa* oder *Clausilia pumila* fehlen noch, daher war vermutlich noch kein Auwald entwickelt.

Die Thanatocoenose von **Gumpoldskirchen** zeigt hohe Dominanz von *Succinella oblonga* (52,3 %) und *Vallonia emnensis* (23,8 % der Individuen). Unterstützt durch die Feuchtigkeitszeiger *Trichia striolata* (0,3 %), *Vertigo angustior* (0,4 %), auch *Vallonia pulchella* (6,1 %) und die Nässezeiger-Gruppe *Carychium minimum*, *Vertigo antivertigo*, *Zonitoides nitidus*, *Euconulus praticola* (zusammen 2,1 %) sowie *Pseudotrachia rubiginosa* (0,6 %) lässt sich als Lebensraum eine ausgedehnte Feucht- und Nasswiesenlandschaft darstellen, lokal mit reichlich großblättriger Vegetation, auch Hochstauden. Diese dürften um temporäre Kleingewässer (Tümpel) konzentriert gewesen sein; diese waren Lebensräume für *Anisus spirorbis*, *Galba truncatula*, *Radix peregra*. Alle diese Elemente sind austrocknungsresistent (besonders *Galba truncatula*). Da diese drei Arten nur unter 1 % der Gesamtindividuen ausmachen, dürften diese Tümpel oder Lachen nur von geringer Ausdehnung und Beständigkeit gewesen sein. In ihrem Bereich stockten verschiedene Pioniergebüsche in ebenfalls geringer Ausdehnung. Elemente trockener Biotope sind unterrepräsentiert, sodass solche nur sehr kleinräumig (vermutlich an Böschungen) ausgebildet waren. Wie im Falle von **Leesdorf** ist eine sehr feuchte, gemäßigte Klimaphase ablesbar.

Wie es vor allem an den Fundhorizonten von **Elsbethen** gezeigt werden kann, erfolgten die Übergänge von der Älteren Dryas zum Alleröd, zur Jüngeren Dryas, ins Präboreal und ins Boreal im Ostalpenraum offenbar langsam, fließend, ohne abrupte Schwankungen. Daher sind auch die Vegetationsänderungen, die durch die Gastropoden-Sequenzen dokumentierbar sind, langsame und kontinuierliche. Gänzlich gehölzfreie Standorte waren offenbar auch in den kühleren Phasen in diesem Gebiet nicht gegeben, ebenso keine tundrenartig begrastten Habitats größerer Ausdehnung, auch nicht während der Jüngeren Dryaszeit. Eine Reihe untersuchter Würm-kaltzeitlicher Molluskenthanatocoenosen aus Ostösterreich lässt erkennen, dass tatsächliche Kälte-Extreme im Ostalpenrandgebiet offenbar seltener gewesen sein dürften. Diese Akzentuierung hat sich am Alpenostrand bis ins ausklingende Würmglazial fortgesetzt.

Die wesentlichen markanten Zu- bzw. Rückwanderer, die aus den südlichen und südöstlichen Rückzugsgebieten nach Mitteleuropa kamen, trafen scheinbar erst im Holozän, vor allem ab dem mittleren Holozän infolge des atlantisch-epiatlantischen Waldoptimums ein. Dagegen ist der karpatisch-balkanische Einfluss auf die östliche Ostalpen- und -randfauna der viel ältere; zumindest seit dem Oberpliozän bzw. der Plio-Pleistozängrenze ist er weit ausgeprägter und

verliert sich dann im Verlauf des Mittelpleistozäns. Gegenüber den heutigen Verhältnissen hat sich bei den ostalpin-karpatisch-dinarischen Komponenten der spätglazialen bis frühholozänen Faunen keine wesentliche Verschiebung ergeben, bei den südlichen aber eine deutliche.

Ein **voll entwickeltes Boreal** ist in **Elsbethen** reichlich dokumentierbar [Qu. 20IG1, 19l 19kG3 (6), 19/20eg3 (1), 20kF4(6), 87.30.1, 20iF2A (4)]: Es handelt sich hier um arten- und individuenreiche, in den Grundzügen übereinstimmende Thanatocoenosen, in welchen die Waldarten s. str. bereits beträchtliche Anteile haben. Besonders zu erwähnen sind *Platyla polita*, die eine Bewohnerin des steinschuttreichen, lockeren Oberbodens ist; *Helicigona lapicida*, *Ruthenica filograna*, *Macrogastra plicatula* und *Cochlodina laminata* als dendrophile Arten, die an glattrindigen, bemoosten Stämmen hochkriechen (Rotbuche, Ahorn, Esche, Bergulme); *Monachoides incarnatus* und *Petasina unidentata*, deren Jungtiere an (großblättrigen) Kräutern wie Brennesseln oder Pestwurz leben, die Adulten zwischen Laub und Nadelstreu; *Macrogastra ventricosa*, *Semilimax semilimax* und *Discus perspectivus* als bevorzugte Bewohner ahorn- und eschendominierter feuchter Wälder mit Rotbuchen- und Coniferenbeimischung. *Acanthinula aculeata*, *Causa holosericea* und *Vertigo substriata* unterstreichen den warmzeitlichen Charakter. Die Strauchschicht war gut entwickelt (Anteile der ökologischen Gruppe „W (M)“ – 15,4–27,9 %). Auffallend ist auch die hohe Beteiligung von *Carychium tridentatum* (bis zu 23,8 % der Individuen – 20IG1).

Zugehörige Lebensräume waren Mischwälder mit Fichte, Tanne, Buche, Ahorn, Esche, Bergulme; mit gut entwickelter Strauchschicht, auch Saumformationen; lokal günstiger Krautschicht und skelettreichem Oberboden. Größere halb-offene und offene, grasige, feuchte Areale waren vorhanden, eventuell auch eine Ausbildungsform von saumartig entwickeltem Bach-Eschenwald (ökologische Gruppe „W (H)“ – 7,7 bis 16,7 %, hoher *Carychium*-Anteil; *Euconulus praticola*). *Vallonia costata* ist stark in den Hintergrund getreten [maximal 3,8 % der Individuen – 19l19kG3 (6)], was als Indikation dafür gelten kann, dass die trockenen Graslandschaften an Ausdehnung verloren. Das Klima war mild und feucht; deutlich günstiger als im Präboreal.

Im Profil Dättnau wird die Chronozone Boreal („Pollenzone V“; ab Kote 487 m bis zum Ende des Profils) folgendermaßen charakterisiert: Starke Verminderung von *Pinus* bei Ausbreitung der Eichenmischwälder mit *Quercus*, *Ulmus*, *Betula*, Cyperaceae und der Hasel (KAISER 1993: 47, 56; fig. 21). Zum Boreal („Stufe V“ sensu FIRBAS 1949, 1952; „Frühe Wärmezeit“) siehe auch LANG (1994: 87, 88; Tab. 4.1–6; Datierung: 8.800/8.500–7.500 a BP).

Nach MAYER (1974: 241, 248, 253) drang *Picea* im Ostalpenraum schon im frühen Postglazial tief in die Kiefern-

wald-Gesellschaften ein. In der montanen und tiefsubalpinen Stufe erfolgte die Ablösung der Kiefern- bzw. Zirbenwälder durch das Piceetum teilweise schon im Boreal. In den Tieflagen war das Quercetum im ganzen Umkreis der Alpen bereits dominierend. In den nördlichen Ostalpen, am Alpenost- und Südrand schloss an das Piceetum eine besonders am Nordrand der Ostalpen sehr bereit ausgebildete Zone an, in der neben den Eichenmischwaldarten auch die Fichte vorkam (Piceo-Quercetum). Vom Westen her wanderte die Hasel ein; in den nördlichen Ostalpen war im zwischenalpinen Fichten-Tannenwaldgebiet ein boreales Haselmaximum in der Regel deutlich ausgebildet. *Abies* und *Fagus* wanderten erst viel später und etwa gleichzeitig, an der Wende Atlantikum/Subboreal (der klassischen Holozän-gliederung) ein.

Nach LOŽEK (1964b: 79) fällt das Mesolithikum s. l. in diesen Zeitabschnitt. *Discus ruderratus*, die zwar schon früher aufgetreten ist, erreichte hier ihr Optimum, und verschwand zum Ende dieser Phase rasch und weitgehend. In der älteren Hälfte des Atlantikums trat sie noch in reichen Waldmalakocoenosen auf. HORÁČEK u. LOŽEK (1988: 75–88, 95–98) beschreiben holozäne Molluskenfaunen-Sequenzen und Vertebraten-Thanatocoenosen verschiedener Fundstellen, die gute Vergleichsmöglichkeiten bieten (Peskö-Höhle/Südost-Slowakei; Skalka nad Čihovou nad Karlštejn und Kobyla-Západ/Zentralböhmen). In ihrer Chronologie-Tabelle werden Molluskenassoziationen und Vertebraten-sukzessionen („MZ“ bzw. „VZ“) mit wesentlichen Veränderungen der Umwelt korreliert. Für das Boreal („MZ C2“ bzw. „VZ C2“; zwischen 7000 und 7500 a BC) heißt es: “Expansion of *Granaria frumentum* and locally *Truncatellina costulata*. Steppe elements (*Helicopsis striata*-association, *Clausilia dubia*, *Pupilla sterrii* etc.) remain still very important.” “Regular occurrences of *Sicista* cf. *betulina*, *Muscardinus avelanarius*, *Micromys minutus*, *Sorex araneus*, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus (Sylvaemus)* spp. increasingly become subdominant.” “Abrupt warming.” Und für die Phase 6000 bis 7000 a BC: “Main body of malacofauna as in C1 with boreal taiga elements as *Vertigo substriata*, *Nesovitrea petronella* and *Clausilia cruciata*. Gradual immigration of light woodland species as *Helix pomatia*, *Aegopinella minor*, *Cochlodina laminata*, *Ena obscura* etc.” – “Considerable increase in the number of species; *M. arvalis* becomes increasingly dominant, maximum spread of *M. agrestis*; *M. arvalis* (and other glacial forms) absent or rare in the Morav. Karst and Bohemia.” – “Important increase in humidity. Beginning of climatic optimum. Woodland and warm chernozem steppe expand simultaneously.”

Die Fundstelle Euerwanger Bühl bei Greding bietet ebenfalls gute Vergleichsmöglichkeiten (KOENIGSWALD u. RÄHLE 1975: 164–169, 172–174, 176, Abb. 3–6, 8, Tab. 6, 7). Im Komplex A (hinterer Teil der „Schwarzen Wand“; unterer

Abschnitt A2, ¹⁴C: 8790 ± 110 a BP, und oberer Abschnitt A1) ist die Säugerfauna holozän geprägt, mit *Crocodylus leucodon* als zusätzlicher Leitart. Während sich die Säugerfauna gegenüber den Horizonten F und C wenig verändert, kommt es bei den Gastropoden zu einem deutlichen Wandel: Der Abschnitt A2 enthält eine „*Discus ruderratus*-Fauna“ mit wenig *Discus rotundatus*, im Abschnitt A1 sind beide Arten gleich häufig. Die Autoren nehmen an, dass hier das plötzliche Zurücktreten von *Discus ruderratus* dokumentiert ist, das von LOŽEK (1964b) für die ehemalige ČSFR zwischen dem älteren und jüngeren Atlantikum angesetzt wird, für das klimatische Gegebenheiten, möglicherweise auch die Konkurrenz neu zuwandernder süd- und westeuropäischer Arten verantwortlich sein könnten (ANT 1965; KOENIGSWALD u. RÄHLE 1975: 165, 168). Ob dies auch für Süddeutschland gilt, müsste bestätigt werden (siehe später), da zwischen dem frühborealen Horizont A2 und dem überlagernden Horizont A1 der Fundstelle Euerwanger Bühl keine Sedimentationslücke feststellbar war. *Discus ruderratus* müsste sich aus einigen Gebieten Süddeutschlands demnach früher zurückgezogen haben. – *Clausilia dubia* ist neben *Discus ruderratus* im Horizont A2 stark dominant. Eine größere Anzahl xerothermophiler Arten, meist des Offenlandes, ist vertreten (*Cochlicopa lubricella*, *Granaria frumentum*, *Chondrula tridens*, *Vitrea contracta*, *Euomphalia strigella*). Dazu treten weniger anspruchsvolle Waldarten wie *Acanthinula aculeata*, *Discus rotundatus*, *Cochlodina laminata*, *Merdigera obscura*, *Limax cinereoniger*, *Aegopinella* sp., *Monachoides incarnatus* und die hochthermophile *Helicodonta obvoluta* auf. Als Lebensraum wurde ein relativ trockener, mit Lichtungen durchsetzter Wald angenommen. Diese und andere boreale Thanatocoenosen aus Deutschland (Falkenstein bei Thiergarten, Burghöhle bei Dietfurt) könnten darauf hindeuten, dass es im Boreal – zumindest gebietsweise – einen sehr warm-trockenen, kurzen Abschnitt gegeben hat. – *Perpolita petronella*, deren Verbreitungsgeschichte in Mitteleuropa der von *Discus ruderratus* weitgehend entspricht, tritt relativ zahlreich auf.

Im Horizont A1 sind *Discus ruderratus* und *Discus rotundatus* zu annähernd gleichen Anteilen vertreten. Dazu tritt *Isognomostoma isognomostomos* auf, und der relative Anteil der Waldarten nimmt von nicht ganz einem Viertel (A2) auf ein Drittel (A1) zu; dagegen geht der der Offenlandarten von einem Viertel (A2) auf etwa ein Sechstel (A1) zurück. Die thermo- und hygrophilen Holozänarten machen im Horizont A1 42,7 % der Individuen aus, im Horizont A2 nur 8 %, die eher Indifferenten im Horizont A1 50 %, im Horizont A2 33,3 %. Mediterrane Elemente fehlen. Alles in allem schließen die Autoren auf deutliche Feuchtigkeitszunahme und stärkere Bewaldung – Holzkohlebestimmungen ergaben *Pinus* (in beiden Horizonten mehr als 50 %), *Quercus*, *Acer*, *Ulmus*, *Corylus*, Pumoideae, *Rhamnus*, *Betula*, *Salix*.

