

Deutsche Entomologische Zeitschrift

Jahrg. 1923. Berlin, den 31. Januar 1923.

Heft 1.

Über das Klima und die Insektenwelt Mitteleuropas während der Eiszeit und der Nacheiszeit.

Von Herm. Kolbe.

Im Kreise der Biologen, auch Entomologen, herrscht mehrfach noch die Ansicht, daß das Klima der Eiszeit (Glazialzeit oder Glazialperiode) sehr kalt und rauh und in Mitteleuropa fast arktisch oder subarktisch gewesen sei, so daß es für das Tier- und Pflanzenleben nur in sehr beschränktem Maße zuträglich gewesen sein könne und auf dieses vernichtend gewirkt haben müsse. Diese Meinung findet bei verschiedenen entomologischen Schriftstellern der neueren Zeit beredten Ausdruck. Während dessen haben sich jedoch die Anschauungen mancher Geologen, Paläontologen, Paläoklimatologen, Biologen u. a. zugunsten einer Naturbetrachtung geklärt, die das Klima der Eiszeit in einem wärmeren Lichte erscheinen läßt und einer natürlicheren Auffassung von den damaligen klimatischen Verhältnissen, besonders hinsichtlich der sogenannten „Zwischen-eiszeiten“ Platz macht. Aber noch in neuester Zeit bekennen sich Entomologen zu der Hypothese von einem angeblich arktischen, das Leben stark herabmindernden rauhen Klima in der eisfreien Zone Mitteleuropas während der Eiszeit. Dies gilt nun wieder von S. Wilke, der diesen älteren Standpunkt in seiner Abhandlung „Beiträge zur Systematik und geographischen Verbreitung ungeflügelter Tenebrioniden“ (Archiv f. Naturgesch. Berlin 1921) kurzerhand vertritt.

Schon lange huldige ich der Ansicht, daß die Sommer der Eiszeit in der eisfreien Zone Mitteleuropas mehr oder weniger warm waren, und halte es nunmehr für meine Pflicht, diese meine Auffassung, die ich vielseitig stützen kann, zur Geltung zu bringen und dadurch von anderer Seite begangene Irrtümer zu berichtigten. Das liegt ganz im entomologischen Interesse; denn entomologische Schriftsteller haben das Klima der Eiszeit in bezug auf die damalige Insektenwelt Deutschlands und in ihren Wirkungen auf die rezente Fauna und die tiergeographische Verbreitung wiederholt zum Gegenstande ihrer Forschungen gemacht.

Es ist also wohl geboten, das klimatologische Phänomen der Eiszeit im Hinblick auf das damalige Insektenleben wieder einmal zu

behandeln, und zwar in neuzeitlicher Auffassung, um hiermit die wohlerwogene These in den Vordergrund zu schieben, dass die Sommertemperatur jener kalten Zeitperiode warm war und ein Tier- und Pflanzenleben sehr begünstigte.

Beweiskräftige und überzeugende Feststellungen und Wahrscheinlichkeitsbeweise für diese Auffassung von seiten einer Anzahl Vertreter der Geologie, Paläobiologie und Klimatologie habe ich am Schlusse dieser Abhandlung mitgeteilt. Es wird da von diesen Forschern bereits die Ansicht ausgesprochen, dass die Sommer der Eiszeit, auch auf dem Höhepunkte derselben, kurz und warm, die Winter entsprechend sehr kalt und lang gewesen sein müssen. Wie sehr weicht diese Auffassung von dem Klima der Eiszeit von der alten Meinung der Geologen über jenes Zeitalter ab.

Wohl die grellste derartige Beleuchtung des eiszeitlichen Klimas finde ich bei Ernst Hofmann (1)¹⁾. Dieser Entomologe schreibt: „Während der kältesten Periode der Eiszeit scheint Mitteleuropa gar keine Tagfalter mehr besessen zu haben, sondern nur in Nordafrika (Spanien) und in dem mit Kleinasien verbundenen Griechenland wohnte eine wenig zahlreiche Tagfalterfauna.“ Es bestehet kein Zweifel, dass Mitteleuropa während der Eiszeit zwar nicht ganz ohne Tiere, aber doch nicht viel reicher mit solchen besetzt gewesen sei als heutigen Tages Island, Grönland und Spitzbergen.

In milderem Licht erscheint die Auffassung W Petersens (2), der zwar für das eiszeitliche Deutschland auch ein Klima voraussetzt, wie es jetzt Grönland beherrscht, aber für das nicht vergletscherte Mittel- und Süddeutschland eine beschränkte Fauna zulässt, die hauptsächlich aus nordischen Arten zusammengesetzt gewesen sei (S. 57). Er schreibt auch über Reliktformen, welche kontinuierlich seit der jungtertiären Zeit durch die Eiszeit hindurch bis zur Jetzzeit sicher durchgehalten haben (S. 42). Das Mediterrangebiet habe nur unter einer Temperaturerniedrigung gelitten, welche noch die Existenz einer verhältnismäsig reichen Fauna und Flora ermöglichte.

Wir rechnen mit der Annahme, dass die Tiere des Nordlands beim Heranrücken der eiszeitlichen Gletscherdecke wenigstens gröfstenteils südwärts gewandert sind, beim Zurückweichen der Eisdecke am Schlusse der Gletscherzeit aber grosstenteils wieder nordwärts zogen. Ein Teil der Arten ist dann aber in Mitteleuropa zurückgeblieben und hier jetzt noch vorhanden, als Relikte der Eiszeit. Und hier begegnen wir einer sehr

¹⁾ Die in Klammern hinter die Autorennamen gesetzten Zahlen beziehen sich auf das Literaturverzeichnis am Schlusse der Arbeit.

merkwürdigen Erscheinung. Es gibt eine Anzahl arktisch-mitteleuropäischer Lepidopterenarten in Deutschland, welche gewisse Eigentümlichkeiten besitzen, die man so deuten darf, dass sie ihre Herkunft aus dem hohen Norden anzeigen. Eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit ist der heliophile Charakter gewisser Noctuiden; es sind Tagflieger. Die meisten Noctuiden fliegen bekanntlich abends und nachts; sie sitzen still und meist versteckt am Tage. W. Petersen (S. 45—46) weist darauf hin, dass besonders die *Anarta*-Arten, *Plusia parilis* und *Pachnobia carneae* im gemäßigten Europa nur am Tage und nur bei Sonnenschein fliegend angetroffen werden. Bei uns in Mitteleuropa gibt es unter den Noctuiden noch manche Tagflieger, besonders Arten von *Agrotis*, *Acronycta*, *Mamestra* u. a., auch *Brephos*-Arten (*parthenias* L.). Auch diese fliegen besonders im Sonnenschein lebhaft umher und gehören außerdem dem arktischen Gebiet an. Was liegt näher als die Annahme, dass sie die heliophile Lebensweise von ihren Vorfahren ererbt haben, welche bei dem ununterbrochenen Tageslicht der Sommerwochen des hohen Nordens ihr Dasein verbrachten und infolge des Eintritts der Eiszeit mit ihren vernichtenden Folgen südwärts wanderten und Mitteleuropa außerhalb der Gletscherdecke besiedelten, auch hier wie im Norden im Sonnenschein fliegend.

Es gibt aber gewisse Noctuiden in Mitteleuropa, welche ebenfalls bei Tage fliegen, im Sonnenschein umherschwärmen, aber im arktischen Europa fehlen, z. B. *Heliothis*-Arten, *Heliaeca tenebrata* Sc., *Pyrrhia umbra* Hufn., *Abrostola triplesia* L. und *tripartita* Hufn., *Acontia lucida*, *Euclidia*- und *Calophasia*-Arten. Ich nehme an, dass auch diese Noctuiden in der Präglazialzeit das arktische Europa bewohnt und beim Eintritt der Eiszeit mit den obengenannten Arten vor den treibenden Gletschern südwärts gezogen sind. Auch sie haben dann, gleich den übrigen Verwandten, die alte Gewohnheit des Tagfliegens beibehalten, sind aber nicht, wie letztere, in das arktische Gebiet zurückgekehrt. Schon alle diese Zuwanderer aus dem Norden machen es wahrscheinlich, dass die Lepidopterenfauna Mitteleuropas während der Eiszeit nicht gar zu dürtig war. Sicher gab es hier damals noch mehr Lepidopteren (aus der Präglazialzeit), die trotz des Eiszeitklimas hier durchhielten.

Wir haben noch mehr Wahrscheinlichkeitsbeweise dafür, dass hohe Kältegrade neben dauernder Eisbedeckung den Bestand einer mäßigen Insektenfauna dulden. Beachtenswert sind für diese Betrachtung die faunistischen Verhältnisse Grönlands. Dieses Land ist dauernd von einer mächtigen Eisdecke überlagert, und nur an seiner West-, Südwest- und Nordostküste ist der Saum in verschiedener Breite im Sommer eis- und schneefrei. Es breiten

sich hier Rasen bunter Blumen und Wiesen mit Gräsern und Riedgräsern aus. Auch Birken- und Weidengestrüpp nebst Beerensträuchern und die verschiedenartigsten Pflanzen finden sich an vielen Stellen. Etwa 380 Arten von Blütenpflanzen nebst Moosen, Flechten und Algen werden von den Botanikern in den Listen der Flora Grönlands aufgezählt. Henriksen und Lundbeck (3) führen in der Liste der Insekten Grönlands 437 Insektenarten und 124 Arachnidenarten auf. Unter den Insekten befinden sich 46 Lepidopteren- und 187 Dipterenarten.

Vanhoeffen (4) macht uns in einer anschaulichen Schilderung des Insektenlebens mit der Natur der kurzen Sommerzeit Grönlands näher bekannt. Er spricht auch den Gedanken aus, dass die Wasserfauna dieses eisigen Inselkontinents auf dem während der Eiszeit sicher unvereist gebliebenen Saumgelände die Eiszeit überdauert habe. Ich nehme dies auch für die Landfauna an. Woher sollen sonst die vielen arktischen Arten Grönlands nach dem Schlusse der Eiszeit hergekommen sein? Auch anderswo mögen die bionomischen Verhältnisse ähnlich gewesen sein. Nach Voigt und Zschokke (5, 6) hat in den Schweizer Alpen die Fauna der fliessenden Gewässer die Glazialzeit sicher teilweise überdauert.

Die Natur der rezenten Fauna und Flora Grönlands neben der immensen dauernden Eisdecke des Landes spricht auch zugunsten der Annahme einer artenreichen eiszeitlichen Lebewelt in der eisfreien Zone Mitteleuropas. Die Vergleichung des eiszeitlichen Mitteleuropa mit dem vereisten und nur an seinem langen Saume von einer zusammengedrängten Tier- und Pflanzenwelt bewohnten Grönland fordert die Annahme heraus, dass auch Mitteleuropa in der eisfreien Zone während der Eiszeit für ein ziemlich artenreiches Tier- und Pflanzenleben, besonders in geschützten oder sonst günstigen Gegenden gute Existenzbedingungen bot. Die eisfreie Zone Deutschlands war während der Eiszeit sicher auch von vielen Insekten, besonders wohl von einem grossen Teile der jetzt noch dort lebenden Arten bewohnt. Die meisten *Carabus*-Arten z. B. werden hier schon damals existiert haben; sie müssen aus der Präglazialzeit oder der Pliozänzeit hergeleitet werden; unter ihnen sind namentlich die Arten *irregularis*, *nodulosus* und *glabratus* als isolierte Formen für noch älter zu halten. Eine positive Illustration zu der Auffassung von dem Artenreichtum während der Eiszeit liefern die *Carabus*-Reste aus dem mittleren Pleistozän Belgiens, welche von G. de Lapouge (7) bearbeitet worden sind. Als erkennbare Arten sind von diesem Entomologen *C. monilis*, *arvensis*, *cancellatus*, *nitens*, *catenulatus*, *nemoralis* und *violaceus* unterschieden; noch andere Arten, z. B. anscheinend *Menetriesi* und einige fremdartige Formen, befinden sich

darunter. Einige Arten sind gegenüber der rezenten Fauna abweichende Formen. Sonst findet der Autor in dieser Carabafauna nichts Fremdartiges, selbst nichts, was an die Tundrenfauna Sibiriens erinnern könnte, er glaubt aber, dass die Kleinheit, der Nanismus, der Formen ebenso wie die dunkle Färbung derselben einer Kältewirkung der nahen Gletscherdecke zuzuschreiben sei; die *monilis* und *violaceus* waren nicht größer als große rezente *arvensis*, und *arvensis* waren so klein wie kleine rezente Formen dieser Art. Der *violaceus orcinus* Lapg. ist wegen des schmalen Kinnzahnes eine merkwürdige Vorstufe der rezenten *Violaceus*-Gruppe.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass die eben mitgeteilten Unterschiede jener quartärzeitlichen *Carabi* gegenüber den rezenten Arten eine Folgeerscheinung der glazialen Kältewirkung sind. Das würde alsdann geradezu als Beweis für den Monoglazialismus der Quartärzeit gelten. Ein warmer Sommer ist für das faunistische Bild einer so reichhaltigen Carabafauna schon in Anspruch zu nehmen. Eine Verkürzung der Sommerzeit infolge des langen Eiszeitwinters lässt eine Verkürzung des Larvenlebens und eine Verringerung der Körpergröfse der Larve und Imago erwarten.

