

Ein Land starrend von Wäldern? Die Verbreitung der Tagfalter im eiszeitlichen und nacheiszeitlichen Mitteleuropa

von
JÜRGEN HENSLE
eingegangen am 1.II.2002

Einleitung

„Ein Land starrend von Wäldern und entsetzt durch übelriechende Sümpfe.“ Mit diesem Satz zitiert WEIDEMANN (1983, 1986) den römischen Schriftsteller TACITUS und erklärt die Schmetterlingsfauna des damaligen Germaniens als „kärzlich“. Ein verbreiteter Irrtum, der davon ausgeht, daß ganz Europa nördlich der Alpen bis vor 2000 Jahren sehr dünn und wenn überhaupt, dann nur von „edlen Wilden“ (TACITUS über die Germanen) besiedelt war.

Ähnlich irrtümlich ist die Zuordnung der Hoch- und Niedermoore und andere Feuchtbiotope bewohnenden Arten Mitteleuropas *Colias palaeno* (L.), *Lycaena helle* (D. & S.), *Plebeius (Vaciniina) optilete* (STICH.)¹, *Boloria (Boloria) aquilonaris* (STICH.), *Boloria (Clossiana) eunomia* (ESP.), *Boloria (Clossiana) titania* (ESP.), und *Coenonympha tullia* (MÜLL.), – zu Glazialrelikten, also zu Arten, die hier die Eiszeit überlebt und sich mit beginnender Wiedererwärmung in kühl-feuchte Gebirgslagen zurückgezogen haben. Dies soll im folgenden begründet werden.

Die Tagfalterfauna Mitteleuropas während der Würm-/Weichseleiszeit

Die letzte Eiszeit wird im südlichen Mitteleuropa als Würmeiszeit, im nördlichen als Weichseleiszeit bezeichnet.

Während des Höchststands der Vereisung war der Norden Mitteleuropas, ebenso wie die Alpen und die Hochlagen der höheren Mittelgebirge, bekanntlich von einer mächtigen Eisdecke überzogen. Hieran schloß sich eine der subnivalen Stufe z. B. der Alpen ähnliche Felszone an, also eine Moos- und Flechtentundra fast ganz ohne höheren Pflanzenwuchs und somit auch ohne heimische Tagfalterarten. Und schließlich eine baumfreie Löß- und Zwergstrauchtundra, in der für diese typische Tagfalterarten verbreitet gewesen sein dürften. Während der frühen Weichseleiszeit, die vor ca. 115000 Jahren begann, drangen die nordeuropäischen Gletscher noch nicht bis nach Mitteleuropa vor, noch konnte hier Wald wachsen. Allmählich wurde es jedoch immer kälter. Vor ca. 20000 Jahren folgte dann ein letzter Temperaturrückgang. Die Gletscher Nordeuropas stießen bis Berlin und Frankfurt (Oder) vor. Die der Alpen reichten 600 km weiter südlich vom Bodensee bis nach Salzburg. Während dieses Hochglazials waren weite Teile Mitteleuropas menschenleer. Bäume wuchsen nun hier mit Sicherheit nur noch in den unten genannten Randgebieten.

1. Nomenklatur nach NÄSSIG (1995).

Mit einer Ausnahme – *Plebeius (Vaciniina) optilete* (KNOCH) – ist keine unserer angeblich mitteleuropäischen Glazialrelikte heute auch in den alpinen Hochlagen der Alpen verbreitet. Es sind vielmehr Arten der montanen bis hochmontanen Stufe der Bergwälder. Auch in den Bergen Lapplands endet die Verbreitung fast aller genannten Arten an der Waldgrenze (HENRIKSEN & KREUTZER, 1982 und eigene Beobachtungen). Zwar scheint auch *C. palaeno* (L.) in den Zentralalpen noch in Zwergstrauchheiden oberhalb der Baumgrenze verbreitet zu sein, aber hier trägt der Schein. Wie einzelne hochstämmige Bäume oft verraten – wo ein einzelner Baum noch überleben kann, hat ein geschlossener und damit der Witterung weniger ausgesetzter Waldbestand noch weniger Probleme – liegen jene Moorbeerenbestände in denen *C. palaeno* (L.) fliegt, noch unterhalb der natürlichen Waldgrenze, die in den Zentralalpen gebietsweise erst bei 2400 m liegt. Sie wurde dort jedoch vielerorts künstlich herabgesetzt, da der Mensch Weideland gewinnen wollte (Farbtafel XII, Abb. 1). In vom Menschen wenig beeinflussten Gebieten Lapplands zeigt es sich wieder deutlich: *C. palaeno* (L.) ist an relativ warme Biotope gebunden und fliegt nicht in der Bergtundra.

Die einzige Ausnahme unter den genannten Arten wäre somit *Plebeius (Vaciniina) optilete* (KNOCH), die, wenn gleich nicht in den Mittelgebirgen, so aber heute doch wieder z. B. in den Zentralalpen oder auch in Norwegen bis oberhalb der Waldgrenze verbreitet ist und gebietsweise recht beachtliche Höhen erreicht. Das Fehlen dieser Art in den Mittelgebirgen Westeuropas (z. B. Zentralmassiv, Vogesen) spricht jedoch auch hier für eine nacheiszeitliche Einwanderung aus östlicher Richtung.

Arten wie *Boloria aquilonaris* (STICH.) oder *Boloria (Clossiana) eunomia* (ESP.) (Farbtafel XII, Abb. 2), die mit ihrer Futterpflanze an Feuchtbiootope gebunden sind und nicht – wie z. B. *optilete* – im Hochgebirge auf trockenere Standorte ausweichen können, sind allein schon aus folgendem schlichten Grund in der Tundra nicht überlebensfähig: Feuchtbiootope sind thermisch benachteiligt. Sie öffnen im Frühjahr später aus und frieren im Herbst früher zu. Die Vegetationsperiode ist z. B. in einem Hochmoor dadurch deutlich kürzer als im umliegenden trockenen Terrain. Daher kommt der Hochmoorperlmutterfalter und seine Futterpflanze, die Moosbeere, in den Alpen oberhalb 2000 m nicht mehr vor. Ebensovienig dürften sie in der eiszeitlichen Tundra Mitteleuropas vorgekommen sein.