Der Fundkomplex R I bis R VII im hintersten Teil der „Schwarzen Wand“ enthielt eine rein holozäne Säugerfauna, diesmal mit *Sciurus vulgaris*. Unter den Gastropoden dominierte in allen Schichten *Discus ruderratus*. Wie im Komplex A traten Wald- bzw. Steppen- und Offenlandschaften nebeneinander auf. – Fundkomplex R VII bis R III wurde in vier ökologische Zonen gegliedert: In R VII fehlen anspruchsvolle Holozänarten, *Perpolita petronella* ist Begleitart von *Discus ruderratus*. Der relative Anteil der Offenlandarten (*Vertigo pygmaea*, *Pupilla muscorum*, *Granaria frumentum*, Vallonien, *Chondrula tridens*) beträgt 33,3 %, ihr relativer Individuenanteil 29,4 %. Die Autoren nehmen an, dass Schicht R VII in einer Zeit geringerer Bewaldung abgelagert worden sei als Horizont A2, d.h., dass die Klimaverhältnisse für die Entwicklung anspruchsvollerer Faunen noch nicht ausreichend waren. In den weitgehend übereinstimmenden Thanatocoenosen aus den Schichten R VI und R V dominiert *Discus ruderratus* individuenmäßig stärker als in R VII (41,8 % bzw. 36,6 % der Individuen, in R VII 25,5 %); die Steppen-, Fels- und Offenlandarten sind etwas geringer repräsentiert als in diesem. Als etwas anspruchsvollere Elemente treten *Carychium tridentatum*, *Acanthinula aculeata*, *Merdigera obscura*, *Aegopinella pura* und *Limax cinereoniger* auf, doch ihr Individuenanteil bleibt gering (1,9 % bzw. 5,3 % der Individuen; 16,7 % bzw. 16,0 % der Arten). Insgesamt ist eine leichte Klimaverbesserung ablesbar. Auch die individuenreicheren Thanatocoenosen aus R IV und R III sind weitgehend übereinstimmend – hohe Beteiligung von *Discus ruderratus*, der Xerothermophilen (*Cochlicopa lubrica*, *Truncatellina cylindrica*, *Granaria frumentum*, *Abida secale*, *Chondrula tridens*, *Vitrea contracta*, *Euomphalia strigella*: 12 % bzw. fast 20 % der Individuen). Thermo- und hygrophile Holozänarten (*Carychium tridentatum*, *Acanthinula aculeata*, *Merdigera obscura*, *Discus rotundatus*, *Aegopinella pura*, *Aegopinella* sp., *Limax* sp., *Monachoides incarnatus*, *Cepaea hortensis*) machen 26,5 % bzw. 25,8 % der Arten und 8,3 % bzw. 6,0 % der Individuen aus. Den Autoren zufolge dürften die Komplexe A und R ungefähr zur selben Phase stärkerer Erwärmung im Altholozän abgelagert worden sein. Arten- und individuenarm sind die obersten Schichten R II und R I. *Discus ruderratus* ist hoch dominant (55,1 % bzw. 72,7 % der Individuen). Die Xerothermophilen und *Clausilia dubia* treten stark in den Hintergrund; ausgesprochen südliche Elemente fehlen. Thermo- und hygrophile Holozänarten sind durch wenigere, eher anspruchslose Komponenten (*Aegopinella* div. sp., *Discus rotundatus*, *Limax* sp.) mit durchschnittlich 13,25 % der Individuen vertreten. Alles in allem wurden diese Kontexte als verarmte, anspruchslose Waldgesellschaften gedeutet, die unter feuchteren und kühleren Bedingungen gelebt haben als die aus den Schichten R IV und R III.

Unter den Gehölzen dominiert *Pinus* in R VI und R V mit mehr als 50 %, den Rest bilden fast nur Pumoideae und

Quercus. In Schicht R IV bis R I tritt *Pinus* dagegen stark zurück, und *Quercus* erreicht mehr als 80 %. Dazu kommen die Eichenmischwaldarten *Fraxinus*, *Acer*, *Ulmus*, *Corylus* und *Rhamnus*. Dieser obere Profilabschnitt wird von den Autoren ins späte Boreal oder Atlantikum eingestuft. Faunistisch sind die Komplexe aus den Schichten R und A gut korrelierbar.

An der Fundstelle Helga-Abri bei Schelklingen enthalten die älteren archäologischen Horizonte IIF6 bis II F4 Thanatocoenosen, die hinsichtlich des Feuchtigkeitsangebotes relativ anspruchslos sind (RÄHLE 1983: 33–35). Mehr als 50 % der Individuen sind Bewohner von Kalkfelsen; *Discus ruderratus* und *Perpolita petronella* treten individuenreich auf. *Chondrina arcadica clienta* und *Discus perspectivus* kommen ebenfalls vor – ihr rezentes Areal liegt viel weiter östlich. 50 % bis fast 60 % der Arten sind Wald- und Gebüschbewohner, ihre Individuenanteile sind jedoch nur 12 % bis 16 %. Der Autor schließt auf ein kontinental abgewandeltes Allgmeinklima und lichte Baumbestände. Holzkohlen- und Pollenanalysen ergaben das Vorherrschen von *Pinus*, dazu *Corylus* und *Quercus*; weiters *Acer*, *Betula*, *Fraxinus*, *Tilia*, *Populus*, *Ulmus*. Die Gesamtheit der Befunde macht ein frühboreales Alter dieser Horizonte wahrscheinlich. – Der archäologische Horizont IIF3 zeigt Übergangscharakter. Die Thanatocoenosen aus den Horizonten IIF2 (¹⁴C: 8230 ± 40 a BP) und IIF1 sind einander sehr ähnlich. Hier machen die Waldarten s. l. 36 % bis 43 % der Individuen aus, und die Felsbewohner gehen individuenmäßig auf 30 % bis 40 % zurück. Die Artenspektren lassen die Entstehung einer montanen Feuchtwald-Gesellschaft erkennen. Unter den Waldarten dominieren *Platyla polita*, *Discus rotundatus*, Aegopinellen, *Vitrea crystallina*, *Cochlodina laminata*, *Macrogastra attenuata lineolata*, *Macrogastra plicatula* und andere Clausilien. Im Horizont IIF2 wird *Discus ruderratus* von *Discus rotundatus* verdrängt, die in der Waldfauna vorherrschend wird. Der Rückgang dieser Art aus weiten Teilen Mitteleuropas während des Holozäns ist ein bedeutendes faunengenetisches Ereignis und wird mit dem Klimawechsel am Übergang vom Boreal zum Atlantikum in Verbindung gebracht – es wird zunehmend atlantisch. Dem vorliegenden ¹⁴C Datum aus Horizont IIF2 nach wäre zu schließen, dass zumindest im heutigen Süddeutschland dieser Rückgang schon im jüngeren Boreal einsetzte. Diese Ergebnisse stehen mit den Befunden vom Euerwanger Bühl bei Greding (KÖNIGSWALD u. RÄHLE 1975) in gutem Einklang. Parallel zu den Verschiebungen im Verhältnis *Discus ruderratus* – *Discus rotundatus* ist eine Dominanzveränderung in den Thanatocoenosen aus den Horizonten IIF2 und IIF1 hinsichtlich der beiden kalksteten *Chondrina*-Arten gegeben: Die westliche *Chondrina avenacea* vertritt die östliche *Chondrina arcadica clienta*. In der Vegetation ist noch *Pinus* dominant, doch nehmen *Corylus* und andere Eichenmischwaldarten gegenüber den Horizonten IIF6 bis IIF4 leicht zu.

Da sich der Rückzug östlicher Arten gegenüber westlichen Elementen in unterschiedlichen Thanatocoenosen abzeichnet, nimmt RÄHLE (1983) an, dass dafür makroklimatische Veränderungen, eben ein Übergang von kontinental zu mehr atlantisch geprägtem Klima, verantwortlich zu machen seien.

In der Grabung Felsställe bei Mühlen (Stadt Ehingen, Alb-Donau-Kreis) nehmen die thermo- und hygrophilen Elemente im oberen Profilabschnitt zu (Horizont GH2a3 bis

GH2a2; RÄHLE 1987: 269–270, 272–273; Abb. 1B, Tab. 2), individuenmäßig vor allem die Waldarten. Als Lebensraum ist ein feuchter Bergwald (Hochhygrophile: *Clausilia cruciata*, *Macrogastra attenuata lineolata*, *Isognomostoma isognomostomos*) mit aufgelichteten, felsigen Stellen anzunehmen (*Fruticola fruticum*, *Euomphalia strigella*, *Helix pomatia*). An den Felsen dürften Vallonien, *Granaria frumentum*, *Jaminia quadridens*, *Candidula unifasciata* und *Helicella itala* gelebt haben. Die Thanatocoenose aus Horizont GH2a3 zeigt weitgehende Übereinstimmungen mit den aus den Schichten IIF2 und

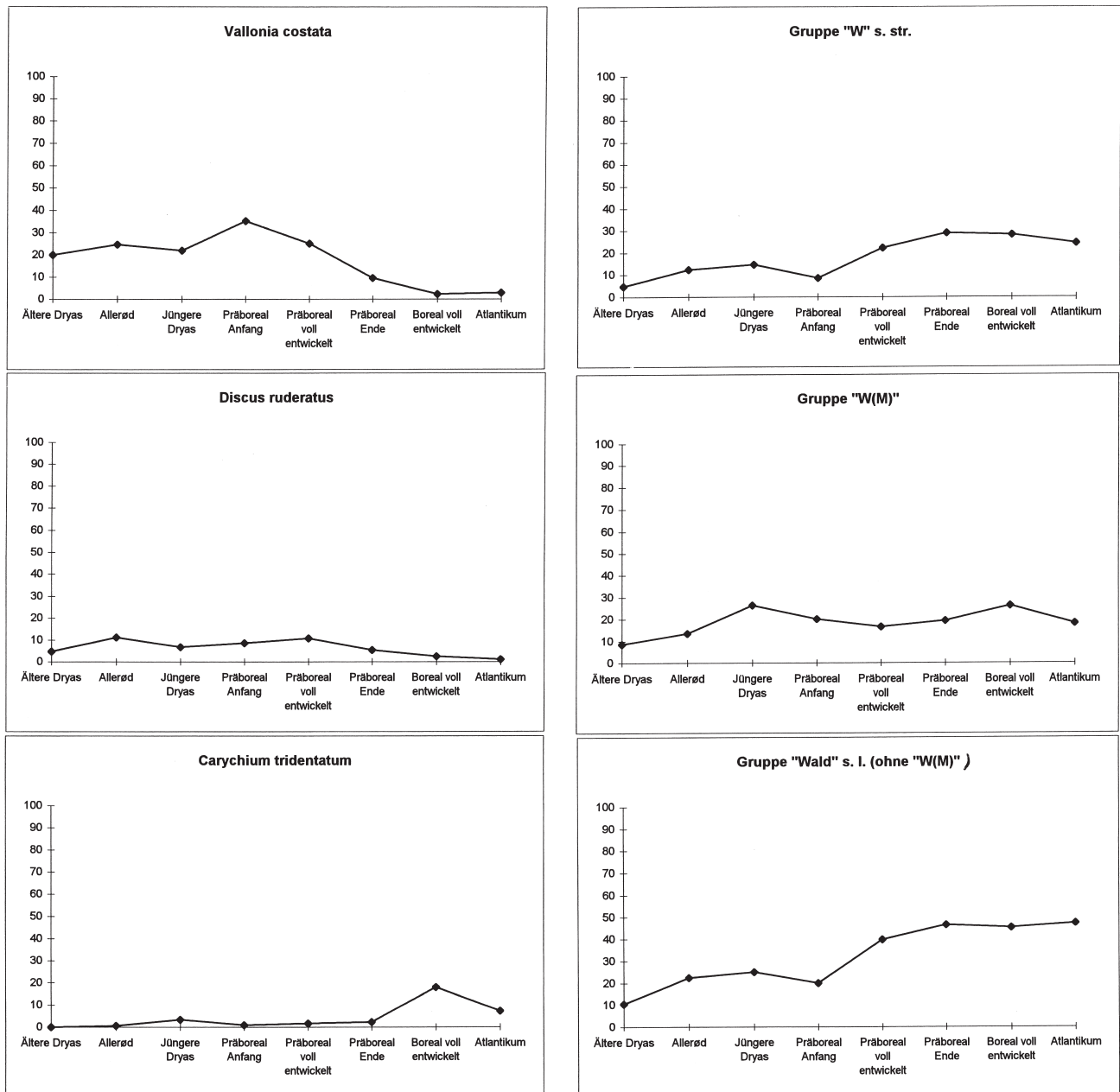


Abb. 124–129: Die relativen Anteile von *Vallonia costata*, *Discus ruderatus* und *Carychium tridentatum* bzw. der ökologischen Gruppen „W“, „W(M)“ und „Wald s.l.“ an den Gesamtfauunen (nach den Mittelwerten aus den jeweiligen Fundnummern berechnet); nach FRANK (1998b: Abri von Elsbethen).

IIF1 vom Helga-Abri bei Schelklingen bekannten (s. oben). Auch hier wird die zunehmende Bewaldungsdichte mit einem mehr atlantisch geprägten Allgemeinklima am Ende des Boreals in Zusammenhang gebracht. Horizont GH2a3 wird aufgrund der vielen Parallelen ebenfalls ins jüngere Boreal gestellt. Dafür sprechen auch frühmesolithische Artefakte (Stufe Beuronien C) und ^{14}C : 8.190 ± 65 a BP; ebenso wie die Kleinsäugerfauna (STORCH 1987: 278). Das Auftreten der Kurzohrmaus spricht für eine Zunahme feuchter, tiefgründiger Lebensräume, das des Hamsters dafür, dass auch offene, trockenere, tiefgründige Areale vorhanden waren. Die Verhältnisse aus dem Horizontbereich GH2a2/2a3 schließen im Wesentlichen an die Gegebenheiten aus Horizont GH2a3 an.

Dieser Vergleich führt vor Augen, dass die erläuterten Befunde aus dem Elsbethener Abri gut mit denen aus der Literatur übereinstimmen (Abb. 124–129): Zunahme der Waldarten, vor allem der anspruchsvolleren Elemente, deutlicher Rückgang von *Discus ruderratus*, günstige Präsenz der ökologischen Gruppen „W (M)“ und „W (H)“; Anstieg von *Carychium tridentatum*, das im Atlantikum bis Epiatlantikum sein Maximum erreicht, bei gleichzeitigem Rückgang von *Vallonia costata*. Dieser Rückgang dürfte hier in diesem nördlich-randalpinen Gebiet offenbar etwas früher erfolgt sein. Kraut- und Strauchschicht waren entwickelt, und die anspruchsvolleren Laubgehölze wurden mehr und mehr bestandsbildend. Damit konnte sich auch ein molluskenfreundlicher Oberboden mit lockerer Streuschicht bilden und den Boden bewohnenden Kleinarten Lebensräume bieten: Für Gastropoden günstiger Rohhumus entsteht durch reichliche Anteile von Eschen, Ulmen-, Ahorn- und Lindenfalllaub, auch durch Eichenmischwald-Begleiter wie die Hasel. Spät sich belaubende Holzarten wie Esche, Eiche oder Ahorn begünstigen ein feucht-warmes Mikroklima im Sommer und ermöglichen längeren Lichteinfall im Frühling. Die Krautschicht bietet den dünnchaligen Jungtieren der Hygromiiden Aufenthaltsmöglichkeiten und damit die sichere Entfernung vom Boden und möglichen Fraßfeinden (Carabidae, Drilidae u. a.). Alle diese Entwicklungen erreichten im atlantischen und epiatlantischen Waldoptimum ihren Höhepunkt.

