1. April 1943 Nr. 1 57. Jahrgang

# Entomologische Zeitschrift

vereinigt mit

Entomologische Rundschau, Internationale Entomologische Zeitschrift, Entomologischer Anzeiger und Societas entomologica. Herausgegeben unter Mitarbeit hervorragender Entomologen und Naturforscher vom Internationalen Entomologischen Verein e. V., Frankfurt am Main (gegr. 1884).

Redaktionsausschuß unter verantwortl. Leitung von Dipl.-Ing. J. Till, Frankfurt/M. und unter Mitarbeit von Rektor G. Calliess, Guben u. a. **Manuskripte an den Redaktionsausschuß der Entomologischen Zeitschrift: Frankfurt am Main, Kettenhofweg 99.**

**Verlag Alfred Kernen, Stuttgart W, Schloßstraße 80.**

Die Entomologische Zeitschrift erscheint gemeinsam mit dem Anzeigenblatt Insektenbörse. Bezugspreis laut Ankündigung dort.

## Die Bedeutung der „ökologischen Valenz".

Von Dr. *F. Heydemann*, Kiel.

R. HESSE hat 1924 in seinem Werk »Tiergeographie auf ökologischer Grundlage« den Begriff »ökologische Valenz« der Art für die Weite des Spielraumes (Amplitude) der Lebensbedingungen geschaffen, innerhalb deren eine Tierart zu gedeihen vermag. Liegen bei einer Art diese Grenzwerte weit auseinander, so bezeichnet er sie als euryök, liegen jene für viele Einzelfaktoren eng beieinander, so nennt er diese Art stenök. Jene haben also eine große, diese eine geringe ökologische Valenz. Je größer die Zahl der Biotypen einer Art ist, d. h. je besser ihre Anpassungsfähigkeit an verschiedene Umweltfaktoren ist, um so größer ist ihre ökologische Valenz. Sie wird im allgemeinen auch eine größere Verbreitung aufweisen als diejenigen Arten, die, nur an wenige Umweltfaktoren angepaßt, eine geringe ökologische Valenz besitzen und morphologisch wenig wandlungsfähig sind.

Sehr bedeutungsvoll ist nun die im allgemeinen für jede Art bestehende „Konstanz der ökologischen Valenz", also der Bindung an ihren Lebensraum, die eine beschränkte Veränderung nur durch mutative Bildung neuer Biotypen erfahren kann, z. B. einer ökologischen Rasse durch Übergang auf eine andere als die sonst der Art eigenen Futterpflanze. Wenn nicht noch andere Bindungen an sonstige Umweltfaktoren bestehen, könnte hiermit die Möglichkeit einer Ausweitung des Verbreitungsareals verbunden sein. Überwiegend, aber sehen wir eine außerordentliche Treue in der Bindung an das Biotop, ein starres Festhalten an eine oft sehr begrenzte Umwelt, wodurch das sehr zerstreute, reliktäre Verbreitungsbild mancher Art bedingt wird.

Meist sind dies entwicklungsgeschichtlich sehr alte Formen, deren Vorkommen heute nicht weit über jene Gebiete hinausgeht, die nach REINIG auch während der Eiszeiten nur geringen Klimaschwankungen unterworfen waren, also meist tropische bis subtropische Gebiete oder jene, die wir heute als die Großrefugien der Tier- und Pflanzenwelt während jener Eiszeiten kennen, in denen damals eine Fülle geflüchteter, verdrängter Arten zusammengeballt waren.

Solche alten, tertiären Formen haben sich dann, infolge ihrer geringen ökologischen Valenz und geringen Anpassungsfähigkeit in der Nacheiszeit bis heute kein neues Areal zu erobern vermocht, sondern sind, sofern sie noch existieren, an ihren damaligen Rückzugsstätten geblieben. Ein sehr charakteristisches Beispiel hierfür ist der Spinner *Graëllsia isabellae* Gr., der aus seinem engen Wohngebiet in Zentral-Spanien nur durch Menschenhand in ein kleines Tal der französischen Seealpen verpflanzt wurde. Starr angepaßt an nur wenige Umweltfaktoren, unter denen das Klima eine sehr wichtige Rolle spielt, sind die Vorkommen solcher Formen reliktär und durch schon geringe aber anhaltende Klimaveränderungen in ihrem Bestand gefährdet. Größere Wandlungen auch nur eines Umweltfaktors (auch hier gilt das LIEBIGSCHE Gesetz des Minimums) bringen diese eng angepaßten, altertümlichen Arten zum Aussterben.