Reine Feuchtbiotopbewohner kommen nicht einmal mehr in den Hochlagen der Mittelgebirge vor. Sie bevorzugen statt dessen mittlere Höhenlagen und dürften während des Hochwürms somit in Mitteleuropa allenfalls randlich in den Waldtundrengebieten der tieferen Lagen von Fatra, Tatra und Nordkarpaten, sowie am südöstlichen Alpenrand verbreitet gewesen sein. Weitere Rückzugsgebiete einzelner Arten dürften in tieferen Lagen der Pyrenäen und des Kantabrischen Gebirges gelegen haben (z. B. *Lycaena helle* (D. & S.)). Vor allem aber auf dem Balkan und in einigen Gebieten im mittleren Osteuropa. Hier war das Klima kontinentaler, die sommerliche Vegetationsperiode somit etwas länger (aus dem gleichen Grund liegt die heutige Waldgrenze in den Zentralalpen höher als in den Südalpen). Dies ermöglichte einen, der Waldtundrenzone z. B. Lapplands ähnlichen, lückigen Baumbewuchs, der vor allem aus Kiefer und Birke bestand (Farbtafel XII, Abb. 3). Von hier aus drangen die kälteliebenden Arten mit ihren Biotopen nach Norden und Westen vor, als das Klima im Alleröd, vor etwa 12000 Jahren, wärmer wurde. Später sind diese Arten dann in die Gebirge ausgewichen. Dort, wo ihnen größere Tiefen oder Täler den Weg versperrten, endete ihr Ausbreitungsgebiet. So findet sich

unter den angesprochenen Arten nur eine einzige in Irland und Schottland: *Coenonympha tulia* MÜLLER. Obwohl sich dort heute doch eine Vielzahl von Mooren und Feuchtwiesen finden und der Süden Englands, wie auch der trocken gefallene Ärmelkanal, während der Eiszeit von Tundra bedeckt war, fanden alle anderen damals doch angeblich in der Tundra verbreiteten „Glazialrelikte“ nach der Eiszeit den Weg in die schottischen Highlands nicht. Und selbst im französischen Zentralmassiv leben heute deutlich weniger an kühl-feuchte Biotope adaptierte Tagfalterarten als in den Alpen, den Karpaten oder beispielsweise auch dem Schwarzwald. Dies läßt sich gut damit erklären, daß die Mehrzahl der sich nacheiszeitlich nach Westen ausbreitenden, an unbewaldete Feuchtbiopte gebundene Arten, die Durchquerung der frühzeitig wieder dicht bewaldeten Tieflagen westlich der mitteleuropäischen Mittelgebirge nicht mehr geschafft haben. Aus dem selben Grunde fehlte z. B. die Fichte in den nacheiszeitlichen Wäldern der Vogesen und des Zentralmassivs. Sie wurde hierhin erst in der Neuzeit durch den Menschen forstlich eingebracht.

Während der Eiszeit können somit Arten wie *Boloria (Clossiana) eunomia* (Esp.) oder *B. (C.) titania* (Esp.) (Farbtafel XII, Abb. 4) im eigentlichen Mitteleuropa nicht überlebt haben, weil hier ihre Biotope fehlten. Diese Arten sind vielmehr Glazialreliktarten der während der Eiszeit bewaldeten Gebiete im östlichen und südöstlichen Europa, nicht aber des (westlichen) Mitteleuropas.

Die nacheiszeitlichen Verhältnisse in Mitteleuropa waren somit annähernd die gleichen wie in Skandinavien. Dies war während der Eiszeit fast vollständig vergletschert. Somit können alle eingangs erwähnten Arten auch in Skandinavien die Eiszeit selbstverständlich nicht überdauert haben, sondern sind erst nacheiszeitlich wieder dorthin eingewandert. Wobei das nächstgelegene Rückzugsgebiet wohl im zentralen Osteuropa, im Waldtundrengürtel zwischen den Tundren Nordosteuropas und den südrussischen Steppen, gelegen haben dürfte. Dies gilt auch für die typischen skandinavischen Moorlandbewohner, wie *Boloria (Clossiana) frigga* (ТНУН.) oder *Oeneis jutta* (НВН.).

Lediglich jene zirkumpolar verbreiteten arktisch-alpinen Arten, wie *Colias hecla* (LEFEBVRE), *Boloria (Clossiana) improba* (BUTLER) oder *Oeneis bore* (SCHNEIDER), die heute in der Tundra, bzw. Bergtundra Lapplands fliegen, können in der eisfreien Tundra am äußersten Westrand Skandinaviens (der Meeresspiegel lag ja über 100 m tiefer als heute), wie auch in einigen ebenfalls eisfreien Regionen Nordrußlands, die Eiszeit überdauert haben. Dort haben diese echten Tundrenbewohner die selben Biotope angetroffen in denen sie auch heute noch fliegen.

Zahlreiche Erebienarten hingegen dürften die Eiszeit tatsächlich in den Tundrenregionen des heutigen Frankreichs und des südlichen Mitteleuropas östlich bis zum Balkan und z. T. nur dort, nicht aber im zentralen Osteuropa und in Sibirien, überlebt haben, wie die mehr westliche Verbreitung von Arten wie z. B. *Erebia manto* (D. & S.) oder *Erebia epiphron* (KNOCH) nahelegt. Diese Arten sind auf subalpinen und – wo vorhanden – alpinen Wiesen der Mittel- und Hochgebirge vom Atlantik bis zu den Gebirgen der Balkanhalbinsel verbreitet und fehlen kennzeichnenderweise sowohl in Asien als auch in Nordeuropa. Sie können somit in der eiszeitlichen Tundra Mittel- und Westeuropas durchaus geeignete Biotope gefunden haben und sind dann diesen in die Gebirge gefolgt, als es nacheiszeitlich wärmer wurde. Eigentümlich mag nun erscheinen, wieso diese Arten denn in einigen Mittelgebirgen bis heute überlebt haben und eben nicht nur in den alpinen Hochlagen, die doch – wie wir eben sahen – viel eher ihrem