Nach MAYER (1974: 241–243, 260–268; Abb. 41, 53) erstreckte sich während des **älteren Atlantikums** („Phase VI“ sensu FIRBAS 1949) das Piceetum in den Ostalpen fast über die ganze Innen- und Teile der Zwischenzone. Nach Westen rückte die Fichte wegen der Konkurrenz der Tanne nur relativ langsam vor.

Den Übergang von den Fichten-Tannenwäldern zum Quercetum der Tieflagen bildete ein stellenweise sehr breiter Gürtel, in welchem den Eichen-Mischwaldarten Fichte, Tanne und Buche beigemischt waren. Die Abhängigkeit der Zusammensetzung von den Einwanderungswegen war noch

deutlich. Im Norden war die Fichte praktisch noch allein bestandsbildend, im Südwesten die Tanne, während im Südosten und Osten, auch im nördlichen Vorland der angrenzenden Westalpen Fichte, Tanne und Buche örtlich wechselnd oder gemeinsam hinzutraten.

Die wichtigste Neuentwicklung im **jüngeren Atlantikum** („Phase VII“ sensu FIRBAS 1949) war die Ausbildung eines Abieti-Fagetums im Südosten und Osten. Die Einwanderung von Tanne und Buche in diesem Raum hatte zum Teil schon im Boreal eingesetzt. Nach der Verbesserung der klimatischen Verhältnisse kam es zur Massenausbreitung der beiden Arten. Das auf die östlichen Zwischen- und Randalpen bzw. im Großen und Ganzen auf die montane Stufe beschränkte Abieti-Fagetum schloss meist direkt an das Piceetum an. Im Norden weitete sich das letztere gegen das Quercetum teilweise erheblich aus. In den Randalpen kam es zum Kontakt mit den am Nordfuß der Ostalpen von Osten und Westen her vorrückenden Baumarten Tanne und Buche, wodurch die spätere Waldzonen-Gürtelung eingeleitet wurde. Die Fichte zeigt am Beginn bzw. während des Boreals in den meisten ostalpinen Pollendiagrammen steilen Anstieg; es kam zu ihrer Massenausbreitung in einem großen Teil der Ostalpen. Im Atlantikum erfolgte der weitere Arealausbau, besonders im Inneralpengebiet und in der subalpinen Stufe. Die Tanne zeigt im Atlantikum nicht nur in den Westalpen Arealausweitung, sondern auch am Süd- und Ostrand der Ostalpen; in dessen jüngerem Abschnitt drang sie von Ost und West her auch in die nördlichen Ostalpen vor. Die Rotbuche trat im Ostalpengebiet zuerst im Südosten in Erscheinung, geringfügig schon im Präboreal; während des Boreals erfolgte eine starke Zunahme. In den collinen und submontanen Lagen des Südostens bestanden reiche Vorkommen, die zum Süd- und Ostrand der Alpen auskeilten. Von hier aus erfolgte die Arealausweitung im Atlantikum schon über den Ostalpenrand in die östlichen Nordalpen und weiter nordwärts. Gleichzeitig drang sie auch vom Westen her vor. Die Lärche ist in den zentralen Ostalpen zum Teil aus dem Spät- und frühen Postglazial nachweisbar; die Zirbe wanderte wahrscheinlich im Spätglazial aus dem östlichen Vorland ein und hatte im *Pinus*-Wald des frühen Postglazials auch in den Randalpen teilweise größere Bedeutung. Auch bei der Weißkiefer sind im Spät- und frühen Postglazial entscheidende Wanderbewegungen feststellbar. Von der mittleren Wärmezeit an zeigt sie jedoch mit Ausnahme des östlichen Mitteleuropas durchwegs Rückgang durch die fortschreitende Konkurrenz der Eichenmischwald-Arten, später durch Buche und Fichte. Die Birke trat im mitteleuropäischen Flachland und am nördlichen Alpenrand während der spätglazialen bis frühpostglazialen Wiederbewaldung regelmäßig als typisches Pioniergehölz auf, teilweise in höheren Anteilen.

Nördlich des Alpenhauptkammes setzte die Einwanderung von *Quercus* von Westen und Osten her im Präboreal ein. Während der Wärmezeit war sie nördlich der Alpen vielfach sehr häufig und drang in den nördlichen Ostalpen zusammen mit den weniger anspruchsvollen Eichenmischwaldarten (Linden, Ulmen) bis in die hochmontanen Stufen vor, doch nicht weit ins Alpeninnere. Spätestens im Subboreal, oft schon im jüngeren Atlantikum (der klassischen Holozängliederung), kam es zu einem starken Rückgang (Buchenausbreitung in den tieferen und Tannenausbreitung in den höheren Lagen). Die Hainbuche breitete sich während der mittleren Wärmezeit aus, in Mitteleuropa mit Schwerpunkt im Osten. Edelkastanie und Walnuss sind wahrscheinlich erst durch die Römer in den Alpenraum gelangt, doch ist eine früher erfolgte Einwanderung nicht ganz auszuschließen.

Ins **ältere Holozän (Boreal bis älteres Atlantikum)** stelle ich die Thanatocoenosen aus **Maiernigg** bei Klagenfurt, in welchen ein stehendes, großes Gewässer (Wörthersee) mit teils bewegten Uferzonen, teils vegetationsreichen Verlandungsgürteln, kleinen austrocknenden, eutrophierenden Tümpeln und Wasserlöchern (*Euglesa obtusalis*), kalk- und nährstoffreiches Substrat (*Euglesa casertana ponderosa*, *Bithynia tentaculata* f. *producta*) deutlich zum Ausdruck kommen. Die Pflanzengesellschaften der Ufer dürften Magnocaricetalia gewesen sein (FRANK 1997a).

Etwa in diese Zeit fällt auch das reichliche Material aus einem Bohrkern vom Nordrand des **Weißensees** (Techedorfer Brücke). Es zeigt Lebensräume im Uferbereich eines permanenten Großgewässers mit bewegtem Wellenbereich der Ufer, eventuell an der Einmündung eines Zuflusses; einen ausgeprägten Verlandungsgürtel sowie vegetationsreiche Lachen und Tümpel (vergleichbar obigen, nur ausgeprägter). Bei den terrestrischen Arten dominieren die Waldarten s. str., doch in geringen Individuenzahlen. Die Anwesenheit von Feuchtigkeitszeigern (*Euconulus praticola*, *Clausilia pumila*) spricht für kleinere Pioniergehölze, z. B. Salicetalia (Weidengebüsche) in Verbindung mit Röhrichtgesellschaften. Die Waldarten (vermutlich von etwas entfernter eingeschwennt) repräsentieren keine eigentliche Auwaldgesellschaft, eher einen bodenfeuchten, lokal krautreichen Laubmischwald mit gut entwickelter Falllaubsschicht (juvenile *Monachoides incarnatus*, *Petasina* sp. sitzen an der krautigen Vegetation; in der Laubsschicht und im lockeren Oberboden leben *Pagodulina pagodula*, *Acanthinula aculeata*, adulte *Monachoides incarnatus*, *Aegopinella ressmanni*, die beiden *Semilimax*-Arten *semilimax* und *carinthiacus*, auch *Carychium tridentatum*), Fallholz (*Punctum pygmaeum*, *Isognomostoma isognomostomos*) und blockreiche Stellen (*Ruthenica filograna*, *Vitrea subrimata*, *Aegopis verticillus*, *Platyla gracilis*, *Sphyradium dolium*, *Discus perspectivus*). *Ena montana* und *Cochlodina laminata* sind dendrophil und steigen gerne an (glattrindigen) Bäu-

men, vor allem Rotbuche, auf. Für aufgelichtete Stellen sprechen *Fruticicola fruticum* (mehr feuchtigkeitsbetont) und *Euomphalia strigella* (mehr xerophil), vermutlich war eine Strauchschicht, eher am Waldrand, ausgebildet. Alles in allem spricht für Mischwald mit Eiche, Buche, Fichte und Tanne, vergleichbar mit heutigen montanen Mischwäldern im Zwischenalpen-Randalpen-Übergangsgebiet sensu MAYER (1974: 241, 293, FRANK 1997a).

Im **frühholozänen** Molluskenmaterial aus verschiedenen Quadranten der Grabungen in der **Brettsteinbärenhöhle**; Grabungsstelle 1 (Qu. D5, ca. 1,50 m unter 0, Sch. 4: Pr. 5/Qu. D5, ca. 1,70 m unter 0, Sch. 5: Pr. 8/Qu. D/E 5–7, ca. 1,85–1,90 m unter 0, Sch. 3: Pr. 9/Qu. D5, ca. 2,0 m unter 0, Sch. 6: Pr. 10/Qu. D 5, ca. 2,50–2,60 m unter 0, Sch. 7: Pr. 13) und Grabungsstelle 2 (Qu. R 5/6, ca. 1,93–2,40 m unter 0, Sch. 1: Pr. 11) war ein deutlicher Schwerpunkt bei den für offene, exponierte Felslagen kennzeichnenden Arten gegeben (über 70 % der Individuen in Probe 5 und 8): *Pyramidula pusilla* (5), dazu *Abida secale* (8). Eher an mesophilen Felsen leben *Clausilia rugosa parvula* und *Chilostoma achates* (5) bzw. *Orcula dolium* (8). Wenig Wald oder Baumgruppen sind aus den vorhandenen Waldelementen ablesbar. Auf kleinräumige Nassbiotope weist *Euconulus praticola* hin (8; FRANK 1994b; DÖPPES, FRANK u. RABEDER 1997: 161–165).

Die Klimaverhältnisse sind nur mäßig warm und weniger feucht als die in den Proben 1–3 und 7 (diese: siehe später). Es sind vermutlich Abschnitte beginnender Bewaldung (einzelne *Isognomostoma isognomostomos*, *Causa holosericea*, *Discus ruderatus*, *Vitrea subrimata*, *Petasina unidentata*, *Monachoides incarnatus*, *Helicodonta obvoluta*, *Semilimax semilimax*) in den Anfangsphasen des Holozäns erfasst, dafür sprechen auch *Discus ruderatus* und *Perpolita petronella* (beide sind rezent nicht im Untersuchungsgebiet gemeldet). Auch die klimatisch wenig anspruchsvollen *Clausilia rugosa parvula*, *Chilostoma achates*, *Orcula dolium* und *Neostyriaca corynodes* deuten auf das Frühholozän hin (FRANK 1994b).

Ins **ältere Atlantikum** würde ich die Thanatocoenose aus SE 8A des Steinbruches von **Hohenberg** stellen (FRANK 1993d). Sie ist fels- und waldbetont und enthält als Wasserschnecke nur *Radix peregra*. Diese bezeichnet Klein- bis Kleinstgewässer mittlerer bis höherer Lagen, sumpfige bis anmoorige Wasserlöcher, Gräben, u. a. Sie kann Wasserrückgang, zeitweiliges Austrocknen und hohe Huminsäuregehalte überleben und vertritt in den genannten Biotopen fast durchwegs *Radix ovata*. *Euconulus praticola* kennzeichnet sumpfiges Gelände; ansonsten wird Waldentwicklung (Fichten-Kiefern-Eichen- bis Fichten-Eichen-Mischwald) dokumentiert. Felsen in offener bis teilbewaldeter Lage bezeichnen *Orcula austriaca* (prädominant) und *Neostyriaca corynodes brandti*; dazu *Punctum pygmaeum*. Thermophile Waldarten (*Ena montana*, *Aegopis verticillus*) sind nur geringfügig vertre-

ten; für feuchte Waldstandorte sprechen *Petasina unidentata* und *Clausilia pumila*.

In **Laxenburg** (Schlosspark: FRANK 2000a) zeigen die Mollusken Fließwasser (*Theodoxus danubialis*, *Pisidium amnicum*), im Uferbereich Nass- und Feuchtbiotope sowie Verlandungsgürtel an. Eine Entwicklung in Richtung Augenhölze (beginnende Weichholzaunen mit verschiedenen Weiden, [Grau-]Erlen u. a. Pioniergebüschen und -baumarten; vgl. MAYER 1974: 211–213) ist ablesbar. Dies ist durch Vertreter der Standortgruppe „Wald“ dokumentiert (vor allem durch die dendrophile *Ena montana*), dazu der Gruppe „Wald bis mittelfeuchte Standorte“, die für Gebüschgürtel sprechen. Für die Entwicklung einer Krautschicht sprechen *Aegopinella* und besonders *Monachoides incarnatus*. In unmittelbarer Nähe bestanden ausgedehnte Trockenbiotope. Die Auwald-Initialstadien sprechen sehr deutlich für „älteres Atlantikum“; feuchtes und mildes Klima, aber noch nicht den heutigen Verhältnissen entsprechend.

Artenreiche, hoch differenzierte Thanatocoenosen mit thermisch anspruchsvollen Elementen wie *Platyla polita*, *Renea veneta*, *Pagodulina pagodula* und *Ruthenica filigrana* bezeichnen das **Atlantikum** in **Elsbethen**: (Qu. 6hE2, Qu. 6gF2, Qu. 6hG2, Qu. 6hH1, Qu. 6gH3, Qu. 6hH5): Dichte Bewaldung in Form von Mischwald mit Laubholzbetonung, mit Rotbuche, Ahorn, Esche; mit Strauch- und Krautschicht; lockerem, feuchtem Oberboden mit Streulage; Fallholz, Steinen und/oder größeren Blöcken. Diese Mischwälder müssen hinsichtlich der vertretenen Holzarten weitgehend den heutigen des nordöstlich-randalpinen Bereiches entsprochen haben. *Galba truncatula* zeigt ein kleines Gewässer im Nahbereich an. In den Thanatocoenosen von Qu. 6gF2, Qu. 6hG2 und Qu. 6hH1 macht ihr Anteil sogar 26,5 %, 25,7 % bzw. 21,1 % der Gesamtindividuen aus. Mit *Bythinella austriaca* ist auch eine krenophile Art vertreten, die man gelegentlich in Flussgebieten und anderen aquatischen Lebensräumen findet. In Qu. 6hH1 ist die Beteiligung von *Carychium tridentatum* relativ hoch (16 % der Gesamtindividuen). Offene bis halboffene, ebenfalls bodenfeuchte Flächen dürften nur sehr kleinräumig gewesen sein. Aus dem Gesamtbefund ist warmes, feuchtes Klima ablesbar.

