

Die Rolle von Blockhalden bei der Entstehung disjunkter Areale: zoogeographische Aspekte

The role of block field ecosystems in the development of disjunct areas: zoogeographical aspects

ROLAND MOLENDEN

Kurzfassung: In gemäßigten Klimazonen stellen Kaltluft erzeugende Blockhalden terrestrische Insel-Ökosysteme dar. Blockhalden, die einen Windröhreneffekt besitzen, reduzieren kleinräumig die Jahresmitteltemperatur ihres Fußbereichs und können sogar zur Ausbildung azonalen Permafrostes führen. Gleichzeitig weist der Kopfbereich derartiger Blockhalden permanent frostfreie Zonen auf, die sich im Winter als Warmluft-Austritte bemerkbar machen. Im Blockhalden-Körper bestehen ab einer bestimmten Tiefe (in Abhängigkeit von der Exposition) dem Höhlenklima vergleichbare Bedingungen. Erstmals konnten im außeralpinen Mitteleuropa mehrere dieser mikroklimatischen Sonderstandorte nachgewiesen werden. Unter Berücksichtigung der thermischen Differenziertheit und der gegenüber dem Makroklima der Umgebung isolierten Position dieser Biotope wurde der Terminus „Kaltluft erzeugende Blockhalde“ gewählt. In Abhängigkeit von der Landschaftsgeschichte der betreffenden Standorte enthalten sie gleichsam Relikte vergangener Klima-Perioden. Sie sind deshalb vor unerwünschter Beeinflussung zu schützen.

An ausgewählten Beispielen wird der bisherige Kenntnisstand zur Komplexität des Mikroklimas dargestellt. Es wird gezeigt, daß sich die Faunenzusammensetzung dieser Lebensräume auf einen hohen Anteil disjunkt verbreiteter Arten gründet.

Schlagworte: kaltlufterzeugende Blockhalde, Inselökosystem, Zoogeographie, Arthropoda

Abstract: Block fields are azonal island ecosystems in the Central European landscape. Some of them form so-called wind-tube systems which establish a specific microclimatic environment: at the basal part of the debris cold air streams out, forming extrazonal permafrost with temperatures constantly near freezing. Contrarily, the top parts never freeze. To describe the specific microclimatic conditions the term "Kaltluft erzeugende Blockhalde" (i.e. cold air producing boulder scree) is proposed. Some invertebrate species are specifically adapted to life in debris. Zoogeographically important most of the recorded species have a disjunct distribution and possibly represent glacial or preglacial relicts comparable to boreo-alpine or arcto-alpine types of geographic occurrence. The investigation considers localities in Central Europe excluding the Alps.

Keywords: air conditioned block fields, island ecosystem, zoogeography, arthropoda

1. Einleitung

Im europäischen Raum bilden Block- oder Felsgeröllhalden noch Reste einer Ur-Landschaft, die seit ihrer Entstehung nur in den seltensten Fällen vom Menschen berührt wurden. Einige Blockhalden weisen mikroklimatische Besonderheiten auf, die durch Begriffe wie "Windröhren", "Eislöcher" oder "extrazonaler Permafrost" charakterisiert werden können. Diese noch weitgehend unbekannten Ökosysteme sind als "Kaltluft erzeugende Blockhalden" zu bezeichnen (MOLENDEN 1996). Zum Stand der Forschung, zur Genese und begrifflichen Abgrenzung des Landschaftselements "Blockhalde" haben GUDE & MÄUSBACHER (in diesem Band) beigetragen. Geobotaniker und Pflanzensoziologen haben mehrfach auf diese "örtlich begrenzten Sonderstandorte" (ELLENBERG 1986: 288) hingewiesen (vgl. PFAFF 1933; FURRER 1961). Ferner ist seit BALCH (1900) bekannt, daß es innerhalb einiger Blockhalden "Eiskeller" gibt.

2. Die Kaltluft erzeugende Blockhalde

In bereits vorliegenden Untersuchungen (KUBAT 1971, 1972, 1974; MOLENDEN 1989, 1996) konnten an mehreren Blockhalden-Standorten – ausgehend vom Trentino im Süden bis zum Ith im Norden – besondere Windröhrensysteme nachgewiesen werden. Als mikroklimatischer Sonderstandort beeinflussen sie entscheidend die Zusammensetzung der dort vorkommenden Biozönosen. Abb. 1 gibt die Lage der Standorte im außeralpinen Mitteleuropa wieder, die derzeit Gegenstand ökologischer Untersuchungen sind.

Dieser Blockhaldentyp zeigt – weitgehend unabhängig von seiner geographischen Lage, Exposition und Meereshöhe – folgende mikroklimatische Phänomene: (1) Kaltluftaustritt am Fuß der Halde im Sommer und (2) relativer "Warm"-Luftaustritt am Kopf der Halde im Winter (Abb. 2). Liegt demnach die Umgebungs-Temperatur deutlich über dem

Wert der Temperatur im Innern des Haldenkörpers, der in vielen Fällen aus einem Eiskern bestehen dürfte, tritt am Haldenfuß Kaltluft aus.

Dies bedingt in der Regel eine Herabsetzung des Jahresmittels der Temperatur im Fußbereich der Blockhalde auf Werte von $2-4^{\circ}\text{C}$. Die ausströmende Luft weist im Jahreszyklus selten Werte unter 95 % relativer Feuchte auf. So wurden beispielsweise Eisfunde im südlichen Schwarzwald im August oder Eisstalagmiten im Lases-Tal im Trentino noch bis Ende Juni bei einer Außentemperatur von $+28^{\circ}\text{C}$ beobachtet ! Hier ist die Bildung extrazonalen Permafrostes wahrscheinlich.