eiszeitlichen Biotop entsprechen. *Erebia epiphron* (KNOCH) z. B. fliegt in den Alpen bis auf 2500 m hinauf, also bis in die alpine Stufe. Am Nord- und Westrand der Mittelgebirge liegt die Waldgrenze deutlich niedriger als in den Alpen und dies ermöglicht den dort verbreiteten Erebien ein Überleben in Biotopen am unteren Rand ihrer Höhenverbreitung. Die deutlich niedrigere Baumgrenze mag im nördlich gelegenen Harz ja noch verständlich erscheinen. Aber wie so liegt sie in den Vogesen auf 1200–1350 m? Hier fehlen natürlicher Weise Fichte, Lärche, Zirbe und Latsche. Die Baumarten also, die in den Alpen verbreitet die Baumgrenze bilden. Diese wird in den Vogesen vor allem durch Buche und Eberesche gebildet, welche nicht so weit ins Gebirge steigen (Farbtafel XII, Abb. 5). Auch wenn in den letzten Jahrzehnten die Fichte vom Menschen – leider – auch in den Vogesen viel angepflanzt wurde, so konnte sie sich in den Hochlagen doch noch nicht allzu stark ausbreiten. Daher kommen dort Borstgrasrasen an natürlichen Standorten viel ausgedehnter vor als z. B. im Schwarzwald. Dies ist der Grund warum *Erebia manto vogesiaca* CHRIST und *Erebia epiphron mackeri* FUCHS in den Vogesen wengleich an höheren Standorten als in der Würmeiszeit, denn auch die Hochlagen der Vogesen und des Schwarzwalds waren vergletschert – als echte Glazialrelikte vorkommen, im Schwarzwald aber fehlen. Dort würde nach OBERDORFER (1982: 32) die Waldgrenze – theoretisch – bei 1600–1700 m liegen. Zwar gibt es in den höchsten Lagen des Schwarzwalds, an steilen, felsdurchsetzten Nordhängen und in bis in den Juli hinein schneebedeckten Schneetälchen und Lawinenrunsen auch einige kleinräumige Standorte einer azonal herabgedrückten subalpinen Stufe. Hier wachsen dann zwar Glazialreliktarten wie Alpen-Trodelblume und Zwerg-Ruhrkraut, aber alpine Tagfalter konnten sich in diesen Biotopen nicht halten. Dazu sind diese einfach zu kleinräumig.

Darüber hinaus haben in der eiszeitlichen Tundra West- und Mitteleuropas, sowie gebietsweise des nördlichsten Südeuropas, wohl nur jene Arten überlebt, die heute die alpinen Hochlagen der Alpen und/oder Pyrenäen bewohnen. Dies sind z. B. Arten wie *Pontia callidice* (HBN.), *Melitaea asteria* (FREYER) oder *Erebia tyndarus* (Esp.). Da Alpen und Pyrenäen, wie alle höheren Gebirge des nördlichen Eurasiens, vergletschert waren, können diese alpinen Arten nur in den an die Hochgebirge angrenzenden Tundren überlebt haben.

Die nacheiszeitlichen Tagfalterarten Mitteleuropas bis zum Beginn des Atlantikums vor 7500 Jahren

Nach dem Ende der letzten Eiszeit begann die allmähliche Wiederbewaldung Mitteleuropas, zunächst mit Kiefern und Birken (*Pinus sylvestris*, *Betula pendula* und *B. pubescens*), die in den angesprochenen Rückzugsgebieten im südöstlichen Mitteleuropa überlebt hatten. Später setzten sich Hasel sowie Ulmen-, Eichen- und Ahornarten durch, die aus Südwesten bzw. Süden einwanderten. Die Buche ist als Hauptwaldbildner außerhalb des Randgebietes der Alpen noch recht jung, ca. 2500–3500 Jahre, im nordostdeutschen Küstenbereich gar erst 1000 Jahre alt. Bereits mit Beginn des Boreals vor ca. 9000 Jahren wurde es deutlich wärmer und auch trockener. Im kontinentaleren Osten Mitteleuropas kam es nach KEILING (1982) zur Ausbildung waldsteppenartiger Gebiete.

Während des Boreals lag der Meeresspiegel noch weit tiefer als heute. Die Skandinavische Halbinsel war über die Dänischen Inseln mit Norddeutschland verbunden und auch die Britischen Inseln waren noch Teil des Kontinents. Ein Vordringen östlicher Arten bis zum Atlantik

war daher einfacher möglich. Und Waldmäntel bzw. Waldsäume bewohnende Arten wie z. B. *Apatura iris* (L.), *Limenitis camilla* (L.) oder *Melitaea athalia* (Rott.) mögen schon zu dieser Zeit entlang der Flüsse und über die Randbereiche der Moore bis Südengland gelangt sein. Heute fliegen z. B. am Rand der Hochmoore Zentralschwedens Arten wie *Polyommatus (Aricia) eumedon* (Esp.) und *Melitaea athalia* (Rott.) inmitten dichter Nadelwälder ohne jedwede menschliche Besiedlung. Und wo sich dort inmitten des unendlich erscheinenden Waldmeeres, kleine, erst in den letzten 200 Jahren angelegte Siedlungen finden, fliegen auf den diesen umgebende Wiesen auch immer etliche Waldsäume und Wiesen bewohnende Tagfalter wie *Pieris napi* (L.), *Anthocharis cardamines* (L.) oder *Coenonympha pamphilus* (L.), die diese kleinen für sie nutzbaren Biotope in relativ kurzer Zeit irgendwie erreicht haben müssen.