Nicht nur die postulierten Lebensräume sind in Elsbethen den heutigen vergleichbar, sondern auch das Artenbild entspricht im Atlantikum schon weitgehend dem gegenwärtigen. Einige Arten, die im unmittelbaren Fundgebiet nicht registriert sind, kommen vermutlich in dessen weiterer Umgebung vor (*Isognomostoma isognomostomos*, *Causa holosericea*, *Euomphalia strigella*). *Semilimax kotulae* (voll entwickeltes Präboreal), *Discus ruderatus* (durchgehend von der Älteren Dryaszeit bis ins Atlantikum), *Neostyriaca corynodes* (Präboreal, voll entwickelt bis ausklingend), die Milacidae (Alleröd, Jüngere Dryas bis Präboreal, Atlantikum), *Euomphalia strigella* (Boreal, voll entwickelt), *Trichia* cf. *striolata* (Atlanti-

kum), *Perpolita hammonis* (durchgehend von der Älteren Dryaszeit bis ins voll entwickelte Boreal) und *Oxychilus glaber* (Atlantikum) treten in der rezenten Fauna des Nahbereiches ebenfalls nicht auf. Erst im Atlantikum erschienen *Pagodulina pagodula*, *Merdigera obscura*, *Macrogastra* (cf.) *attenuata lineolata*, *Vitrea diaphana*, *Aegopinella pura*, *Renea veneta*, *Cochlostoma septemspirale*, *Vitrea contracta*, *Oxychilus glaber*. Offenbar zu einem noch späteren Zeitpunkt der jüngeren Holozänhälfte traten *Paracochlodina orthostoma*, *Clausilia cruciata*, *Vitrea subrimata*, *Urticicola umbrosus*, *Balea biplicata*, *Platyla gracilis*, *Argna biplicata excessiva*, *Oxychilus depressus*, *Aegopinella ressmanni*, *Trichia sericea* und *Acicula lineata* hinzu.

Mit der Zunahme der Waldarten s. str. kam es zu einem Zurückweichen der Elemente der trocken-sonnigen, zumindest halboffenen Standorte: Nur *Pyramidula pusilla*, die allerdings auch an beschatteten Felsen vorkommen kann, ist ab der Alleröd-Schwankung mit Unterbrechungen durchgehend vertreten. *Granaria frumentum* wurde nur in der Älteren Dryas festgestellt, *Pupilla bigranata* nur in der Alleröd-Schwankung, *Cochlicopa* cf. *lubricella* nur im voll entwickelten Präboreal. Alles in allem bleibt diese Standortgruppe eher unterrepräsentiert. Unter den Offenlandarten fällt auf, dass zwei für kaltzeitliche Lößsteppen und -tundren bezeichnende Arten während der Alleröd-Zeit verschwinden: *Pupilla muscorum* und *Columella columella*, beides Namen gebende Elemente typischer Kaltzeitfaunen. Erst postatlantisch erscheinen *Ceciliooides acicula* und *Vertigo heldi*. Mesophile mit nahezu durchgehender Verbreitung sind *Vitrina pellucida*, *Trichia hispida* und *Punctum pygmaeum*. Offenbar junge Komponenten in der heutigen Fauna der unmittelbaren Umgebung sind *Oxychilus mortilleti*, *Cepaea nemoralis* und *Succinella oblonga*. Das Fehlen der letzteren in den Ablagerungen des ausklingenden Spätglazial überrascht, da sie zu den häufigsten Bestandteilen kaltzeitlicher bis gemäßigter Faunen gehört.

Die Standortgruppen „Feucht-“ und „Nassbiotope“ zeigen eine im Allgemeinen recht gute durchgehende Verbreitung. Wenn auch die ausgesprochenen Nässezeiger *Vallonia enniensis* (KLEMM 1974a: 179 führt sie nur vorbehaltlich an, da sie häufig mit *Vallonia costata helvetica* verwechselt worden ist), *Vertigo angustior*, *Carychium minimum*, *Succinea putris* und *Zonitoides nitidus* erst postatlantisch zur Fauna des Nahbereiches hinzutreten, kann doch angenommen werden, dass das Klima vom Spätglazial bis ins Mittelholozän in diesem Gebiet zumindest mittelfeucht, mit ausreichender Niederschlagstätigkeit war. Diese Tatsache ergibt sich außerdem vor allem aus der randalpinen Niederschlagsstaulage. Die Nähe einer Quelle wird durch die krenobionte *Bythinella austriaca* angezeigt: über die Pisidien der Rezentfauna kann keine Aussage getroffen werden.

Über das zeitliche Auftreten der Nacktschneckenarten kann nichts Genaueres gesagt werden: Schälchen von min-

destens 2 *Deroceras*-Arten waren fast durchgehend, mit Ausnahme der Älteren und der Jüngeren Dryaszeit, nachweisbar, von *Limax* sp. vereinzelt (Alleröd, voll entwickeltes Präboreal) und von Limacoidea indet. im Alleröd, im voll entwickelten Präboreal und im voll entwickelten Boreal. Die Milacidae sind offensichtlich während der jüngeren Holozänhälfte verschwunden. Die Klima- und Vegetationsveränderungen in der nordöstlich-randalpinen Lage waren also ganz offensichtlich auch weiterhin fließende, kontinuierliche Vorgänge, die ohne abrupte Ereignisse verliefen. Mit der fortschreitenden Erwärmung wurde die Weichtierfauna reicher und differenzierter: während des mittelholozänen Klimaoptimums erschienen hochanspruchsvolle Elemente wie *Pagodulina pagodula*, *Vitrea diaphana*, *Aegopinella pura*, *Renea veneta*, *Cochlostoma septemspirale* postglazial erstmalig im Gebiet.

Über die Entwicklung der Molluskenfaunen während des Atlantikums berichten verschiedene Autoren. Für die Kenntnis der mitteleuropäischen Verhältnisse von Bedeutung sind die folgenden: LOŽEK (1964b: 77–80, 147–148; Beil. III; 1982, 1993a) sowie HORÁČEK u. LOŽEK

(1988) berichten über das Atlantikum als „Phase des maximalen Artenreichtums“, während welcher es zu einer Massenausbreitung der Arten warm-feuchter Wälder kam (*Aricula* und *Platyla* sp., *Sphyradium doliolum*, *Ena montana*, *Paracochlodina orthostoma*, *Macrogastra* div. sp. und anderer Clausilien, *Discus perspectivus*, *Aegopinella nitens*, *Vitrea diaphana*, *Vitrea subrimata*, *Daudebardia* sp., *Monachoides incarnatus*, *Isognomostoma isognomostomos*, *Cepaea hortensis* u. a.). Arten der „*Ruderatus*-Faunen“, alte Steppenelemente, Indifferente und einige Licht liebende Arten (*Vallonia costata*, *Cochlicopa lubricella*) überlebten in zum Teil starken Populationen. Durch die rasche Entwicklung in der vorangegangenen Phase bestand starke standörtliche Differenzierung, damit waren auch eine Koexistenz von heute nicht mehr zusammen lebenden Arten und ungewohnte Artenkombinationen möglich. Die Böden zeigten teilweise noch geringen Reifegrad, daher waren Arten, die mineralreiche Böden lieben, weit verbreitet (*Pupilla sterrii*, *Chondrula tridens*). Mit der Stabilisierung der Klimabedingungen und der ökologischen Verhältnisse traten die Waldlandschaften mit ihren Malakocenosen zusehends in den Vordergrund. Die fortschreitende Bodenentkalkung wurde zum limitierenden Faktor für die Expansion einiger Boden bewohnender Arten. Mit dem Neolithikum kam es zu den ersten tieferen Eingriffen des Menschen in die Natur.

Für die Wirbeltiere heißt es in HORÁČEK u. LOŽEK (1988: 96–97) für die „Holocene mammalian zone VZ D 1“: „Maximum species diversity, woodland elements and those of semicovered sites predominate, but those of open grounds still important, *Apodemus* (*Sylvaemus*) spp. maximum“; für die zweite Hälfte des Atlantikums (in der neuen Eingren-

zung) als Zone „VZ D 2“: „Decrease of species diversity; woodland elements predominate those of semicovered formations (*C. glareolus*, *P. subterraneus*, *Sciurus*, *G. glis* vs. *A. (Sylvaemus)* spp., *M. avellanarius* or *S. araneus*) – Open ground species disappear from most regions – some definitely (*Cricetulus*, *Ochotona*), some perhaps locally persist (*M. arvalis*, *C. cricetus*, *M. oeconomus*); increase in *S. minutus*; *Glis*, *Eliomys* or *Rh. hipposideros* absent or rare in Bohemia.“

Hinsichtlich der Unterteilung des jüngeren Holozäns bestehen bei den einzelnen Autoren Unterschiede, und zwar in erster Linie in der Abgrenzung des Atlantikums und des Subboreals. Vielfach werden ein älteres und jüngeres Atlantikum (Zonen „VI“ und „VII“ nach FIRBAS 1949, auch nach MAYER 1974: 240–268) unterschieden, gelegentlich auch mehrere Abschnitte (u. a. von MANGERUD et al. 1974 und STARKEK 1977). Die Untergrenze der letzteren Phase wird von ihnen um etwa 4.000 a BC angesetzt. Das Subboreal wird als eine längere Periode aufgefasst, die im 3. bis sogar im 4. Jahrtausend BC beginnt und während des 1. Jahrtausends BC oder zu dessen Ende ausklingt; vgl. auch MANIA (1972, 1973). Das Subboreal bezeichnet FIRBAS (1949) auch als „Späte Wärmezeit“; STARKEK (1977) stuft es ins „Neoholozän“ ein, und HAFSTEN (1969) zieht eine Grenze zwischen „megathermaler“ und „katathermaler Phase“ bei etwa –1.750 a BC. Der Beginn des Optimums der Waldmolluskenfaunen entspricht etwa dem Beginn des jüngeren bzw. jüngsten Abschnittes des Atlantikums verschiedener Autoren (LOŽEK 1982: 62–65).

Ein neuerer Vorschlag zur Festlegung der Obergrenze des Atlantikums und zur Eingrenzung des **Subboreals** auf die ausgeprägte Trockenphase um etwa 1.300–700 a BC sowie die Errichtung einer zusätzlichen Phase, des „**Epiatlantikums**“ kam von JÄGER (1969). Das Subboreal würde demnach in Mitteleuropa etwa mit der Späten Bronzezeit zusammenfallen, mit der auch ein malakologischer Umbruch verbunden ist: Rückgang der voll entfalteten Waldgemeinschaften, auf kalkreichen Substraten Wiederausbreitung der Offenlandarten, erste „moderne Zuwanderer“. Wichtige Faktoren in dieser Entwicklung waren Standortstyp, geographische Lage und Höhenlage; Besiedlungsgrad (Altsiedlungslandschaften bzw. ungestörte Biotope).

In Österreich könnten die malakologischen Befunde aus der Kreisgrabenanlage von **Kollnbrunn** für diese Phase sprechen: die xerothermophilen Gruppen sind relativ hoch an der Gesamt-Thanatocoenose beteiligt (FRANK 1993–1996); die angegebene Besiedlungszeit ist allerdings „Frühbronzezeit“ (TRNKA 1993/94: 277–287).

Das von JÄGER (1969) vorgeschlagene „Epiatlantikum“ entspricht der „Phase des Waldoptimums und der beginnenden Ausbreitung von Offenlandarten“ von LOŽEK (1982: 27–28) und der „malacozone E“ von HORÁČEK u. LOŽEK (1988: 96); ca. 4.000–1.300 a BC: In den unbesiedelten

Gebieten waren die Wälder dicht geschlossen, im Wesentlichen aus denselben Gehölzarten, doch noch in anderer Beteiligung als heute bestehend. Dies hatte das allgemeine Überhandnehmen bezeichnender Waldarten, in reich gegliederten Assoziationen, den gegenwärtigen Verhältnissen schon sehr ähnlich, zur Folge. Die frühholozänen Artengemeinschaften („*Discus ruderatus*-Faunen“), die meisten der Steppencoenosen und der ökologisch indifferenten Arten traten stark in den Hintergrund oder verschwanden gebietsweise. *Vallonia costata*, in der vorangegangenen Phase noch häufig, trat ebenfalls in vielen Gebieten stark zurück. Verschiedene „demanding species“ wie *Macrogastra densestriata*, *Balea biplicata*, *Laciniaria plicata*, *Aegopis verticillus* und *Helicodonta obvoluta* erfuhren beträchtliche Arealerweiterungen. *Carychium tridentatum* erreichte maximale Entfaltung. Gleichzeitig mit dem Erreichen der höchsten Diversität der Waldmalakocoenosen in den ungestörten Hügel- und Bergländern kam es in den warmen, niedrig gelegenen Landschaften stufenweise zu einer sekundären Rückdrängung des Waldes durch die allmähliche Entstehung der Kulturlandschaften. Durch das etappenweise wieder expandierende Offenland und die verhältnismäßig rasche Versteppung trocken-warmer Kalkgebiete konnten sich verschiedene calciphile Elemente wieder ausbreiten, begünstigt auch durch die retrograde Bodenentwicklung. Mit der Ausbreitung der Siedlungslandschaft schritt die Entwaldung weiter fort und führte in der weiteren Folge zur Entstehung verschiedener offener und halboffener Ersatzbiocoenosen, die von mesophilen und xeromesophilen Gemeinschaften besiedelt wurden. Diese Entwicklung wurde durch die Klimaveränderung im Subboreal begünstigt; vgl. auch LOŽEK (1982: 90–98, Tab. 7–9, Abb. 2–7, Taf. 2, 4, Beil. 1–3).

Über die Entwicklung der Micromammalia während des Epiatlantikums siehe HORÁČEK u. LOŽEK (1988: 96), „mammalian zone VZ E“: „Increase of species diversity; both woodland and open-ground forms occur in roughly same percentage, but glacial elements absent (perhaps except *M. gregalis*, *Ochotona* and *M. nivalis* surviving locally in the Carpathian Basin). Dominant forms: *Clethrionomys glareolus*, *Apodemus (Sylvaemus)* spp., and again *M. arvalis*. Maximum extension of *P. subterraneus*, *Myotis bechsteini*, *Plecotus auritus*, *Myotis nattereri*, *Cricetus cricetus*, *Eliomys quercinus*, *Glis glis* occur also in the Moravian Karst and Bohemia. *Dryomys nitedula*, *Rhinolophus hipposideros* and first *Plecotus austriacus* in the Carpathian Basin.“

Dem Epiatlantikum zuzuordnen wäre die Molluskenthanatocoenose aus der **Schneckenkluff** (Hinterbrühl; Kat. Nr. 1914/34; FRANK 1996a). Sie ist differenziert, mit wärmebedürftigen Arten, die weitgehend geschlossene Bewaldung anzeigen. Im Vergleich mit den rezenten Gegebenheiten sind die eng an Wälder gebundenen Arten geringer vertreten – 23,5 % gegenüber 34,9 %, ebenso die Gruppe

„Wald bis mittelfeuchte Standorte“ – 11,8 % gegenüber 18,6 %: Die stärker feuchtigkeitsbedürftigen Waldarten sind nahezu gleichermaßen enthalten – 11,7 % bzw. 11,6 %. Die mesophile Gruppe ist rezent stärker vertreten: 5,9 % gegenüber 4,6 % (bei voller Arterfassung wahrscheinlich noch deutlicher). Vor allem sind die xeromorph geprägten Gruppen gegenwärtig im Gesamten stärker entwickelt, dabei sind besonders trockene, offene bis halboffene Felsstandorte repräsentiert.

