

Zur Frage der europäischen Faunenelemente.

Von H. Rebel.

Mit Untersuchungen über die Lepidopterenfauna Albaniens beschäftigt, erscheint mir eine vorhergehende Revision der in meinen früheren Arbeiten über die Lepidopterenfauna Osteuropas¹ angenommenen Gruppen von Faunenelementen geboten. Namentlich die Arbeiten von K. Holdhaus² und C. Hormuzaki,³ welche sich zum Teil gegen dieselben wenden, lassen dies angezeigt erscheinen. Es handelt sich jedoch bei den nachfolgenden Ausführungen nicht darum, die Zugehörigkeit einzelner Arten zu dieser oder jener Gruppe von Faunenelementen zu erörtern, als vielmehr zur Klärung allgemeiner Fragen in diesem Teil der Zoogeographie beizutragen.

Alle Zoogeographen sind darüber einig, daß die Auffassung einzelner Lepidopterenarten als bestimmte Faunenelemente nur aus deren gegenwärtigen Verbreitung erschlossen werden kann. Also nur geographisch, nicht auch genetisch (der Urheimat nach), sind hier die Faunenelemente aufzufassen. Ihr gegenwärtiges Verbreitungszentrum ist für ihre Bezeichnung als Faunenelement maßgebend. Gleiches ergibt sich ja auch in anderen Tiergruppen. Wenn wir eine Art als „alpin“ bezeichnen, besagt dies nur, daß sie derzeit ein Charaktertier in den Alpen ist, aber noch nicht, daß deren Vorfahrenreihe bereits in den Alpen zur Differenzierung gelangt sein muß. So ist beispielsweise das Alpenmurmeltier (*Marmota marmota* L.) ein rezentes alpines Faunenelement, obwohl es zweifellos von steppenbewohnenden Vorfahren abstammt. Dasselbe gilt von einigen Arten der Geometridengattung *Psodos*.

Fossile Lepidopterenreste, die eine Hauptquelle zoogeographischer Betrachtungen bilden sollten, sind sehr selten und deren Funde können durch ihre große Lückenhaftigkeit für die gegenwärtige Verbreitung der Vertreter dieser Insektenordnung keinen Aufschluß geben, umso weniger als sie aus den jüngsten, für die gegenwärtige Verbreitung aber wichtigsten Abschnitten erdgeschichtlicher Veränderungen, nämlich aus dem Pliozän und Diluvium, vollständig fehlen. Soweit sie aus älteren und mittleren Tertiärperioden (*Eocän*, *Oligocän* und *Miocän*) vorliegen, sind sie nach Art und Gattung von rezenten Lepidopteren ganz verschieden. Ein Zurückver-

¹) Rebel, H.: Studien über die Lepidopterenfauna der Balkanländer (3 Teile), Lepidopterenfauna von Herkulesbad, und Lepidopterenfauna Kretas (Annal. Naturhist. Mus. XVIII—XXX).

²) Holdhaus, K.: Die geographische Verbreitung der Insekten (Handbuch der Entomologie, Bd. II [1929], pag. 592—1059).

³) Hormuzaki, C.: Die Entwicklung der europäischen Lepidopterenfauna seit der Tertiärzeit im Lichte der Paläogeographie, Pflanzengeographie und Paläontologie (Bull. Facult. de Stinte din Cernauti, IV [1930], p. 50—135).