Auf Kalkquell- und Niedermooren dürften sicher nicht nur die eingangs erwähnten auf kühlfeuchte Biotope spezialisierten Tagfalterarten nach der Eiszeit in Mitteleuropa eine Heimat gefunden haben. Hier konnten sicher auch einige andere, weniger spezialisierte Offenlandbewohner, die auf feuchten und trockenen Wiesen leben können, wie *Lycaena alciphron* (Rott.), *Melitaea diamina* (Lang) und *Euphydryas aurinia* (Rott.) im nacheiszeitlichen Mitteleuropa heimisch geworden sein.

Auch nacheiszeitlich einwandernde Großsäuger wie Ur, Wisent und Wildpferd dürften an den Stellen ihres Vorkommens lokal den Wald gelichtet haben. Das Ur beispielsweise war ein bis zu einer Tonne schweres Wildrind, das gewiß nicht nur das Laub von den Bäumen gefressen hat. Leider hat der Mensch diese Tiere in den Waldgebieten Europas weitgehend bzw. vollständig ausgerottet. Auch völlig sich selbst überlassene größere Urwaldgebiete gibt es heute hier nicht mehr. Somit wissen wir nicht, wie diese Tiere das Waldbild Europas verändert haben. So sei hier ein sicher nicht ganz typisches Beispiel aus dem Mittelmeerraum eingefügt.

Das Gebiet des an der türkischen Westküste gelegenen heutigen Samsundagi-Nationalparks war von 1920, bis zu seiner Errichtung 1966, militärisches Sperrgebiet. Nach dem 2. Weltkrieg wurden die wenigen Bewohner ausgewiesen. Einige ihrer Pferde jedoch verwilderten dort. Obwohl Einzelgänger, was für Pferde ungewöhnlich ist, halten sich diese Tiere ca. hektargroße Lichtungen im dichten Eichenwald durch Beweidung offen. Wie ich im Frühjahr 1992 selbst beobachten konnte, stellte sich auf diesen abgeschiedenen Inseln im dichten Wald ein artenreiches Tagfalterleben ein. Dort flogen u. a. *Leptidea sinapis* (L.), *Pieris pseudorapae* Verity, *Anthocharis cardamines* (L.) und *Coenonympha pamphilus* (L.). Sicher sind diese Lichtungen ursprünglich einmal vom Menschen angelegt worden, aber auch durch Windbruch oder Waldbrände entstehen heute wie schon vor Tausenden Jahren Lichtungen, die von Großsäugern genutzt werden können.

Aus der Tatsache, daß aus der Zeit vor Beginn der menschlichen Besiedlung Mitteleuropas Pollenfunde von typischen Wiesenpflanzen trockenerer Standorte fast vollständig fehlen, läßt sich aber entnehmen, daß diese Tiere den Wald eher parkartig gelichtet, als in eine Wiesenlandschaft umgewandelt haben dürften. In diesen könnten sie sich dann evtl. von waldbewohnenden Grasarten ernährt haben. Solche Biotope dürften somit eher waldsaumbewohnenden Tagfalterarten, wie *Argynnis (Argynnis) paphia* (L.) oder *Boloria (Clossiana) euphrosyne* (L.) einen Lebensraum geboten haben, als echten Wiesenbewohnern. Dort aber, wo die großen Pflanzenfresser am Rand von Mooren geweidet haben, könnten sich sicher auch Feuchtwiesen gebildet haben.

Zudem können auf sehr mageren Sand-, Kies- oder Felsböden auch mitten in ansonsten dicht bewaldeten Gebieten baumfreie Inseln entstehen, wenn sich keine Humusschicht aufbauen kann, bzw. diese immer wieder fortgespült oder -geweht wird. Gebietsweise kann die Ausbildung solcher offener Landschaften auch durch eine besonders trockene Lage im Regenschatten von Gebirgen unterstützt werden. Für Waldwuchs ist eine jährliche Niederschlagsmenge von mindestens 450 mm nötig. Daß solche edaphisch bedingte, natürliche Heide- oder Wiesenareale z. T. seit dem Ende der letzten Eiszeit nie dicht bewaldet waren, beweisen dortige Reliktvorkommen arktisch-alpiner Pflanzen. So wachsen z. B. im Burren, einer öden Kalklandschaft im Westen Irlands, die Silberwurz und mehrere Enzianarten. Und auch das Vorkommen der Violetten Schwarzwurzel im Mainzer Sand weist darauf hin, daß dieses Gebiet seit der Eiszeit immer eine offene Landschaft war.

Aus entomologischer Sicht besonders interessant sind die Alvar-Kalkheiden einiger größerer Ostseeinseln. So fliegt auf Gotland und vor allem Öland *Hipparchia semele tritis* (WAHLGR.). Diese endemische ssp. unterscheidet sich so deutlich von den Populationen des benachbarten Festlands, daß man sie für eine eigene Art halten könnte. Für eine derart extreme Differenzierung waren sicher einige Jahrtausende Isolation und Anpassung an eine deutlich differenzierte Umwelt vonnöten. Auch einige pontische Pflanzenarten, die auf Öland völlig isoliert von ihrem Hauptverbreitungsgebiet wachsen, belegen, daß die Alvar-Heide seit dem Abschmelzen des Eises zumindest nie dicht bewaldet war. Mehrere Abbildungen dieser teilweise mediterran anmutenden Landschaft finden sich in HENRIKSEN & KREUTZER (1982).

Eine Wiesenlandschaft ganz anderer Art stellt Abb. 6 (Farbtafel XII) dar. Hier, im entlegenen Mount Aspiring-Nationalpark im Südwesten Neuseelands haben noch nie Menschen gesiedelt oder größere Tiere geweidet (einige im 19. Jahrhundert eingeschleppte Damhirsche vielleicht ausgenommen). Dennoch hat sich in nur 500 m Meereshöhe, also 500 m unterhalb der Waldgrenze, eine Wiese mitten im undurchdringlichen Südbuchenurwald gebildet. Wie ist das zu erklären? Der Bach, der durch die Wiese fließt, wird bei den hier sehr häufigen tagelangen Regenfällen zum reisenden Strom, der alles überschwemmt und mitreißt. Da er zudem direkt vom Gletscher kommt und nur ein kurzes Stück durch Wald geführt hat, bringt er außer Gesteinsmehl auch kaum Sedimente mit. Entsprechend dünn ist hier die Humusdecke. Direkt am Bach fehlt sie ganz, so daß dort der nackte Schotterboden zum Vorschein kommt. Dort wo sich in Bodensenken Humus anreichern konnte, wachsen hingegen auch einige niedrige Büsche, ansonsten fand sich hier eine Wiesenlandschaft ein, auf der auch einige Lycaenidae und tagaktive Arctiidae-spp. fliegen.