Entwicklungsgeschichtlich junge Formen (Arten) aber zeigen überwiegend einen hohen Grad von Anpassungsfähigkeit und Umbildungsmöglichkeit, haben eine größere ökologische Valenz, und konnten so nach der Eiszeit große Teile der sich wieder mit Pflanzen bedeckenden, eisfreien Gebiete besiedeln. Man kann hier sehr wohl von einer größeren Vitalität sprechen, die aber nach REINIG nicht immer und allen abgeleiteten Formen eigen zu sein braucht. Rückschrittliche Neubildungen werden meist bald wieder ausgemerzt.

Dennoch bleibt dieser Ausbreitungsverstoß in den durch die ökologische Valenz der Art gezogenen Grenzen. Die Zahl wirklicher Ubiquisten (Allerweltstiere) ist nicht sehr groß. Oft werden auch von weit verbreiteten Arten nicht einmal die Verbreitungsgrenzen ihrer Futterpflanzen erreicht, die ihnen vorausgeeilt sind. Die an Kälte und Trockenheit angepaßten hochnordischen Arten folgten in Europa, während der Eiszeiten am Fuß der Alpenketten zusammengedrängt, dem Rande des weichenden Eises, starben in den zunächst besiedelten, sich später mehr und mehr erwärmenden Gebieten wieder aus und leben, bekannt als boreal-alpin verbreitete Arten, nur noch weit getrennt im Hochgebirge und im hohen Norden. In beiden Biotopen finden sich auch Pfanzenarten mit gleichen Anpassungen, Kleinblättrigkeit, Polsterwuchs, Kurzstengligkeit, da beide Lebensräume durch niedrige Temperaturen, besonders des Bodens, sowie durch stärkste Sonneneinstrahlung

sich sehr ähneln. Ihre Pflanzengemeinschaften haben so unter dem gleichen Mangel zur Erlangung ausreichender Feuchtigkeit zu leiden, wie dies z. B. auch für die ausgesprochene Steppenflora der Fall ist, nur handelt es sich hier um wirkliche Trockenheitserscheinungen durch geringen Niederschlag, im Hochgebirge wie in der Tundra dagegen nur um physiologische Trockenheit, die in den tiefen Bodentemperaturen infolge des oft ständig gefroren bleibenden Untergrunds bedingt ist. So ergeben sich zwischen Hochgebirgen und Tundra, der Zone der Baumgrenzen und der sibirischen Taiga und selbst zwischen Gebirge und Steppe gewisse Ähnlichkeiten der Lebensbedingungen, die uns auch das heutige, überraschende Vorkommen mancher Steppenarten in wärmeren Gebirgslagen der Alpen (Südtirol, Wallis), z. B. *Conisania leineri-pölli* Wgr., erklären. Sie blieben hier postglazial aus der die Tundra ablösenden, warmen Steppenperiode trotz ihrer geringen ökologischen Valenz reliktär erhalten. Weniger auffallend nach dem äußeren Biotop ist das Vorkommen sog. »Strandsteppenarten« (W. CHRISTIANSEN) auf den Sanddünen der Küsten, selbst noch der Nord- und Ostsee, z. B. *Euxoa cursoria* Hufn., Agr. *ripae* Hbn., *Conisania leineri pomerana* Schulz. Sie haben zwar äußerlich unterscheidbare Rassen gebildet, innerlich aber blieb die Konstanz ihrer ökologischen Valenz, ihrer Mindestanforderungen an die Umwelt, gewahrt, so daß sie im Binnenland mit dem Herannahen feuchterer Klimaperioden, die die Bildung des mitteleuropäischen Waldgebietes ermöglichten, fast überall verschwanden und ausstarben. REINIG prägt dies in den Satz: »Wanderungen haben nur dann eine Arealerweiterung zur Folge, wenn sie eine Art nicht über die durch ihre ökologische Valenz festgelegte Arealgrenze hinausführen.«

