

Verbreitungsgeschichtliche Typen bei den Süßwasserinsekten Mitteleuropas

mit 2 Abbildungen*

Von Joachim Illies

Tiergeographie, die Lehre von der Verbreitung der Tierarten, ist als Fachdisziplin so alt wie die wissenschaftliche Beschäftigung mit den Tieren überhaupt. Doch wurde sie zunächst ähnlich wie die Systematik rein statisch betrieben: zu den Eigenschaften einer Tierart, die es zu beschreiben und zu klassifizieren galt, gehörte eben auch eine bestimmte Verbreitung. Typisch für diese Art der Betrachtung von Verbreitung und Ökologie ist noch REITTERS *Fauna Germanica*, das bekannte Käferwerk, in dem sich alle solche Angaben in Petitdruck erwähnt finden.

Die Verbreitungsgeschichte ist dagegen eine verhältnismäßig junge Wissenschaft, die im Bemühen um das Verständnis der rezenten Verbreitungsbilder die historische Entstehung, die Einwanderungs- oder Ausbreitungsgeschichte der Tierarten untersucht. Sie beginnt also an dem Punkte, an dem die deskriptive Tiergeographie endet. Die Entstehung der rezenten Verbreitungsbilder ist ihr Gegenstand, und eine Verbreitung gilt für sie als erklärt, wenn Entstehungsort und Ökologie einer Art mit den geologischen und historischen Vorgängen widerspruchlos zu einer Verbreitungsgeschichte verknüpft sind. So gilt für sie, was THIENEMANN von der Wissenschaft überhaupt sagte: „nicht um ein ‚daß‘, um eine nackte Tatsache, handelt es sich, sondern um das ‚warum‘, um das kausale Band in Sein und Geschehen.“ HORIONS Faunistik der mitteleuropäischen Käfer und LINDROTHS Bearbeitung der fennoskandischen Carabiden sind Werke, die in diesem Sinne auf die Bände REITTERS folgen; ähnlich liegt die Situation bei anderen Insektenordnungen.

Die Schwierigkeiten für verbreitungsgeschichtliche Analysen liegen vor allem in den meist mangelhaft bekannten systematischen und faunistischen Fakten; die deskriptive Tiergeographie hat es da leichter. Um das rezente Verbreitungsareal einer Art zu erkennen, braucht der erfahrene Tiergeograph oft nur wenige Einzelfunde. Verbreitungsgeschichte dagegen kann nur dann erfolgreich betrieben werden, wenn zwei Voraussetzungen erfüllt sind. Zunächst muß die systematische Situation der betreffenden Art eindeutig geklärt sein, und zwar im Sinne der modernen konsequent-phylogenetischen Methode HENNIGS, nach der Systematik letztlich ist: die Suche nach der nächstverwandten Schwestergruppe. Weiterhin aber muß das Verbreitungsareal nicht nur im positiven Sinne durch eindeutige Belege gesichert sein, sondern bedarf auch der eindeutigen negativen Aussage über Orte, an denen die Art nicht vorkommt. Jeder Entomologe weiß, wie schnell sich oft durch den zufälligen Fund eines Einzelstückes die Liste der Fauna eines

* Die Klischees für die beiden Abbildungen wurden freundlicherweise von der Schweizerbart'schen Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, zur Verfügung gestellt.

Gebietes erweitert hat; er weiß aber auch, wie schwer es ist, die eindeutige Aussage zu treffen, daß eine Art in einem bestimmten Gebiet nicht vorkommt.

So ist es kein Zufall, daß wie auf anderen Gebieten der Ökologie auch in der Verbreitungsgeschichte die Limnologie der terrestrischen Schwesterwissenschaft um einiges Voraus ist. Die verhältnismäßig kleine Artenzahl der Süßwasserinsekten (in Deutschland insgesamt nur etwa 3000) und die intensive Durchforschung limnischer Biotope ermöglichen hier in manchen Fällen genauere Aussagen als bei den Landinsekten. Da aber auch die meisten Wasserinsekten als Imagines zur terrestrischen Fauna gehören, also klimatisch zumindest ähnliche Umwelten haben wie die rein terrestrischen, können die Ergebnisse, die ihre verbreitungsgeschichtliche Analyse brachte, *pars pro toto* für die ganze Entomologie gelten. Die im folgenden gezeigten verbreitungsgeschichtlichen Typen werden daher zwar ausschließlich an limnischen Insekten demonstriert, sind im Prinzip aber genau so für Landinsekten gültig.