Die pleistozän-belgische Carabafaunula leite ich aus der Pliozänzeit her. Es erscheint überhaupt sicher, dass viele Coleopteren der jüngsten Tertiärepochen direkt in die Quartärzeit übergegangen sind. Manche dieser Arten werden mit dem Eintritt der Eiszeit in Nord- und Mitteleuropa vernichtet und nur in Südeuropa konserviert worden sein. Dem Gedanken der tertiärzeitlichen Herkunft rezenter mitteleuropäischer Coleopteren (und anderer Insekten) habe ich schon früher Ausdruck gegeben, auch dem Gedanken, dass manche Arten Nordeuropas an nicht vergletscherten Orten die Eiszeit bis in die Jetzzeit überdauert haben (8, 9, 10).

Paul Born (11, 12, 13) hat in den Schweizer Alpen mehrere *Carabus*-Formen festgestellt, die an Orten leben, welche von der eiszeitlichen Vergletscherung verschont geblieben sind. Es sind also Relikte, welche die Eiszeit überstanden haben; besonders sind es Formen (Rassen) der Sammelart *violaceus*, z. B. die *Meyeri*-Rasse auf den Hochgipfeln des Waadtländer und Neuenburger Jura, die *Herrmanni*-Rasse der Emmentaler Voralpen und noch andere Formen. In den Simmentaler Alpen lebt eine Rasse, worüber B. in der Insektenbörse 1902 S. 409 schreibt. Sie ist unbenannt, ich nenne sie *Pauli*-Rasse. Es ist eine kleine Form, nur 17—22 mm lang, mit grobkörniger Skulptur. Auf den Flügeldecken ist die Tendenz, Längsrippen zu bilden. Auch diese Rasse erscheint inselartig; ringsum in den Gebirgen gibt es nur

Formen mit feiner skulptierten Flügeldecken. Die Rasse *muelerianus* Born in Vorarlberg ist ähnlich, von kleiner Statur, feiner skulptiert als die *Pauli*-Rasse. Auch die *Mixtus*-Rasse der Grande-Chartreuse ist eine alte Reliktform. Alle diese Relikte haben sich noch in einzelnen Gegenden erhalten, während rezente Formen in der Postglazialzeit zugewandert sind und die isolierten Reliktfomren fremdartig umgeben.

Nach dem Rückzuge der Gletscherdecke aus Norddeutschland am Schlusse der Eiszeit werden viele Insekten Mitteleuropas nach und nach nordwärts gewandert sein, um die nunmehr eisfreien Gefilde Norddeutschlands zu besiedeln, soweit die Naturverhältnisse dies zuließen. Andere Arten sind aber sicher aus Osteuropa und Sibirien zugezogen, noch andere von Südosten her, auch aus dem Westen und Südwesten, so dass schlieflich, nach verschiedenen Wandlungen, das Faunengebilde der Jetztzeit entstand. Den norddeutschen *Carabus violaceus* spreche ich als einen südöstlichen Zuwanderer an, der sich über Böhmen und Schlesien durch das ebene Norddeutschland einerseits bis Holland, Oldenburg, Ostfriesland, Jütland und Schweden, andererseits bis Ostpreussen, in die Ostseeländer, Finnland, Polen, Russland verbreitet hat. Die *violacei* dieser Länder gehören alle zu der Gruppe mit fein und dicht gekörnten Elytren; ihnen schließen sich mehrere Rassen dieser Gruppe in Österreich-Ungarn an. Der norddeutsche *violaceus* gehört also zu diesen südöstlichen Formen, von denen er sich abgezweigt und nordwärts verbreitet hat; er hat mit den mittel- und süddeutschen Formen der Art (*erasperatus*, *purpurascens* usw.) nichts Näheres zu tun. Gerade die *erasperati* nebst zugehörigen Formen des bergigen Westfalens (Sauerland), des Teutoburger Waldes, Wesergebirges, Harzes usw. sind an Bergland gebunden und scheinen sich deswegen nicht nordwärts verbreitet zu haben. Die *erasperati* nebst Verwandten unterscheiden sich von den feinkörnigen Formen des norddeutschen *violaccus* durch gröbere und undichte, zur Längsstreifung neigende gekörnte Skulptur auf den Flügeldecken. Vgl. die alpinen *violacei* Borns S. 5.

Bisher hat man sich mit der vorstehenden Frage der Beziehungen zwischen der *Violaceus*- und der *Exasperatus-purpurascens*-Gruppe nicht beschäftigt. Meine Theorie, dass sich *C. violaceus* nicht von Mitteldeutschland her, sondern nur von der schlesischböhmischen Ecke aus über ganz Norddeutschland und noch weiter nach Norden verbreitet hat, erscheint hiermit gerechtfertigt.

Dasselbe gilt in entsprechender Weise von *Carabus catenulatus*. Die aus Westpreussen zuerst beschriebene Rasse *Mülverstedti* ist mit ihren Unterrassen durch die Mark Brandenburg bis Hannover und Holstein verbreitet, aber auf einen ostdeutsch-öster-

reichischen Formenkomplex zurückzuführen. Dagegen findet sich von Westfalen und Hessen aus ostwärts bis zum Harz und Thüringen nur die Rasse *Hercyniae*. Diese Rasse ist zwar an die genannten Bergländer gebunden, wurde aber auch im Flachlande Westfalens, und zwar bei Buer von Dr. H. Kuntzen und im nördlichen Münsterlande bei West-Bevern von Dr. H. Reichling gefunden.

Die beiden vorstehend betrachteten Arten bestehen aus einigen Unterarten und mehreren Rassen. In Deutschland tritt diese Differenzierung hauptsächlich bei *C. violaceus* hervor, weniger bei *catenulatus*, der in Südeuropa mehr differenziert ist als in Mitteleuropa. Es scheint oft zweifelhaft, ob man die regionalen Formen einer Art als Subspezies oder als Rasse bezeichnen soll. Nach meiner Auffassung ist es richtiger, nur die stark differierenden Regionalformen als Subspezies zu betrachten, nicht aber jede regional etwas abweichende Form, wie das oft geschieht. Das wird besonders dann deutlich, wenn man sich daran erinnert, dass viele Subspezies, die jetzt mehr oder weniger richtig als solche gelten, in älterer Zeit für getrennte Arten gehalten wurden, z. B. verschiedene Regionalformen von *C. violaceus*, welche von *Fabricius*, *Dejean* u. a. als ebensoviele Arten beschrieben worden sind. Noch Kraatz bezeichnete *C. Germari*, *obliquus*, *Neesi*, *picenus*, *violaceus*, *azurescens*, *purpurascens* usw. als verschiedene Arten, nachdem bereits Schaub diese alle zu einer einzigen Art *violaceus* vereinigt hatte. Ähnliches gilt von den vielen Regionalformen des *C. monilis* und des *C. cancellatus*. Bei solchen formenreichen Arten sind Subspezies und Rassen leicht als solche zu erkennen. Die Unterart ist ein höherer Begriff; die Rassen sind der Unterart untergeordnet. Eine Subspezies, gut differenziert und charakterisiert, wie sie gewöhnlich ist, besteht oft aus mehreren oder vielen Rassen, die regionale Formen innerhalb des Verbreitungsareals der Subspezies sind. — Wenn sich aber innerhalb einer Art nur geringwertige Regionalformen unterscheiden lassen, z. B. mehr oder weniger bei *Carabus arvensis*, *nemoralis*, *Ullrichi*, *auratus* u. a., so dürfen solche Regionalformen nur als Rassen bezeichnet werden.

Wenn nun nach dem Eintritt der Eiszeit die Fauna Nordeuropas mit Einschluß Norddeutschlands und auch Osteuropas von der herranrückenden Gletscherdecke ganz oder fast ganz vernichtet wurde, so dass wahrscheinlich viele Arten dadurch ausgestorben sind, während in der eisfreien Zone zahlreiche Arten erhalten blieben, so geht daraus hervor, dass ein Teil der Tertiärfauna in die Eiszeit und in die rezente Periode hinübergerettet wurde. Die bisher vereist gewesenen Länder wurden nach dem Schlusse

der Eiszeit von benachbarten Ländern aus wieder besiedelt, in welcher Weise, das zeigt die Zusammensetzung ihrer Tierwelt. Wir kommen darauf später wieder zurück.

Weniger anschaulich als die postglazialen Zuwanderungen nach Nordeuropa, Norddeutschland und Osteuropa, ist die Zusammensetzung der voreiszeitlichen Faunen in den nicht vereist gewesenen Ländern Mittel- und Südeuropas. Die präglaziale Fauna Mitteleuropas enthält außer Angehörigen der eigentlichen tertiärzeitlichen Tierwelt sicher noch Gattungstypen aus älterer Zeit. Der Inhalt der Fauna eines Kontinents hängt von der geologischen Geschichte desselben ab. Während der Jura- und Kreidezeit bestand Mitteleuropa meistens aus insularen Teilen. Während der älteren und mittleren Jurazeit ragte der grosse Rumpf Eurasiens in Ostdeutschland hinein (vgl. Arldts paläogeographische Karten), so dass Ostdeutschland mit Zentralasien zusammenhing. Das war auch während der älteren Kreidezeit der Fall. Die älteren Perioden der Tertiärzeit zeigen gleichfalls von Deutschland nur wenig Festland. Erst während der mittleren Tertiärzeit war Europa mit Asien grösstenteils breit in Zusammenhang getreten. Um diese Zeit begannen die grossen Zuwanderungsmöglichkeiten für Mitteleuropa von Südeuropa, Südwestasien und überhaupt von Asien her, weniger von Afrika nach Südeuropa. Besonders, als das Sarmatische Meer, welches Südosteuropa mit Einschluss der Alpen in der Miozänzeit von übrigen Europa trennte, zurückgetreten war und die Britischen Inseln mit dem Kontinent zusammenhingen, verbreitete sich die Tierwelt Europas in allen Richtungen.

Infolgedessen wurde Mitteleuropa mit vielen südlichen und östlichen Gattungen der Tier- und Pflanzenwelt bevölkert. Die auf den Südosten Europas hinweisenden Gattungen und Arten werden als pontische Elemente bezeichnet. Andere Formen gravitieren auf Südwesteuropa. Uralte isolierte Gattungen sind unter den Coleopteren *Pelobius* (*Hydrachna*), *Nomius*, *Myas*, *Atranus*, *Trachypachys*, *Pachypus*, *Propomacrus*, *Glaphyrus*, *Amphicoma*, *Aesalus*, *Asida* (Asidinen), *Scaurus* und *Cephalostenus* und die amerikanischen Scaurinen, *Cebrio* und *Scaptolenus* u. a. Vgl. meine Abhandlung „Die Differenzierung der zoogeogr. Elemente der Kontinente“ (14, S. 466—469, 472, 473.) — Ich habe hier versucht, eine Anzahl Coleopterengattungen Europas aus alten geologischen Zeitperioden herzuleiten. Einige feste Anhaltspunkte gaben mir dazu die Handleitung. Wichtig ist z. B. die Verbreitung von *Pelobius* (*Hydrachna*), eine der untersten Stufen des Dytisciden; diese Gattung ist nur in einzelnen Arten aus Tibet, Europa und Neuholland bekannt. Neuholland ist nach Neumayr seit der Jurazeit von Asien

getrennt; folglich hat sich diese Gattung schon vorher von Zentralasien nach Neuholland und wahrscheinlich auch Europa verbreitet.