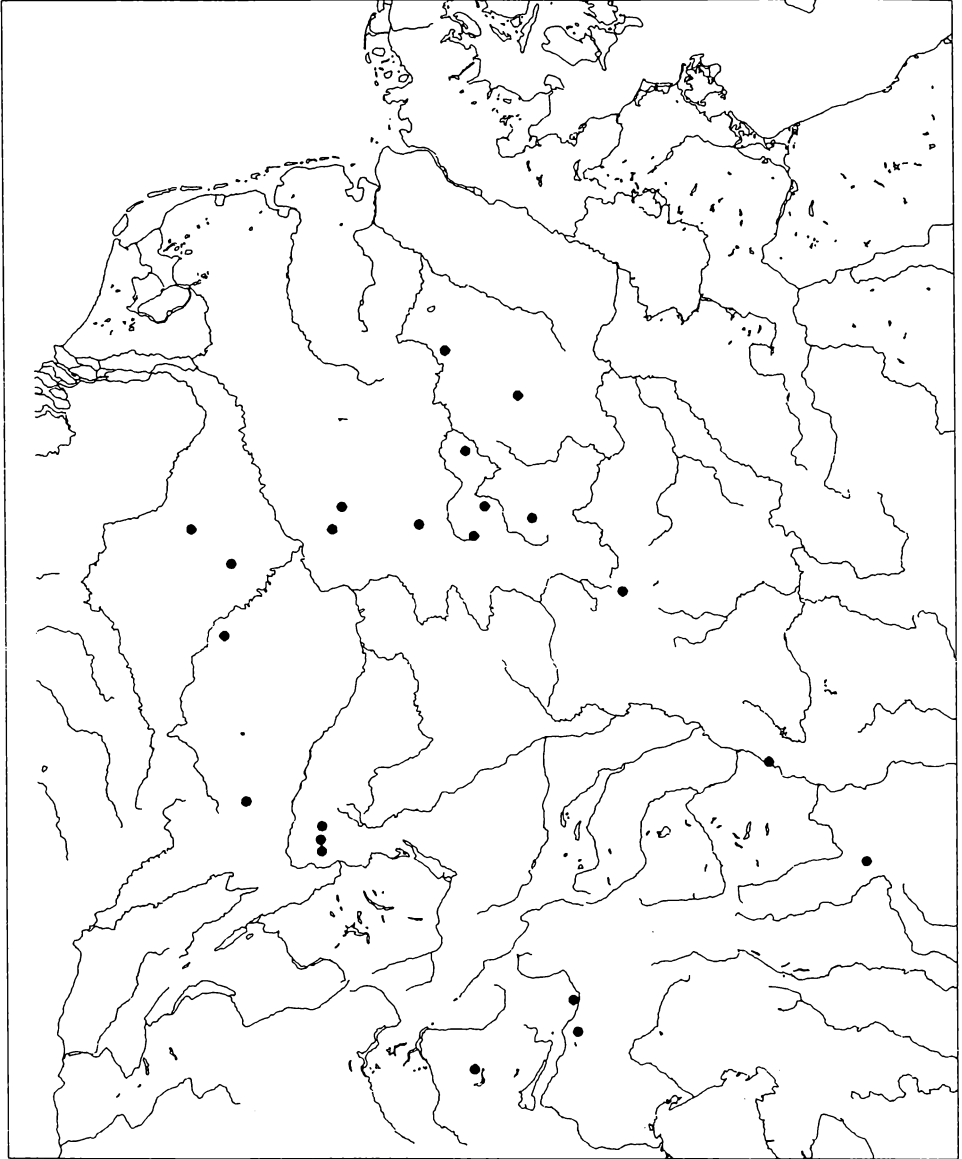


Abbildung 1. Lage der Untersuchungsgebiete

Liegt die Umgebungs-Temperatur deutlich unter dem Wert der Temperatur des Haldenkerns, so ist ein relativer "Warmluftaustritt" feststellbar. Dieser kann zur Schneeschmelze im Kopfbereich der Halde führen. So konnten z. B. bei winterlichen Außentemperaturen von -7°C an schneefreien Luft-Austritt-Stellen auf halber Haldenhöhe Tempe-

raturen von ca. $+3^{\circ}\text{C}$ gemessen werden. Je nach Schneelage ist dann ein charakteristisches Streifenmuster an der Oberfläche des Haldenkopfes zu beobachten, verursacht durch abschmelzenden Schnee an den oberen Austrittstellen der Windröhren. Im Fußbereich einiger Halden konnten im Sommer periodisch austretende Nebel-Fontänen beobachtet werden. In Abhängigkeit von der Wasserdampf-Sättigung der Außenluft sind sie mehr oder weniger deutlich sichtbar. Die Bezeichnung "atmender Berg" drängt sich nach solchen Beobachtungen förmlich auf. Sie charakterisiert vortrefflich die mikroklimatischen Geschehnisse an diesen Blockhalden.