legen des Alters rezenter Lepidopterenarten in die Tertiärzeit, findet sonach in den fossilen Funden keinerlei Stütze. Nur zu leicht werden mit „einem Wort“ geologische Zeiträume bezeichnet, die biologisch gesprochen ungeheuer lang sind. So liegt das Ende des Pliozäns, bzw. der Beginn des Diluviums wenigstens 150.000 Jahre zurück, ein Zeitraum, der schon durch seine Länge auf so reaktionsfähige Organismen, wie es die Lepidopteren im allgemeinen sind, sich ausgewirkt haben muß. Dazu kommen noch die mehrmaligen, geradezu katastrophalen Heimsuchungen des Nordens und der Mitte unseres Erdteiles durch Glazialphänomene, die es wahrscheinlicher machen, daß hauptsächlich nur noch präglaziale Gattungen, aber kaum mehr viele solche Arten in der heutigen Fauna fortleben. Das stammesgeschichtliche Alter von Lepidopteren-species wird wohl häufig stark überschätzt. Es dürfte nur selten über 30.000 bis 40.000 Jahre hinausreichen, und ist gewiß nicht höher als jenes von Säugern.¹ Die Artumbildung und Artausbreitung ist eben niemals stationär geworden, wie wir dies auch in der Gegenwart beobachten können, in welcher die an sich oft geringen Einflüsse menschlicher Kultur schon ausreichen, um augenfällige Veränderungen bei Lepidopteren auftreten zu lassen, wie Rückgang des Verbreitungsareales, Größenabnahme der Imagines, Zunahme melanotischer Formen usw.

Was Woltereck und Göbel bei anderen Tiergruppen feststellten, gilt auch uneingeschränkt für Lepidopteren. Schon bei der Besiedlung neuer Lebensplätze (Biotopen) verändern sich häufig die Arten. Oft geschieht dies durch Herausbildung eigener Erbrassen (Lokalvarietäten), welche die vererbte Reaktion auf veränderte Außenbedingungen darstellen. Dabei wird aber die Mannigfaltigkeit phänologischer Merkmale häufig größer, als jene der erkennbaren abgeänderten Lebensbedingungen. Ein und dieselbe Umwelt erzeugt dann oft im Erbgut verschiedener Arten ganz verschiedene, sogar entgegengesetzte Reaktionen.² Daraus erklärt sich zum Teil die große örtliche Variabilität bei Vertretern dieser Insektenordnung.

Das lokale Zusammenvorkommen von Lepidopterenarten wird nur durch die Kompatibilität ihrer Lebensansprüche, insonderheit durch die Biozönose ihrer Nährpflanzen bedingt. Ihr gemeinsames Vorkommen steht sonst in keinem direkten ursächlichen Zusammenhange und hat sonach nur den Charakter einer Assoziation, also einer zufälligen Vergesellschaftung. Das Faunenbild gleicht hierin einem Mosaik, in welchem ebenfalls die einzelnen Steine, die es zusammensetzen, sehr verschiedener Herkunft und sehr verschiedenen Alters sein können. In Wahrheit hat jede Art nicht bloß ihre eigene Entstehungs-, sondern auch ihre

¹ Nur in den Tropen der alten Welt, namentlich der melanesischen Subregion, mögen einige ältere Lepidopteren-Formen leben.

² Einen ähnlichen Gedanken spricht auch A. Caradja (Ac. Rom. Mem. Sect. Stiin [3] VII, 1931, p. 299 ff.) in seiner weitausgreifenden „Dritten Biogeograph. Skizze“ aus, die mir leider erst nach Vollendung vorliegender Publikation zuzug.

eigene Verbreitungsgeschichte, welche allerdings in engstem Zusammenhange miteinander stehen.

Wenn wir trotzdem Artgruppen als Faunenelemente annehmen, so hat dies nur den Grund, daß wir nach der gegenwärtigen Verbreitung der Arten Assoziationen in obigem Sinne vor uns haben, von deren Mitgliedern wir voraussetzen können, daß sie das Optimum ihrer Lebensansprüche in identischen Verbreitungsarealen finden. Die „Faunenelemente“ sind also nur Hilfsannahmen höherer Kategorie bei zoogeographischen Betrachtungen. Sie erfüllen hauptsächlich den Zweck einer zahlenmäßigen Erfassung des Artbestandes von einem höheren Gesichtspunkte aus, um einen statistischen Vergleich mit anderen Faunenbildern zu ermöglichen. Es handelt sich bei ihnen also vorwiegend nur um Arbeitshypothesen.