Außerhalb solcher hier beschriebener – zumeist sicher sehr kleinräumiger – Biotope dürfte die Bezeichnung Mitteleuropas als geschlossenes Waldland grundsätzlich zugetroffen haben, dafür sprechen ja auch die oben erwähnten Pollenfunde. Jedoch nur bis zum Beginn der Jungsteinzeit während des feuchtwarmen Atlantikums.

Mit dem Menschen einwandernde Steppenarten

WEIDEMANN (1986) nennt die Donau völlig korrekt eine „Einwanderungsstraße der Steppenarten“ unter den Tagfaltern Mitteleuropas. *Colias myrmidone* (Esp.) findet im Regensburger Jura, *Melitaea britomartis* (ASSMANN) am Oberlauf der Donau die Westgrenze ihrer Verbreitung.

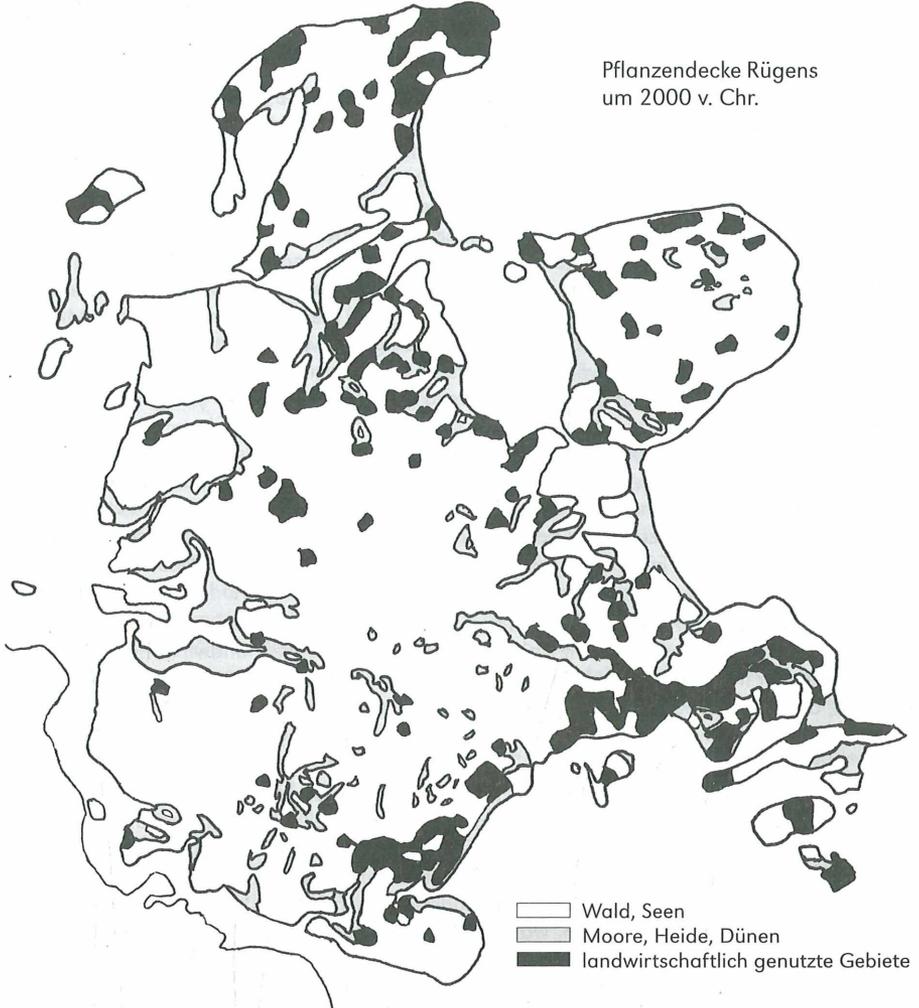


Abb. 1: Bereits während der Jungsteinzeit wurden Teile Rügens landwirtschaftlich genutzt. Die von der heutigen Küstenlinie abweichende Form der Insel erklärt sich durch nacheiszeitliche Landhebung des während des Höchststands der Weichseleiszeit völlig vergletscherten Gebietes. Nach LANGE et al. (1986), verändert.

Wie ist das zu erklären, wo doch Germanien „ein Land starrend von Wäldern“ war? Diese Arten sind gewiß nicht den undurchdringlichen Auwäldern gefolgt. Sind sie also erst im Mittelalter oder der Neuzeit eingewandert? Diese Denkweise unterschätzt völlig die Bedeutung Mitteleuropas in der Siedlungsgeschichte des Menschen.