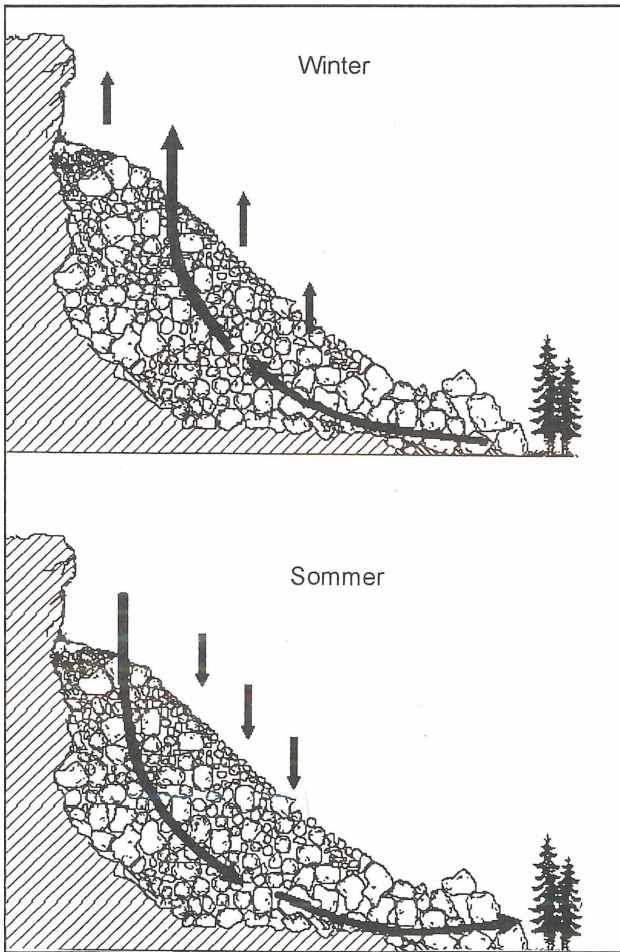


Abbildung 2. Jahresrhythmus der Luftzirkulation

Derartige, durch Windröhren hervorgerufene Phänomene, sind vor allem aus dem Alpenraum bekannt. Bereits 1661 beschrieb Leopold CYSAT in seiner "Chronik über den Vierwaldstätter See" die am Fuß von Blockhalden errichteten sogenannten "Milchkeller" (zit. bei FURRER 1961): "Es habe auf denselbigen Allpen / besonders auf Niederbauen / Emmetten und dann auff der Beckenrieder Alp Träbern / auf dem Schwalmis und anderswo / vil Windlöcher...", und nach Hinweisen auf die kühlen Weingrotten von Chiavenna und auf "...Klüfften / Athem /und Luftlöcher im Gebürg...: ...Also bawet man dieser Enden für solche Windlöcher die Milchkeller / welches den Bergleüthen unnd Sennen zu großem Nutzen reicht /und ihnen die Milch nicht sawr werden noch gerinnen laßt ...".

Die Ausbildung von Windröhren in Blockhalden führt letztendlich zu einer deutlichen thermischen Differenzierung dieser Lebensräume (Abb. 3). Quasi-kontinuierliche Temperaturmessungen im 2-3h-Takt, die vergleichend an mehreren Standorten durchgeführt

werden, belegen diese mikroklimatischen Besonderheiten (vgl. Temperaturdiagramme in MÜLLER & MOLEND A in diesem Band).

3. Tierwelt der Blockhalden

Die gezeigte außergewöhnliche thermische Differenzierung von Blockhalden mit Windröhreneffekt kann als wesentlicher ökologischer Faktor angeführt werden, der das Vorkommen und die Verteilung tierischer Organismen entscheidend beeinflusst. Das einzigartige mikroklimatische Muster des Blockhalden-Ökosystems führt zu auffallenden Erscheinungen in der Zusammensetzung der Blockhalden-Lebensgemeinschaften: das gleichzeitige Auftreten kältetoleranter und wärmeliebender, z.T. synanthroper Arten. So lag es nahe, im Rahmen faunistischer Untersuchungen dieser Blockhalden festzustellen, welche Arten die Tiefen, die Oberfläche und den subterranean Bereich im Einfluß des Kaltluftstroms bewohnen. Felsspalten-Systeme und Eislöcher implizieren schon eine gewisse Anpassung an den Lebensraum durch die Größe: das Augenmerk richtet sich daher auf Substrat- und Spaltenbewohner, d.h. in erster Linie auf Evertabraten. Die bislang intensiver untersuchten Tiergruppen umfassen die Chilopoda, Diplopoda, Araneae und Coleoptera.

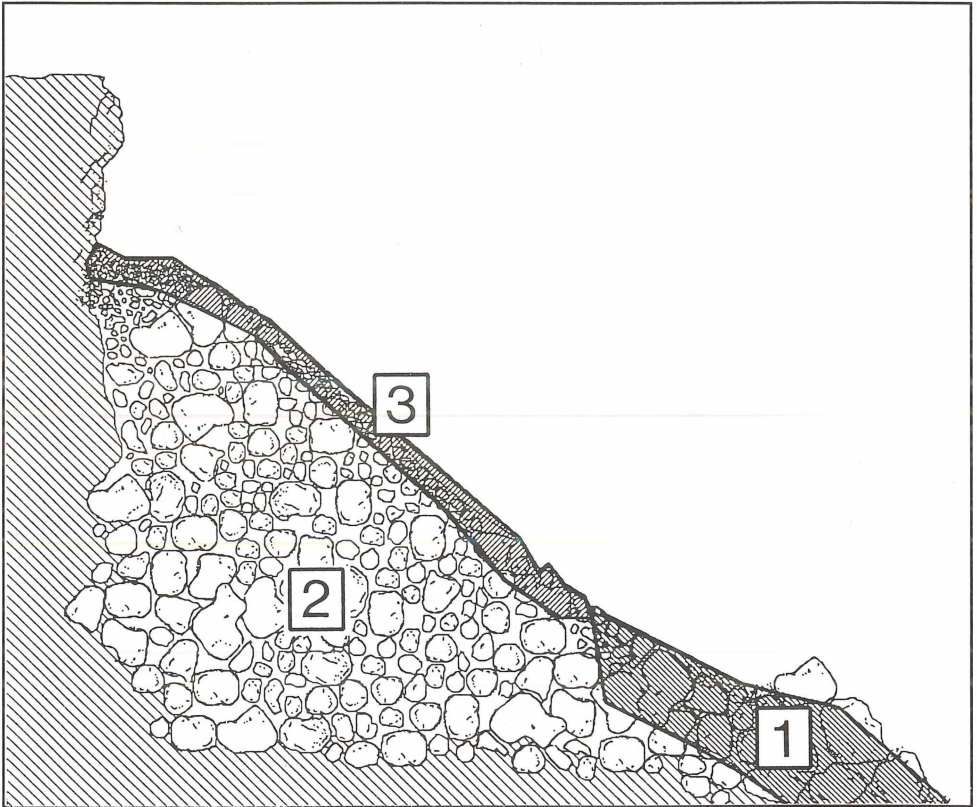


Abbildung 3. Thermische Differenzierung einer Blockhalde. 1: Haldenfuß mit Kaltluftaustritt, 2: Haldenoberfläche, meist xerotherm mit Warmluftaustritten im Winter, 3: Haldenkörper mit Höhlenklima