Das wesentliche Ereignis der Verbreitungsgeschichte der rezenten mitteleuropäischen Organismenarten war die Eiszeit. Dabei brauchen wir sie nicht in ihrem ganzen komplizierten Wechselspiel von rhythmischen Eisvorstößen und -Rückzügen zu berücksichtigen, sondern können — vergrößernd zwar aber in den meisten Fällen doch ausreichend genau — die ganze Quartärperiode als ein einheitliches Ereignis betrachten bzw. lediglich das letzte (Weichsel-) Glacial und das anschließende, bis heute andauernde Postglacial vor Augen haben.

Als Ausgangssituation dürfen wir uns im spättertiären Mitteleuropa klimatische Verhältnisse vorstellen, die etwa den heutigen entsprechen: im Norden (skandinavische Fjälls) und im Süden (Alpen) Hochgebirge mit Eisbildung und ganzjährig tiefen Temperaturen, dazwischen ein von den Mittelgebirgen zur Tiefebene zunehmend flacheres und wärmeres Gebiet, das im Westen dem atlantischen, im Osten dem kontinentalen Klimatyp zugehört. Im Verlauf der glacialen Klimaverschlechterung vergrößerten sich dann die Gletscher und wanderten auf einander zu; im anschließenden Postglacial schmolzen sie ab und zogen sich in ihre Ausgangsstellungen zurück.

Diese Vorgänge hatten verständlicherweise einschneidende Bedeutung für die Tierwelt der betreffenden Gebiete. Diese wurde im Verlauf eines circa 100000 Jahre währenden Glacial-Zyklus über weite Gebiete verschoben und dabei z. T. sogar ausgetauscht. So bietet sie heute ein Bild, das nur unter Berücksichtigung der lokalen Vorstöße und Rückzüge der Gletscherkalotten verständlich wird. Es lassen sich dabei eine Reihe von verbreitungsgeschichtlichen Haupttypen deutlich unterscheiden. Wir verdanken diese Erkenntnis vor allem THIENEMANN, der mit seiner „Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas“ das grundlegende Werk lieferte, auf dem alle weitere Forschung aufbaut.

I. Südliche Gletscherrandarten

Während des Tertiärs dürften sich im kühlen Klima des alpinen Hochgebirges zahlreiche endemische Arten gebildet haben, welche mit ihrem Verbreitungsareal einen mehr oder weniger breiten Saum um die Gletscher und Schneefelder bildeten. Mit dem glacialen Anwachsen des Eises dehnte sich dieser Saum von kaltstenothermen Gletscherrandarten nach allen Richtungen weiter aus und überdeckte auf dem Höhepunkt der Eiszeit schließlich das ganze zentraleuropäische Mittelgebirge. Als später die Gletscher wieder abschmolzen und die Temperatur anstieg,

mußten sich die Gletscherrandarten, um in ihrem arteigenen klimatischen Milieu zu verbleiben, in Richtung auf die Alpen zurückziehen bzw. auf andere Vergletscherungszentren, in deren Bereich sie während der Maximalvereisung geraten waren (Pyrenäen, Schwarzwald, Harz, Karpaten, Apennin etc.). Für Fließwasserinsekten bot sich die zusätzliche Möglichkeit, sich in den Mittelgebirgen flußaufwärts bis in die Quellen zurück zu ziehen, wo ganzjährig kühle Temperaturen ihnen eine Existenz als „Glacialrelikte“ gestattete. Es finden sich daher heute in der Quellfauna unserer Mittelgebirge, isoliert in einzelne, manchmal sehr kleine Populationen, eine Reihe solcher Reliktarten, die in den Alpen eine weite Verbreitung in Fließgewässern zeigen.

Nach dem Grade ihrer Kältebindung (Oligostenothermie), und damit zugleich nach dem Grade ihrer postglacialen Areal-Ausdehnung, können wir daher zwei Typen von südlichen Gletscherrandarten unterscheiden.

Die sessilen südlichen Gletscherrandarten stehen in engem Kontakt mit dem aktuellen Gletscherrand. Sie haben sich zwar im Verlauf des Glacials bis in die Mittelgebirge hinein ausgebreitet, sind dort später aber weitgehend oder vollständig wieder verschwunden und heute ausschließlich im direkten Umkreis der alpinen Vergletscherung vorhanden, d. h. exklusiv „alpin“. Nur manche von ihnen unterhalten an einzelnen, besonders kühlen Refugien im höheren Mittelgebirge (so im Schwarzwald, im Harz, in der Tatra) noch reliktdäre Populationen, wie es die Plecoptere *Isoperla rivulorum* in Abb. 1 zeigt.