Die Fauna Europas besteht ursprünglich aus

1. voreiszeitlichen Gattungen und Arten in Mittel- (außer Norddeutschland), West- und Südeuropa,
2. nacheiszeitlichen Gattungen und Arten in Nordeuropa (mit Einschluss von Norddeutschland) und Osteuropa, die erst nach der Eiszeit besonders aus Sibirien zugewandert sind.

Die eisfreie Zone Mitteleuropas enthält die aus der Voreiszeit stammenden Arten, soweit sie in der Eiszeit nicht vernichtet wurden. Es sind darunter viele wärmeliebende Arten. Diese finden sich in warmen Gegenden, z. B. im Rheintal und den Nebentälern, auch im Maintal, in Thüringen, am Kaiserstuhl usw. Während der späten Tertiärzeit werden die rezenten thermophilen Arten Mittel- und Süddeutschlands kontinuierlich verbreitet gewesen sein, jetzt sind sie diskontinuierlich. Die übrigen, also die kontinuierlich verbreiteten Arten sind dann jedenfalls großenteils in der Nacheiszeit von Asien aus nach Mitteleuropa zugewandert. Es ist aber möglich, daß indifferente tertiärzeitliche Arten sich dem Umschwunge des Klimas angepasst haben.

Es gab alsdann unter den tertiärzeitlichen Tieren beim Übergang in die Posttertiärzeit, die dann zur Eiszeit wurde,

1. thermophile Arten, welche sich nur in geschützten Gegenden, warmen Tälern, an sonnigen Berglehnen und sonst erhalten haben,
2. indifferente Arten, welche sich an das kühлere Klima anpaßten, und
3. inadaptive Arten, welche weder in geschützten Gegenden erhalten blieben, noch indifferent waren, sondern sich in keiner Weise anpaßten und alsdann vernichtet wurden.

Manche rezente Gattungen und Arten der vielen Insektengruppen Mitteleuropas verraten durch ihren Endemismus und ihr insulares Vorkommen, daß sie als Relikte aus früherer Zeit zu gelten haben. Sie bewohnen mit einer oder wenigen Arten isolierte Gegenden Mitteleuropas oder in ganz diskontinuierlicher Weise auch einige Punkte Südeuropas und zeigen durch ihr mutmaßliches Vorkommen in der eisfreien Zone der Glazialzeit Mitteleuropas, daß sie wahrscheinlich sich aus der Tertiärzeit in die Eiszeit und die rezente Zeit hinübergerettet haben. Dahin mag z. B. *Acimerus Schaefferi* Laich. gehören, der als seltene Art Anhalt, Schlesien, Böhmen und Bayern, auch Mittelfrankreich und

Mittelspanien (nach Angaben in der Literatur) bewohnt; er findet sich nach L. Nebel an Eichen. — *Anisarthron barbipes* Schrnk. wurde in Hessen-Nassau und der Frankfurter Gegend (sehr selten, nach L. v. Heyden), im Erzgebirge, in Schlesien (ziemlich selten, nach Gerhardt) und in Österreich an alten Rüstern, Linden und Nußbäumen gefunden, auch in Oberitalien und Griechenland. — *Caenoptera Kiesenwetteri* Muls. wurde in Mitteldeutschland, bei Magdeburg, Schlesien (einmal), Mähren (bei Paskau, sehr selten, nach Reitter), auch im Elsafs, in Frankreich gefunden, an Fichten; nt. *Schmidtii* Ganglb. in Galizien. — *Rhopalopus spinicornis* Ab. in Hessen-Nassau und Frankfurt selten, in der Mark Brandenburg einmal im Brieselang an dürren Eichenästen (Reineck), ist vielleicht weiter verbreitet, weil er mit dem ähnlichen *Rh. femoratus* L. verwechselt werden kann. — *Saphanus piceus* Laich. bewohnt Gebirge Mitteleuropas (Süddeutschland, Schlesien), nach Rüschkamp auch die Rheinprovinz bei Sinzig (Deutsche Ent. Zeitschr. 1920, S. 425), nach Reineck (ebenda) auch Südtirol, eine abweichende Form, die Rasse *cylindricus* Fairm., nach Fairmaire die Pyrenäen. Eine zweite Art, *Saphanus Ganglbaueri* Brancs., lebt in Dalmatien und der Herzegowina. Nahe verwandte Gattungen mit je einer Art sind *Drymocharis* in den Seealpen und im Kaukasus und *Hybometopia* Ganglb. in Circassien; diese sind also ebenfalls diskontinuierlich verbreitet. Sehr nahe verwandte Gattungen bewohnen das tropische Afrika. — Die seltene *Saperda similis* Laich. findet sich hier und da in Schweden und Mitteleuropa (z. B. in Hessen-Nassau, bei Frankfurt, in Schlesien, Anhalt). — *Oberea bipunctata* Panz. in der Schweiz. — *Phytoecia rubropunctata* Goeze in Hessen-Nassau und Rheinprovinz, selten; auch in Österreich und Frankreich. — *Dorcadion Scopolii* Hbst. in Baden, Ungarn, Balkan; — *D. pedestre* Poda Bayern, Mähren, Österreich, Ungarn, Balkan, Russland; — *D. fulvum* Scop. Ostdeutschland, Österreichisch-Schlesien, Böhmen, Mähren; — *D. fuliginator* L. Württemberg, Baden, Hessen, Mainzer Becken bis Koblenz, Thüringen (Langensalza), Harz, Eisleben, Magdeburg, Anhalt (Hoym), Elsafs, Frankreich, Pyrenäen.

Die vorgenannten und noch andere Cerambycidenarten Mitteleuropas und noch viele andere Käferarten anderer Familien halte ich für Relikte aus der Tertiärzeit. Es ist nicht möglich, diese hier alle aufzuzählen.

In Mitteleuropa, speziell in Deutschland, gibt es auch viele südeuropäische Insektenarten, am meisten in Mittel- und Süddeutschland, Österreich und Ungarn. Es fragt sich, ob dies an den Wärmegraden der südlichen Länder Mitteleuropas liegt oder daran, dass dies die eisfreie, von diesen Insektenarten bewohnte

Zone der Eiszeit war, die sie wohl schon seit der Tertiärzeit innehaben.

Von Macrolepidopteren sind in der Gegend von Hamburg durch Zimmermann 725, in der Provinz Hannover durch Glitz 653, auf Rügen durch Paul und Plötz 617, in der Umgegend von Berlin durch Thurau (Pfützner) 808, in West- und Ostpreussen durch Speiser 860, in Schlesien durch Wocke 972, in Westfalen durch Uffeln 772, in der Rheinprovinz durch Stollwerck 854, in der Gegend von Cassel durch Ebert 756, in Baden durch Reutti, Mees und Spuler 960 Arten festgestellt. Aus Niederösterreich führt Kempny 1083, aus Ungarn Aigner Abafi sogar 1579 Arten Macrolepidopteren auf.

Es gibt in Mittel- und Süddeutschland manche südliche Lepidopterenarten, die man als tertiärzeitliche Relikte ansprechen darf, z. B. *Limenitis camilla* Schiff., *Melitaea aurelia* Nick., *Satyrus hermione* L., *Coenonympha oedipus* F., die teils auf Mitteleuropa beschränkt sind, teils diskontinuierlich vorkommen. Von präglazialen Insekten Mitteleuropas, die hier weiterleben, also sich angepasst haben, ist meistens zu erwarten, dass sie an günstigen, also warmen Orten wohnen, also ein diskontinuierliches Vorkommen haben. Das ist außer bei den genannten noch bei manchen anderen Lepidopteren der Fall, auch bei sonstigen Insekten, z. B. von Orthopteren *Mantis religiosa*, *Isophya camptoxiphia* Fieb., *I. Kraussi* Brunn., *Barbitistes constrictus* Brunn., *Oecanthus pellucens* Scop., *Gryllus frontalis* Fieb., *Myrmecophila acervorum* Panz.; — von Neuropteren *Ascalaphus coccatus* Schiffm. und *Dendroleon pantherinus* L.

Besonders unter den zahlreichen Coleopteren gibt es viele süd- und südosteuropäische Arten in Deutschland, die sicher aus der Tertiärzeit stammen; ich nenne von Cerambyciden z. B. *Aegosoma scabricorne* Scop., *Notorhina muricata* Schh., *Hesperophanes pallidus* Oliv., *Leptura unipunctata* F., *L. erythroptera* Hagenb., *L. cordigera* Fuessl., *Strangalia thoracica* F., *Caenoptera Marmottani* Bris., *Callimus angulatus* Schrnk., *Phymatodes pusillus* F., *Ph. fasciatus* Vill., *Semanotus russicus* F., *Anisarthron barbipes* Schrnk., *Clytanthus glabromaculatus* Goeze, *Cl. speciosus* Schneid., *Deroplia Genei* Arrag., *Phytoecia scutellata* F., *Pilemia hirsutula* Fröl.

Um ein Beispiel biogeographischer Verbreitung der von Süden und Osten, von Asien her nach Mitteleuropa austreffenden Coleopterenarten zu liefern, wähle ich die interessante Prionidenart *Aegosoma scabricorne*. Der äußerste bekannte Wohnsitz dieser Art ist Persien, dann findet sie sich in Kleinasien und betritt in Griechenland (Parnafs, Akarnanien und Euböa, nach E. v. Oertzen) europäischen Boden. Die Balkanhalbinsel ist die alte Etappe des Verbreitungsweges vieler zentralasiatischer

Tiere, welche durch die Norduferländer des grossen zentralen Mittelmeeres nach Süd- und Mitteleuropa wanderten (Kolbe 15, S. 304). Es war während der Miozänzeit, als Kleinasiens, wie die Geologen festgestellt haben, um die Balkanhalbinsel oder einen grossen Teil derselben vergrößert, als „thrako-phrygische“ Halbinsel in das Mediterraneische Meer hinausragte, im Norden und Westen bald mehr, bald weniger durch einen nördlichen Arm desselben von Europa getrennt. Aber bereits in der älteren Pliozänzeit war die breite Verbindung dieser Halbinsel mit Europa hergestellt (vgl. S. 8). *Aegosoma scabricorne* konnte sich nun nach Ungarn und Österreich verbreiten, von hier aus sich neue Heimstätten in Bayern, im Böhmischi-bayrischen Walde, im Kanton Zürich bei Rheinau (A. Heyne, an Birnbaum), Hessen und der Rheingegend suchend, wo es aber überall eine Seltenheit ist. Im Frankfurter Walde z. B. ist es nach L. v. Heyden ein sehr seltener Käfer; er lebt in Buchen und Pappeln, auch in Ulmen, Linden und Kastanienbäumen und anderen Bäumen. — Unser *Aegosoma* hat in Zentral- und Südostasien noch sehr nahe Verwandte, *Ae. ornaticollis* White im östlichen Himalaya (Assam) und im Gebirge des nordwestlichen Hinterindien (Manipur, Birma usw.) und *Ae. sinicum* White in China und Japan. Andere nahe Verwandte sind die Arten von *Megopis* in Sikkim, Assam, Bengalen, Birma, Tenasserim, Ceylon, Andamanen-Inseln (Lameere). Die Urheimat der europäischen Art ist also ganz sicher das südliche Hochasien, von wo aus die einzelnen Zweige sich west-, ost- und südwärts ausbreiteten, auch bis zum Sunda-Archipel, Lemurien, Südafrika und Australien. Das war wahrscheinlich schon im mesozoischen Zeitalter. Man vgl. Kolbe 14, S. 461—463; 15, S. 304, 315.

Wenn wir uns nun denken, wie zahlreich die Insektenarten aller Gruppen gewesen sein müssen, die aus der letzten Epoche der Tertiärperiode in der eisfreien Zone Deutschlands in die Eiszeit übergingen, so können wir uns ein Bild von der Eiszeitfauna machen, wenn wir uns noch dazu die artenreiche Fauna der Grosstiere und die waldreiche Vegetation vergegenwärtigen. Es ergibt sich aus vorstehenden Darlegungen, dass die Zahl der bereits seit der Tertiärzeit in der eisfreien Zone Deutschlands lebenden Insektenarten eine nicht geringe gewesen sein mag. Das gilt ebenso für die übrige Tierwelt. Gerade in den Ablagerungen der letzten Epoche der Tertiärzeit, der oberen Pliozänstufe, sagt Neumayr, dominieren die rezent erscheinenden Tierarten (Mollusken und Säugetiere) über die ausgestorbenen Formen. Allerdings sind die Grenzen zwischen dem Pliozän und dem Quartär in Südeuropa oft zweifelhaft oder schwankend, was an sich nur natürlich erscheint, da eine wirkliche Grenze überhaupt nicht existierte.