Der **Haldenfuß** ist relativ gut für Bodenproben zugänglich. Die sogenannte "Eislöcherbildung" mancher Fußbereiche stellt einen Extremstandort für die Fauna dar. Hier werden kaltstenotherme oder alpine Faunenelemente gefunden. Unter den Käfern sind auffallend z. B. die Gletscher- und Schneefeldrandbewohner *Pterostichus negligens* (STURM, 1824) und *Nebria castanea* (BONNELLI, 1811), die außerhalb ihres Hauptverbreitungsgebietes (Gletscherränder in den Zentralalpen) unterhalb von 700 m Meereshöhe ausschließlich am Fuß von Blockhalden anzutreffen sind. Der Bewohner alpiner

Grünerlenzonen *Stenus glacialis* HEER, 1839 sowie der subterrane Felsspaltbewohner *Leptusa simoni* EPPELSHEIM, 1878 gehören unter anderen ebenso zum Arteninventar der Blockhaldenfüße. Ähnliches gilt für eine Reihe anderer Arthropoden (vgl. MOLEND A 1996). Aber auch Säuger-Arten wie z. B. die Alpenspitzmaus *Sorex alpinus* SCHINZ, 1837 und die Schneemaus *Microtus nivalis* (MARTINS, 1842) erhalten durch diese Biotope ein disjunktes Areal.

Der **Haldenkörper** wartet mit größeren Schwierigkeiten bei der Erfassung der Fauna auf: Trotz der von Ruzicka (1988) entwickelten und mehrfach optimierten Fallentechnik (MOLEND A 1996) konnte bisher lediglich eine Tiefe von maximal 2 m im bis zum Teil über 50 m mächtigen Spaltensystem erreicht werden. Die faunistischen Daten aus dem Haldenkörper spiegeln daher lediglich die "Spitze des Eisbergs" wider. Neben seltenen Spinnen-Arten (z. B. *Lepthyphantes notabilis* KULCZYNSKI, 1887 und *Clubiona alpicola* KULCZYNSKI, 1882) leben hier die ebenfalls nur inselartig verbreiteten Kurzflügelkäfer *Leptusa simoni* EPPELSHEIM, 1878 und *Leptusa flavicornis* BRANCSIK, 1874, die als typische Bewohner des Haldenkörpers anzusehen sind.

Die **Haldenoberfläche**, eine weitere thermisch deutlich differenzierbare Zone, ist oft nur von Moosen und Flechten bedeckt. Sie weist je nach Exposition extreme Tages-Temperaturschwankungen auf. Unter den ersten Felslagen herrscht hier ein trocken-warmes Mikroklima vor, so daß sich vor allem xero- und thermophile Arten finden, wie z. B. der Laufkäfer *Leistus spinibarbis* (FABRICIUS, 1775). Von besonderer Bedeutung sind die Warmluft-Austritte im Winter. Hier können frostempfindliche Arten oder Arten, die bisher als rein synanthrop bekannt waren (z. B. Ptinidae [Coleoptera], oder *Nesticus cellulanus* (CLERCK, 1758) [Araneae]) überleben. Der Kurzflügelkäfer *Leptusa simoni* zeigt an diesen Stellen sogar seine maximale Aktivität im Winter. Selbst bei Umgebungstemperaturen von unter -20 °C sinkt die Temperatur in diesen Bereichen selten unter den Gefrierpunkt.

Tab. 1: Einige, durch den Lebensraum Blockhalde disjunkt verbreitete Arten

Coleoptera	Araneae	Mammalia
<i>Nebria germari</i> HEER, 1837	<i>Nesticus cellulanus</i> (CLERCK, 1758)	<i>Microtus nivalis</i> (MARTINS, 1842)
<i>Nebria castanea</i> (BONNELLI, 1811)	<i>Bathyphantes eumenis</i> (L. KOCH, 1879)	<i>Sorex alpinus</i> SCHINZ, 1837
<i>Leistus spinibarbis</i> (FABRICIUS, 1775)	<i>Lepthyphantes notabilis</i> KULCZYNSKI, 1887	
<i>Pterostichus panzeri</i> (PANZER, 1805)	<i>Clubiona alpicola</i> KULCZYNSKI, 1882	
<i>Pterostichus negligens</i> (STURM, 1824)	<i>Acantholycosa norvegica</i> (THORELL, 1872)	
<i>Choleva nivalis</i> (KRAATZ 1856)		
<i>Quedius alpestris</i> HEER, 1839		
<i>Stenus montivagus</i> HEER, 1839		
<i>Stenus glacialis</i> HEER, 1839		
<i>Leptusa flavicornis</i> BRANCSIK, 1874		
<i>Leptusa globulicollis</i> MULSANT REY, 1853		
<i>Leptusa gaisbergeri</i> KAHLEN & PACE, 1993		
<i>Leptusa simoni</i> EPPELSHEIM, 1878		

An südexponierten Halden und in mediterranen Regionen kann es zu einem Kontakt zwischen thermophilen und kaltstenothermen Arten kommen: Nur wenige Zentimeter liegen hier zwischen einer bis über 40 °C warmen und trockenen Zone der sonnenexpo-

nierten Oberfläche und der dauernd 4-6 °C kalten und feuchten, mit bis zu 5 m/s ausströmenden Luft. Wenn bei der Entnahme von Bodenproben an solchen Stellen die kleinräumigen thermischen Verhältnisse nicht beachtet werden, könnte es beispielsweise vorkommen, daß in der Habitat-Angabe für den kaltstenothermen Kurzflügelkäfer *Stenus glacialis* HEER fälschlicherweise die Beschreibung "Xerotherm-Biotop" zu finden ist.