Die hierbei wirksamsten begrenzenden Faktoren für die Verbreitung der Arten wie auch ihrer Wanderungsrichtung sind die Klimafaktoren, hinter denen der Einfluß der Bodenbeschaffenheit, ja selbst der Arealbegrenzung der Futterpflanzen zurücktritt. REINIG muß zwar in der Art der Begrenzung und Aufeinanderfolge der einzelnen Lebensräume eine deutliche Beziehung zwischen Klimagrenzen und Lebensraumgrenzen anerkennen. Er meint dann aber, daß solche für große Gebiete, Waldareale, Steppenzonen usw. wohl gelten, für die einzelnen Arten aber vermutlich vielfach überschätzt seien und noch einer genauen Untersuchung bedürften.

Es interessiert hier in diesem Zusammenhang nicht, ob die jetzigen Arealgrenzen bestimmter Arten absolute oder nur interimistische sind. Klimaverschlechterungen oder -verbesserungen werden sie in mehr oder minder großen Zeiträumen verschieben können, denn Temperatur und Luftfeuchtigkeit zusammen mit den Niederschlägen bestimmen die Mortalität der Insekten. Beschaffenheit, vor allem

Kalkgehalt des Bodens oder Salzgehalt können bei spezialisierten Arten allein oder mit dem Klima gekoppelt ebenfalls begrenzende Wirkung haben.

Für die Lepidopteren habe ich in mehreren Arbeiten über verschiedene Gattungen 1941/42 nachweisen können, daß die Verbreitungsgrenzen ihrer Arten wie auch deren Rassen durch großklimatische Grenzen aber nicht irgendwie geographisch bestimmt sind (siehe »Iris« 1941, S. 85—107). Die Richtigkeit dieser bei den Arten verschieden liegenden Feststellungen scheint mir aber darin begründet zu sein, daß, wie wohl mit Sicherheit anzunehmen ist, die ökologische Valenz jeder Art mit dem ganzen Komplex ihrer begrenzenden Einzelfaktoren (Lebensraumansprüche) eine im Gen-Bestand derselben verankerte Erbeigenschaft darstellt. Sie ist deshalb solange konstant, wie hier nicht kleine schrittweise oder einmal größere, sprungweise Mutationen auftreten. In dieser Formulierung habe ich diese von mir z. B. in der »Iris« 1941 und der Zeitschrift des Wiener Ent. V. 1942 in Beiträgen zur Rassen- und Artbildung herausgearbeitete Hypothese in der durchgesehenen Literatur noch nicht gefunden.

Aber von dieser Voraussetzung ausgehend, wird es verständlicher, wenn wir finden, daß augenblickliche Verbreitungsgrenzen von Arten tatsächlich mit bestehenden Klimagrenzen gut übereinstimmen oder ganz zusammenfallen. So konnte ich schon 1930 auf der 4. Wanderversammlung deutscher Entomologen (Bericht S. 104 bis 113) darauf hinweisen, daß die verschiedenen Abstufungslinien des nordwestatlantischen Klimagebiets an ihren Grenzstreifen zugleich zahlreichen Pflanzen- und Insektenarten in steigendem Gefälle Halt gebieten, d. h. also, daß diese Klimabegrenzungen zugleich oft die nordwestlichen Verbreitungsgrenzen dieser Arten darstellen. Erstmalig zeigte ich auch einen besonders extrem-atlantischen, quer durch Schleswig-Holstein ziehenden, anscheinend mit einer Fortsetzung durch Westjütland versehenen Querriegel (»Klimakeil«) auf, an dessen südlichem Übergangsstreifen selbst Schadinsekten mit gelegentlicher Massenvermehrung, wie z. B. der Schwammspinner *Lym. dispar* C., der Goldafter *Porth. chrysorrhoea* C., dann *Orgyia gonostigma* F., die gefürchtete Kirschfliege, ferner die Feldgrille u. a. zur Zeit ihre Arealgrenze haben. Anscheinend tritt hier einer oder mehrere der Einzelfaktoren (Lebensansprüche) ihrer ökologischen Valenz in das Minimum. Selbst gelegentliche Einbürgerungsversuche führten nicht zu dauernder Ansiedlung oder gar Ausbreitung.