Es ist sicher, dass viele Tiere aus vorglazialer Zeit die Eiszeit in Mittel-, West- und Süddeutschland durchgehalten haben. Wasmann (16, S. 152) erwähnt z. B. eine Ameisenart, *Aphaenogaster subterranea* Ltr., als Relikt der voreiszeitlichen Ameisenfauna der warmen Täler Westdeutschlands, Belgiens und Luxemburgs, die wahrscheinlich auch in Limburg vorkommt. — Verhoeff (17) meint, man könne es als erwiesen betrachten, dass zahlreiche endemische Diplopoden Deutschlands uns die Urfauna Deutschlands vorführen, welche die Eiszeit überdauert habe. — Petersen (2, S. 42) schreibt: „Unter der Reliktenfauna des Pliozän verstehe ich hier speziell solche Formen, welche kontinuierlich seit dem jungtertiären Zeitalter durch die Eiszeit hindurch bis zur Jetzzeit den Norden Europas bewohnt haben, und natürlich kann es sich hier nur darum handeln, das Minimum der Arten (Lepidopteren) festzustellen, welche Europa während der Eiszeit bewohnt haben.“

Zu dieser präglazialen Lebewelt der eisfreien Zone der Eiszeit treten dann noch die arktischen und borealen Tiere und Pflanzen, welche mit dem Auftreten der großen südwärts vorrückenden nordischen Gletscherdecke nach Mitteleuropa getrieben wurden, und deren Reste an vielen Orten Deutschlands fossil gefunden werden. Die Annahme, dass diese arkto-borealen Tierreste ein arktisches oder boreales Klima in Deutschland anzeigen müfsten, ist in diesem ausgesprochenen Sinne irrig.

Es gibt noch jetzt viele boreal-alpine Insekten und andere Kleintiere, auch entsprechende Pflanzenarten in Deutschland, die auf weiten Moorflächen leben oder sich in kühleres Gebirgsland zurückgezogen haben, aber die warme Sommerzeit dieser Gegenden doch zu lieben scheinen. Hiermit kommen wir der Anschauung von der wirklichen Sommernatur der Eiszeit wiederum näher. Nach den Darlegungen der Paläoklimatologen waren die Sommer des eiszeitlichen Deutschland warm, und die Winterkälte schadete den Tieren gewöhnlich nicht. Es ist denkbar, dass die harten Winter der Eiszeit der höheren Tierwelt teilweise ungünstig und nachteilig sein müfsten, die Insektenwelt hatte wohl weniger darunter zu leiden. Wenn wir wissen, wie tief in Grönland im Winter die Temperatur sinkt, und wie dennoch das Insektenleben dort in den Sommerwochen ziemlich rege ist, so folgt daraus die Annahme, dass die Winterkälte das Kleintierleben bis zu einem gewissen hohen Grade nicht bedroht. Dies leuchtet noch mehr ein, wenn wir uns in der Natur eines der kältesten Länder der Erde, nämlich Nordost-sibirien, umsehen. Hier fehlt allerdings eine mächtige dauernde Gletscherdecke, dafür ist die Winterkälte aber um so härter. Doch tritt in Ländern mit so hochgradiger Winterkälte das Tierleben im Sommer noch verhältnis-

mässig artenreich auf, wenn in dieser Jahreszeit die Temperatur noch höhere Grade erreicht. Ich hatte eine Kollektion Insekten aus einem der allerkältesten Länder vor mir; es war eine Sendung von Herrn Kustos E. W. Pfizenmeyer aus dem Jakutskgebiete in Nordostsibirien, hauptsächlich aus den Orten Werchojansk und Jakutsk. Diese Kollektion befindet sich im Berliner Staatsmuseum.

Werchojansk hat in den drei Wintermonaten Dezember, Januar und Februar gewöhnlich eine Kälte von 50 bis 60° C; zuweilen ist es noch im März ähnlich kalt. In manchen Jahren beobachtete man schon Kältegrade bis -66° C, sogar bis fast -68° . Werchojansk liegt nahe dem Janafluss unter dem 67. Grade $34'$ nördl. Br., 107 m hoch in einem von Bergzügen eingefassten Tale. Die mittlere Julitemperatur beträgt $+16^{\circ}$ C, steigt aber bis zu $33,7^{\circ}$ im Schatten. Die bewaldeten Berge zeigen nur auf dem Südabhang ziemlich guten Baumwuchs (Fichten, Tannen, Ebereschen); am Nordabhang ist die Baumvegetation kümmerlich und verkrüppelt, wie anderswo an den Grenzen des arktischen Gebiets. Aber die Insektenfauna ist dort noch merklich vertreten. Reichhaltiger ist diese allerdings in dem fünf Breitengrade südlicheren Jakutsk, in dessen Nähe ein Ort früher als der kälteste der Erde galt. Die mittlere Temperatur von Mitte Dezember bis Mitte Februar beträgt hier -42° C; die Kälte geht aber bis über -50° herunter. Die vorliegenden Coleopteren aus beiden Gegenden gehören zu den verschiedensten Familien; die Carabiden sind am reichsten an Arten und Individuen vertreten. Von anderen Insekten sind die Lepidopteren beachtenswert (*Papilio machaon*, Arten von *Parnassius*, *Colias*, *Lycaena*, *Melitaea*, *Argynnus*, *Vanessa [antiopa]*); auch Arten von Bombyciden, Noctuiden, Geometriden und Mikrolepidopteren sind darunter. Ferner liegen Trichopteren und Neuropteren (*Sialis*) vor; auch Hymenopteren (Tenthrediniden, *Bombus* und andere Apiden, Sphegiden, Formiciden, Ichneumoniden). Von Dipteren sind Arten von *Culex*, *Tipula*, *Tabanus*, *Musca*, *Syrphus* usw. zu erwähnen; von Libelluliden Arten von *Agrion*, *Aeschna*, *Cordulia*; von Orthopteren *Stenobothrus*.

Um einen Maßstab für die Unterschiede zwischen den Faunen von Werchojansk und Jakutsk zu gewinnen, müfsten alle Arten der beiden Lokalfaunen miteinander verglichen werden, was augenblicklich nicht angängig ist. Es seien deshalb nur die tiergeographisch sehr wichtigen Carabi der beiden Gegenden zur Vergleichung herangezogen.

Bei Werchojansk wurden nach dem Pfizenmeyerschen Material *Carabus Vietinghoffi* Ad., *maeander* Fisch., *granulatus*

duarius Fisch., *Hummeli* Fisch., *polaris* Popp., *Pfizenmeyeri* n. sp., *exsulum* n. sp. und *canaliculatus* Ad. gefunden (7 Arten).

Aus Jakutsk wurden von Pfizenmeyer *Carabus Kruberi* Fisch., *Mac Leayi* Dej., *maeander* Fisch., *clathratus foveolatoseriatus* Rtt., *granulatus duarius* Fisch., *cancellatus sajanensis* Rtt., *Hummeli* Fisch., *aeruginosus* Fisch., *sibiricus* Fisch. und *canaliculatus* Ad. gesandt.

In der Literatur sind außerdem als Bewohner von Jakutsk noch *Carabus Vietinghoffi* Ad., *tuberculosus* Dej., *conciliator* Fisch., *Loschnikowi* Fisch., *Dohrnii* Gebl., *Etholini* Mhm. und *aurocinctus* Motsch. verzeichnet, im ganzen aus Jakutsk 17 Arten.

Dagegen kommen im arktischen Norwegen nach Sparre Schneide (1889) nur 4 *Carabus*-Arten vor.

Außerdem sind die bekannten Beispiele geringer Glazialwirkung auf die Pflanzenwelt aus Alaska und Feuerland zu nennen. In Alaska wachsen ganze Wälder von Fichten, Birken usw. nebst Strauchwerk und Heidekraut unmittelbar auf dünn mit Gletscherschutt bedeckten Gletschern. Und in Feuerland und Südpatagonien steigen zwischen dichten Wäldern Gletscher bis ins Meer. Auch hier ist neben der Flora die Tierwelt entsprechend vertreten.

Es ist also recht bemerkenswert, dass in einem so äußerst kalten Klima, wie es besonders Nordsibirien ist, dessen Sommer jedoch warm sind, noch ein beträchtliches Insektenheer grüne und blühende Fluren belebt. Und ähnlich konnte in der mittel-europäischen eisfreien Zone während der Eiszeit im Sommer ein reges Insektenleben herrschen, obgleich die Winter sehr kalt sein mussten. Diese Tierwelt Mittel- und Süddeutschlands stammt natürlich aus der Präglazialzeit. Nach allen Wahrscheinlichkeitsgründen und Hilfsbeweisen sind wir gezwungen, die Lehre von der Persistenz vieler präglazialer Gattungen und Arten in der eisfreien Zone des eiszeitlichen Mitteleuropa für richtig zu halten. Nicht nur der grönlandische Wahrscheinlichkeitsbeweis, sondern ebenso auch geologische, klimatologische und biologische Beweise treten dafür ein.

Es ist nun eine logische Folgerung, diese Wahrscheinlichkeiten und Möglichkeiten für Tatsache zu halten. Selbst dann, wenn man annehmen muss, dass viele wärmeliebende präglaziale Arten mit dem Eintritt der Eiszeit nach und nach vernichtet wurden, muss man erwarten, dass anpassungsfähige Formen konserviert wurden, besonders in denjenigen Fällen, wenn sie an geschützten Orten ihrer thermophilen Natur entsprechende Existenzbedingungen fanden. Diese überstanden also die Eiszeit. Viele Arten breiteten sich nach dem Schwinden der Eisdecke weiter über das verödete Land aus und belebten so die frei werdenden

weiten unbelebten Landstrecken. Große Zuwanderungen aus dem Osten, Südosten und Südwesten werden dann die teilweise verarmte Fauna wieder ergänzt und bereichert haben. Die Fauna wurde in der bisher vereisten Zone nun eine ganz andere, als die voreiszeitliche war. Natürlich sehen wir ab von der reichen älteren Tertiärauna des ostpreußischen Bernsteinlandes. Vgl. Speiser (18).

Von Cerambyciden weisen die meisten mehr oder weniger gewöhnlichen Rhagien, Lepturinen, Aseminen, Clytrinen, Astynominen und Verwandte, ferner Phytoeciinen, Saperdinen usw. Nord- und Mitteleuropas auf den Osten, besonders auf den nördlichen Osten hin, von wo aus sie sich westwärts verbreiteten und Europa besiedelten. Alle die hierher gehörigen europäischen Arten kommen auch in Sibirien vor, z. T. auch in Ostsibirien und Amurland. Es sind von Cerambyciden namentlich Arten der Gattungen *Tragosoma*, *Spondylis*, *Rhamnusium*, *Toxotus*, *Pachyta*, *Evdinus*, *Acmaeops*, *Gaurotes*, *Letzneria*, *Nivellia*, *Alosterna*, *Grammoptera*, *Strangalia*, *Typocerus*, *Leptura*, *Necydalis*, *Caenoptera*, *Obrium*, *Aromia*, *Callidium*, *Tetropium*, *Asemum*, *Criocephalus*, *Xylotrechus*, *Plagionotus*, *Clytus*, *Clyanthus*, *Lamia*, *Monochamus*, *Acanthoderes*, *Astynomus*, *Exocentrus*, *Pogonochaerus*, *Mesosa*, *Anaesthetis*, *Saperda*, *Agapanthia*, *Tetrops*, *Stenostola*, *Phytoecia* und *Oberea*.

Dasselbe gilt für die anderen Coleopterenfamilien (besonders für die vielen Carabiden, Dytisciden, Staphyliniden, Histeriden, Clavicornier, Lamellicornier, Chrysomeliden, Curculioniden) und andere Insektengruppen, vor allen für die Lepidopteren. Die gewöhnlichsten oder bekanntesten Tagfalter der Mark Brandenburg bewohnen auch Sibirien, besonders *Papilio machaon*, *Aporia crataegi*, *Pieris rapae*, *Anthocharis cardamines*, *Leucophasia sinapis*, *Colias edusa*, *Rhodocera rhamni*, *Thecla rubi*, *Polyommatus phlaeas*, *Lycaena argiolus* und *argiades*, *Vanessa urticae*, *C-album*, *io* und *antiopa*, *Araschnia levana*, *Argynnis selene*, *dia* und *ino*, *Coenonympha iphis*, *Syrichthus malvae* (nach O. Herz, Trybom, Ménétriès, Elwes, Pagenstecher usw.) — Mehrere dieser Arten sind bis in die Küstenprovinz Ochotsk verbreitet.