Wie wir auf taxonomischem Gebiete höhere, über der Art stehende Kategorien annehmen, die auch nicht reale, sondern abstrakte Begriffe sind, welche aber doch erst den Aufbau des Systems ermöglichen, so gewähren die Kategorien der Faunenelemente erst eine Konstruktion des Faunenbildes, das einen Vergleich mit einem anderen, auf gleicher Weise gefundenen Faunenbild gestattet. Durch eine bloß individuelle, bezw. artliche Betrachtungsweise, wie sie eigentlich den Tatsachen entspräche, würden wir zu keinem, auch nur annähernd geschlossenem Faunenbild gelangen können.¹ Dies macht auch erklärlich, daß leicht eine verschiedene Auffassung bezüglich der Zugehörigkeit einzelner Arten zu bestimmten Faunenelementen bestehen kann.

Bei der unmittelbaren Abhängigkeit der Lepidopteren von der Vegetation könnte man — wenn alle Lepidopterenlarven monophag wären — auch eine in ähnlichen Zügen verlaufende Verbreitungsgeschichte der Lepidopterenarten und ihrer Nährpflanzen annehmen. Nun sind aber viele Lepidopterenlarven polyphag, also nicht von einer Futterpflanze abhängig, und selbst heute monophag erscheinende Arten waren es vielleicht in ihrer Vorfahrenreihe nicht. Es besteht also keine strenge Konkordanz in der Verbreitungsgeschichte der beiden Organismenreihen.

Den Ausgangspunkt für alle zoogeographischen Betrachtungen muß selbstredend die diluviale Glazialperiode bilden, deren Einfluß auf die rezente Floren- und Faunengestaltung von überragendster Bedeutung ist. Obwohl, geologisch gesprochen, nicht so ferne liegend, war die Glazialzeit doch ein so verwickeltes, wechselvolles und langandauerndes Phänomen, daß über deren Entstehungsursache,² Dauer, Ausbreitung, über die damit verbundenen Klimaschwankungen usw. selbst in physiogeographischen Fachkreisen

¹ Es würde Übersicht fehlen und der Ausspruch Senecas zum Wahrworte werden: Simile confuso est, quidquid usque in pulverem sectum.

² Als zusammenfassende Werke über allgemeine Glazialprobleme sei auch auf Bayer J.: „Der Mensch im Eiszeitalter“ (1927) und auf Woldstedt P.: Das Eiszeitalter (1929) verwiesen. Vgl. auch Kerner-Marilaun: Paläoklimatologie, Berlin, 1930 (p. 495 ff.).

keine einheitlichen Anschauungen zustande gekommen sind. Umso gebotener erscheint es, nicht einzelne Phasen dieser Periode herauszugreifen und als Ausgangspunkt für weitgehende Hypothesen auf zoogeographischem Gebiet zu wählen, umso weniger, als oft gegensätzliche Auswirkungen in nicht genau zu berechnenden Zeiträumen aufeinander gefolgt sind.