Andererseits erfolgen an diesen Grenzen seit etwa 1931 in günstigeren, wärmeren und trockeneren Sommern Verbreitungsvorstöße, die auch für ein oder mehrere Jahre Nachkommen hinterlassen, die dann aber wieder verschwinden. Für Schleswig-

Holstein und Nordwestdeutschland konnte ich so 3—4 Klimagrenzen feststellen, während W. CHRISTIANSEN ähnliches für die Flora fand.

HEGI führt die Rückverlegung der nördlichen Arealgrenze der Wassernuß (Trapa natans L.) in Nord- und Osteuropa auf eine Verschlechterung der Klimaverhältnisse, besonders einer Temperaturabnahme seit der subatlantischen Zeit zurück, die nach SERNANDER am Übergang der Bronzezeit zur Eisenzeit in Nordeuropa angenommen werden muß. Gleichzeitig mußten zahlreiche andere Tiere und Pflanzen (Kiefer, Lärche, Eiche usw.) und selbst der Mensch nach Süden zurückweichen. Die heutige nördliche Arealgrenze der Trapa natans C. zeigt eine gute Übereinstimmung mit der + 20° Juliisotherme. Weitere zahlreiche Beispiele lassen sich anführen.

Andererseits wird man bei vielen Arten (sofern bei ihnen nicht ganz besondere Biotopverhältnisse vorliegen) feststellen, daß die jetzigen Grenzen ihres Areals durchaus keine Beziehungen zu irgendwelchen Klimalinien aufweisen, also als »aklimatisch« anzusprechen sind. Ich möchte annehmen, daß man in vielen Fällen bei genauer Untersuchung solche Verbreitungsgrenzen überwiegend als »aklimatische Wanderphasen« solcher Arten ansprechen muß, die ihre nach ihrer ökologischen Valenz möglichen, maximalen Ausbreitungsgrenzen zur Zeit noch nicht erreicht haben. In Ergänzung hierzu bezeichnet REINIG mit »isoklimatischer Phase« denjenigen Zustand in der Arealausweitung von Arten, die diese nur noch unter möglichst gleichbleibenden Klimabedingungen suchen, d. h. dabei nicht in andere Klimazonen vordringen. Eine Änderung der ökologischen Valenz liegt also in beiden Fällen nicht vor.

Es ist ferner anzunehmen, daß, wenn auf dem Wanderweg zur Besiedlung des jetzigen Gesamtareals einer Art nach REINIG Biotypen verloren gingen, in den Grenzbezirken nur diejenigen mit der höchsten Vitalität Fuß fassen konnten. Ist damit die obere Grenze der ökologischen Valenz erreicht, werden mutativ aus Mangel an Labilität der Gene keine neuen Biotypen gebildet, so bleibt die Art hier stehen und wird nur noch in fluktuierenden Vorstößen einzelne, infolge besseren, örtlichen Mikroklimas noch etwas günstigere, vorgeschobene Punkte in der benachbarten Klimazone besiedeln können. Es ist dies das typische Verbreitungsbild der meisten Arten, sofern sie nicht als Relikte irgendeines besonders spezialisierten Biotops oder einer älteren Form gelten müssen.

Aber auch nach Bildung einer Mutante mit gesteigerter Vitalität und höherem Umweltswert wird die Eroberung eines Teils der nächstliegenden Gebiete stets wieder durch ökologisch-klimatische Faktoren begrenzt werden. Deshalb bin ich der Ansicht, daß der endlich erreichte Verbreitungsstand eines

Lepidopters nach all dem vorher Gesagten als endgültige Verbreitungsgrenze nicht nur eine ökologisch wichtige Klimascheide haben *kann*, wie REINIG 1937 sagt, sondern wegen der Bestimmung durch die ökologische Valenz haben *muß*, jedenfalls innerhalb seines arteigenen Biotops gesehen.

Aber nicht nur die klimatisch-ökologische Begrenzung des absoluten Lebensraums (Areal) der Arten überhaupt findet in der Verankerung ihrer ökologischen Valenz im Gen-Bestand ihre leichtere Erklärung, sondern auch die mehr und mehr um sich greifende Erkenntnis, daß auch bei ihren »Rassen« die ökologischen Merkmale gegenüber sog. geographischen Bedingtheiten erheblich überwiegen, wenn nicht überhaupt allein ausschlaggebend sind. Als allein »echte« Rassen wurden ja bisher meist nur die »geographischen« (Subspezies) angesehen.