Ebenfalls ins Epiatlantikum habe ich verschiedene Molluskenthanatocoenosen aus mittelneolithischen Kreisgraben-Anlagen gestellt; beispielsweise **Kamegg** (z. B. Graben I, Schn. 1, Lfm. 16–18, Plan. 1–2, „aus Verfärbung;“ und Lfm. 18, Plan. 4–5). Diese zum Teil sehr artenreichen Faunen (bis zu 36 Arten) sind in den repräsentativen Fällen (Nr. 41, 55, 57, 58, 75, 90) arten- und individuenmäßig von Waldarten dominiert. Die Vertreter der verschiedenen ökologischen Gruppen lassen einen reich strukturierten Lebensraum vom Typ des Block- und (Hang-) Schuttwaldes mit Buche und Tanne annehmen; mit lockerem, steinigem Oberboden (*Vitrea contracta*, *Ruthenica filograna*) und ausreichenden Schatten- und Feuchtigkeitsverhältnissen (*Aegopis verticillus*, *Petasina unidentata*, *Discus perspectivus*, *Semilimax semilimax*, Nacktschnecken) sowie mit aufgelockerten Saumbeständen und offenen Flächen (FRANK 2004).

Das Auftreten der Milaciden-Schälchen (Nr. 57, 58, 75, 90) lässt zwei Deutungsmöglichkeiten offen: Sekundäre Vermischung in jüngerer Zeit, da es sich bei dieser Familie in der Regel um nachtaktive Bodentiere handelt, die mitunter tief verborgen leben. Arten wie *Tandonia budapestensis* (HAZAY 1891) sind synanthrop und haben sich als Kulturfollower von den Südostalpen und dem nördlichen Balkan aus weit nach Mittel- und Westeuropa ausbreiten können. Die Fundorte dieser Art häufen sich bisher in Österreich in dessen pannonisch beeinflusstem Gebiet in Niederösterreich, sie ist aber auch aus Burgenland, Oberösterreich, Steiermark, Salzburg, Kärnten und Nordtirol bekannt und dürfte in beständiger Weiterverbreitung sein. Über Verschleppung dieser und anderer Milacidae mit importiertem Salat, Gemüse bzw. in botanischen Gärten und Gärtnereien wird wiederholt berichtet (vgl. FECHTER u. FALKNER 1989: allgemein; REISCHÜTZ 1986: *Milax gagates* (DRAPARNAUD 1801) – Horn, Wien/2, *Milax nigricans* (PHILIPPI 1836) – Wien/22–Melangasse, FRANK 1992g: *Milax gagates* – Wien/9, Botanischer Garten des Pharmakognostischen Institutes, *Tandonia budapestensis* – Wien/19, Univ. für Bodenkultur, Gewächshaus, *Tandonia sowerbyi* – Wien/9, Botanischer Garten des Pharmakognostischen Institutes).

Tandonia rustica (MILLET 1843) ist dagegen im Westen Österreichs (Vorarlberg, Nord- und Osttirol) natürlich verbreitet, wahrscheinlich im Zusammenhang mit dem weiter südlich gelegenen Verbreitungsgebiet (REISCHÜTZ 1986:

107, Karte 13); eine Überprüfung der Fundorte ist aber notwendig. Der Meinung des zitierten Autors zufolge ist sie im Osten von Österreich wahrscheinlich eingeschleppt (Burgenland: Güssing; Niederösterreich: Horn, Langenzersdorf, Niederkreuzstetten, Wien/2, Wien/22-Melangasse). Nun wäre es aber denkbar, dass z. B. diese Art, auch *Tandonia budapestensis*, früher, etwa in der postglazialen Wärmezeit, weiter verbreitet waren als gegenwärtig. Die Ökologie der ersteren – bevorzugt (Kalk-)Schuttwälder in Hanglage (FECHTER u. FALKNER 1989: 184) wäre im Fundzusammenhang jedenfalls gegeben. Ein autochthones Auftreten innerhalb der Faunenkontexte ist jedenfalls nicht auszuschließen, ebenso ein Arealverlust im Zuge anthropogener Entwaldungen. Arealverluste im Postglazial sind von verschiedenen Arten bekannt (*Gyraulus laevis*, *Discus rudertus*).

Die Einschätzung von *Boettgerilla pallens* (SIMROTH 1912) (Nr. 75) ist ähnlich problematisch. Sie lebt an feuchten, schattigen Stellen des Kulturlandes, vor allem im Boden. Sie dürfte ursprünglich kaukasisch verbreitet gewesen sein und wurde vor mehr als 30 Jahren in fast ganz Europa festgestellt, auch in naturnahen Lebensräumen. Ihr Vorkommen in Westeuropa konnte nach FECHTER u. FALKNER (1989: 190) aber durch Sammlungsbelege bis 1949 rückdatiert werden, daher kann man eben nicht ausschließen, dass sie bereits früher da war und nur übersehen worden ist. In Österreich sind zahlreiche Fundorte, synanthrop und vor allem aus dem Osten, bekannt. Aus Niederösterreich ist sie am häufigsten gemeldet, was aber sicher mit der Sammeltätigkeit (v.a. REISCHÜTZ – Horn) zusammenhängt (u. a. Greillenstein, Horn, Kamptal bei Rosenberg, Maissau, E-Werk Rosenberg; REISCHÜTZ 1986: 148–150, Karte 31). Für ein autochthones Vorkommen der Schälchen dieser Gruppen würde die Tatsache sprechen, dass sie auch in anderen Fundkontexten aufgetreten sind (FRANK 1997w: 157, 159; 1997ab und in Vorbereitung).

Offene Flächen werden vor allem durch die fast durchwegs vertretene Licht liebende *Vallonia costata helvetica* dokumentiert (in Probe Nr. 58 mit 30,2 %, in Probe Nr. 75 mit 21,9 % der Individuen), ebenso durch *Chondrula tridens* (Proben Nr. 41, 58, 90), *Granaria frumentum* (Proben Nr. 57, 58), *Cochlicopa lubricella* (Proben Nr. 57, 58, 75) und *Pupilla muscorum* (Probe Nr. 75).

Auf *Chilostoma achates* (Probe Nr. 90) muss besonders hingewiesen werden, da ihre heutigen Vorkommen im mittleren Kamptal (Horn, Ruine Steinegg) vom Hauptareal weit isoliert liegen und sie nördlich der Donau gegenwärtig nur wenig bekannt ist (Oberösterreich: Schloss Marsbach; Kremstal: Ruine Hartenstein; KLEMM 1974a: 426–429, Karte 140; REISCHÜTZ 1977a: 23 und 1984b). Der Kamegger Fund lässt eine weitere Verbreitung dieser Art nördlich der Donau noch im späteren Mittelholozän annehmen.

In der Kreisgrabenanlage von **Rosenburg** (Schn. 10; Schlitzgrube 44, N-Hälfte) liegt aus der repräsentativen Probe eine arten- und individuenreiche Fauna vor, die auf Teilbewaldung, bei ausreichendem Vorhandensein offener Flächen mit lockerem, strukturiertem, steinigem Oberboden (*Cecilioides acicula*, *Oxychilus inopinatus*) schließen lässt: 12,8 % der Waldbewohner s. str. gegenüber 49,2 % des Individuenanteiles von *Pupilla muscorum*, begleitet von den Euryöken *Trichia hispida*, *Punctum pygmaeum*, *Succinella oblonga* und thermophilen Arten (*Euomphalia strigella*, Chondriniidae indet., *Candidula unifasciata soosiana*, *Cecilioides acicula*, *Oxychilus inopinatus*). Diese Verhältnisse lassen eher mäßige Feuchtigkeitsbedingungen und Folgen der Siedlungstätigkeit annehmen. Die Einstufung könnte dem ausklingenden Epiatlantikum entsprechen.

Laubmischwald-Gemeinschaften des Epiatlantikums ergaben u. a. auch Proben aus den Kreisgrabenanlagen von **Gauderndorf** (dreifache Anlage), **Hornsbürg 3** und **Karnabrunn**, wobei die damaligen Klimaverhältnisse etwa den gegenwärtigen entsprochen haben dürften (FRANK 1992–93, 1993–96, 2004).

Feuchten, skelettreichen (Laub-)Mischwald des Mittelholozäns, mit reich entwickelter Strauch- und Krautschicht zeigt die Thanatocoenose aus der **Allander Tropfsteinhöhle**, die viele hoch anspruchsvolle Arten enthält. Vermutlich waren Buche, Ahorn, Ulme, auch Esche, bestandsbildend. Bodenfeuchte, krautige Stellen zeigt u. a. die starke Repräsentanz von *Aegopis verticillus* an (DÖPPES u. FRANK 1997a, c).

In der **Köhlerwandhöhle** können die rekonstruierten ehemaligen Faunenverhältnisse mit den rezenten Gegebenheiten gut verglichen werden, obwohl die Artenzahl geringer ist, und sowohl die anspruchsvollen Boden bewohnenden Kleinarten als auch die ausgeprägt Thermophilen fehlen. Eine starke Prädominanz der hochhygrophilen und Schatten liebenden Komponenten besteht bei gleichzeitiger Präsenz feuchtigkeits- und Wärme liebender Waldarten und petrophiler, weniger anspruchsvoller Elemente. Als Entstehungszeit dieser Thanatocoenosen kann eine recht feuchte und mäßig warme Klimaphase des Mittelholozäns angenommen werden. Ausreichende Bewaldung – Mischwald ähnlich den heutigen Waldgesellschaften des Gebietes, aber wahrscheinlich mit stärkerer Beteiligung der Coniferen – muss vorhanden gewesen sein. Ein humoser, strukturierter Oberboden dürfte sich aber langsam gebildet haben (FRANK 1997w).

Artenreich und differenziert konnte das Mittelholozän in der **Brettsteinbärenhöhle** dokumentiert werden (FRANK 1994b; DÖPPES, FRANK u. RABEDER 1997: 161–165; Grabungsstelle 1: Qu. D5; 1,20–1,30 m unter 0, Schicht 1: Proben 1–3/Qu. D7; –160 cm unter 0, Schicht 2: Probe 7): Optimale Entfaltung des Mischwaldes bei feucht-warmen

Klimabedingungen: Artengarnitur und Präsenz klimatisch hoch anspruchsvoller Arten wie *Acicula lineata*, *Cochlodina laminata*, *Macrogastra plicatula*, *Aegopis verticillus*, *Aegopinella ressmanni*, *Petasina unidentata*, *Monachoides incarnatus*, *Urticicola umbrosus*, *Helicodonta obvoluta*, *Isognomostoma isognomostomos*, die hohen Individuenzahlen von *Vitrea subrimata* und *Causa holosericea* sprechen für reiche Bewaldung. Mischwald mit Buche, Tanne, Fichte, auch Bergulme ist anzunehmen, ebenso gute vertikale Gliederung der Vegetation, mit Strauch- und Krautschicht (zumindest am Rand). Lockerer, spaltenreicher Oberboden mit günstig entwickelter Zersetzungsschicht (= Lebensraum für *Acicula lineata*, *Discus* sp., *Aegopinella ressmanni*, *Perpolita hammonis*, *Petasina unidentata*/adult, *Monachoides incarnatus*/adult, *Helicodonta obvoluta*). In feuchten bis nassen Bodenvertiefungen leben *Euconulus praticola*, *Semilimax kotulae*, *Vitrea crystallina*, wahrscheinlich zwischen Moosen und Farnen. An der krautigen Vegetation steigen Jungtiere von *Urticicola umbrosus* und *Arianta arbustorum* gerne auf (besonders an Brennesseln, Dost, Salbei, Pestwurz, Goldrute, u. a.). Für blockreiche Stellen sprechen die Felsbewohner – an sonnigen Felsen *Pyramidula pusilla*, an eher beschatteten Lagen oder unter Steinen bis bemoostem Fallholz *Orcula dolium*, die Clausilien, die *Vitrea*-Arten, *Aegopis verticillus*, *Oxychilus* sp., die Nacktschnecken (eine große *Limax*-Art, *Deroceras* sp.), *Helicigona lapicida*, *Chilostoma achates*, *Isognomostoma isognomostomos*, *Causa holosericea*. Ein zumindest zeitweise wärmeres und feuchteres Lokalklima als heute zeigen *Aegopinella ressmanni* und *Helicodonta obvoluta*, die rezent nicht im Untersuchungsgebiet gemeldet sind. Gegenwärtig fehlt die letztere in Österreich etwa von der Salzach westwärts bis Vorarlberg fast völlig. Offenbar ist sie postglazial noch im Eindringen in die Ostalpen begriffen, und zwar von Norden und Nordosten her. Auch die hochwarmzeitliche *Aegopinella ressmanni* besiedelt jetzt in Österreich den östlichen bzw. südöstlichen Landesteil, mit einzelnen isolierten westlichen Positionen. Im südwestlichen Oberösterreich sind Funde bis zum Salzachbereich gemeldet. Zu den Vorkommen in Bayern siehe SEIDL (1978).

Beispiele für reiche atlantische Faunen in der Südostslowakei und in Zentralböhmen bringen HORÁČEK u. LOŽEK (1988: 75–77, 80–82, 85–87). Die Clausiliidae sind artenreich und relativ individuenstärker vertreten als andere Faunenkomponenten (8 Arten in der Peskö-Höhle, Südostslowakei; 7 Arten in Kobyla-Západ, Zentralböhmen). Die Familie der Zonitidae ist durch 4 bzw. 6 Arten repräsentiert; Limacoidea-Schälchen sind ebenfalls vorhanden. Hinsichtlich der reichen Artenliste der Waldbewohner gibt es auch sonstige Gemeinsamkeiten mit den ungarischen Faunen (siehe später). Die frühatlantische Fauna von Srbsko, Na Bříči (Böhmischer Karst) ist dagegen noch sehr von *Vallonia costata* beherrscht LOŽEK (1982: 90–92, Tab. 7). Die mächtige Schichtenfolge aus einer Tiefbohrung der Bachaue

Tiché údolí (Nordwestrand von Prag) ergab vom Auenmilieu geprägte Gemeinschaften. Obwohl die dem Atlantikum zuordenbare Thanatocoenose aus dem untersten, schotter- und schuttreichen Paket aus eher spärlichen Funden bestand, zeigte sich doch der im Gebiet bereits weitflächig ausgebreitete Wald. Auch Landschaftsteile mit Steppengepräge waren noch erhalten, da seit dem ältesten Neolithikum ständige Besiedelung nachweisbar ist, sodass sich keine zusammenhängende Bewaldung entwickelte. Auch während des epiatlantischen Waldoptimums erreichten die Faunen im Gebiet wie im gesamten Prager Raum nicht den vollen Artenreichtum, durch den sie an anderen Fundstellen gekennzeichnet sind, z. B. FRANK (1992/93, 2004 – Kamegg). Über das böhmische Holozän und atlantische Faunen siehe auch PETRBOK (1956).