Zentralasien bis Sibirien ist nach meinem Dafürhalten als die Urheimat der meisten europäischen Insekten anzusehen. Daher führt die weite Verbreitung vieler Arten von Ostasien bis Westeuropa. Die Zuwanderungen vieler asiatischer Arten in der Richtung auf Europa fanden gewiß schon in älteren geologischen Zeitperioden statt. Die postglazialen Zuwanderungen nach Ost- und Nordeuropa in die bisher vergletschert gewesene breite Zone mögen nach und nach bald nach dem Rückzuge der Gletscherdecke stattgefunden haben. Das war die Dryaszeit. Cara-

biden, Dytisciden, Staphyliniden, Aphodien usw. waren damals eingewandert. *Poppius* (19) beschrieb fossile Coleopterenreste dieser Familien aus Dryaslagern Finnlands. Für die dendrophilen Cerambyciden konnte dieses Vordringen in die öden Landschaften erst nach der Besiedelung derselben mit Baumvegetation Erfolg haben. Hierzu stimmen die paläontologischen Befunde ausgezeichnet.

Bald nach der Dryaszeit, also in der ersten Phase der *Ancyluszeit* (Birken- und Kiefern-Fichtenzeit) traten Birke und Kiefer (auch Fichte) als älteste und einzige Waldbildner dieser älteren Epoche der Postglazialzeit auf; Zitterpappeln und Weiden gesellten sich hinzu (F. F r e c h). Aus Schichten dieser Zeit zählt *Poppius* (a. a. O.) Reste folgender Käferarten auf: *Hydroporus obscurus* St., *Dytiscus lapponicus* Gyll., *Gyrinus opacus* Sahlb., *Coelostoma orbiculare* F., *Chilocorus bipustulatus* L., *Spondylis buprestoides* L., *Criocephalus rusticus* L., *Donacia obscura* Gyll., *Plateumaris discolor* Panz. und *Limnobaris T-album* L. Von Cerambyciden sind also die beiden Sibirien und Europa in der Jetzzeit noch bewohnenden Arten von *Spondylis* und *Criocephalus* (Birken- und Kiefernzeit) bereits in der ersten Epoche der *Ancyluszeit* nach Nordeuropa eingewandert; sie leben beide auch noch in der Jetzzeit an der Kiefer (*Pinus silvestris*). Ebenso sind auch die anderen eben-nannten Coleopteren Bewohner Sibiriens. Wahrscheinlich ist es, dass auch die vielen jetzt Deutschland und besonders Norddeutschland bewohnenden Arten der S. 16 genannten Gattungen derselben Käferfamilie und viele Arten anderer Familien und sonstiger Insekten um dieselbe Zeit oder später von Sibirien aus in das enteiste Russland und Nord- und Mitteleuropa eingewandert sind.

Die aus Süd- und Südosteuropa herzuleitenden und jetzt weit über Mittel- und z. T. bis Nordeuropa verbreiteten Coleopteren haben wahrscheinlich erst in einer späteren Epoche der Nacheiszeit Mittel- und Nordeuropa besiedelt. Als solche postglaziale Zuwanderer aus Süd- und Südosteuropa betrachte ich die folgenden Cerambycidenarten: *Prionus coriarius* L., *Leptura nigra* L., *L. fulva* Degeer, *L. livida* F., *Anoplodera rufipes* Schall., *Stenopterus rufus* L., *Cerambyx heros* Scop. (*cerdo* L.), *C. cerdo* Scop. (*Scopolii* Fuessl.), *Phymatodes variabilis* L. (*testaceus* L.), *Ph. pusillus* F., *Ph. alni* L., *Pyrrhidium sanguineum* Fairm., *Rhopalopus clavipes* F., *Rh. femoratus* L., *Aromia moschata* L., *Purpuricenus Koehleri* L., *Plagionotus detritus* L., *Pl. arcuatus* L., *Exocentrus adspersus* Muls., *E. lusitanus* L., *Menesia bipunctata* L., *Phytoecia cylindrica* L., *Ph. coeruleescens* Scop., *Oberea erythrocephala* Schrnk. usw. — Alle diese Arten sind aus Sibirien nicht bekannt geworden, mit Ausnahme von *Aromia moschata*, *Leptura livida*, *Exocentrus lusitanus* und *Phytoecia*

cylindrica, die nur in Westsibirien gefunden sind und Zweige eines südlichen Verbreitungsweges zu sein scheinen.

Die Zuwanderung südlicher und südöstlicher Arten nahm sicher erst dann beträchtlich zu, als das Klima wärmer wurde. Das war während der letzten Epochen der Ancyluszeit. Das Klima wurde aber noch wärmer, als es in der Jetzzeit ist. Das war in der Schlufsepoche der Ancyluszeit und bis in die Litorinazeit hinein, eine anfangs trocken-kontinentale (Steppenzeit), später feuchtwarme Periode (atlantische Periode) (F. Frech, 37, S. 77 ff.). Dieses wärmere Klima war für eine südostliche und südliche Einwanderung von Tieren und Pflanzen Vorbedingung. Die trocken-warme Steppenzeit des östlichen Deutschland hatte bei uns die Einwanderung von russischen Steppentieren (Nehring) und Steppenpflanzen im Gefolge, besonders aus Südrussland (pontische Flora und Fauna). Im übrigen entstanden in dieser wärmeren Zeitperiode auf dem früheren Glazialboden Norddeutschlands Wälder mit Eichen, Eschen, Linden, Buchen, Haselnuss, Erlen, Weiden, auch Fichten, und vegetationsreiche Gelände mit vielen Krautpflanzen aus dem Osten und Süden, auch Wasserpflanzen, darunter unsere Nymphaeaceen und die früher weit verbreitete, jetzt seltene Wassernuss (*Trapa natans*). Vgl. Frech, Stoller, Menzel, van Baren u. a.

Dem wärmeren Klima während der letzten Epochen der Ancyluszeit entsprechen die vielen südlichen und südöstlichen Insekten, die als häufige oder weit verbreitete Arten Mitteleuropa und meist auch südliche Teile Nordeuropas bewohnen, z. B. *Geotrypes vernalis*, *Ceratophyus Typhoeus*, *Copris lunaris*, *Oryctes nasicornis*, *Melolontha vulgaris*, *Polyphylla fullo*, *Osmoderma eremita*, *Lucanus cervus*, *Aromia moschata*, *Anthaxia nitidula*, *Chrysobothrys affinis* usw.

In dem noch wärmeren Klima der folgenden Litorinazeit werden neue Zuwanderer aus dem Süden und Südosten nach Mitteleuropa gekommen sein. Ich vermisse deswegen, daß manche dieser euthermodiphilen Arten unter den Relikten zu suchen sind, welche ehemals vereist gewesene Landstriche Mitteleuropas bewohnen. Ich denke hier vornehmlich an gewisse Reliktarten Nordostdeutschlands und Nordrusslands, die hier meist weitab von den Hauptsitzen ihrer Arten inselartig aus einer reicheren Vergangenheit übriggeblieben sind, und die im folgenden näher betrachtet werden sollen. Auch das lokale Vorkommen fremdartiger Insekten und Pflanzen, die als pontische Elemente schon lange das Interesse der Biologen gefunden haben, wird uns hier beschäftigen.

Zunächst möchte ich das merkwürdige Vorkommen einiger in Nordostdeutschland sehr lokal auftretender südlicher Insekten

erwähnen, das bisher noch unerklärlich schien. Diese Insekten möchte ich in Anlehnung an meine vorstehenden Darlegungen als Relikte der warmen Litorinazeit erklären. Durch diese Erklärung wird deren Vorkommen in Ost- und Westpreussen sehr bald verständlicher. Besonders betrifft dies das grosse südländische Neuropteron *Acanthaclisis occitanica*. Dieses mächtige, kräftig gebaute Insekt aus der Verwandtschaft des Ameisenlöwen wurde auf der Frischen Nehrung an der Ostseeküste bei Kahlberg, Liep, Priebernau usw. gefunden. Hagen (20) hat darüber a. a. O. S. 317—318 und ebenda 1858 S. 124 Mitteilungen gemacht. Dieses eigenartige Tier ist sonst nirgendwo in Deutschland gefunden. Es bewohnt Südeuropa, von Portugal bis Südrussland und Südungarn, auch Südfrankreich, die südliche Schweiz und Gegenden am Kaspischen Meer bis weiterhin in Asien. Man kann nicht annehmen, dass eine Anzahl Exemplare dieser Art von Süden her sich nach der Ostsee verflogen habe; denn diese Insekten haben nur einen schwachen Flug und sind auch sonst nicht als Fluggäste bekannt. Die Wohnplätze der *Acanthaclisis* auf der Frischen Nehrung sind übrigens Oasen auch für andere Insekten, besonders den Oleanderschwärmer, *Daphnis (Sphinx) nerii* L., der von Süden her mit seinem ausgezeichneten Flugvermögen diese und noch andere Gegenden Ost- und Westpreußens und anderer Provinzen aufsucht. An demselben Orte finden sich besondere Coleopteren, nämlich *Buprestis rustica* L. und *novemmaculata* L. nebst *Athous rufus* de Geer. Auch die Dungkäfer *Onthophagus austriacus* Panz., *camelus* F., *nutans* F., *vacca* L. und *taurus* L. werden vorzugsweise auf der Frischen Nehrung gefunden (Ottomar Pfeil, Stettin. Ent. Zeit. 1857 S. 54); die drei ersten sind mehr südliche Arten und an der Ostsee völlig isoliert. *Anisoplia austriaca* Hbst. wurde bei Braunsberg in Ostpreussen, sehr selten in Schlesien gefunden (sonst in Österreich, Ungarn, Südosteuropa, Südwestasien). Bei Danzig kommen u. a. *Harminius (Athous) undulatus* de Geer und *Aulonogyrus concinnus* Kl. vor (letzterer auch bei Stettin, in der Mark Brandenburg, zuerst in Westfalen, überall als Relikt), sonst im Mittelmeergebiet (Suffrian, Stettin. Ent. Zeit. 1842 S. 227). Ferner wurden an seltenen, relikären Coleopteren in den Provinzen Ost- und Westpreussen noch *Helophorus tuberculatus* Gyll., *Ochodaeus chrysomelinus* F., *Aphodius constans* Dft., *tomentosus* Müll., *Zenkeri* Germ. und *bimaculatus* Laxm. usw. gefunden.

Auf einige in West- und Ostpreussen insular vorkommende seltene süd- und südöstliche Lepidopteren macht Speiser (22) aufmerksam; es sind *Vanessa l-album* Esp., *Argynnis amathusia* Esp., *Lycaena meleager* Esp., *Sione decussata* Tr., *Agrotis fugax* Tr. und *Zygaena angelicae* Ochs., die vom Zentrum ihrer Verbreitung

meist sehr weit getrennt sind. Hinsichtlich ihres isolierten Vorkommens sind von Lepidopteren West- und Ostpreußens auch *Adopaea actaeon* Rott., *Cerura bicuspidata* Bkh., *Leucania albopunctata* F., *Bryophila*-Arten, sowie *Chesias spartiata* Füssl. und *rufata* F. zu erwähnen; auch noch (nach Vorbringer, Berl. Ent. Zeitschr. 41. Jahrgang, 1896, S. 277—278) u. a. ein Rüsselkäfer, *Lixus cylindricus* L., bei Rudzanny im südl. Ostpreußen (sonst Schweden, Magdeburg, Hanau, Frankreich, Ungarn, Südeuropa). Das bekannte Vorkommen der *Cicindela literata sinuata* an der Küste der Ostsee, bei Danzig (La Baume, Stobbe), Pillau und sonst, ist ganz besonders bemerkenswert; sie findet sich sonst in Posen, Mähren, Österreich, Tirol, Bayern, Ungarn und Südrussland, auch in Sibirien (Tomsk, Loktj), nach Reitter, L. v. Heyden, C. Schaufuß, Ottomar Pfeil. W. Horn beschrieb die Form von Ostpreußen (und Südrussland) als *scripta*. Als Gegenstück zu dieser Cicindele in Ost- und Westpreußen findet sich in Holland an der Meeresküste (bei Hoek van Holland) die nahe verwandte südeuropäische *Cicindela trisignata* Latr. (Everts, Ent. Ber. Niederlands. Ent. Ver. 1921 d. VI. n. 122, S. 21).