In neuerer Zeit wurde vielfach, namentlich von Phytogeographen, die Ansicht vertreten,¹ daß in Europa ein Überdauern der Eiszeit durch präglaziale Pflanzen in größerem Umfange, als man früher annahm, stattgefunden habe. Gewiß sind manche von der Bedeckung durch Inlandeis, auch während der größten Eiszeit, verschont gebliebene Gegenden Mittel- und besonders Ost-Europas als Refugien präglazialer Baumtypen, wie *Pinus*, *Picea*, *Quercus* und *Fagus* unterschätzt worden. Beigetragen zur Ablehnung dieses Gedankens eines Überdauerns der Eiszeit in Mitteleuropa durch präglaziale Faunen- und Florenvertreter hatte vielfach ein Vergleich mit den heute noch vereisten Erdgebieten, besonders mit Grönland. Mit Recht hebt H o r m u z a k i aber den starken geophysischen Unterschied hervor, der in dieser Hinsicht vorliegt. Der hohe Sonnenstand im Sommer und der nicht übermäßig lange Winter in Mitteleuropa lassen sich mit jenen Grönlands in ihren Auswirkungen nicht vergleichen. Wahrscheinlich bleibt es aber doch, daß die gewaltigen, geschlossenen Eismassen auch in den, an sie angrenzenden, unvereist gebliebenen Gebieten einen Rückgang der Insolation durch zahlreiche Niederschläge und damit auch der mittleren Sommertemperatur, auf die es bei Lepidopteren vielfach ankommt, hervorgerufen haben müssen, was wohl ein Überdauern von Arten ausschloß, die höheren Temperaturverhältnissen angepaßt waren.² Je weiter östlich solche Refugien lagen, desto größer ist nach der Beschaffenheit der heutigen Fauna und Flora Mitteleuropas die Wahrscheinlichkeit, daß von ihnen aus eine Wiederbesiedlung der eisfrei werdenden Gegenden erfolgen konnte.

Was nun den Haupteinwand H o r m u z a k i s (l. c., p. 70, 111), der sich namentlich gegen die Annahme einer sibirischen Einwanderung nach Europa wendet, anbelangt, so vermißt derselbe den Nachweis, daß in Sibirien während der Glazialzeit eine der gegenwärtigen Fauna Mitteleuropas ähnliche Fauna gelebt habe, bzw. die dortigen klimatischen Verhältnisse dies gestattet haben. Darüber läßt sich folgendes sagen: Dasselbe klimatologische Entgegenkommen, welches Refugien für Waldbäume in den vereist gewesenen Gebirgen Mittel- und Osteuropas gestattet, kann dieselben in dem ebenen, nur weniger nördlich gelegenen Rußland und Sibirien nicht ganz in Abrede stellen. Das anstehende Inlandeis brach ostwärts in Rußland scharf ab³ und ergriff nur den Nordteil des Uralgebirges, das sonst unvergletschert geblieben war. Auch Mittel- und Zentral-Sibirien, wie ein Teil des europäischen Rußlands, war frei von bewegten Inlandeis und dürften nur ein Bodeneis

¹ Vgl. Graebner: Lehrbuch der Allgemeinen Pflanzengeographie, 1929 (p. 80 ff.), wo auch die wichtigste Literatur Erwähnung findet; Woldstedt, l. c. (p. 145 ff.).

² Vgl. Woldstedt (l. c., p. 329—347).

³ Penck: Übersichtskarte 1905, desgl. Bayer, 1927.

besessen haben, auf welchem sich aber eine Humusdecke und eine Vegetation entwickelt haben kann, welche jenen der trockenen Tundren nahegekommen sein dürfte. Damit waren aber auch die Voraussetzungen einer Waldbildung oder Walderhaltung und einer Konservierung jenes vorwiegend nüchternen Faunenelementes gegeben, welches wir als „eurosibirisch“ bezeichnen. Gewiß haben Artumbildungen stattgefunden, aber der Kern der östlichen Arten dürfte sich nach dem europäischen Westen ausgebreitet haben. Die Notwendigkeit einer engeren Verbindung Mittel- und Nordeuropas mit Sibirien wird daher auch von Phytogeographen betont.¹ Schon die breit an Europa ansitzende asiatische Kontinentalmasse spricht für ihr Praevalieren in faunistischer Hinsicht. Jedenfalls überschätzt Hormuzaki die faunistische Selbständigkeit Europas, wenn er (l. c., p. 134) meint, Europa habe seit dem Ende der Tertiärzeit keine nennenswerte Bereicherung seiner Fauna durch Einwanderung erhalten. Für ein Ausweichen bzw. Rückwandern von Lepidopterenarten nach, bzw. aus dem Mediterrangebiet bildeten wohl die von Ost nach West, also querverlaufenden Faltengebirge Europas, besonders die Alpen, ein starkes Hindernis.²