»Ökologische« Rassen, z. B. Dünen-, Salzstrand-, Höhenformen waren zwar schon immer in Anzahl bekannt, so daß z. B. TURESSON bei Blütenpflanzen eine »alpinus«- oder »littoralis-«Rasse für viele Arten aufstellt, die im gleichen Biotop durchaus gleichsinnige Umbildungen aufweisen. Eine solche Parallelität der intraspezifischen Rassenbildung läßt sich auch bei den Insekten feststellen. So zeigen die ♀♀ mehrerer Lycaeniden, z. B. *L. idas* L., *argyrognomon* Bergstr. (= *ismenias* Mg.), *icarus* Rott. im westatlantischen Klimagebiet mit seinen Übergangsstreifen, besonders stark aber im zugleich kühleren Nordwesten einschließlich Skandinavien und in bestimmten, semihumiden Gebirgslagen, hohe Prozentsätze an *coerulescens*-Formen, während sie in reinen Kontinentalklimagebieten überwiegend braunflügelig sind. *Lyc. argus* C.-♀♀ scheinen gewisse Luftfeuchtigkeit gekoppelt mit niederen Temperaturen zu benötigen, um die *coerulescens*-Form hervorzubringen, da diese rassenmäßig nur in Skandinavien, in den Heidemoorgebieten Nord-Englands und andeutungsweise an gleichen Flugplätzen Oberbayerns gefunden worden ist. — Nordische und hochalpine Zygaenen-Rassen weisen bei mehreren Arten stärkere Behaarung an Thorax und Abdomen auf; andere Lepidopterengruppen bilden in jenen Biotopen gleichsinnig kleine Parallelformen oder -rassen. BORN fand auch bei Carabiden im kühleren Klima wie auch im Gebirge mit der Höhe ansteigend Abnahme der Körperlänge, und bei metallisch gefärbten Arten in feuchten Gebieten eine Verdunkelung oder Umwandlung der Farben in blau oder schwarz, vor allem an den Atlantikküsten und in den Hochpyrenäen. —

So findet sich heute die Bezeichnung »Klimarassen« für derartige Formen häufiger, sowohl in der Botanik, wo Klimarassen

unserer wilden Getreidearten aus Zentralasien erwähnt werden, als auch in der Biologie. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY stellte nach Prüfung der Vitalität von 24 Populationen der *Drosophila*-Fliege gegenüber hohen, mittleren und niederen Temperaturen drei Temperatur (Klima-) Rassen, eine mediterrane, eine nordwest- und mitteleuropäische und eine osteuropäisch-vorderasiatische fest. Die Grenze zwischen den beiden letzten Rassen fällt nach der von ihm gegebenen Karte etwa mit der östlichen Rotbuchengrenze zusammen, die auch sonst eine wichtige Klimagrenze zum extremen ostkontinentalen Klimagebiet für viele Pflanzen- und Insektenarten darstellt. Die Nordgrenze der mediterranen Rasse stimmt durchaus mit derjenigen überein, die ich bei meiner Untersuchung der Variabilität von *Ematurga atomaria* L. für die südliche Rasse *transalpinaria* Frings kartenmäßig festlegen konnte (siehe Int. Ent. Zeitschrift Guben, 24. Jahrg. 1930). Es ist die Nordgrenze des heutigen mediterranen Klimagebiets, die etwa mit der Juli-Isotherme von 23 bis 24 ° C zusammenfällt.

Schon 1931 bei Besprechung der Rassen von *Selid. ericetaria* Vill. (Int. Ent. Zeitschr. Guben, 25. Jahrg.) wies ich auf gleiche Zusammenhänge hin und konnte 1941 (Iris, 55. Jahrg.) für eine Anzahl Tagfalterrassen ebenfalls Klimazonen als Arealbegrenzung aufzeigen. Da aber im Postglazial eine ganze Reihe sehr schwerwiegender Klimaänderungen stattfanden, so ist kaum anzunehmen, daß unsere heutigen Rassen damals schon bestanden. Alles deutet vielmehr darauf hin, wie ich mich 1931 ausdrückte, daß die besonderen Klimafaktoren der letzten Jahrtausende ihnen ihr heutiges rasseneigentümliches Kleid aufgedrückt haben und sie ein getreues Abbild der durch die geographische Lage mit bedingten Umweltfaktoren ihres Lebensraums sind. Es muß also wohl der die »ökologische Valenz« bestimmende Bestand an Genen und Allelen sein, der solche »Anpassungen« vornimmt.