Noch sind längst nicht alle Taxa ausgewertet. Die höchste Artendiversität wurde bislang bei Coleopteren und Araneen festgestellt. Die Artenzahlen allein geben allerdings nur wenig Information über die Bedeutung der Lebensräume. Erst die Analyse der Verbreitungsmuster der festgestellten Arten ergab einen hohen Anteil disjunkter Areale. Tab. 1 zeigt eine Auswahl der durch den Lebensraum Blockhalde disjunkt verbreiteten Arten.

Fraglich ist, ob es darüber hinaus stenotope oder stenöke Arten gibt, die nur in oder an Blockhalden vorkommen? Unterliegen diese Arten aufgrund der Insellage der Standorte einer räumlichen Sonderung? Als ausschließlich in Blockhalden vorkommend konnten bislang bei den Käfern der Kurzflügler *Leptusa simoni* und bei den Spinnen *Bathyphantes eumenis* nachgewiesen werden. Die Biologie und Ökologie beider Arten ist weitgehend unbekannt. Die Untersuchung ihrer Ausbreitungsgeschichte in Zusammenhang mit der Biotopgenese steht noch aus. Als vermutlich lithophiler, stenöker und stenotoper Staphylinide sollte jedoch *Leptusa simoni* genauer studiert werden, in der Erwartung, daß sich speziell diese Art als Indikator zur Erhellung von Zusammenhängen zwischen Ausbreitungs- und Landschaftsgeschichte erweisen wird. Beim Versuch einer Rekonstruktion der Entstehungs- und Besiedlungsgeschichte dieser Ökosysteme ist jedoch zusätzlich eine maximale Anzahl von Taxa mit disjunkten Arealen für die zoogeographische Analyse heranzuziehen.

4. Disjunkte Areale

Geschlossene Verbreitungsgebiete von Arten oder auch höheren Taxa stehen im Gegensatz zu voneinander separierten Vorkommen, nämlich disjunkten Arealen. Dieses Phänomen einer diskontinuierlichen Verbreitung hat Biogeographen und Evolutionisten seit jeher veranlaßt, nach plausiblen Erklärungen hierfür zu suchen. Darüber hinaus hat die Analyse disjunkter Areale eine wesentliche Rolle bei der Herausbildung heute gültiger Vorstellungen über die Mechanismen allopatrischer Speziation gespielt: "The geographic isolate is the key unit in the process of geographic speciation" (MAYR 1963: 496).

Disjunktionen können unterschiedliche Ursachen haben. Das Spektrum reicht von ökologischer Bedingtheit (vgl. z. B. HESSE 1924) bis zu historischen bzw. paläogeographischen Faktoren. Ökologische Ursachen für disjunkte Areale können mit Standortbedingungen gleichgestellt werden, die allein das Vorkommen limitieren. Demzufolge können diskontinuierliche Verbreitungsmuster sowohl Kleinarealen zugeordnet werden – mit rezent persistierendem Genfluß – als auch Reliktarealen, die unter den gegenwärtigen ökologischen Bedingungen über keinen oder nur geringen Genaustausch verfügen, mit den entsprechenden Konsequenzen für eventuelle Speziationsprozesse. Abb. 4 zeigt das Beispiel einer Speziation durch den Prozess einer Reliktareal-Bildung.

5. Zoogeographische Analysen

Die zoogeographische Analyse verfolgt zunächst die Aufklärung von Verbreitungsmustern einzelner Arten. Über diesen klassischen Ansatz hinaus erscheint es auch möglich, in einem interdisziplinären Dialog Beiträge zur Erhellung von Landschaftsgeschichte und Biotopgenese zu liefern. Umgekehrt kann mit Daten aus der Geosystemanalyse klärend zu Ausbreitungsprozessen einzelner Arten oder Lebensgemeinschaften beigetragen werden.

In Tab. 1 wurde bereits eine Auswahl disjunkt verbreiteter Arten anhand des bisher ermittelten Spektrums der ausgewählten Arthropoden-Gruppen vorgestellt. Sämtliche der hier angegebenen Arten verhalten sich nach bisherigen Kenntnissen stenotop und stenök. Nur wenige sind über Europa hinaus weiter verbreitet. Unter den gefundenen Araneen-Arten gibt es sowohl Ubiquisten (z. B. *Araneus diadematus*) als auch stenöke Spezies (z. B. *Lepthyphantes notabilis*), die jeweils holarktisch oder paläarktisch verbreitet sind. Zahlreiche Arten treten innerhalb ihres Areals nur punktförmig auf (z. B. *Nesticus cellulanus*), wobei ungeklärt bleibt, inwieweit diese Arealform historisch bedingt ist und ob zwischen den Populationen der einzelnen Standorte Genfluß stattfindet (dabei ist zu beachten, daß die aktuellen Verbreitungsbilder vieler Spezies u.U. lediglich den lückenhaften Kenntnisstand widerspiegeln). Alle festgestellten Arten der Diplopoda und

Chilopoda wiesen keine disjunkte Verbreitung auf. Es ist festzustellen, daß bei den z.T. sehr seltenen Taxa das Verbreitungsmuster sehr stark (z.T. sogar ausschließlich) durch die Bindung an den Lebensraum Kaltluft erzeugende Blockhalde geprägt wird, d.h. sie sind in ihren ökologischen Ansprüchen entweder eng auf bestimmte Umweltfaktoren eingestellt oder werden durch interspezifischen Konkurrenzdruck der sie umgebenen Matrix am Verlassen ihrer Standorte gehindert. Einige Arten sind auch noch aus anderen Lebensräumen mit vergleichbaren ökologischen Bedingungen bekannt. Das gilt vor allem für folgende Biotope: Gletscher-Vorfelder und Schneefeld-Ränder der subalpinen und alpinen Zone (u.a. *Nebria castanea*, *Nebria germari*, *Quedius alpestris*; vgl. DE ZORDO 1979); – alpine Block- und Geröllhalden (z. B. *Clubiona alpicola*; vgl. THALER 1981), – Höhlen und Karstgebiete (*Nebria castanea*, *Leptinus testaceus*, *Quedius mesomelinus* sowie zahlreiche Catopiden und Choleviden; vgl. DOBAT 1975); – Hochmoor-Gebiete (*Stenus glacialis*; vgl. RABELER 1931).