Die ersten jungsteinzeitlichen, also Ackerbau und Viehzucht betreibenden Menschen, siedelten vor ca. 10000 Jahren im Vorderen Orient. Bereits vor 8000 Jahren breitete sich diese neue Kulturform über weite Teile der Balkanhalbinsel aus. Und um 5500 v. Chr. drangen die ersten jungsteinzeitlichen Bandkeramiker entlang der Donau ins heutige Süddeutschland vor. In weiten Teilen des Mittelmeerraumes – z. B. dem Westen der Apenninhalbinsel – wurden auch keine früheren Bauernsiedlungen gefunden. In den nächsten 500 Jahren wurde fast ganz Mitteleuropa (mit Ausnahme der nördlichsten Gebiete) und über die heutigen Niederlande und Belgien Teile des heutigen Nordfrankreichs von diesen besiedelt und – hauptsächlich dort wo sich in den tieferen Lagen der Mittelgebirge fruchtbare Lössböden fanden – Wälder gerodet und – nach heutigem Maßstab – extensiv genutzte Felder, Wiesen und Weiden angelegt, sowie Waldweide betrieben. Früher z. B. als im Binnenland der Iberischen Halbinsel oder in Südwestfrankreich. Waren sicher schon während des Boreals erste Steppenarten ins östliche Mitteleuropa eingewandert, so folgten den Ackerbauern nun gewiß weitere und drangen mit diesen weiter nach Westen vor. Die Bevölkerungsdichte Mitteleuropas war bedingt durch die neue Wirtschaftsform keineswegs mehr verschwindend gering. Nach PROBST (1991: 250) siedelten bereits zur Zeit der Linienbandkeramischen Kultur (ca. 5500–4900 v. Chr.) in den bewohnten Gebieten des heutigen Deutschland ca. 17 Einwohner pro Quadratkilometer! Durch den wachsenden Bevölkerungsdruck wurden zum Ende der Jungsteinzeit hin dann auch schon für Ackerbau wenig geeignete Gebiete besiedelt und dort überwiegend Weidewirtschaft betrieben. Die damalige Art der Landnutzung war natürlich noch wesentlich primitiver als heute, so daß immer größere Gebiete zur Ernährung der wachsenden Bevölkerung entwaldet werden mußten.

Daß auch weniger begünstigte Gebiete in den nächsten Jahrtausenden von immer mehr Menschen besiedelt wurden verdeutlicht Abb. 1, die die vom Menschen landwirtschaftlich genutzten Bereiche der Insel Rügen vor 4000 Jahren, also noch während der zu Ende gehenden Jungsteinzeit, die in Norddeutschland bis ca. 1800 v. Chr. dauerte, hervorhebt. Sicher fanden nun auch dort viele Offenlandbewohner unter den Tagfaltern eine Heimat.

Wir dürfen nicht vergessen, daß erst im Laufe des 20. Jahrhunderts durch den massenhaften Einsatz von Kunstdünger und die riesige Monokulturen ermöglichende Anwendung von Pestiziden, landwirtschaftlich genutzte Gebiete zur lebensfeindlichen Kultursteppe wurden. Vorher, während der Jahrtausende lang praktizierten Dreifelderwirtschaft, als die Felder noch jedes dritte Jahr zur Regeneration der Bodenfruchtbarkeit brach lagen und auch kultivierte Felder mit „Unkräutern“ durchsetzt waren, waren solche Gebiete ungemein reich an Tagfaltern. Einen guten Einblick in den Artenreichtum dieser Kulturlandschaft noch zu Beginn des 20. Jahrhunderts gibt z. B. DELAHAYES Bericht über *Pieris manni andegava* DELAHAYE, übersetzt und teilweise wiedergegeben bei ZIEGLER & EITSCHBERGER (1999).

Ausbreitung der Waldrodung in Bronzezeit und Eisenzeit

Die Bronzezeit begann in fast ganz Südeuropa, wie im südlichen Mitteleuropa, nahezu zeitgleich, um 2300 v. Chr. Lediglich die Völker Kretas, Mesopotamiens und Ägyptens hatten gerade einmal 200 Jahre Entwicklungsvorsprung. Die damalige Bevölkerung Mitteleuropas setzte sich also gewiß nicht aus „tumben Wilden“ zusammen. Hier siedelten vielmehr schon sehr früh

zivilisatorisch relativ weit fortgeschrittene Kulturen, die das Landschaftsbild entsprechend veränderten.

Die römische Bezeichnung „Germania“ für das Land zwischen Rhein, Donau und Elbe täuscht darüber hinweg, daß das südliche Mitteleuropa, wie der nordwestliche Teil der Balkanhalbinsel und auch weite Teile Westeuropas und Norditaliens Jahrhunderte lang von keltisch sprechenden Völkern besiedelt waren. Ja das Gebiet des heutigen Südwestdeutschlands war neben dem heutigen Ostfrankreich das Kernland der keltischen Kultur. Die Kelten waren um 800 v. Chr. aus der Urnenfelderkultur hervorgegangen und entwickelten sich in den folgenden Jahrhunderten zu einem hoch entwickelten Kulturvolk.

Die Vorstellung, daß die Kelten primitive Barbaren waren, ist nichts als römische Kriegspropaganda, eine Vorstellung die sich z. T. bis in die heutige Zeit gehalten hat. Die Kelten waren in den Jahrhunderten vor der Zeitenwende führend auf dem Gebiet der Eisenverhüttung. Zeitweise waren die Waffen des gesamten römischen Heeres aus keltischer Produktion. Natürlich mußten hierzu große Waldgebiete gerodet werden, brauchte man doch die Holzkohle zum Schmelzen des Erzes. Seit Beginn der Urnenfelderkultur und mehr noch der keltischen Hallstattkultur, war es auch im südlichen Mitteleuropa zu einer kleinen Bevölkerungsexplosion gekommen, so daß immer mehr Land unter den Pflug genommen, bzw. in Weideland umgewandelt werden mußte. So schreibt JAMES (1998: 56) über das Landschaftsbild des ebenfalls keltisch besiedelte Britanniens um 100 v. Chr.: „Der noch vorhandene Wildwuchs (die natürliche Landschaftsdecke) wurde in unerhörter Schnelligkeit gerodet, und einst marginale, schwere Lehmböden in feuchten Tälern wurden entwässert und umgepflügt. Ganz grob gesprochen, glich die britische Landschaft vor der römischen Eroberung weitgehend schon der jetzigen: ein Flickenteppich aus Wald, Weiden und Hecken umgebenden Feldern.“ Ein Land von Mooren und Wäldern mag in römischer Zeit der germanisch besiedelte, z. T. heute noch versumpfte Nordwesten Mitteleuropas gewesen sein. Wobei selbstverständlich auch die Germanen Ackerbau und vor allem Weidewirtschaft betrieben. Hinzu kommt, daß seit dem zweiten vorchristlichen Jahrhundert immer mehr germanische Stämme in den keltisch besiedelten Süden Mitteleuropas eindringen und im Zuge dieser Wanderungsbewegungen, gerade zur Zeit TACITUS, einzelne Gebiete Mitteleuropas für einige Jahrzehnte vom Menschen aufgegeben worden waren und somit wieder bewaldeten. So weite Teile im heutigen Niederbayern und Westmecklenburg. Der erste Eindruck, den die Römer von Germanien gewannen, als sie die Donau überschritten, dürfte also tatsächlich der einer menschenleeren Wildnis gewesen sein. Selbstverständlich waren auch die höheren Lagen des südlichen Mitteleuropas dicht bewaldet und damit wohl ebenfalls Vorbild für TACITUS Beschreibung. Die nicht versumpften tieferen Lagen waren aber ebenso selbstverständlich landwirtschaftlich genutzt. Somit traf für dieses Gebiet doch sicher viel eher die Beschreibung des griechischen Geschichtsschreibers STRABON (64 v.-21 n. Chr.) über das keltische Gallien, also das heutige Frankreich, zu: „Das ganze Land liefert viel Getreide, Hirse und Eicheln und allerlei Zuchtvieh. Unangebaut liegt nichts, außer wo Sümpfe und Wälder den Anbau verhindern; und doch sind auch diese bewohnt, mehr der Menschenmenge, als des Fleißes wegen.“ (Die Bevölkerung Galliens am Vorabend der römischen Invasion wird nach JAMES (1998: 146) auf acht Millionen geschätzt, die Britanniens auf 3-4 Millionen.) Kein durchgehend bewaldetes Land also. Sondern viel eher ein Mosaik aus z. T. als Waldweide genutzten Wäldern, Wiesen und Feldern. Kann man sich für die Tagfalterarten Mittel- und Westeuropas ein günstigeres Landschaftsbild vorstellen?