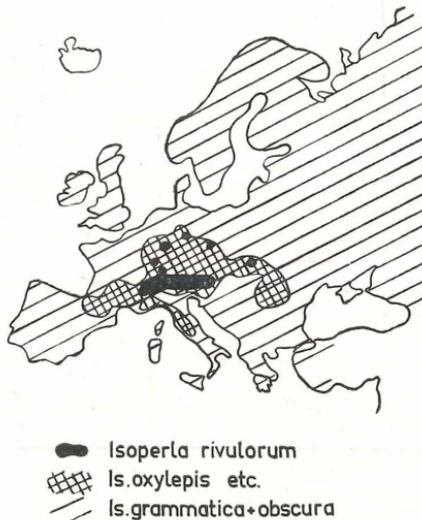


Abb. 1. Verbreitung von vier Arten der Plecoptere ngattung *Isoperla* in Europa.

Die progressiven südlichen Gletscherrandarten dagegen haben das Verbreitungsareal, das sie während der Maximalvereisung erreichten, nicht oder nur in geringem Maße wieder aufgegeben, sodaß die Vertreter dieses Typs in mehr oder weniger großen Teilen des den Alpen vorgelagerten Mittelgebirges auftreten. Die Plecoptere *Isoperla oxylepis* in Abb. 1 ist ein Beispiel für diesen Verbreitungs-

typ. Hierher gehören schließlich auch solche Arten, die als äußerster Saum der alpinen Gletscherrandarten bei der Maximalvereisung bis in das Gebiet der „glacialen Mischfauna“ (THIENEMANN), d. h. bis in die norddeutsche Tiefebene vordrangen, wo sie zumindest vorübergehend das gleiche Terrain besiedelten, in das auch die äußersten Vorposten der nördlichen Gletscherrandarten vorstießen. Sie konnten sich hier zwar so wenig wie jene auf die Dauer halten, hatten aber beim Rückzug des Eises die Möglichkeit, sich nicht nur in Richtung auf die Alpen zurück zu ziehen, sondern auch dem nördlichen Gletscherrand auf seinem Rückzuge zu folgen. So gelangten isolierte Populationen dieser Arten in die schottischen oder skandinavischen Hochgebirge und bieten zusammen mit den Stammpopulationen in den Alpen heute das Bild der disjunkten „britannico-alpinen“ bzw. „boreo-alpinen“ Verbreitung.

2. Nördliche Gletscherrandarten

Auf ähnliche Weise wie die Alpengletscher schob auch die boreale Eiskalotte bei ihrer glacialen Ausdehnung einen Saum von Gletscherrandarten vor sich her. Allerdings waren die Ausbreitungswege für diese Südwanderung wenig günstig, denn die Ostsee bildete eine ökologische Barriere, welche keiner stenothermen, an Fließgewässer gebundenen (rheobionten) nördischen Art den Weg auf das mitteleuropäische Festland gestattete. So dürfte diese endemisch nordeuropäische Fließwasserfauna im Verlauf der Eiszeit weitgehend vernichtet worden sein. Andere Arten jedoch, die weniger exklusiv in ihren Ansprüchen waren und auch im kaltemperierten Stillwasser existieren können, konnten über die Ostsee (die während einzelner Phasen der Eiszeit ein Süßwasser-Binnensee war) auf das Festland gelangen. Nach ihrem postglacialen Schicksal können wir auch bei den nördlichen Gletscherrandarten zwei Typen unterscheiden.



Abb. 2. Verbreitung von drei Arten der Trichopteren-gattung *Rhyacophila* in Europa.

Die sessilen nördlichen Gletscherrandarten machen die arktische Fauna aus. Diese Arten existieren in unmittelbarer Nachbarschaft der nördlichen Gletscherkalotte, überdauerten entweder auf Nunatakrn oder in arktischen Gebieten außerhalb Europas, von wo sie postglacial wieder in Skandinavien eindringen. Sie finden sich meist nicht auf Nordeuropa beschränkt sondern „zirkumpolar“ auch in den arktischen Bereichen Asiens und Nordamerikas. In Mitteleuropa sind sie nicht vertreten.

Die progressiven nördlichen Gletscherrandarten dagegen erreichten Mitteleuropa und etablierten sich hier im höheren Mittelgebirge oder auch im Gesamtgebiet des montanen Europas. Abb. 2 demonstriert an zwei Trichopterenarten typische Fälle dieses Verbreitungstyps. Die extrem kalt-stenotherme *Rhyacophila obliterata* tritt außer in Skandinavien nur in höheren Lagen der Mittelgebirge auf; in die Alpen selbst ist sie nicht eingedrungen, da dort offenbar die Konkurrenz durch endemisch alpine Gletscherrandarten zu groß war. *Rhyacophila septentrionis* dagegen ist im ganzen montanen Mitteleuropa verbreitet, hat also der Eiszeit eine ganz wesentliche Ausdehnung ihres Areals zu verdanken und bildet heute ein *via glaciale* Mischfauna in alle mitteleuropäischen Biotope eingedrungenes nordisches Element.