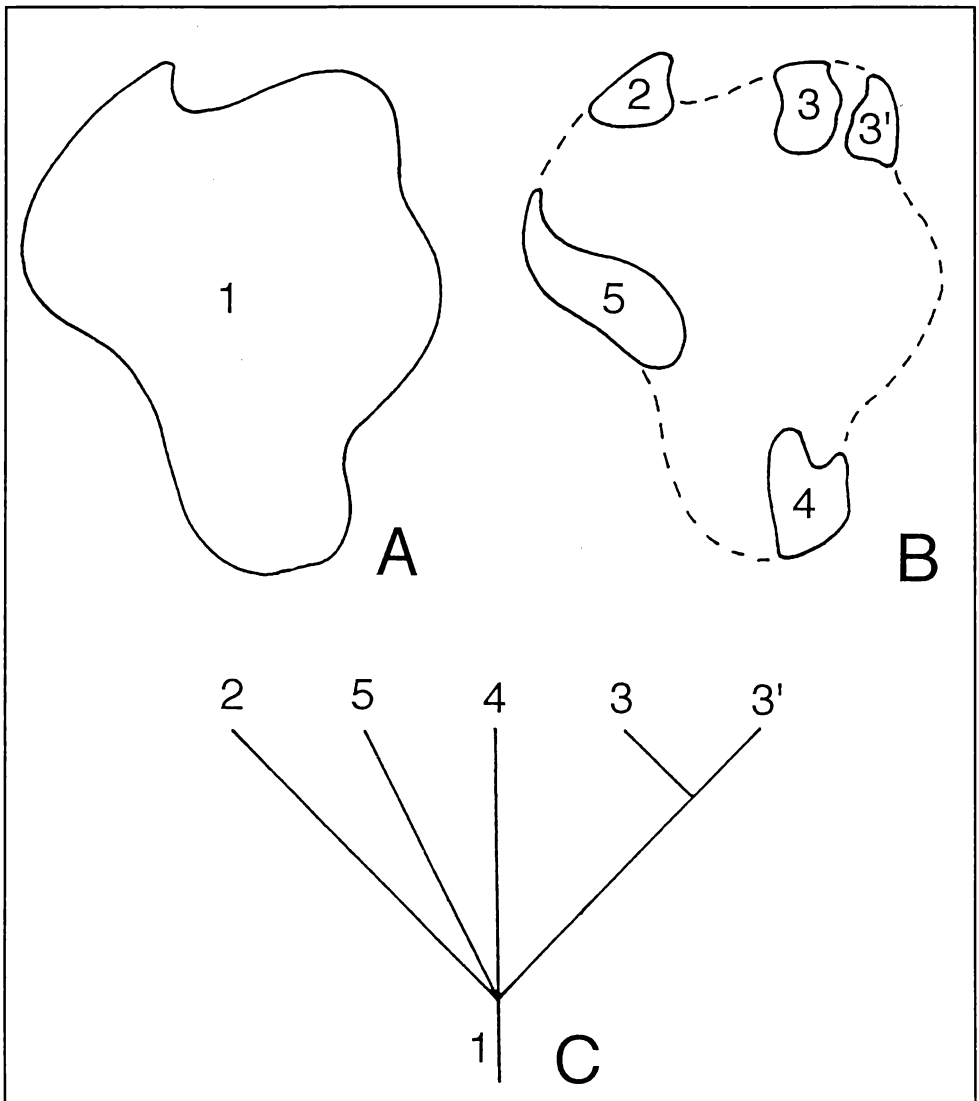


Abbildung 4. Disjunkte Areale: Polychotome Speziation durch Reliktareale. A: Kontinuierliches Areal; B: Das vorher geschlossene Areal einer Art wird durch äußere Einflüsse fragmentiert, Genfluß wird unterbrochen; C: Verwandschaftsverhältnisse der resultierenden Taxa nach ersten Speziationsprozessen in der Refugialphase

Die festgestellten rezent-ökologischen Faktoren liefern zunächst eine verlässliche Begründung für das isolierte Vorkommen der betreffenden Arten. Allerdings müssen bei der Betrachtung der Ursachen disjunkter Areale die spezifischen **Ausbreitungsmechanismen** berücksichtigt werden, die wie folgt zu differenzieren sind:

- a. Flugunfähige Arten können sich allenfalls laufend ausbreiten, wobei Ausbreitungsschranken durch für die betreffenden Arten nicht bewohnbare Zonen gegeben sind.
- b. Wie bei vielen flugfähigen Insekten ist auch bei einer großen Zahl von Spinnen-Arten die Potenz gegeben, unterschiedliche Lebensräume zu erreichen. Dabei hängt es von den lokalen Bedingungen ab, ob eine Gründer-Population zustande kommen kann (historisch/ökologisch bedingte Vorkommen).

Sind die Vorkommen der festgestellten potentiellen Klimarelikte (z. B. Glazial- oder Periglazialrelikte) tatsächlich historisch-biogeographisch bedingt? Oder lassen sie sich zwanglos mit den speziellen Gegebenheiten des Standorts – im Sinne von "ökologischer Tiergeographie" – erklären? Kann die Analyse der Verbreitungsmittel zur Beantwortung dieser Frage führen?