Auch nach der Schlacht am Teutoburger Wald blieb das Gebiet südlich bzw. westlich von Donau und Rhein für Jahrhunderte Teil des Römischen Reiches und somit von einer keltisch-römischen Mischbevölkerung besiedelt. Später kam zeitweise auch noch das Gebiet südwestlich des Limes hinzu. Diese Gebiete waren relativ dicht besiedelt und – für die damalige Zeit – intensiv agrarisch genutzt. Galt es doch auch noch einen Teil jener 300000 Mann stehenden Heeres zu versorgen, die die Grenzen des Römischen Reiches bewachten.

Erst mit dem Einfall der Hunnen nach Mitteleuropa und Norditalien und der damit verbundenen Zerstörung des Weströmischen Reiches durch germanische Völker im 5. Jahrhundert fiel Europa in eine tiefe Krise. Im Zuge der Völkerwanderung wurden erneut weite Gebiete aufgegeben und konnten sich somit wieder bewalden. Während der nun folgenden Jahrhunderte germanischer Herrschaft über fast ganz Westeuropa fiel dieses ins kulturelle Nirwana. Zu der Zeit als Karl der Große halb Niedersachsen entvölkern lies, sollen in seiner Hauptstadt Aachen gerade einmal 3000 Menschen gelebt haben und in den Trümmern Roms 25000. Letztendlich konnten aber auch die Franken nicht vom Krieg führen allein leben, sondern waren auf eine funktionierende Landwirtschaft angewiesen. Ganz wieder bewaldet hat sich Mitteleuropa demnach seit Beginn der Jungsteinzeit sicher nie mehr, wenngleich die Ausbreitung offener Landschaften ab dem 5. Jahrhundert gewiß stagniert hat und einige Landstriche zeitweise auch wieder vom Wald zurückerobert werden konnten. Die Mehrzahl jener Tagfalterarten aber, die im 19. Jahrhundert in Mitteleuropa gelebt haben, sind hier sicher während der letzten Jahrtausende ununterbrochen vorgekommen. Wenngleich in wechselnder Häufigkeit, da sie zu einem großen Teil auf die Umwandlung der Natur- in eine Kulturlandschaft angewiesen waren. Der große Rückgang an Arten und Individuen setzte dann erst mit fortschreitender Intensivierung der Landwirtschaft in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts ein.

Literatur

- DELAHAYE, F. (1910): *La Pieris Manni* en Marne-et-Loire – Principaux Caracteres de la Race angevine – Angers, J. Siraudeau edit.: 1–15, Angers.
- HENRIKSEN, H. J. & I. KREUTZER (1982): *The butterflies of Scandinavia in nature.* – Skandinavisk Bogvorlag A/S, Odense 1–215.
- JAMES, S (1996): *Das Zeitalter der Kelten.* – ECON Verlag, Düsseldorf, 1–191.
- KEILING, H. (1982): *Archäologische Funde vom Spätpaläolithikum bis zur vorrömischen Eisenzeit.* – Museum für Ur- und Frühgeschichte Schwerin. Museumskatalog 1: 1–95.
- LANGE, E. et al. (1986): *Ralswiek und Rügen. Landschaftsentwicklung und Siedlungsgeschichte der Ostseeinsel, Teil 1: Die Landschaftsgeschichte der Insel Rügen seit dem Spätglazial. Kartenbeilage Tafel 12.* – Akademie-Verlag der DDR, Berlin.
- NÄSSIG, W. A. (1995): *Die Tagfalter der Bundesrepublik Deutschland: Vorschlag für ein modernes, phylogenetisch orientiertes Artenverzeichnis (kommentierte Checkliste) (Lepidoptera, Rhopalocera).* – *Entomologische Nachrichten und Berichte, Dresden* **39** (1/2): 1–28.
- OBERDORFER, E. (1982): *Erläuterungen zur vegetationskundlichen Karte Feldberg.* – Hrsg. Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg und Landesvermessungsamt Baden-Württemberg, Karlsruhe, 1–86.
- PROBST, E. (1991): *Deutschland in der Steinzeit.* – Orbis Verlag, München 1–620.