3. Ost-West-Arten

Die Zone, in der sich während der Maximalvereisung aus progressiven nördlichen und südlichen Gletscherrandarten die glaciale Mischfauna bildete, d. h. die nordfranzösische, norddeutsche und osteuropäische Tiefebene, hatte vor der Invasion der Eindringlinge von Nord und Süd eine eigene Fauna, deren Mitglieder entsprechend den klimatischen Gegebenheiten des Gebietes eurytherm und höchstens gemäßigt rheophil waren, also stehende Gewässer und langsam ziehende, größere Flüsse besiedelten. Ihr Verbreitungsareal engte sich durch die von Norden und Süden anrückenden Gletscherzonen zunehmend ein und ging schließlich ganz verloren, so daß diese Fauna nach den Seiten ausweichen mußte. Das bedeutet, daß im westlichen Mitteleuropa, vor allem aber im südöstlichen, pannonischen Raum die Refugien solcher wärmeliebenden Arten zu erwarten sind.

Tatsächlich kennt man eine Reihe solcher Ost-West-Arten (HORIÖN), die in disjunkter Verbreitung mit einem westlichen und einem östlichen Vorkommen auftreten. Nach dem Rückzug der Gletscher begannen sie naturgemäß mit der Rückwanderung in ihre ehemaligen Wohngebiete, wobei sie heute als „postglaciale Rückwanderer“ (THIENEMANN) vor allem im Donaugebiet auffallen.

Sehr selten ist der Fall, daß nur die westliche Relikt-Population überlebte: die Plecoptere *Marthamea selysii*, auf untere Maas und Mosel beschränkt, ist ein Beispiel dafür. Häufiger dagegen überlebten nur die Populationen im pannonischen Refugium: sie spielen als postglaciale Rückwanderer aus dem Südosten eine gewisse Rolle in unserer heutigen Fauna.

4. Genuine Europäer

Schließlich bleibt ein Verbreitungstyp zu betrachten, der chorologisch sehr einfach, verbreitungsgeschichtlich aber sehr schwierig zu klären ist: er wird durch Arten repräsentiert, die in ganz Europa mehr oder weniger gleichmäßig verbreitet sind. Wir wollen solche Arten mit THIENEMANN „genuine Europäer“ nennen,

obwohl sich in vielen Fällen inzwischen herausstellte, daß von ihnen auch Teile Asiens, zumindest Sibirien, besiedelt werden. Wo liegt das Entstehungsgebiet solcher Arten und wie kam es zu ihrer heutigen weiten Verbreitung? Die Frage ist nur im konkreten Einzelfall zu beantworten, denn theoretisch möglich ist eine solche Verbreitung sowohl für eine extrem progressive nördliche oder südliche Gletscherrandart als auch für eine extrem progressive Ost-West-Art. Wahrscheinlicher aber ist die Annahme, daß eine solche Art als postglacialer Einwanderer aus dem Osten gekommen ist, in Europa also sekundär auftritt und ihren Entstehungsort in Asien hat. Nur die genaue Kenntnis der Gesamtareals ihrer Verbreitung und der Ökologie einer solchen Art ermöglichen es, eine Aussage über ihre Verbreitungsgeschichte zu machen.

Mit den aufgeführten vier Haupttypen ist die bunte Fülle der verbreitungsgeschichtlichen Einzelphänomene in Mitteleuropa nur im groben Umriß erfaßt worden. Es sei betont, daß sich für jeden dieser Typen zahlreiche Varianten ergeben und daß man manche Fälle kennt, die sich jeder typisierenden Einordnung widersetzen. Es kann und soll aber die Typisierung hier wie auch sonst in der Biologie nicht überfordert werden: sie kann ihrem Wesen nach nicht mehr leisten als das Entwerfen eines allgemeinen Rahmens und damit die geistige Bewältigung und Klassifizierung der Gesamterscheinung mit Hilfe einzelner, besonders repräsentativer und zentraler Einzelphänomene. Der Typus ist nur das Modell, mit dessen Hilfe der Einzelfall verständlich wird. Die Konzeption des Typus setzt die intensive Beobachtung der Einzelfälle voraus, der einmal erkannte Typus aber bedarf zu seiner Korrektur der ständigen Fortsetzung und Intensivierung der Erkenntnis des Einzelfalles. Darin liegt der Sinn und hohe Wert jeder faunistischen Heimatforschung.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. J. Illies, Plön, Hydrobiologische Anstalt der Max-Planck-Gesellschaft

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Faunistisch-Ökologische Mitteilungen](#)

Jahr/Year: 1963-1965

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Illies Joachim

Artikel/Article: [Verbreitungsgeschichtliche Typen bei den Süßwasserinsekten Mitteleuropas 174-179](#)