Selbstverständlich dürfen wir bei den oft genannten Ein- und Rück-„Wanderungen“ in der Regel nur an allmähliche schrittweise Veränderungen des Verbreitungsareales denken, die gewiß auch nur ein Teil des Organismenbestandes ausführen konnte, wogegen andere Teile desselben in den alten Wohnplätzen verblieben oder bei mangelnder Anpassungsfähigkeit verschwanden. Inwieweit bei Lepidopteren Wanderung (migration) in engerem Sinne, also durch Massenzüge flugtüchtiger Arten, zu Neubesiedelungen in einzelnen Fällen führen konnte, entzieht sich der Beurteilung. Im allgemeinen haftet dieser Erscheinung zu sehr der Charakter einer exzeptionellen, unter Psychose stehenden energischen, unermüdlich in derselben Richtung erfolgenden Bewegung an, als daß ein dauernder ökologischer Erfolg, wie es die Eroberung neuer Wohnplätze wäre, davon zu erwarten stünde. Auch dürfte nicht leicht die Voraussetzung einer Massenwanderung, die in einer lokalen Übervölkerung liegt, gegeben gewesen sein.³

Nach allem kann über nachstehende Umstände kein Zweifel bestehen:

1. Wir können über das Aussehen präglazialer Lepidopteren Mitteleuropas nur in ganz einzelnen Fällen aus rezenten Verbreitungstatsachen eine Vermutung aussprechen. Ein zusammenhängendes Faunenbild darüber fehlt uns aber vollständig.

2. Tatsache ist, daß die vereist gewesenen Gebiete Europas die Hauptmenge ihrer Lepidopterenbewohner mit dem Osten (Sibirien und Westasien) gemeinsam haben.

¹ Drude, vgl. Holdhaus (p. 942, Anm. 1).

² Woldstedt (l. c., p. 147).

³ Williams, C. B.: „The Migration of Butterflies“ (Edinburgh 1930) lehnt in seinem umfassenden Werk die Ansicht, daß die Eiszeit eine Ursache für die Entstehung des Wandertriebes bei Lepidopteren gewesen sein könne, ab (l. c., p. 414).

3. Es besteht vielmehr Wahrscheinlichkeit, daß diese Lepidoterenarten (2) namentlich in inter- und postglazialer Zeit (wie wir dies ja auch von Säugern wissen), aus dem kontinentalen Osten nach Europa eingewandert sind, als umgekehrt aus fraglichen europäischen Refugien nach dem Osten sich ausgebreitet hätten. Wie ja die meisten Tierwanderungen in der paläarktischen Region leichter west- als ostwärts erfolgen.

Was nun die Unterscheidung und Benennung der europäischen Faunenelemente anbelangt, so erscheinen nachstehende Gruppen derselben berechtigt:

A. Holopsychrische¹ Faunenelemente.

1. Eurosibirische² Arten, deren Verbreitung von Europa meist bis Sibirien (oft mit disjungen Arealen) reicht. Zu ihnen gehört die Mehrheit der mitteleuropäischen Arten.
2. Boreale (arktische) Arten, auf den hohen Norden beschränkt, oft mit zirkumpolarer Verbreitung.
3. Alpine Arten, deren Verbreitungszentrum die alpinen Regionen Mitteleuropas bilden.
4. Boreal-alpine Arten, die wohl auch alpinen Ursprunges sind, die aber postglazial auch den hohen Norden, als heute disjungen Areal bewohnen.