- WEIDEMANN, H. J. (1983): Gedanken zum Artenschutz. 6. Artenschutz und Lebensraum. Ein Beitrag zum Ökologieverständnis der Lepidopterologie und der Artenschutzbestrebungen. – Ent. Z. **93** (5): 49–64.
- WEIDEMANN, H. J. (1986): Tagfalter: Entwicklung, Lebensweise. – Neumann-Neudamm, Melsungen **1**: 1–288.
- ZIEGLER, H. & U. EITSCHBERGER (1999): Der Karstwweißling *Pieris mannii* (MAYER, 1851). Systematik, Verbreitung, Biologie (Lepidoptera, Pieridae). – Neue Entomologische Nachrichten **45**: 1–217.

Erklärung der Farbtafel XII (S. 247):

Abb. 1: Solche Zwergstrauchheiden sind – wie hier einzelne Lärchen verraten – durch Abholzung unterhalb der natürlichen Waldgrenze entstanden. Schweiz, Oberwallis, vic. Pzo. Gallina, 2100 m, 6.VIII.1990. Biotop von u. a. *Colias palaeno* (L.).

Abb. 2: *Boloria (Clossiana) eunomia* (Esp.). Baar, NSG Unterhölzer Ried, 6.VI.1993. Ein nacheiszeitlicher Einwanderer aus dem östlichen und südöstlichen Europa.

Abb. 3: Anmoorige Birkenwaldtundra. Vic. Abisko, schwedisch Lappland, 600 m, 17.VI.1995. Biotop von u. a. *Colias nastes* (B.), *Colias palaeno* (L.) und *Euphydryas iduna* (DALM.).

Abb. 4: *Boloria (Clossiana) titania* (Esp.), Ostschwarzwald, Hochstaudenflur oberhalb des Schluchsees, 1100 m, 26.VII.1996. Ebenfalls ein nacheiszeitlicher Einwanderer aus dem östlichen und südöstlichen Europa.

Abb. 5: Am Hohneck, Hochvogesen, 1250 m. Die natürliche Waldgrenze wird hier durch Ebereschengebüsch gebildet. Biotop von *Erebia manto vogesiaca* CHRIST und *Erebia epiphron mackeri* FUCHS. 1.VIII.1993.

Abb. 6: Edaphisch bedingte montane Wiese im Südbuchenurwald. Neuseeländische Südinsel, Mount Aspiring Nationalpark, 500 m, 28.XII.1992.

1	2
5	4
6	3

Anschrift des Verfassers

JÜRGEN HENSLE
Breitenweg 18
D-79356 Eichstetten

Farbtafel XII

HENSLE, J.: Ein Land starrend von Wäldern? Die Verbreitung der Tagfalter im eiszeitlichen und nacheiszeitlichen Mitteleuropa. – *Atalanta* **33** (1/2): 213–223.

Abb. 1: Solche Zwergstrauchheiden sind – wie hier einzelne Lärchen verraten – durch Abholzung unterhalb der natürlichen Waldgrenze entstanden. Schweiz, Oberwallis, vic. Pzo. Gallina, 2100 m, 6.VIII.1990. Biotop von u. a. *Colias palaeno* (L.).

Abb. 2: *Boloria (Clossiana) eunomia* (Esp.). Baar, NSG Unterhölzer Ried, 6.VI.1993. Ein nacheiszeitlicher Einwanderer aus dem östlichen und südöstlichen Europa.

Abb. 3: Anmoorige Birkenwaldtundra. Vic. Abisko, schwedisch Lappland, 600 m, 17.VI.1995. Biotop von u. a. *Colias nastes* (B.), *Colias palaeno* (L.) und *Euphydryas iduna* (DALM.).

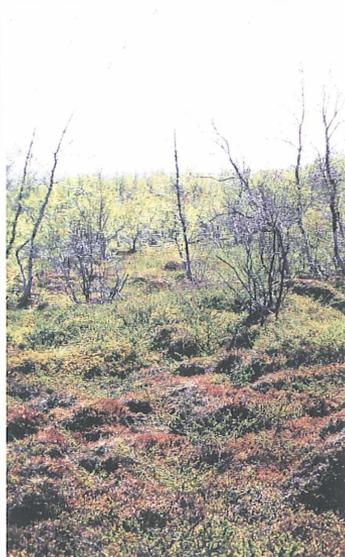
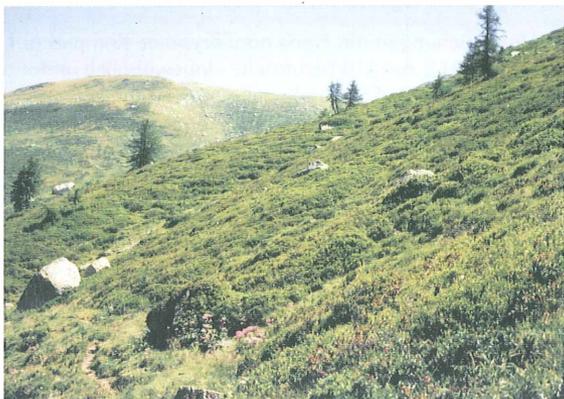
Abb. 4: *Boloria (Clossiana) titania* (Esp.), Ostschwarzwald, Hochstaudenflur oberhalb des Schluchsees, 1100 m, 26.VII.1996. Ebenfalls ein nacheiszeitlicher Einwanderer aus dem östlichen und südöstlichen Europa.

Abb. 5: Am Hohnneck, Hochvogesen, 1250 m. Die natürliche Waldgrenze wird hier durch Ebereschengebüsch gebildet. Biotop von *Erebia manto vogesiaca* CHRIST und *Erebia epiphron mackeri* FUCHS. 1.VIII.1993.

Abb. 6: Edaphisch bedingte montane Wiese im Südbuchenurwald. Neuseeländische Südinsel, Mount Aspiring Nationalpark, 500 m, 28.XII.1992.

1	2
5	4
6	3

Farbtafel XII



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Atalanta](#)

Jahr/Year: 2002

Band/Volume: [33](#)

Autor(en)/Author(s): Hensle Jürgen

Artikel/Article: [Ein Land starrend von Wäldern? Die Verbreitung der Tagfalter im eiszeitlichen und nacheiszeitlichen Mitteleuropa 213-223](#)