Die Untersuchung von Kalktuffen und Travertinen des Krakauer Hochlandes durch ALEXANDROWICZ (1983) ergab vergleichbare Ergebnisse – maximale Ausdehnung der gemischten Edellaubwälder während des Mittelholozäns: Im „Älteren Atlantikum“ reiche und differenzierte Molluskenfaunen mit vielen Clausilien, inklusive karpatischer Arten (*Vestia elata*, *Vestia turgida*, *Macrogastra borealis*, *Macrogastra tumida*), alpiner (*Isognomostoma isognomostomos*) und südosteuropäischer Elemente (*Helix pomatia*; ALEXANDROWICZ 1983: Fig. 21). Der Autor vergleicht diesen Abschnitt mit der „*Ruderatus-Rotundatus-Crystallina-Carychium*-Assoziation“ von FUHRMANN (1973; Mittel- und Westsachsen). Die Assoziationen, die dem Epiatlantikum sensu JÄGER (1969) entsprechen würden (ALEXANDROWICZ 1983 spricht vom „Älteren Subboreal“), sind ärmer als die vorangegangenen, doch zeigen sie stärkere Differenzierungen aufgrund der klimatischen Veränderungen und der menschlichen Tätigkeiten (gebietsweise Entwaldungen). Gegen Ende des Subboreals („Subboreal s. str.“; im Sinne von JÄGER [1969] gebraucht) kam es zum Ansteigen der Offenlandarten und der Mesophilen, im weiteren Verlauf dann besonders in Zentralpolen zu beträchtlichen Faunenverarmungen durch das Verschwinden vieler Waldarten und das Ansteigen des relativen Anteils der eurytopen Arten mit weiter Verbreitung. Diese letzteren (holarktische und paläarktische Elemente) dominieren auch heute noch im Gebiet; ihr Anteil an der Fauna beträgt > 70 % (d. h. um etwa 30 % mehr als während des holozänen Klimaoptimums). In Waldgebieten mit ursprünglicher Vegetation (Nationalpark Ojców) liegt die Beteiligung dieser Elemente um 40 %, d. h., die Fauna hat sich dort während der letzten ca. 5.000 Jahre nicht wesentlich verändert.

Aus dem Umfeld der Kinderbestattung der Fundstelle Felsställe bei Mühlen (Alb-Donau-Kreis) beschreibt RÄHLE (1987) eine hochwarmzeitliche, arten- und individuenreiche Molluskenfauna, die jünger ist als die aus dem mesolithischen Horizont der Hauptgrabung: *Discus ruderratus* fehlt fast

völlig, *Discus rotundatus* ist hoch dominant; die Wald bewohnenden Clausiliidae sind arten- und individuenreich vertreten; individuenreich auch die Zonitidae. Der Anteil an Offenlandarten ist auffallend gering. Ob diese Fauna dem Atlantikum angehört, kann nicht eindeutig gesagt werden, obwohl vieles dafür sprechen würde. So enthält sie *Helicella itala*, die im Gebiet vielleicht erst postatlantisch heimisch geworden ist (in der Hauptgrabung ist sie nur im oberflächennahen Horizont und darüber nachweisbar).

Über die postglaziale Entwicklung in Skandinavien siehe WALDÉN (1986c): Während des holozänen Klimaoptimums lebten in Schweden Molluskenarten, die heute noch dort vorkommen, doch zum Teil mit bedeutenden Arealveränderungen. Einige waren häufiger, doch nicht immer zwangsläufig verbreiteter als heute.

In der chronologischen Einteilung des Holozäns fällt die Zeit des **Braunsberger Oppidium** (ältere Hallstatt- bis jüngere Latènezeit; FRANK 1998–1999) in die ältere Hälfte des **Subatlantikums**, der „Nachwärmezeit“ oder „Phase IX“ (sensu MAYER 1974: 243, 244–246; LOŽEK 1982: 15).

In der postglazialen Waldgeschichte wird während dieser Zeit der Übergang zur gegenwärtigen natürlichen Waldgliederung durch den Rückgang der Tanne aus weiten Teilen des inneralpinen Raumes eingeleitet. Durch die stärkere Ausbreitung der Fichte in den Westalpen ist die Waldgliederung in den Ost- und Westalpen erstmals weitgehend gleich. Das Piceetum hat gegenüber dem vorangegangenen Subboreal sein Areal erheblich erweitert. An dieses anschließend folgt das Abietetum in Form eines örtlich recht schmalen Gürtels, weil die Buche in dieser Zeit vorübergehend relativ weit ins Alpeninnere vordringt. Deshalb ist das Abieti-Fagetum oft breiter entwickelt als während des Subboreals, besonders im Süden und Südosten. In den Westalpen nimmt es nun ein zusammenhängendes Areal ein, in den Nordalpen ist ihm ein mitunter sehr breites Fagetum vorgelagert, das sich bis ins Gebiet des Schwarzwaldes und zum Südrand der Böhmisches Masse erstreckt. Im Südosten bildet es die Verbindung zu den Dinarischen Gebirgen. Der Übergang zum Quercetum der trockenen Tieflagen wird durch tannen- und buchenreiche Gesellschaften gebildet.

Am Übergang vom Älteren zum Jüngeren Subatlantikum, unmittelbar vor dem stärkeren Eingreifen des Menschen, besteht ein breites, auch im west-ostalpinen Kontaktgebiet durchgehend ausgebildetes montanes Piceetum in den Innenalpen. Durch den Rückgang der Tanne aus diesen letzteren ist das Abietetum noch weiter nach außen gerückt und im Wesentlichen auf die Zwischenalpen beschränkt. Durch den Rückzug der Buche aus den höheren bzw. inneralpinen Lagen ist der Abieti-Fagetum-Gürtel der Randalpen deutlich schmaler geworden. Nördlich und südöstlich ist diesem ein Fagetum vorgelagert. Der Übergang zum Quercetum

der Tieflagen wird durch eichenreiche Waldgesellschaften mit Tanne und Buche, manchmal nur Buche, vermittelt.

Diese Entwicklungen setzen sich während des Jüngeren Subatlantikums weiter fort, werden aber durch den Einfluss des Menschen (anthropogene Ersatzgesellschaften) zum Teil weiter verstärkt.

Selbstverständlich wird die Waldentwicklung wesentlich durch Veränderungen der klimatischen Gegebenheiten beeinflusst. Verschiedene Befunde, vor allem aus dem südwestdeutsch-schweizerischen Raum, weisen auf Perioden vermehrter Niederschlagstätigkeit hin, die am Übergang von der „Bronze“- zur „Eisenzeit“ ablesbar sind, d. h., eine wärmere, trockenere Klimaphase ist durch eine feuchtere, kühlere abgelöst worden: den sog. „Klimasturz“ oder die „Klimakatastrophe“ verschiedener Autoren, deren Anfang zwischen 850 und 500 v. Chr. angenommen wird (SMOLLA 1953). Diese Zeitdifferenz ist dadurch bedingt, dass den Aussagen teils sedimentologische und archäologische, teils Pollenanalysen und Untersuchungen botanischer Großreste zugrunde liegen, also verschiedene relativchronologische Systeme. Die jüngeren Datierungen gehen fast ausschließlich auf norddeutsche und skandinavische Befunde aufgrund pollenanalytischer und moorgeologischer Untersuchungen zurück.

Diese Klimaveränderung hat sich örtlich sicher verschiedenen ausgewirkt und hatte vermutlich keinen „katastrophenartigen“ Charakter. Verschiedenartige Abläufe müssen ja auch durch die jeweilig vorangegangenen Pflanzengesellschaften, die Böden und die geographische Lage mitbestimmt worden sein.

Das ältere Subatlantikum ist, wie oben ausgeführt, die „Buchenzeit“ oder „Buchen-Tannenzeit“, mit der „maximalen Entfaltung der Buchen-Tannen-Wälder“ (LOŽEK 1982: 15) in vielen Gebieten Mitteleuropas. Die vorangegangene Phase, das Subboreal entsprechend der Eingrenzung von JÄGER (1969) und LOŽEK (1982, 1998b), ist durch trockenwarmes Klima gekennzeichnet und wird etwa zwischen (1.300–)1.250 bis \pm 700 v. Chr. angesetzt (siehe oben).

Gute Anhaltspunkte über den Charakter von Klima- und Vegetationsabläufen bietet uns die Untersuchung von Molluskenthanatocoenosen, wie sie bereits für das österreichische Plio-Pleistozän vorliegt (FRANK in DÖPPES u. RABEDER 1997). Die Entwicklung während der älteren Holozänhälfte konnte von FRANK (1997z, 1998b) bis ins Atlantikum, also ins mittelhologäne Klimaoptimum, für das nördlich-randalpine Gebiet anhand der Fundstelle Elsbethen (Salzburg) aufgezeigt werden. Wie sieht es aber im jüngeren Holozän aus, vor allem während der zur Diskussion stehenden Zeit? Die Ergebnisse profunder Untersuchungen an Molluskenthanatocoenosen zahlreicher Fundstellen auf dem Gebiet der ehemaligen Tschechoslowakei von LOŽEK (1964b, 1982, 1998b) und HORÁČEK u. LOŽEK (1988: 75–87, 95)

bieten gute Vergleichsmöglichkeiten. In der jüngsten Vergangenheit („Phase der Waldfaunaverarmung und des Ausbaues von Gemeinschaften der Kulturlandschaft [Subboreal, Subatlantikum, Subrezent]“ sensu LOŽEK 1982: 31–39, 58) verläuft die Entwicklung in Gebieten mit naturnahen Verhältnissen anders als in den anthropogen beeinflussten Landschaftsteilen. In Mitteleuropa handelt es sich bei den ersteren vor allem um Urwaldreste in höheren Lagen, selten um größere Wälder in tiefer gelegenen, trocken-warmen Bereichen. Aus den Westkarpaten liegen Fundstellen vor, in welchen heute noch urwaldähnliche Coenosen vorherrschen (Malá Stozka, Murán-Karst), sowie einige in der Zentral-slowakei (Jazvecie, Fuß des Salatín-Berges in der Niederen Tatra; Ruzový previs im Vrátna-Tal bei Blatnica). Der jüngste Abschnitt der Sedimentfolge ist überall durch eine mäßige, allmähliche Verarmung gekennzeichnet und nicht klar gegenüber dem vorangehenden abgrenzbar. In diesen Fundgebieten ist die Fauna heute noch mit der des mittelhologänen Klimaoptimums vergleichbar; charakteristische Waldarten sind bezeichnend. Vereinzelt Fundorte mit ungestörter natürlicher Entwicklung gibt es auch in tiefer gelegenen Gebieten (einige Dauchlager im Krivoklát-Bergland [Böhmen]: Eremit, Certuv luh; auch die Fundstellen in den tiefen Felsschluchten des Mährischen Karstes). Die Verhältnisse sind ähnlich wie die in den Fundstellen in der montanen Stufe – allmähliche Verarmung der Faunen; geringer Anteil an Euryöken, welche in der Kulturlandschaft dagegen ein sekundäres Optimum erkennen lassen. Die Entwicklung ist also eine kontinuierliche, mit allmählichem Zurücktretten einiger besonders anspruchsvoller Arten. In den anthropogen beeinflussten Gebieten kommt es dagegen zur Ausbreitung von Offenland- und zum Rückzug der Waldarten. Neue, „moderne“ Einwanderer treten zu den alteingesessenen Arten hinzu. Unterstützt bzw. eingeleitet wurden diese Tendenzen durch die subboreale Trockenschwankung. Während des Subatlantikums („Biozone F 2“ sensu HORÁČEK u. LOŽEK 1988) nimmt die Feuchtigkeit wieder mäßig zu, doch bleiben die Grundzüge der Faunenentwicklung erhalten und dauern bis in die Gegenwart an; mit klima- und substratbedingten faziellen Unterschieden. In trocken-warmen Landschaften entfalten sich über kalkreichen Substraten Steppengemeinschaften mit südlichen und südöstlichen Komponenten wie *Zebrina detrita*, *Oxychilus inopinatus*, *Ceciloides acicula*, *Xerolenta obvia*. Über nährstoffarmen Substraten, bei ungünstigen Klimaverhältnissen entstehen dagegen mesophile bis xeromesophile Ersatzcoenosen mit relativ vielen Euryöken („catholic species“; z. B. *Cochlicopa lubrica*, *Vertigo pygmaea*, *Vitrina pellucida*, *Perpolita hammonis* u. a.). In mittelfeuchten, mäßig schattigen Lagen treten als kulturfolgende, atlantische Elemente z. B. *Cepaea nemoralis* oder *Oxychilus draparnaudi* auf. Arten, die keine besonderen ökologischen Ansprüche stellen, können sich der

Kulturlandschaft am besten anpassen. Im Bereich von Siedlungen bilden sich eigene, ausgeprägt kulturfolgende Gemeinschaften.

Durch die anthropogenen Veränderungen werden gebietsweise die natürlichen Abläufe, vor allem im Jüngstholozän, verwischt, sodass die Beurteilung der Auswirkungen der Temperaturveränderungen im Subboreal-Subatlantikum auf die Molluskencoenosen auf manche Schwierigkeiten stößt. Die Auswertung weiteren Fundmaterials ist dringend erforderlich, und dies drückt LOŽEK (1998b: 60) auch in seiner Studie über die Entwicklung der Weichtierfauna während der späten Bronzezeit sehr treffend aus:

“... Recent investigations in Bohemian Cretaceous sandstone areas provided further evidence for a marked depauperization of the whole biota during the decline of the Bronze Age. This suggests a total transformation of ecosystems which can be considered local environmental collapse. These dramatic changes were induced both by natural processes and human activities, being due to such events as unbalanced climate and decreased moisture associated with extensive colonization of less fertile areas which were progressively devastated by grazing and clearance. As yet it is impossible to reconstruct the effect of the above changes differentiated after particular landscape types, nevertheless it is obvious that at the boundary of the Bronze and Iron Ages one of the key changes in the Postglacial development took place.”