Zunächst ist zu prüfen, welche Standorte trotz der Eiszeiten eine kontinuierliche Besiedlung ermöglichten. Berücksichtigt man die maximalen Eisstände des letzten Glazials in Mitteleuropa einschließlich der isolierten Vergletscherung einiger Standorte (z. B. Harz), so können von den Untersuchungsgebieten einige aufgrund glazialer Devastierung ausgesondert werden. Daran anschließend kann nach Divergenzen in der Fauna der devastierten und nicht devastierten Gebiete gefragt werden. Unter Hinweis auf den noch nicht untersuchten Einfluß von Ausbreitungsmitteln sind zumindest einige flugunfähige Coleopteren mit stenökem Verhalten zu nennen, die an ehemals glaziogen devastierten Standorten fehlen. Es sind dies *Leptusa simoni* und *Stenus montivagus*. Einige Araneen wie z. B. *Clubiona alpicola* oder *Acantholycosa norvegica* (beide im Oder-tal im Harz nachgewiesen) konnten anscheinend postglazial derartige Standorte rekolonisieren oder neu besiedeln. Es liegt daher nahe, anzunehmen, daß die beiden genannten Araneen-Arten über wirksamere Ausbreitungsmittel verfügen als Staphyliniden, die in diesen Biotopen fehlen. Tatsächlich sind demgegenüber einige flugfähige (!) Staphyliniden-Arten gefunden worden, die ehemals devastierte Gebiete wieder- oder neu besiedelt haben: es sind dies *Quedius alpestris* aus den Zastler Eislöchern und *Eudectus giraudi* in Eppan/Südtirol. Der Carabide *Pterostichus panzeri* gilt z. B. als "postglazialer Einwanderer" (HOLDHAUS 1954).

Daraus folgt, daß nicht alle der hier gefundenen isolierten Vorkommen verschiedener Taxa als Relikte zu interpretieren sind. Die meisten der in Blockhalden lebenden Arten verfügen jedoch – nach bisheriger Kenntnis – nicht über entsprechende Ausbreitungsmittel. Deshalb müssen sie als Paläo-Relikte angesehen werden und zwar aus Zeiten, zu denen ungünstigere Klima-Bedingungen mit entsprechenden Vegetationsverhältnissen vorherrschten. Entsprechend der von PEARSON (1965) aufgestellten Hypothese und aufgrund der Ergebnisse von LINDROTH (1969) soll die Verbreitung flügelloser Carabiden-Arten mit den Bedingungen des postglazialen Klima-Optimums korreliert sein. Hingegen soll die Verbreitung geflügelter Arten die rezenten klimatischen Bedingungen widerspiegeln. Inwieweit Staphyliniden davon betroffen sein dürften, ist bislang unklar. Eine periglaziale Überdauerung im Kluftsystem des angrenzenden Muttergesteins (vor Entstehung der Halde) könnte für *Leptusa simoni* angenommen werden, da diese Art auch von einem Standort her bekannt ist, wo Blockhalden-Bildung nicht stattgefunden hat (Korallenoolith-Wand am Ith bei Hannover).

Demgegenüber muß auch mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß in Blockhalden primäre Kolonisatoren bis heute überlebt haben. So waren periglazial entstandene Blockhalden zur Entstehungszeit durchaus mit Gletscher-Vorfeldern assoziiert (zur Geo-Ökologie der Gletscher-Vorfelder vgl. MATTHEWS 1992). Aber die primären Bewohner der betreffenden "Roh-Böden" verschwanden mit fortschreitender Sukzession. Zumindest teilweise konnten sie sich in die nahe gelegenen Blockhalden-Ökosysteme zurückziehen, in denen entsprechende mikroklimatische Bedingungen fortbestanden. Der insuläre Status, den Blockhalden seit ihrer Entstehung bis heute beibehalten haben, legt die Anwendung des Konzeptes einer "Biogeographie der Inseln" (HELLWIG in diesem Band, MAC ARTHUR & WILSON 1967) nahe. Damit kann der Arten-Reichtum von Inseln beschrieben werden. Allerdings können die in diesem Zusammenhang notwendigen Angaben zur Flächengröße nicht geliefert werden, da bislang unbekannt ist, wie weit sich der Lebensraum "Spaltensystem" in die Tiefe sowie in die Klüftung des Muttergesteins hineinzieht.

Die unterschiedlichen Interpretationen erschweren eine klare Entscheidung hinsichtlich der Frage nach dem Vorhandensein von echten "Glazial-Relikten". In jedem Fall stellen Blockhalden damit Biotope dar, die sowohl eine per- als auch postglaziale Überdauerung einzelner Taxa ermöglichen. Damit sind sie als ein weiterer Lebensraum zu sehen, in dem Organismen existieren, die als Relikte vergangener Klimaperioden zu gelten haben.

6. Forschungsbedarf

Die ersten rezent-ökologischen Studien (z. B. zum Mikroklima) und faunistischen Datenerhebungen haben die Komplexität und die historische Bedeutung des Ökosystems "Kaltluft erzeugende Blockhalde" hervorgehoben. Es wurde gezeigt, daß dem Lebensraum bzw. Geosystem eine entscheidende Rolle bei der Entstehung disjunkter Areale zukommt. Aus den bisher aufgeworfenen Fragen leitet sich deutlich weiterer Forschungsbedarf ab. Handelt es sich hierbei um inselartige Kleinareale mit konstantem Genfluß oder um Reliktareale mit einmaligen Genressourcen, die in ihrer weiteren Evolution entscheidend zur Aufrechterhaltung der Biodiversität beitragen? Dank der mittlerweile praktikablen molekularen Techniken kann diese Frage direkt angegangen werden. Erwartet werden Antworten zum Aufspaltungsalter separierter Populationen, zur Ausbreitungsgeschichte einzelner Taxa, die dann mit geologischen und paläoklimatischen Prozessen in Europa korreliert werden können. Darüber hinaus beantwortet werden soll die Frage zur Genese von zoozönotischen Komplexen an derartigen Inselstandorten. Wann und wie sind diese Systeme entstanden, wer waren die ersten Besiedler und welche Konkurrenzsysteme haben sich etabliert, die die heutige Struktur der Lebensgemeinschaften erklären könnten? Welche Sukzessionen sind zu erwarten, nachdem durch die menschliche Zivilisation der atmosphärische Stickstoffeintrag selbst potentiell natürlich waldfreie Standorte in Kürze verändern wird?