B. Holothermische Faunenelemente.

5. Mediterrane Arten, mit mittelländischem Verbreitungszentrum. Ihre Ausstrahlung in kontinentale Gebiete reicht meist nicht weit nach Norden. Die kleine Zahl tropischer Einwanderer hat auch im Mittelmeergebiet ein Verbreitungszentrum gefunden, geht aber zuweilen auch nach Norden.
6. Atlantische (lusitanische) Arten auf Südwesteuropa und Nordwestafrika beschränkt. Für das Erhaltensein einer größeren Anzahl präglazialer Typen besteht in dieser Gruppe die meiste Wahrscheinlichkeit.
7. Pontische Arten. Ihr Verbreitungszentrum liegt in steppenartigen Gegenden um das Schwarze Meer.³
8. Ponto-mediterrane Arten, ein Mischtypus, der im westlichen Mittelmeergebiet fehlt, oder in Endemismen eigener Rassen auftritt.⁴

Zur weiteren Begründung dieser Anordnung der Faunenelemente sei noch nachstehendes angeführt: Die Zusammenfassung der Faunenelemente in zwei Hauptgruppen, holopsychrische und holothermische, erscheint dadurch gerechtfertigt, daß die Untergruppen einer Hauptgruppe untereinander

¹ ψυχρός, kalt.

² Holdhaus (l. c., p. 955).

³ Holdhaus (l. c., p. 956).

⁴ Holdhaus (l. c., p. 957); Hormuzaki (l. c.).

viel nähere Beziehungen aufweisen, als zu irgend einer Untergruppe der anderen Hauptgruppe, innerhalb welcher das gleiche bezüglich ihrer Untergruppen gilt. Manche Untergruppen, wie jene der alpinen Arten, läßt noch deutlich ihre Entstehung aus gehäuften lokalen Endemismen erkennen. Solche finden sich natürlich in jeder anderen Gruppe und geben dann den betreffenden Lokalitäten, namentlich Insulargebieten, ein charakteristisches Gepräge.

Die meisten, früher angenommenen **Europäisch-endemischen** Arten, die fast ausnahmslos den Habitus eurosibirischer Arten tragen, werden am besten mit dieser dominierenden Gruppe vereint. Die nähere Erforschung ihrer Verbreitung läßt manche derselben bereits heute nicht mehr als europäische Endemiten erkennen. Sie mögen aber zum Teil auch abgeänderte Nachkommen bereits präglazial gewesener Bewohner Europas sein.

Bei den Gruppen der **mediterranen** und **atlantischen** Arten nimmt Holdhaus (l. c., p. 956, 958) noch weitere Untergruppen als **ost- und westmediterrane**, und **atlantomediterrane** Arten an. Letztere Untergruppe umfaßt im Mittelmeergebiet weit nach Osten vordringende Arten und bildet in gewissem Sinne ein Analogon zu den **ponto-mediterranen** Arten. Schon zwischen ost- und westmediterran ist jedoch keine scharfe Grenze vorhanden und gleiches gilt wohl für westmediterrane und atlantomediterrane Arten. Wie so häufig, machte bei der Annahme dieser Untergruppen der nur schwer abzulehnende genetische Gedanke seinen Einfluß geltend.

Als **ponto-mediterrane** Arten möchte ich nicht so sehr mediterrane Arten ansehen, die weit nach Osten vordringen, als vielmehr pontische Arten, die eine weitere Verbreitung im Mediterrangebiet gewonnen haben. Sie hießen daher vielleicht besser **mediterran-pontische** Arten. Ich möchte zu ihnen einen Großteil, der früher von mir als „orientalisch“ bezeichneten Arten stellen.

Die sogenannten „**südrussischen Steppenarten**“, die östlich über Turkestan hinausreichen können, sind von den pontischen Arten nicht scharf zu trennen, innerhalb welcher sie allerdings zur Aufstellung einer Untergruppe verleiten könnten. Ihr Verbreitungsgebiet fällt vielfach mit Lößablagerungen zusammen. Allein die Annahme so vieler Untergruppen würde die Zurechnung einzelner Arten zu einer bestimmten Untergruppe, und damit auch die allgemeine Übersicht sehr erschweren. (Vgl. vorne p. 51, Anm. 1.)

Auch die in meinen früheren Arbeiten angenommene Gruppe von „**Balkanarten**“ erfährt nach ihrem geringen Bestande besser eine Auflösung in bloß lokale Endemismen.

Wien, Ende Mai 1931.