Untersuchungen über die Entwicklung der Weichtierfauna während des Jüngstholozäns liegen auch aus Ungarn in größerem Umfang vor, wobei das Subatlantikum bzw. teilweise die Wende vom Subboreal zum Subatlantikum repräsentiert sind (FŰKÖH 1990, 1991, 1992, 1993a, 1995, 1997a, b; FŰKÖH u. KROLOPP 1992): Die Fundstellen sind im Bükk-Gebirge: Mónosbél (Kalktuffe: die Fauna repräsentiert vermutlich subboreale Gegebenheiten; archäologische Datierung ist „spätkupferzeitlich“, Bodrockeresztúr-Kultur), Muflon-Höhle (Profil I, Probe 1), Rock Shelter III im Csúnya-Tal, Kis-Kóhát-Felsloch (Probe 4), Kajla-bérc-Höhle (Proben 2–1), Szilvásvár im Szalajka-Tal (Proben 3a–1), Kálmán-réti-Schachthöhle, Rigó-Felsloch, Kólik-Höhle (Szentgál), Nagy-oldal-Schachthöhle (Proben 1–3). Das Subatlantikum wird ab 2.500–0 a BP ohne Abgrenzung gegenüber Subrezent gerechnet und biostratigraphisch als „*Helicigona faustina*-*Acicula polita*-Biozone“ charakterisiert. *Faustina* (= „*Helicigona*“) *faustina* erscheint in diesen Sedimenten erstmalig und wird gemeinsam mit *Platyla* (= „*Acicula*“) *polita* ein beständiges Element der ungarischen Molluskenfauna, bis in die Gegenwart. Die Waldarten erreichen in diesen Thanatocoenosen relative Anteile von 85–90 %, wobei dieser Wechsel in den Dominanzverhältnissen (Waldarten gegenüber Steppen- und Offenlandarten) diese Biozone nach unten hin abgrenzt. Nach oben ist die Weiterentwicklung zu den rezenten Gegebenheiten kontinuierlich.

Weitere chronostratigraphisch bedeutsame Arten, die durch ihr erstmaliges Erscheinen das Subatlantikum des ungarischen Mittelgebirges charakterisieren, sind *Vertigo antivertigo*, *Vestia turgida*, *Zonitoides nitidus*, *Oxychilus draparnaudi*, *Daudebardia helenae*, *Monachoides vicinus*, *Monacha cartusiana*. Im transdanubischen Flachland sind *Bythiospeum* cf. *sandbergeri*, *Planorbarius corneus* und *Gyraulus riparius* als biostratigraphische Leitarten im Subboreal/Subatlantikum anzusprechen („*Bithynia leachi*-*Gyraulus riparius*-Zone“ oder „Zone III“); Fundorte: Sárrét, Fertő-(Neusiedler-)See, Kolon-See, Körösladány (Ziegelei), Nádas-See (Lesence); Zeitstellung: 2.500–0 a BP.

Die untere Grenze des Subatlantikums wird auch in Polen (Umgebung von Krakau) mit 2.475 ± 60 a BP angesetzt (ALEXANDROWICZ 1984).

Der Klimacharakter, der sich in den oberen Plana von Schnitt 6 bzw. den Horizonten des Nord-Profiles sowie den meisten Proben aus dem Süd-Profil der Grabung **Braunsberg** widerspiegelt, dürfte bereits weitgehend den heutigen Verhältnissen entsprechen (FRANK 1998–99). Beim Vergleich mit den rezenten Gegebenheiten zeigt es sich aber, dass die Waldbewohner s. l. in der Spätlatènezeit gegenüber rezent deutlich überwiegen. Infolge der Siedlungstätigkeit muss es zu einer Reduktion der Gehölzbestände und damit zu verstärkten Erosionsvorgängen gekommen sein. Die mosaikartig verzahnten Wald-Rasenkomplexe dürften eine etwas andere räumliche Ausdehnung besessen haben wie die heutigen Mantelgebüsche, etwa mit Ahorn, Weißdorn, Schlehe, Hasel, Wolligem Schneeball, u. a., und die Dip-tam-Säume waren wahrscheinlich reichlich vorhanden und leiteten zu verschiedenen Erdseggen- und Felsfluren über, wie sie heute vor allem an ungestörten Lagen bestehen. Für die Saumformationen sind neben *Euomphalia strigella* vor allem die Vertreter der ökologischen Gruppe „W (M)“ bezeichnend, außerdem *Vitrina pellucida*, auch *Cepaea vindobonensis*.

Ein deutlicher Hinweis auf vernässte Mikrohabitate an schattigen Stellen sind die immer wieder vorkommenden Feuchtigkeits- und Nässezeiger (vor allem *Euconulus praticola*; einzeln *Carychium minimum*, *Zonitoides nitidus*, eine große Succineidae; auch *Perpolita petronella*). Außerdem sind Nacktschnecken ziemlich gut vertreten. Daher kann eine niederschlagsreichere Phase angenommen werden, mit zumindest zeitweilig mehr Niederschlägen als heute (etwas höheres absolutes Sommermaximum und/oder höhere Herbst- und Frühjahrsniederschläge).

Die zunehmende anthropogene Einflussnahme auf die Standortentwicklung geht deutlich aus dem Auftreten typischer Kulturfolger in der rezenten Fauna hervor (*Cecilioides acicula*, *Oxychilus draparnaudi*, *Tandonia budapestensis*, *Limax maximus*, *Deroceras reticulatum*); auch *Xerolenta obvia*, die derzeit zu den häufigsten Xeromorphen des Gebietes zählt, und

„an den Menschen frei gebunden“ ist, wie dies LOŽEK (1982: 39) ausdrückt. Die drei genannten Nacktschneckenarten, stellenweise auch *Oxychilus draparnaudi*, sind noch enger mit dem Menschen assoziiert, teilweise sogar richtige „Stadtarten“ geworden.

Die Repräsentanz von *Oxychilus inopinatus* (in 47,4 % der Proben eindeutig bestimmbar) steht in guter Übereinstimmung mit den Befunden aus der ehemaligen ČSFR (LOŽEK 1982: 32–34; 74; Dauchsrie von Velemín, Böhm. Mittelgebirge): In der älteren Phase des Subatlantikums massenhaftes Auftreten von *Oxychilus inopinatus*, bei gleichzeitiger Ausbreitung von *Euomphalia strigella* (am Braunsberg in 87,2 % der Proben enthalten) und *Fruticicola fruticum* (am Braunsberg in 36,8 % der Proben enthalten) und allgemein schwächerer Vertretung der Waldarten.

Das Jungholozän ist auch in **Gracarca** (Sektoren E1/88/Ostprofil, G2/Westprofil) fassbar: Die Thanatocoenosen entsprechen etwa der Besiedlungszeit (9. Jhd. v. Chr. bis in die späte Latènezeit): Aufgelichteter, skelettreicher Mischwald, dazwischen offene Felshabitate. Die reicheren Gemeinschaften zeigen starke Analogien zu den rezent im Gebiet lebenden: Die Waldgesellschaften knapp vor der Siedlungsphase, die aufgelichteten Bestände während derselben und die weitgehend geschlossenen Bestände danach dürften im Wesentlichen aus denselben Baumarten zusammengesetzt gewesen sein wie die gegenwärtigen (FRANK 1997b).

Entsprechend den Befunden von TIEFENGRABER (1997: 602–603) hatte die spätlatènezeitliche Siedlungstätigkeit auf dem **Frauenberg** bei **Leibnitz** offensichtlich die örtliche Rückdrängung des Waldes und die sekundäre Ausbreitung offener Lebensräume zur Folge. Die Mollusken (Fundkontext „Grabensohle“) sprechen für trockene bis halbtrockene, überwiegend offene, besonnte Habitate (FRANK 1999b).

Im Sedimentbereich SE 9 des Steinbruches von **Hohenberg** (südlich von Lilienfeld) waren die Arten der ökologischen Gruppe „Wald bis mittelfeuchte Standorte“ (54,6 %) und „Waldstandorte“ (28,5 %) prozentuell vorherrschend; felsbetonte Elemente traten zurück. Zu den ersteren gehören *Fruticicola fruticum* (Saum- und Mantelformationen), besonders *Arianta arbustorum*, auch *Cepaea hortensis*. Hochsignifikante Waldarten sind *Aegopis verticillus*, *Aegopinella nitens*, *Monachoides incarnatus*, *Helicodonta obvoluta*; feuchte bis nasse Waldstandorte bezeichnen *Macrogastrea ventricosa* und *Petasina unidentata*. Vermutlich bestand im Gebiet bereits ein Abietifagetum (Fichten-Tannen-Buchenwald). *Aegopis verticillus* erreichte zwar hohe Individuenzahlen, doch für eine Einstufung ins holozäne Klimaoptimum fehlten die entsprechenden hochwarmzeitlichen Begleitelemente in entsprechenden Individuenzahlen, vor allem *Discus perspectivus*. Die Artengemeinschaft dürfte somit jünger sein und könnte dem Subboreal bis Subatlantikum entsprechen (FRANK 1993d).

In der noch jüngeren Vergangenheit ist die **römische** Periode malakologisch vor allem aus **Mautern a. d. Donau/Favianis** ausführlich dokumentiert: **Südvicus** (FRANK 2001a) und **Auxiliarkastell** (FRANK 2002). Für die Periode 2 (2. Hälfte 2. Jhdt. n. Chr.) im ersteren ließen sich Halbtrockenrasen – eventuell entstanden durch sekundäre Versteppung gerodeter Flächen – mit einzelnen Wärme liebenden Gebüschern rekonstruieren. Während Periode 3 (ausgehendes 2. bzw. beginnendes 3. Jhdt. n. Chr.) bestand wahrscheinlich höhere standörtliche Differenzierung; *Monachoides incarnatus* lebt in verschiedensten Wäldern; *Macrogastera ventricosa* ist feuchtigkeitsbedürftig und lebt in gewässernahen Phytosozietäten oder in gut bodenfeuchten Wäldern an Bäumen, zwischen moosigen Steinen oder an Altholz. Beide Arten sprechen für zumindest kleinräumige Laubholzbestände mit glattrindigen Baumarten (Esche, Rotbuche, Ahorn). Die in Periode 2 angesprochenen Halbtrockenrasen waren weiterhin vorhanden. *Succinella oblonga* in relativ hoher Beteiligung (41,7 % der Individuen) spricht gemeinsam mit den beiden Waldarten für Auwaldstreifen (? Hartholzau) mit Überschwemmungsgürteln, an welchen die Trockenbiotope angrenzten.

Periode 2 (ca. 100–130 n. Chr.) im Auxiliarkastell ist geprägt durch Elemente trockener, offener bis halboffener (= buschbestandener) Lebensräume; die Gruppen „Trockenbiotope“ und „Offenland“ machen zusammen mehr als die Hälfte der Gesamtindividuen aus. Die übrigen Arten verweisen auf mittelfeuchte Busch- und Baumgruppen. Auch sind kleinere feuchte Wiesenflächen mit krautigen Pflanzen und Hochstauden anzunehmen (*Vallonia pulchella*, *Cochlicopa lubrica*, *Carychium tridentatum*, eine kleinere Nacktschneckenart). Es sind keine Hinweise auf das Vorhandensein eines größeren Auwaldes gegeben, d. h., das Gebiet dürfte bereits dichter besiedelt gewesen sein. Die höchsten Individuenzahlen erreichen *Chondrula tridens* und *Granaria frumentum* (bis zu 34,4 bzw. 25,6 % der Individuen); zahlreich vertreten sind auch *Helicopsis striata* und *Vallonia costata helvetica*.

Entwaldungen klimatisch begünstigter Gebiete haben eine relativ rasche sekundäre Versteppung zur Folge, welche wiederum die Wiederausbreitung altansässiger Steppenelemente fördert, die mineralreiche Böden bevorzugen, d. h. solche mit relativ geringen Reifegraden. Mit fortschreitender Bodenauslaugung treten sie wieder zurück (LOŽEK 1982: 54–56). Die flussnahe Lage ist für die Standortentwicklung insofern von Bedeutung, als es hier zu einer verstärkten Akkumulation lehmiger Sedimente kommen kann. Bei Rodungen entstehen über diesen auch Standortstypen, die etwa Talwiesen entsprechen würden (*Vallonia pulchella* bis zu 7,8 % der Individuen). Diese Befunde sprechen für eine relativ junge Besiedelungszeit und gegen ein Altsiedlungsgebiet wie z. B. an der gegenüberliegenden Donauseite in Krems-Schießstätte (jungpaläolithische Station: unmittelbar

oberhalb der Abzweigung an der Straße zum Wachtberg, und jungpaläolithischer Lagerplatz (Gravettien, Pavlovien in Krems-Wachtberg; EINWÖGERER 1996, FLADERER 1996, EINWÖGERER u. FLADERER 1997: 38).

Interessant ist das Vorkommen von *Theodoxus danubialis*, die in Österreich ehemals weiter Donau aufwärts bzw. in die Nebentäler vorgedrungen ist, und zwar (noch) in der jüngeren Vergangenheit (u. a. FRANK 1996c). Die Art war auch während der interglazialen Wärmeperioden wesentlich weiter als heute verbreitet (bis Südeuropa und die Niederlande; FRANK 1991: 22, 222; 1995b: 26–27).

Periode 3 (ca. 130–170 n. Chr.) ist im Auxiliarkastell ähnlich wie Periode 2: trockene, offene Grasländer; Gebüsche und Busch- und Baumgruppen; außerdem feuchte Wiesen. Die Gemeinschaften aus Periode 4 (ca. 180–260 n. Chr.) zeigen als ganzes wesentlich deutlichere standörtliche Differenzierungen: Die 6 Waldarten s. str. sprechen für Laubmischwald, wenn auch nicht in allzu großen Ausdehnungen; mit Beteiligung glattrindiger Bäume (Rotbuche, Esche, Ahorn, möglicherweise auch Ulme): *Ena montana*, *Cochlodina laminata* und auch *Macrogastera* sind dendrophil und klettern an diesen vor oder nach Regenfällen hoch. Dasselbe Verhalten zeigt die petrophile *Helicigona lapicida*. *Euomphalia strigella* und die ökologische Gruppe „W (M)“ zeigen Gebüschformationen an; erstere mehr trockene, die letztere mittelfeuchte bis mehr feuchte. *Petasina unidentata* hält sich gerne in bodenfeuchten Habitaten auf, ihre Jungtiere an der krautigen Vegetation. Dies tun auch die Juvenes von *Monachoides incarnatus*; d. h. es muss zumindest lokal eine Krautschicht entwickelt gewesen sein. Die Gruppen „Trockenbiotope“ und „Offenland“ sind noch immer stark repräsentiert, wenn auch rückläufige Tendenzen erkennbar werden. Die trockenen Rasenbiotope mit Gebüschern und Buschgruppen haben anscheinend etwas an Ausdehnung verloren. Zunahmen sind bei *Vallonia pulchella* und den feuchtigkeitsbedürftigen Elementen ersichtlich. Die Anwesenheit des Nässezeigers *Carychium minimum* und der Wasserbewohner könnte für ein vermutlich stehendes, vegetationsreiches Gewässer (Donauausstand) mit Schlammgrund sprechen, an dessen Ufer kleinere nasse bis sumpfige Lebensräume bestanden (z. B. Schilf- und/oder Seggenbestände). Diese waren über die erwähnten Gebüschformationen mit dem Waldbestand des Hinterlandes verbunden, um einen Auwald oder um Pioniergehölze dürfte es sich nicht gehandelt haben: In einem solchen Fall müssten Arten wie große Succineidae, *Clausilia pumila*, *Pseudotrachia rubiginosa* oder *Zonitoides nitidus* anwesend sein. Es ist auch nicht auszuschließen, dass die Wasserbewohner aus der Donau selbst, aus ihrem Uferbereich, stammen, und bei stärkerer Wasserführung ausgespült worden sind. Der Befund spricht für eine lokal etwas eingeschränkte Siedlungstätigkeit, die offenbar geringer war als in den beiden vorangegangenen

Perioden, so dass sich kleinere Waldbestände entwickeln konnten.