Fast alle der von mir daraufhin untersuchten Arten sind als entwicklungsgeschichtlich jung anzusehen und ihr Ursprung dürfte als diluvial einzusetzen sein. Sie verfügen also über eine mehr oder minder große ökologische Valenz und sind, wie wir gesehen haben, auch vermutlich reich an Biotypen und Ökotypen.

Die einzelnen Rassen stellen, offensichtlich, je nach der Reaktionsfähigkeit der Art und der Labilität der mit ihrer ökologischen Valenz zusammenhängenden Allele, auch Reaktionen und Anpassungen auf verschiedene Umweltfaktoren dar. Wenn auch der heutige Stand der Erbforschung nur völlige Richtungslosigkeit der Mutationen anerkennt, so gibt doch die Häufigkeit der gleichgerichteten, interspezifischen Variabilität, auch in der Rassenbildung, zu denken. So die schon erwähnte Blaubestäubung sonst brauner Lycaeniden-♀♀, das gehäufte Auftreten stärker behaarter, kleiner oder ge-

schwärzter Formen in Gebirgslagen oder im luftfeuchteren Norden, oder das Verblassen der gelben und gelbockrigen Farbtöne zu gelblichweiß in den gleichen, nördlichen Klimagebieten, wie wir dies bei Tagfaltern und Geometriden verschiedentlich finden können usw. Anscheinend haben doch bestimmte Mutationen, vielleicht durch irgendeine Koppelung mit Erbfaktoren der ökologischen Valenz, einen einheitlichen, vitalen oder sonst nützlichen Selektionswert, so daß eine gleichgerichtete Selektion erfolgt. Dagegen könnten die sonst noch vorhandenen rasseneigentümlichen Merkmale als bedingt durch den zufällig von der ersten, vorgestoßenen Ökotypus-Population mitgenommenen Allelbestand aufgefaßt werden, die sich durch anfängliche Isolierung leichter rassisch differenzieren konnte, was ja auch REINIG annimmt. Es sind also vielleicht zwei oder noch mehr nach ihrem Erbgang verschiedene Kategorien von Merkmalsfaktoren bei der Rassenbildung zu unterscheiden. Da aber innerhalb der ökologischen Valenz einer solchen einstweiligen Grenzrasse die Vitalität gegenüber einem wichtigen Umweltsfaktor ihr bedeutungsvollstes Erbmerkmal darstellt, so würde dies erklären, daß auch die Verbreitungsgrenzen von Rassen mit Klimagrenzen zusammenfallen und wir diese besser in kausaler Ausdrucksweise auch mit »Klimarassen« bezeichnen sollten. Eine wirkliche Gleichheit der Rassen zweier Gebiete mit auch heute noch gleichem oder sehr ähnlichen Klima wird man aber nur dann erwarten können, wenn diese Gebiete ursprünglich miteinander in Verbindung gestanden haben und die genetische Verwandtschaft durch direkte Wanderung gegeben ist.

Zusammenfassend wäre damit dargetan, daß die »ökologische Valenz« als Erbfaktor im Leben von Tier und Pflanze eine weit bedeutungsvollere Rolle spielt, als man ihr bisher zugesprochen hat. Durch sie wird nicht nur der Lebensraum und die Widerstandsfähigkeit begrenzt, sondern auch die Rassen- und die Artneubildung mit bestimmt. Wir selbst müssen also die Lebensvorgänge viel mehr ökologisch-biologisch sehen und uns mehr zu einem wirklich biologischen Denken erziehen, nicht zuletzt auch hinsichtlich der Ursachen und Grundlagen des Daseinskampfes in unserem eigenen Leben. —

---

Druck von H. Laupp jr in Tübingen.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Entomologische Zeitschrift

Jahr/Year: 1943-1944

Band/Volume: 57

Autor(en)/Author(s): Heydemann Fritz

Artikel/Article: Die Bedeutung der "ökologischen Valenz" 1-8