Über südliche Wanzen Westpreußens und anderer Gegenden Norddeutschlands schreibt Schumacher (23).

In Ostpreußen wurde an einigen Orten sehr vereinzelt eine Singcicade, *Cicadetta montana* Scop., gefunden (Hagen, 20, S. 316; 21, S. 80). Diese Insekten des Südens sind sogar bei St. Petersburg vertreten; ich vermute aber, daß die von dort angegebene Art nicht, wie mitgeteilt wird, *Cicada tibialis* Panz., sondern *montana* ist; *tibialis* lebt nach Melichar nur in Österreich. Auch bei Berlin im Grunewald, bei Hundekehle, ist eine dieser Arten (wohl *montana* und nicht *tibialis*) angeblich gefunden (F. Karsch, Ent. Nachr. 1886 S. 159). In Süddeutschland kommen vereinzelt mindestens 3 Cicaden-Arten vor. Auch die Singcicaden können nur von einem wärmeren Klima aus sich in der Vorzeit nordwärts verbreitet haben; nicht in rezenter Zeit, wie aus dem vereinzelten Auftreten und der diskontinuierlichen Verbreitung hervorgeht.

Noch interessanter ist das Vorkommen des merkwürdigen Neuropteros *Mantispa styriaca* in der Umgebung Berlins, bei Pichelswerder unweit Spandau (Stein und Karsch, 24), dem einzigen Fundorte dieses südlichen Insekts in Deutschland. Diese Art ist in Steiermark, Kärnten, Krain, Ungarn, Südrussland, Südsibirien und Frankreich zu Hause.

Die Beispiele dem Süden entstammender Reliktiinsekten in Norddeutschland ließen sich noch vermehren, wenn man die Sammlungen und die Literatur daraufhin durchsuchen

würde. Alle diese sporadisch vorkommenden südlichen Insekten (von der erwähnten *Acanthaclisis* angefangen) dürften als Relikte aus einer wärmeren Zeitperiode betrachtet werden, die augenscheinlich einer reicheren Entfaltung dieser Insektenwelt günstiger war als die Jetzzeit. Dies kann nur die warme Litorinazeit gewesen sein, welche der rezenten Zeitperiode kurz voranging, in der die wärmeliebende, in Deutschland selten gewordene Wassernuss (*Trapa natans*) noch bis Finnland reichte, und in Norddeutschland eine reiche Vegetation auf ein „kontinentales Klima mit sehr warmen Sommern, etwa wie in der Eichenregion Russlands“ (F. Frech) schließen lässt. Hierdurch wird das weit getrennte Vorkommen so mancher südlicher Insekten im Norden, wo an günstigen Örtlichkeiten, xerothermen Orten, noch die Reste jener wärmeliebenden Fauna als auffallende Faunenglieder bis auf die Jetzzeit zurückgeblieben sind, erklärlich. Das Vorkommen südlicher und südöstlicher Insekten an bestimmten Orten des Nordens, das bisher „geradezu rätselhaft“ erschien (P. Speiser), da an eine neuzeitliche Einwanderung wohl nicht zu denken ist, kann dann nur auf eine altzeitliche Verbreitung zurückgeführt werden. Es versetzt uns in eine Zeit, deren wärmeres Klima in nördlichen Breiten während einer Postglazial-epochen einem Vorrücken südlicher Floren- und Faunenglieder die Wege ebnete. Diese wärmere Epoche in der Nacheiszeit, die Litorinazeit, bot sich für eine Zuwanderung südlicher und südöstlicher Pflanzen und Tiere wie selbstverständlich; sie musste aber danach einer kühlen und rauhen Zeit weichen, was ein Aussterben nicht anpassungsfähiger Tiere usw., aber die Isolierung jener wärmeliebenden Insekten auf günstigen Relikteninseln zur Folge hatte. Ich möchte wünschen, das Rätsel der diskontinuierlichen Verbreitung der genannten Insekten durch meinen vorstehend dargelegten Erklärungsversuch gelöst zu sehen.

Es scheint, dass wir hiermit in der Erkenntnis der Dinge wieder einen Schritt vorwärts tun; dass wir nun wissen, wie das absonderliche Vorkommen des südlichen Neuropteros *Acanthaclisis occitanica* am Strande Ostpreußens zu deuten ist, und warum der südostliche Käfer *Cicindela sinuata*, das südliche Lepidopteron *Sine decussata* und andere südliche Insekten an einzelnen Orten Nordostdeutschlands zu finden sind.

Es ist wohl unzweifelhaft, dass diese Insekten vor langer Zeit, als das Klima ein wärmeres war, auf naturgemäßse Art allmählich aus dem Südosten oder Süden an ihre jetzigen Wohnorte gekommen sind. Man muss aber bei den mutmaßlichen Relikten sich auch die Frage vorlegen, ob deren Herkunft nicht auch eine

andere sein kann, ob sie nicht zufällig erst in neuerer Zeit zugewandert sein mögen und sich an günstigen Orten angesiedelt haben. Das ist z. B. von guten Fliegern anzunehmen und auch von einigen Sphingidenarten bekannt. Auch passive Verbreitung durch menschliche Vermittlung kommt vor (Transporte mit Schiffen, Eisenbahnen usw.). Bei der *Acanthaclysis*, der *Cicindela*, der Cicade und anderen Relikten scheint das nicht denkbar zu sein; sie stammen wohl aus jener alten Zeit, als die Natur Osteuropas eine andere war als jetzt, damals, als mit der höheren Wärme auch wärmeliebende Tiere aus südlichen Ländern herzugezogen waren.

Wir begnügen uns also, wie vorstehende Darlegungen beweisen, in jedem Falle nicht mit der bloßen Kenntnis, daß gewisse seltene Insekten an gewissen Orten wohnen oder sich bis dorthin verbreitet haben, wir wollen auch Grund und Ursache dieses Vorkommens erforschen. Die Naturwissenschaft verlangt die Feststellung der Tatsachen, aber auch die Erforschung der Ursachen des Seins.

An vorstehende Darlegungen schließt sich die Frage der zeitlichen Herkunft der Faunen und Floren der pontischen Hügel, der Abhänge und anderer Stellen der Urstromäler Nordostdeutschlands, auch anderer Gegenden Deutschlands an. Bekanntlich werden hier an manchen Orten ganz lokal Ansammlungen besonderer Insekten- und Pflanzenarten (z. T. als Biocönosen) gefunden, die auf südöstliche Herkunft (Ungarn, Südrussland) hindeuten und meist Steppencharakter haben. Zuerst wurden die Botaniker darauf aufmerksam, nunmehr treten auch Zoologen und ganz besonders Entomologen dafür auf. Kollektionen von Insekten solcher Herkunft, besonders Hymenopteren, haben ein eigenartiges Gepräge; sie weichen ganz ab von der Insektenwelt der näheren und weiteren Umgegend ihrer isolierten Wohnplätze. In der Provinz Brandenburg haben wir solche Fauneninseln z. B. bei Oderberg (Pimpinellenberg) und Groß-Machnow (Weinberg). Aber es gibt hier noch andere derartige Orte (Schumacher, Sitzungsber. Deutsch. Ent. Gesellsch. 1918 S. 402 f.). Sowohl dem Dr. Bischoff wie dem Dr. Hedicke verdanken wir die genaue Kenntnis der pontischen Faunenrelikte dieser Gegenden. Von Apiden wurden an solchen Orten *Anthophora quadrispiciata* Vill., *Systropha curvicornis* Scop., *Ceratina cyanea* Kl., *Andrena nasuta* Gir., *A. thoracica* F., *Macrocerus dentata* Kl. — von Sphingiden *Bembex rostrata* L., *Crabro alatus* Schreb., *Didineis lunicornis* F., *Nysson quadriguttatus* Gerst. gefunden. — Von Scoliiden leben am Gr.-Machnower Weinberg 3 Arten, von denen *Scolia hirta* Schrk. recht häufig ist, deren Wirt die Larve der

Polyphylla fullo ist. Vgl. H e d i c k e (25, 26) und Deutsch. Ent. Zeitschr. 1917 S. 165.

F r i e s e (27) lehrt uns die Apidenfauna von Hoflösnitz bei Dresden kennen, die ein „durchaus südosteuropäisches Faunengepräge zur Schau trägt“ Das von Weinbergen hier hoch begrenzte sonnige Tal liegt sehr geschützt und ist äußerst warm.

Noch in vielen anderen Gegenden Mitteleuropas gibt es ähnliche trocken-warne Örtlichkeiten, an denen sich Relikte solcher Arten erhalten haben, z. B. in Thüringen, in der Maingegend, in Süddeutschland, in der Schweiz usw. Steppenpflanzen und Steppentiere geben den betreffenden Plätzen das absonderliche Aussehen. Xerothermophile Insekten beleben diese Orte. Dr. v. S c h u l t h e s - S c h i n d l e r (28) führt uns eine solche Fauneninsel aus Graubünden vor; es ist das Domleschg, eine interessante xerothermische Lokalität mit mancherlei besonderen Orthopteren, Hymenopteren und Lepidopteren. Es ist wahrscheinlich, dass diese Insekten noch von früherer Zeit her hier an einem warmen, geschützten Wohnplatze als Relikte übriggeblieben sind, während sie in der weiteren umliegenden Gegend ausstarben.

Alle diese Faunenrelikte möchte ich aus der Steppenregion der Litorinazeit herleiten. Diese meine Erklärung erscheint ganz plausibel. Wie wir gegenwärtig diese insular auftretenden Relikte vor uns sehen, fordern sie für die Zuwanderung aus Südosteuropa ein warmes Klima für Ostdeutschland, ebenso wie die oben besprochenen Relikte Ost- und Westpreußens, die ebenfalls der Postglazialzeit angehören. Dieses warme Klima kann nur in der Litorinazeit geherrscht haben. Die genannten Reliktinsekten waren offenbar in jener Zeit weiter, und zwar kontinuierlich über Ost- und Nordostdeutschland, Böhmen, Österreich usw. verbreitet, sind aber größtenteils vernichtet, als mit dem Ausgange der Litorinazeit für längere Zeit das Klima kühler und rauer wurde. Nur an gewissen günstigen, insular erscheinenden Orten (Relikteninseln, xerothermen Inseln), sonnigen Orten und geschützten Abhängen hielten wärmeliebende Insekten und Pflanzen bis zur Gegenwart aus. S c h u m a c h e r hält die pontischen Stellen mit Recht für Reste einer früher weiter ausgedehnten Steppenregion.

Indem wir nun zu unserem eigentlichen Thema, der Beurteilung und Erforschung des Klimas der Eiszeit auf der Grundlage des Insektenlebens zurückkehren, haben wir die Genugtuung, feststellen zu können, dass alle hierher gehörigen Tatsachen, Erscheinungen und Wahrscheinlichkeiten für ein einheitliches Klima während der Eiszeit (Quartärzeit) sprechen.

Was will dagegen die alte, aber bis jetzt noch von manchen Geologen und ihren Anhängern stets wieder aufgefrischte Lehre

von der Vielfältigkeit der Eiszeit, die von warmen Zwischen-eiszeiten mehrfach unterbrochen gewesen sein soll, besagen! Noch früher hatte die Drifttheorie geherrscht; nachdem diese abgetan war (durch den schwedischen Naturforscher Torell, 1875), trat die Glazialtheorie an deren Stelle, die aber damals noch eine einfache Eiszeit zur Voraussetzung hatte. Dann glaubte man, veranlaßt durch entsprechende Funde, an eine von einer einzigen warmen Epoche unterbrochene Eiszeit. A. Penck (29, 30) stellte 1879 die Hypothese von einer dreifachen, von 2 warmen Inter-glazialzeiten unterbrochenen Vergletscherung der quartärzeitlichen Glazialgebiete auf. Aber Damas, der gute Kenner der Eiszeit-verhältnisse Mitteleuropas, stimmte ihm nicht zu. Der Engländer Geikie glaubte 1895 6 Eiszeiten mit 5 warmen Zwischen-eiszeiten annehmen zu müssen. Jentzsch rechnete 1896 mit 4 Zwischen-eiszeiten usw. usw. Die Ansicht über angebliche wärmere Interglazialzeiten, welche die große Eiszeit unterbrochen haben sollen, beruht auf der tatsächlich beobachteten wechselnden Lagerung von glazialen Schottern und fossile Pflanzen führenden Schichten. Es wurden dadurch Wärmeperioden innerhalb der Eiszeit vorgetäuscht. Andere Forscher traten jedoch dafür ein, dass der Wechsel solcher Lagerungen durch lokales oder regionales Rück- und Vorwärtsschreiten der Gletscher (glaziale Oszillationen) von verschiedener Ausdehnung zu erklären sei, eine Erscheinung, die heutzutage an rezenten Gletschern oft beobachtet wird und keine klimatischen Unterschiede im Gefolge hat. Vgl. S. 26.