Die Biologie und Ökologie der meisten die Blockhalden bewohnenden Arten ist immer noch weitgehend unbekannt. Ergebnisse aus zoologischen Freilanduntersuchungen, die Aufschluß über vorhandene Nahrungsnetze liefern könnten, liegen nicht vor. Eine zoogeographische Analyse, die sowohl rezent-ökologische als auch historisch-genetische Aspekte der zu untersuchenden Spezies berücksichtigen muß, ist bislang nur für wenige der angegebenen Taxa existent. Angaben zum Ausbreitungspotential der zu betrachtenden Spezies müssen sowohl über autökologische Untersuchungen im Labor als auch über zeitaufwendige Freilandbeobachtungen gewonnen werden.

Es ließen sich hier noch eine Reihe weiterer Fragen anführen, die in dem einzigartigen "Freilandlabor" vor unserer Haustür bearbeitet werden könnten. Dem mangelnden fachübergreifenden Dialog und dem "modernen" reduktionistischen Ansatz vieler Wissenschaftsdisziplinen ist es zuzuschreiben, das dieses einzigartige Ökosystem immer noch weitgehend unbekannt und unerforscht geblieben ist.

Literatur

- BALCH, E. S. (1900): Glaciers or freezing caverns. – 377 S, Philadelphia (Allen, Lane & Scott)
- DE ZORDO, I. (1979): III. Lebenszyklen und Zönotik von Coleopteren. - in: JANETSCHKE, H. (Hrsg.): Ökologische Untersuchungen an Wirbellosen des zentralalpinen Hochgebirges. – Veröff. Univ. Innsbruck., Alpin-Biol. Stud. (Innsbruck) **11**, 1-131
- DOBAT, K. (1975): Die Höhlenfauna der Schwäbischen Alb mit Einfluß des Dinkelberges, des Schwarzwaldes und des Wutachgebietes. – Jh. Ges. Naturkd. Württemberg (Stuttgart) **130**, 260-381
- ELLENBERG, H. (1986): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht (4.Aufl.). – 989 S., Stuttgart (Ulmer)
- FURRER, E. (1961): Über Windlöcher und Kälteflora am Lauerzersee (Schwyz). – Ber. Geobot. Inst. der ETH Stiftung Rübel (Zürich) **32**, 83-96
- HESSE, R. (1924): Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. – 613 S. Jena (G. Fischer)
- HOLDHAUS, K. (1954): Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. – Abh. zool. Ges. Wien (Innsbruck), **18**, 1-493
- KUBAT, K. (1971): Eiskeller und Luftherzeugung im Böhmischem Mittelgebirge II. (tschech.) Vlastivedny sbornik Litomericko **8**, 67-89
- KUBAT, K. (1974): Die Luftströmung in den Blockmeeren als ökologischer Faktor (in tschech.) - Opera corcontica **11**, 53-62
- KUBAT, K. (1972): Beitrag zum Mikroklima in den Schutthängen des Schustlertgartens (Riesengebirge). - Opera corcontica **9**, 165-167
- LINDROTH, C. H. (1969): The theory of glacial refugia in Scandinavia. Comments on presents opinions. – Not. Ent. (Helsingfors) **49**, 178-192

- MAC ARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. (1969): The Theory of Island Biogeography. – XI + 203 S., Princeton, New Jersey (Princeton Univ. Press.)
- MATTHEWS, J. A. (1993): The Ecology of Recently-Deglaciated Terrain. A ge-oecological approach to glacier forelands and primary succession. – XII + 386 S., Cambridge (Cambridge Univ. Press)
- MAYR, E. (1963): Animal species and evolution. – XIV + 797 S., Cambridge, Mass. (Belknap Press of Harvard Univ. Press)
- MOLENDAA, R. (1989): Ein Beitrag zur Kenntnis der Käferfauna der Kare, Lawinen-rinnen und Eislöcher des Feldberggebietes im Schwarzwald. I. Carabidae. – Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz (Freiburg) N.F. 14 (4), 935-944
- MOLENDAA, R. (1996): Zoogeographische Bedeutung Kaltluft erzeugender Blockhalden im außeralpinen Mitteleuropa: Untersuchungen an Arthropoda, insbesondere Coleoptera. - Verh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF) 35, 5-93
- PEARSON, R. G. (1965): Problems of post-Glacial refugia. – Proc. Royal Soc., B (London) 161, 324-330
- RABELER, W. (1931): Die Fauna des Gölde-nitzer Hochmoores in Mecklenburg (Molluska, Isopoda, Arachnoidea, Myriapoda, Insecta). – Z. Morph. Ökol. Tiere (Berlin) 21 (1/2), 174-315
- RUZICKA, V. (1988): The longtimely exposed rock debris pitfalls. – Vest. cs. Spolec. Zool. (Prag) 52, 238-240
- THALER, K. (1981): Bemerkenswerte Spinnenfunde in Nordtirol (Österreich) (Arachnida: Aranei). – Veröff. Mus. Ferdinandeum (Innsbruck) 61, 105-150

Anschrift des Autors: Dr. ROLAND MOLENDAA, Institut für Spezielle Zoologie und Evolutionsbiologie, Friedrich-Schiller-Universität Jena, Erbertstr. 1, D-07743 Jena, BR Deutschland

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Decheniana](#)

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: [BH_37](#)

Autor(en)/Author(s): Molenda Roland

Artikel/Article: [Die Rolle von Blockhalden bei der Entstehung
disjunkter Areale: zoogeographische Aspekte 163-170](#)