Für die Siedlungsperiode 6 (ca. 350–450 n. Chr.; Auxiliarkastell, Grabung Frauenhofgasse SO) zeigen die Gemeinschaften kleinere Baumgruppen, wahrscheinlich vorwiegend Laubgehölze, an. Dazu kommen Gebüschformationen; teils mehr trocken, teils eher mittelfeucht. Die Repräsentanten des offenen bis halboffenen, trockenen Lebensraumes sind unterschiedlich, doch in größeren Anteilen vertreten. Feuchte Wiesen und Kraut- bzw. Hochstaudenbestände waren ebenfalls vorhanden, wahrscheinlich mit einem kleineren stehenden, vegetationsreichen, durchsonnten Stehgewässer (*Gyraulis laevis*) mit Schilfbeständen (Succineidae). Ein zusammenhängender Auengürtel ist auch hier nicht gegeben. Interessant ist aber das Vorkommen von *Discus ruderatus* (96B0047), die auch in Periode 4 auftrat (96B0056). Heute kommt sie im unmittelbaren Umkreis des Fundgebietes nicht mehr vor. Ihre bevorzugten Lebensräume sind weitgehend geschlossene (Nadel)Wälder. Sie war im Früh- und Mittelholozän noch weiter verbreitet als heute. Die Verbreitungskarte in KLEMM (1974a: Karte 57; 205, 207) zeigt, dass sie sich gegenwärtig aus dem österreichischen Donaauraum völlig zurückgezogen zu haben scheint, da ihr entsprechende Biotope fehlen. Während der römischen Besiedlungszeit dürften diese noch kleinräumig vorhanden gewesen sein.

Granaria frumentum, *Chondrula tridens* und die Gruppe „O (X)“ gehen gegenüber den Werten aus Periode 4 etwas zurück, die ökologisch anspruchsvolleren *Cepaea vindobonensis* und *Helicopsis striata* nehmen dagegen zu. Deutliche Zunahmen sind auch bei den relativen Anteilen von *Vallonia pulchella* gegeben, d. h., aus diesen Befunden ist eine merkbare Intensivierung der Siedlungstätigkeit nicht abzulesen.

Für die spätere Periode 7 (ca. 430–480 n. Chr.) dokumentieren die wenigen Arten buschbestandenes, halboffenes und offenes Gelände mit im Wesentlichen xeromorphem Charakter; *Vallonia pulchella* spricht auch für das Vorhandensein von Feuchtwiesen. Das geringe Material lässt nur die vorsichtige Annahme eines intensiven anthropogenen Einflusses zu.

Periode 8 (ca. 770–900 n. Chr.): Die ökologische Aussage, die aufgrund des ebenfalls geringen Materials möglich ist, entspricht der vorherigen, d. h., bei allem Vorbehalt, Weiterbestand der menschlichen Beeinflussung; überwiegend halboffenes bis offenes, trockenes Gelände.

Für das Gebiet von **Carnuntum/Petronell** ergaben sich Kulturfolger-Gemeinschaften mit *Xerolenta obvia*, *Helicopsis striata*, u. a. (trockene, mehr oder minder offene Flächen im Siedlungsgebiet; FRANK 1988a).

Für die Dokumentation einer **mittelalterlichen** Landschaftsentwicklung konnte einerseits die Grabung von **Lan-**

zenkirchen herangezogen werden (FRANK 1997aa), andererseits die von **Ternitz/Dunkelstein** (FRANK in präp.). Für die 1. Hälfte des 12. Jhdts. (Sig. 17/7, Sig. 52/6) gilt im Gebiet von **Lanzenkirchen** Folgendes: Artenmäßig beherrschend sind die Waldarten; hohe Individuendominanz von *Discus perspectivus* (33,3 % der Individuen), starke Beteiligung von *Aegopinella nitens* (17,1 % der Individuen), Anwesenheit von *Monachoides incarnatus* und *Trichia hispida* (deren Jungtiere an der krautigen Vegetation leben) und von *Gyraulis laevis* (kleinere, klare, vegetationsreiche Gewässer) lassen einen Auwald annehmen, der vermutlich vom Typ einer Hartholzau war. Solche stocken nicht unmittelbar am Gewässerrand, sondern etwas entfernter davon, auch an höher gelegenen Uferpartien und stellen ein fortgeschrittenes Sukzessionsstadium dar. Bestandsbildend dürften glattrindige Laubgehölze, vor allem Esche, auch Ulme und Ahorn gewesen sein.

Für den Ostalpenraum könnten Hartholzauen im Sinne von MAYER (1974: 218–219) in Frage kommen. Diese werden i. a. nun von periodischen Überflutungen geringer Dauer betroffen, die in Intensität und Abfolge unterschiedlich sein können, in Abhängigkeit von den Niederschlägen. Die Böden erreichen bereits höhere Humusgehalte im Oberboden. Kennzeichnend sind eine mehrschichtige Baumschicht mit wechselnder Beteiligung der Edellaubbaumarten (Esche, Ulmen, Ahorn, Linden, Weißpappel, Eichen, Hainbuche) und eine differenzierte Strauchschicht. In der Krautschicht kommen verschiedene, nicht auf den Auwald beschränkte Laubmischwald-Elemente vor. Solche Hartholzauen können recht unterschiedlich aufgebaut sein, den örtlichen Gegebenheiten entsprechend. Für die tiefer gelegenen Standorte würden Fraxino-Ulmeten (Eschen-Ulmenwälder) auf frischen bis feuchten Lehmböden und einem durchschnittlich unter 2 m Tiefe anstehenden Grundwasserspiegel in Frage kommen. Solche Sozietäten kennzeichnen in wechselnder Zusammensetzung Mittel- und Unterläufe: Am Alpenrand treten zur dominanten Esche Bergahorn und Bergulme, auch *Tilia platyphyllos* reichlich hinzu; vereinzelt Buche und Fichte. In submontan-collinen Lagen stocken typische Ausprägungen mit deutlicheren Beziehungen zum bodenfeuchten Stieleichen-Hainbuchenwald. Glattrindige Bäume begünstigen *Ena montana*, *Cochlodina laminata*, *Balea biplicata*; der bei der Zersetzung des Falllaubes entstehende molluskenfreundliche Humus die zwischen Laub, unter Totholz, und im lockeren Oberboden lebenden Arten (*Acanthinula aculeata*, *Discus ruderatus*, u. a.). *V. contracta* zeigt lockeren, steinschuttreichen Oberboden an.

Am Waldrand waren Gebüschgürtel entwickelt, die allmählich in eher trockene bis halbtrockene Böschungen, auch mit Gebüsch, übergangen. Dafür sprechen der Individuenanteil von *Vallonia costata* (7,8 %) und die Präsenz verschiedener xerothermophiler Arten.

Wassernäher gelegene Weichholzaun-Typen, die einer stärkeren Standortsdynamik unterliegen, sind mit hoher Wahrscheinlichkeit auszuschließen, da Bodenfeuchtigkeits- und -vernässungszeiger in höheren Individuenzahlen (*Eucornulus praticola*, *Vertigo antivertigo*, *Vertigo angustior*, die Schälchen entsprechender *Deroceras*-Arten; auch *Succinea putris*, *Oxyloma elegans* und *Urticicola umbrosus*) fehlen. Außerdem sind *Discus ruderratus* und *Helicodonta obvoluta* nicht unbedingt Weichholzaun-Bewohner.

Bemerkenswerterweise kommt die gegenwärtig nicht in diesem Gebiet lebende *Pupilla bigranata* vor. Sie war pleistozän in Österreich offenbar häufiger und verbreiteter, wie verschiedene Befunde zeigen. Ihr heutiges Areal reicht von den Pyrenäen über Südfrankreich, das Elsaß, bis England und Irland, sie lebt in der Schweiz, in Südtirol, am Niederrhein und an der Weser (KLEMM 1974a: 165–166, Karte 40; FALKNER 1990: 86).

Die Rückdrängung der Hartholzaun begann an der Wende vom 12. zum 13. Jahrhundert, verstärkte sich während des ausklingenden 13. bis zum Beginn des 14. Jahrhunderts und erreichte bis zum Ende des 15. Jahrhunderts einen Höhepunkt. Die weitere Entwicklung führte zum heutigen Landschaftsbild.

Im weiteren Verlauf könnten die von KÜHTREIBER (1996: 38–39) angesprochenen Schwankungen des Grundwasserspiegels in der 2. Hälfte des 15. Jahrhunderts dahin gehend zum Ausdruck kommen, dass zusätzlich zum anthropogenen Einfluss wiederholte, länger anhaltende tief stehende Grundwasserverhältnisse die Entwicklung von Trockenbiotopen begünstigt haben. Möglicherweise hat dabei auch die Umleitung eines natürlichen Leithaarmes in ein neues, künstliches Bett eine Rolle gespielt.

Für den Nahbereich der Burganlage von **Ternitz** (beginnendes 12. Jahrhundert bis erste Hälfte 13. Jahrhundert) ließen sich lichtoffene, eher trockene Eichenmischwälder als hauptsächliche Waldtypen rekonstruieren; stellenweise vermutlich mit beigemischten Kiefern. Ausgedehntere Bestände anderer Edellaubgehölze (z. B. Rotbuche) sind eher auszuschließen, wenngleich stellenweise bodenfeuchterer Mischwald (z. B. mit stärkerer Beteiligung von Linden, Ahornen, Rotbuchen u. a.) ablesbar ist. Ausgeprägt xeromorphe und petrophile Artengemeinschaften bezeichnen die Südexposition der Burg. Sie lassen offene, besonnte Mauerflächen, höchstens mit Flechten-, Moos- oder etwas Farnbewuchs annehmen.

Interessant ist in diesem Zusammenhang, dass hier eine Reihe kalkholder Arten anzutreffen ist. Nicht nur kalkhaltiges Gestein, das zum Bauen verwendet wird, sondern auch das die Steine verbindende Substrat (z. B. Mörtel) bietet solchen Arten Lebensmöglichkeiten, die sie außerhalb der Burganlage unter Umständen nicht vorfinden.

Burgen und Ruinen stellen daher auch gegenwärtig einen besonderen Lebensraum, einen „Biotop im Biotop“ dar, der

aufgrund seiner vielfältigen ökologischen Nischen verschiedenen Arten Lebensraum bietet, die in der Umgebung nicht vorkommen.

Immer wieder fanden sich Hinweise auf kleinräumige Nassbiotope; solche können sich z. B. im Nahbereich von Zisternen, Wasserlöchern u. a. entwickeln. Die Schalen einer winzigen Quellschnecke, *Bythinella austriaca*, die im Innenbereich der Burg wiederholt auftraten, könnten aber durch die Burgbewohner zufällig eingebracht worden sein, z. B. mit Nutzwasser für die Nahrungszubereitung, an Fischen haftend oder mit Wasser zum Löschen eines archäologisch dokumentierten Brandes. Das zahlreiche Auftreten der in Mitteleuropa kulturfolgenden, an den Menschen „freigebundenen“ *Xerolenta obvia* in vielen Kontexten könnte auf nahe gelegene Agrarflächen hindeuten, in deren Randbereich sie häufig vorkommt. Diese Art kann z. B. durch Getreidelieferungen weit verschleppt werden.

Mittelalterliche Gegebenheiten kommen auch im Wallschnitt 1 am **Georgiberg** bei **St. Kanzian** zum Ausdruck: Mischwald mit Strauch- und Krautschicht (skelettreich); dazwischen mittelfeuchte Felslichtungen und kleinräumige, xerotherme Felsstandorte, in unmittelbarer Nähe Offenland mit Gebüsch. Chronologisch ist dies wahrscheinlich die jüngste Gemeinschaft der Grabungsstelle (50 % der Individuen sind reine Waldarten); sie sprechen für im Wesentlichen dieselben Gehölzarten in den weitgehend geschlossenen Waldbeständen, wie sie heute noch bestehen. Auch sind bereits starke Analogien zu den gegenwärtigen Molluskengemeinschaften des Gebietes erkennbar (FRANK 1997b).

Eine kleine Thanatocoenose aus der Almwüstung **Planckenalm** (BH Liezen; etwa 1.700 m SH), zeitlich eingestuft mit „Spätmittelalter bis Neuzeit“ erlaubte folgende Interpretationen: Aufgrund der feuchten, eher schattigen Muldenlage konnten verschiedene Waldarten außerhalb des geschlossenen Waldes leben. Felsiges Substrat mit Spalten- und Lückenräumen, Anreicherung von pflanzlichem Material sowie ausreichende Feuchtigkeit bieten dafür Voraussetzungen. Große, starkschalige Individuen von *Macrogastropoda plicatula*, *Aegopinella nitens* und *Petasina unidentata* (mit starkem Lippenzahn) zeigen günstige Standortverhältnisse. Trotzdem ist die starke Anreicherung von *Aegopinella nitens* (meist engere Waldbindung) erstaunlich. Wahrscheinlich waren vor der Besiedelung verschiedene Zwergsträucher, Horst- und Polsterpflanzen und Detritusaufgaben genügend vorhanden. Vermutlich waren auch die Niederschläge bzw. die Feuchtigkeitsverhältnisse ausreichend. Es könnte sich um ein Faunenrelikt vor der anthropogenen Einflussnahme handeln. Da von *Arianta arbutorum* keine Adultschale vorlag, kann nicht gesagt werden, ob es sich um die Ausbildung *styriaca* (KOBELT 1876) handelt, deren heutiges Verbreitungszentrum im Toten Gebirge liegt (FRANK 1994f, 1998a).