Das sind also die Ansichten der Pleoglazialtheoretiker, welche andere Naturforscher nicht übernommen haben. Diese hielten und halten an einer einheitlichen Eiszeit mit warmen Sommern fest. Und wir teilen diese anschaulich anmutende Auffassung mit einer Reihe von Geologen und Paläoklimatologen, deren gut begründete Ansichten und Aussprüche hier herangezogen sind: Es ist also als unstatthaft anzusehen, selbständige Zwischen-eiszeiten anzunehmen.

Die Insektenfauna der eisfreien Zone Mitteleuropas litt ohne Zweifel unter dem Vorrücken der nordischen Gletscherdecke und der Vergrößerung des Eispanzers der höheren Gebirge, besonders der Alpenkette, aber ihr Bestand und ihre Existenz wurden nicht völlig untergraben, nur eingeschränkt. Sogar für die Alpenkette zieht Paul Born aus seinen Untersuchungen, wie schon vorn mitgeteilt wurde, den Schluss, dass *Carabus*-Rassen und -Arten an vielen gletscherfreien Stellen die Eiszeit überdauert haben. Es ist eine unbegründete und unrichtige Auffassung derjenigen Entomologen, welche die Meinung von der fast völligen oder umfangreichen Vernichtung der Tierwelt, hauptsächlich der Kleintiere,

vorgebracht haben. Der Baseler Zoologe, Professor Zschokke, schreibt über die resistenten präglazialen Bewohner der eisfreien Zone Mitteleuropas. Es sind viele rezente Arten, die also schon vor der Eiszeit hier lebten. W. Voigt, A. Thienemann, E. Wassmann, Clement Reid, E. v. Martens, M. Samter und andere Forscher berichten über Tiere und Pflanzen, welche an ihren jetzigen Wohnplätzen in Mittel- und Westeuropa seit der Präglazialzeit persistierten, also die Eiszeit überdauert haben. Die Zahl solcher präglazialer Dauerarten aus der Eiszeit ist sicher viel größer. Die Sommertemperatur der von der Eisdecke nicht berührten Länder Mitteleuropas war vermutlich so warm, dass sie einer ziemlich reichen Pflanzen- und Tierwelt erträglich war. Die gegenwärtigen Naturverhältnisse Südwestgrönlands und Nordostasiens mit ihrer warmen Sommerzeit sind für die Existenz einer mässigen Insektenfauna trotz der enormen winterlichen Kältegrade sicher weniger begünstigt, als es die eisfreie Zone Mitteleuropas während der Gletscherzeit war, woraus hervorgeht, dass das Klima hier damals wärmer und produktiver sein musste. Dies ist der biologische Standpunkt in der Klimafrage der Eiszeit. Selbst wenn alle Geologen anderer Meinung wären, wenn alle für ein kälteres Klima eintreten würden, und wenn alle an ein oder mehrere Zwischeneiszeiten glauben würden, um die eiszeitliche Existenz der bekanntlich artenreichen Großtierfauna und der Baumflora zu erklären, so würde allein der biologische Standpunkt genügen, um die Annahme warmer eiszeitlicher Sommer, sogar für den Höhepunkt der Eiszeit, sicherzustellen. Nun gibt es aber Geologen und Paläoklimatologen, welche den von mir vertretenen Standpunkt einnehmen, warmen eiszeitlichen Sommern das Wort reden und Zwischeneiszeiten als unannehmbar ausschalten.

Die Einheit des Eiszeitalters wurde schon 1889 von G. F. Wright erkannt und 1892 kritisch begründet; er erklärte bereits die „interglazialen“ Ablagerungen für die Begleiterscheinungen von Oszillationen, die bei Gletschern nicht selten sind.

N. O. Holst (31) trat 1895 als scharfer Verfechter der Einheitstheorie auf; denn in Skandinavien sind keine wirklichen Interglaziallager gefunden.

Auch Geinitz (32) behauptet (1902, 1905, 1906) unter kritischer Beleuchtung die Einheitlichkeit der quartärzeitlichen Eiszeit.

W. Wolff (33) kann (1903) die Eiszeit nur als eine einheitliche große Erscheinung auffassen.

Auch Lepsius (34) tritt (1910) für die Einheit der Eiszeit ein und bekämpft die Annahme von Zwischeneiszeiten, die man nicht ohne weiteres auf fossile Pflanzenlager begründen dürfe, die irgendwo in früher vergletscherten Gegenden zwischen glazialen Schottern oder Moränen liegen. Aus der einheitlichen Auffassung der Eiszeit geht hervor, dass die Wärme der sog. Zwischeneiszeiten nichts weiter ist, als die Durchschnittswärme der eiszeitlichen Sommertemperaturen der unvereisten Länder Mitteleuropas.

Obgleich früher die Abkühlung in der Eiszeit für recht erheblich gehalten wurde, glaubt der Paläoklimatologe Wilh. R. Eckardt (35), dass selbst der Betrag von 3 bis 4°, um welchen das eiszeitliche Klima der Erde in allen Zonen nach Brückner (36) kälter gewesen sei als jetzt, als zu hoch angesehen werden müsse. Nach den Darlegungen Eckardts „sprechen gegen die Existenz von sog. Interglazialzeiten sämtliche paläontologischen Funde; sie sind vielmehr lediglich dem Umstande zuzuschreiben, dass der Rückgang wie das Vorrücken der Eismassen von Ruhepausen und gelegentlichen oszillatatorischen Vorstößen unterbrochen war. Theoretische Erwägungen lassen annehmen, dass das Klima während der Eiszeit ein kontinentales, kein gemäßigt-ozeanisches war; dass die Sommer kürzer und teilweise wärmer, die Winter länger und etwas kälter waren als jetzt“ „Die Annahme, dass es selbständige interglazial-zeitliche Klimaphasen gegeben habe, die vom eiszeitlichen Klimacharakter verschieden waren, ist meteorologisch durchaus unvorstellbar.“

Auch der bekannte, vor einigen Jahren verstorbene Breslauer Geologe, Professor Frech (37), kann nur die klimatische Einheitlichkeit der Eiszeit annehmen und hält die Anschauung von einer Mehrzahl klimatisch selbständiger „wärmerer Zwischeneiszeiten“ innerhalb der grossen Eiszeit für unannehmbar. Besonders eindeutige Beweise gegen die Hypothese der Interglazialzeiten lassen sich aus den Tatsachen der Paläontologie und Biologie ableiten. Wenn die Quartärperiode (Eiszeit) so führt dieser Forscher näher aus, durch mehrfache Wiederkehr eines wärmeren Klimas gekennzeichnet wäre, so müfsten diese klimatischen Revolutionen auch in der Tier- und Pflanzenwelt der nicht vergletscherten Länder irgendwelche Eindrücke hinterlassen haben. Das Quartär müfste eine mehrfache Folge verschiedener Faunen aufweisen. „Nichts von alledem ist der Fall.“ Nur Schwankungen in der Ausdehnung der Gletscherdecke während der sonst einheitlichen Vereisung haben stattgefunden, die ohne umgestaltenden Einfluss auf die Tier- und

Pflanzenwelt waren. In Nordeuropa ist von solchen Schwankungen überhaupt nichts Feststehendes wahrgenommen, was an sich schon beweist, dass es wärmere Interglazialzeiten nicht geben hat.

*

Aus vorstehender Darlegung ersehen wir, dass die Annahme von miteinander abwechselnden Eiszeiten und warmen Zwischen-eiszeiten (Interglazialzeiten) innerhalb der grossen Eiszeit der Quartärperiode unzulässig ist, dass vielmehr alle aus den Lagern der Quartärzeit sich ergebenden und für wärmere Temperaturen sprechenden Tatsachen in die einzige und einheitliche Eiszeit gehören. Es sind eben nur die Sommertemperaturen der Eiszeit, auf welche sich diese Wärmefaktoren beziehen. Diese Faktoren konnten natürlich verschieden sein, je nach der Höhenstufe der Eiszeit und den Breitengraden. Die zahlreichen quartärzeitlichen fossilen Tier- und Pflanzenreste liefern die Beweise für das warme Sommerklima der Eiszeit. Reste nordischer Tiere und Pflanzen fanden sich naturgemäß am Rande der Gletscherdecke oder in der Nähe, wo es kühler war als in den wärmeren Gegenden der unvereisten Zone. Die fossilen Reste der mittelglazialen *Carabi* von Soignes in Belgien, mehr als 10 Arten, zeigen an, dass diese Arten damals kleiner und dunkler waren als in der Jetzzeit. Der Autor de Lapouge hält diesen Nanismus für eine Wirkung des mit der Eiszeit verbundenen kurzen Sommers auf die Larven. Es kann hieraus der direkte Einfluss der nordischen Gletscherdecke auf die Tierwelt erkannt werden. Wenn aber diese herabmindernde Glazialwirkung auf die Körpergrösse und Färbung Tatsache war, dann liegt der Beweis vor, dass die genannte Coleopterenfaunula während der Eiszeit nicht sehr weit von der Gletscherdecke entfernt lebte; aber geradezu ausgeschlossen ist ihre Zugehörigkeit zu einer der hypothetischen „Interglazialzeiten“. Angenommen, jene Faunula habe während einer Interglazialzeit gelebt, womit doch die Vorstellung von einer Ausschaltung der Gletscherwirkung verbunden ist, dann hätte eine von diesem Kälteherde ausgehende Kältewirkung sie nicht treffen können. Die Kältewirkung stellen wir aber als Annahme auf; es folgt daraus, dass die Faunula nicht einer Interglazialzeit angehörte, sondern der einheitlichen Eiszeit, und dass sie ein Bestandteil der ziemlich reichen Tier- und Pflanzenwelt der eisfreien Zone war. Die grosse Kälte der eiszeitlichen Winter war kein eigentliches Hindernis für die Existenz der Insektenwelt aller Hauptgruppen; denn in Ländern höchster winterlicher Kältegrade entwickelt sich ein

reichliches Insektenleben, wenn die Sommer genügende Wärme-grade bieten.

Die Zahl der Beweise, Gründe, Wahrscheinlichkeitsbeweise, Schlussfolgerungen, besonders die biologischen Hilfsbeweise sprechen alle für die Annahme einer einheitlichen (nicht von Interglazialzeiten oder Wärmeperioden unterbrochenen) Eiszeit, deren kurze und mehr oder weniger warme Sommer eine ziemlich reichhaltige Lebewelt erfreuten, von der wir uns hinsichtlich der Insektenwelt ein viel grösseres Bild machen können als es in dieser Abhandlung geschehen ist, da der Raumangst es hier verbietet.

Die aus der artenreicherem Präglazialzeit hervorgegangene Eiszeitfauna hat durch die Verschlechterung des Klimas sicher viele Verluste an Arten gehabt, sowohl im Norden wie in Mitteleuropa, aber in der Postglazialzeit fand hier wieder eine Bereicherung der Fauna statt. Die vorher eisbedeckten Länder wurden wieder bewohnbar. Die Besiedelungen waren anfangs bei mässig-warmen Sommertemperaturen sicher noch gering; aber die Zuwanderungen aus dem eisfreien Sibirien nach dem entblößten Russland, Nordeuropa, Norddeutschland usw. brachten schliesslich grosse Mengen von Gattungen und noch mehr Arten aus einem Erdteil, der merkwürdigerweise unter einer ausgedehnten Gletscherbedeckung nicht gelitten hatte. Das Klima Europas, speziell Mitteleuropas, wurde danach merklich wärmer; Tiere und Pflanzen des Südens, hauptsächlich des Südostens, wanderten ein und drangen bis Mittelrussland und Norddeutschland vor. Es war die sogenannte Litorinazeit, in der es augenscheinlich wärmer war als in dem Mitteleuropa der Jetztzeit. Vielleicht war das kontinentale Klima jener Zeit aus irgendeinem, in der geologischen Beschaffenheit und in warmen Meeresströmungen zu suchenden Grunde intensiver als heute. Aus dieser warmen Litorinazeit leite ich die hauptsächlich in den vorher vereisten Ländern des Nordens, besonders in Norddeutschland bis Russland jetzt nur vereinzelt auftretenden, damals sicher kontinuierlich weit verbreitet gewesenen südlichen und südöstlichen Reliktsarten oder pontischen Elementen aus dem Reiche der Insekten her (S. 18—23). Auch in den Faunen der xerothermen Örtlichkeiten der Mark Brandenburg und anderer Gegenden Deutschlands möchte ich Faunenreste aus der Litorinazeit erkennen. Hierauf können wir jetzt nicht eingehen.

Es ist als eine Forderung der Zeit zu betrachten, in unseren lokalen und regionalen Faunenbezirken die Elemente zu suchen und zu beleuchten, welche fremdartig erscheinen und auf andere Regionen und andere Klimate hinweisen. Der Anfang ist ja bereits gemacht: glazialzeitliche Arten, pontische

Formen und isoliert auftretende Relikte werden bereits vielfach gewürdigt. Es gibt auch manche solitäre Gattungen und Gattungsvertreter in Europa und in anderen Erdteilen, die zu uns reden und ihre Geschichte erzählen möchten. In meiner zitierten Abhandlung (14) habe ich manche solcher Gattungen auf ihren altzeitlich-geologischen Wert zu betrachten versucht. Es mag manches noch nicht klar erkannt werden; aber es ist wert, bei verschiedenen Hinblicken in Augenschein genommen zu werden.

Man kann diese Methode der kausalen Erforschung als wissenschaftliche Faunistik bezeichnen, im Gegensatze zu der Methode der einfachen Aufzählung der Arten einer Gegend oder eines Landes, d. i. der elementaren Faunistik. Es gibt aber faunistische Verzeichnisse von Arten, z. B. das uns gerade am nächsten liegende Verzeichnis der Hymenopteren des Gr.-Machnower Weinbergs von Hedicke (26), denen wissenschaftliche Methode zugrunde gelegt ist. Solche Verzeichnisse von Tieren gehören selbstverständlich zur wissenschaftlichen Faunistik.

In betreff unseres heutigen Themas läfst sich nunmehr manches, was das Klima und die Faunen der eisfreien Gebiete der Eiszeit betrifft, deutlicher erkennen und erklären, besonders wenn wir die eiszeitlichen Verhältnisse, die Schwankungen in der Ausdehnung der gewaltigen Eisdecke und die klimatischen Möglichkeiten für das Tier- und Pflanzenleben vom biologischen Standpunkte aus betrachten und eine einheitliche Eiszeit mit warmen Sommern feststellen, wie mir das in dieser Abhandlung zu tun vergönnt ist.

Beweise, Hilfsbeweise und Wahrscheinlichkeitsbehelfe sprechen zugunsten dieser Theorie; es sind nicht nur die geologischen und paläoklimatologischen Belege, welche in vorliegender Abhandlung mitgeteilt sind, sondern auch vornehmlich die fossilen Objekte aus der lebenden Natur der Eiszeit, die direkt unter dem Einfluss der Kältewirkung der mächtigen Eisdecke augenscheinlich so geworden sind, wie sie der Nachwelt jetzt sich bieten.

Literatur,

welche in dieser Abhandlung unter den gleichen Nummern zitiert ist.

1. Hofmann, Ernst, Isoporen der europäischen Tagfalter. Stuttgart, E. Schweizerbart, 1873. 52 S. u. 2 Karten. (Sep. aus den Württemb. naturwissenschaftl. Jahresheften, 1873.)

2. Petersen, W., Die Lepidopteren-Fauna des arktischen Gebietes von Europa. Aus den „Beiträgen zur Kenntnis des Russischen Reiches und der angrenzenden Länder Asiens, dritte Folge“ besonders abgedruckt. St. Petersburg, Kais. Akad. d. Wissenschaften, 1887. 141 S.
3. Henriksen, Kai L., og Will. Lundbeck, Grönlands Landarthropoder (Insecta et Arachnida Groenlandica). (Meddelelser om Grönland. XXII. Kjöbenhavn 1917.)
4. Vanhoffen, Ernst, Die Fauna und Flora Grönlands. (Grönland-Expedition der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin, 1891—1893, unter Leitung von Erich von Drygalski. II. 1897. S. 1—383.)
5. Zschokke, F., Die Tierwelt der Hochgebirgsseen. Mit 8 Tafeln. (Denkschriften d. Schweiz. Naturf. Gesellschaft Bd. XXXVII. Zürich 1900.)
6. — Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit. (Verhdl. d. Deutschen Zool. Gesellsch. 1908, S. 21—77.)
7. Lapouge, G. de, Degré d'Evolution du genre *Carabus* à l'époque du pléistocène moyen. (Bull. Soc. scient. médic. de l'Ouest. 1902. 4. trim. S. 1—17.)
8. Kolbe, H., Über die Elemente der Insektenfauna Deutschlands. (Ent. Wochenblatt, XXIV. Jahrg., 1907, S. 2—3, 6.)
9. — Glazialzeitliche Reliktenfauna im hohen Norden. (Deutsche Ent. Zeitschr. 1912, S. 33—63.)
10. — Über tertiärzeitliche Relikte in Deutschland, besonders über *Rhizotrogus cicatricosus* Muls. und andere Coleopterenarten. (Ebenda 1921, S. 25—31.)
11. Born, Paul, Zoogeographisch-carabologische Studien. (Ent. Wochenblatt, 25. Jahrg., 1908, S. 36.)
12. — Neue bemerkenswerte Formen von *Carabus violaceus* aus der Schweiz. (Soc. Ent. XXXII, 1917, S. 1—2, 7—8.)
13. — Die Verbreitung der Orinocaraben in den Zentral- und Westalpen. (Wissenschaftl. Mitteilungen des Schweizerischen Alpinen Museums in Bern 1921, Nr. 5.)
14. Kolbe, H., Die Differenzierung der zoogeographischen Elemente der Kontinente. (Aus den „Transactions of the Second International Congress of Entomology“. Oxford 1912, S. 434 bis 476.)
15. — Studien über die Verbreitung und Herkunft einiger Artengruppen der Coleopterengattung *Carabus*, besonders der *Intricatus*-Gruppe. (Deutsche Ent. Zeitschr. 1917, S. 295—321.)
16. Wasmann, E., Zwei für Holland neue Ameisen, mit anderen Bemerkungen über Ameisen und deren Gäste aus Süd-Limburg. (Tijdschr. v. Ent. 58, 1915, S. 150—162.)

17. Verhoeff, K., Zur Kenntnis der Zoogeographie Deutschlands, zugleich über Diplopoden, namentlich Mitteldeutschlands, und Beiträge für die biologische Beurteilung der Eiszeit. (Nova Acta. Abhdl. Kais. Leop.-Carol. Deutschen Akad. d. Naturf. Bd. 103, Nr. 1. Halle 1917, 157 S., 2 Taf. — Ref. Zeitschr. wiss. Ins.-Biol. XVI, 1920, S. 36—37.)
18. Speiser, P., Beziehungen faunistischer Untersuchungen zur Tiergeographie und Erdgeschichte. (Schrift. physik.-ökonom. Ges. Königsberg i. Pr., 46. Jahrg., 1905 (1906), S. 150—156.)
19. Poppius, B., Beiträge zur postglazialen Einwanderung der Käferfauna Finnlands. (Acta Soc. Fauna et Flora Fennica 34, Nr. 9, 1911, S. 1—59.)
20. Hagen, H. A., Auffällig nördliches Vorkommen dreier großer südeuropäischer Insekten: *Acanthaclisis occitanica*, *Cicada montana*, *Palingenia longicauda*. (Stettiner Ent. Zeit. 1854, Bd. 15, S. 316—319; 1859, Bd. 20, S. 431.)
21. — Die Sing-Cicaden Europas. (Ebenda 1855, Bd. 16, S. 340—358, 379—386; 1856, Bd. 17, S. 27—37, 66—91, 131—142, 381—383; 1858, Bd. 19, S. 135—137, 316, 1 Taf.) Über *Cicada montana* 1856, S. 79—80.
22. Speiser, P., Die Schmetterlingsfauna der Provinzen Ost- und Westpreussen. (Aus den „Beiträgen zur Naturkunde Preußens“. — Physikal.-ökonom. Gesellsch. Königsberg, Nr. 9, 1903, 148 S.)
23. Schumacher, F., Die Rhynchoten-Fauna der Mark Brandenburg. II. (Berlin. Ent. Zeitschr. 56. Bd., 1911, S. 128—132.)
24. Stein, J. P. E. Fr. (Berlin. Ent. Zeitschr. 1867, S. 397) und F. Karsch (Ent. Nachrichten, Berlin 1886, S. 158 f.) über *Mantispa styriaca* (Neuropteron) bei Berlin.
25. Hedicke, H., Über die ökologischen und floristischen Verhältnisse der pontischen Hügel der Mark Brandenburg. (Deutsche Ent. Zeitschr. Sitzungsber. 1918, S. 401—402.)
Bemerkungen dazu von F. Schumacher, ebenda S. 402—403.
26. — Die Hymenopterenfauna des Gr.-Machnower Weinbergs bei Mittenwalde (Mark). (Ebenda 1922, S. 249—287, mit einer Karte.)
27. Friese, Bienenfauna von Hoflösnitz. (Ent. Nachrichten 1896, S. 189—190.)
28. v. Schultheiss-Schindler, Das Domleschg in Graubünden, eine xerothermische Lokalität. (O. Kranchers Ent. Jahrbuch 1904.)

29. Penck, A., Die Geschiebeformation Norddeutschlands. (Zeitschrift d. Deutschen Geolog. Gesellsch. 1879.)
 30. — und Ed. Brückner, Die Alpen im Eiszeitalter. Leipzig 1909.
 31. Holst, N. O., Hat es in Schweden mehr als eine Eiszeit gegeben? (Sveriges geol. undersökning, Ser. C, Nr. 151, Stockholm 1895.) Deutsch von W. Wolff, Berlin 1899.
 32. Geinitz, E., Die Einheitlichkeit der quartären Eiszeit. (Neues Jahrbuch f. Mineralogie, Geologie usw. Beilageband XVI, S. 1—98. Stuttgart 1902.) — Ders., Die Eiszeit. Braunschweig 1906. — Ders., Wesen und Ursache der Eiszeit. Güstrow 1905.
 33. Wolff, W., Zur Kritik der Interglazialhypothese. (Naturwiss. Wochenschr., N. F. II. Bd., 1903, S. 301—305.)
 34. Lepsius, R., Geologie von Deutschland und der angrenzenden Länder. II. Teil. Das nördliche und östliche Deutschland. Liefg. 2 (S. 247—248). Leipzig, Engelmann. — Ders., Die Einheit und die Ursachen der diluvialen Eiszeit in den Alpen. (Abhdl. Grofscher. Hessischen Geol. Landesanstalt zu Darmstadt, 1910. (1.) 5. S. 1—136.)
 35. Eckardt, Wilh. R., Klimatische Verhältnisse der Vorzeit. (Naturwiss. Wochenschr. 1906, N. F. V. Bd., S. 113 ff.) — Ders., Das Klimaproblem der geologischen Vergangenheit und historischen Gegenwart. (Sammlung: Die Wissenschaft. 31. Bd. Braunschweig 1909.) — Ders., Paläoklimatologie. Leipzig 1910. — Ders., Über das Klima der diluvialen Eiszeit und der Interglazialzeiten. (Naturwiss. Wochenschr. 1918, N. F. XVII. Bd., S. 553—563.)
 36. Brückner, Ed., Klimaschwankungen seit 1700, nebst Bemerkungen über die Klimaschwankungen der Eiszeit. Wien, Leipzig 1890.
 37. Frech, F., Allgemeine Geologie. VI. Gletscher einst und jetzt. (Sammlung: Aus Natur und Geisteswelt.) Leipzig, Berlin, Teubner, 1918.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Deutsche Entomologische Zeitschrift
\(Berliner Entomologische Zeitschrift und Deutsche
Entomologische Zeitschrift in Vereinigung\)](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [1923](#)

Autor(en)/Author(s): Kolbe Hermann Julius

Artikel/Article: [Über das Klima und die Insektenwelt
Mitteleuropas während der Eiszeit und der Nacheiszeit. 1-32](#)