

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Innsbruck)

# Das Problem der inneralpinen Eiszeitüberdauerung durch Tiere (Ein Beitrag zur Geschichte der Nivalfauna)\*)

Von

Heinz Janetschek

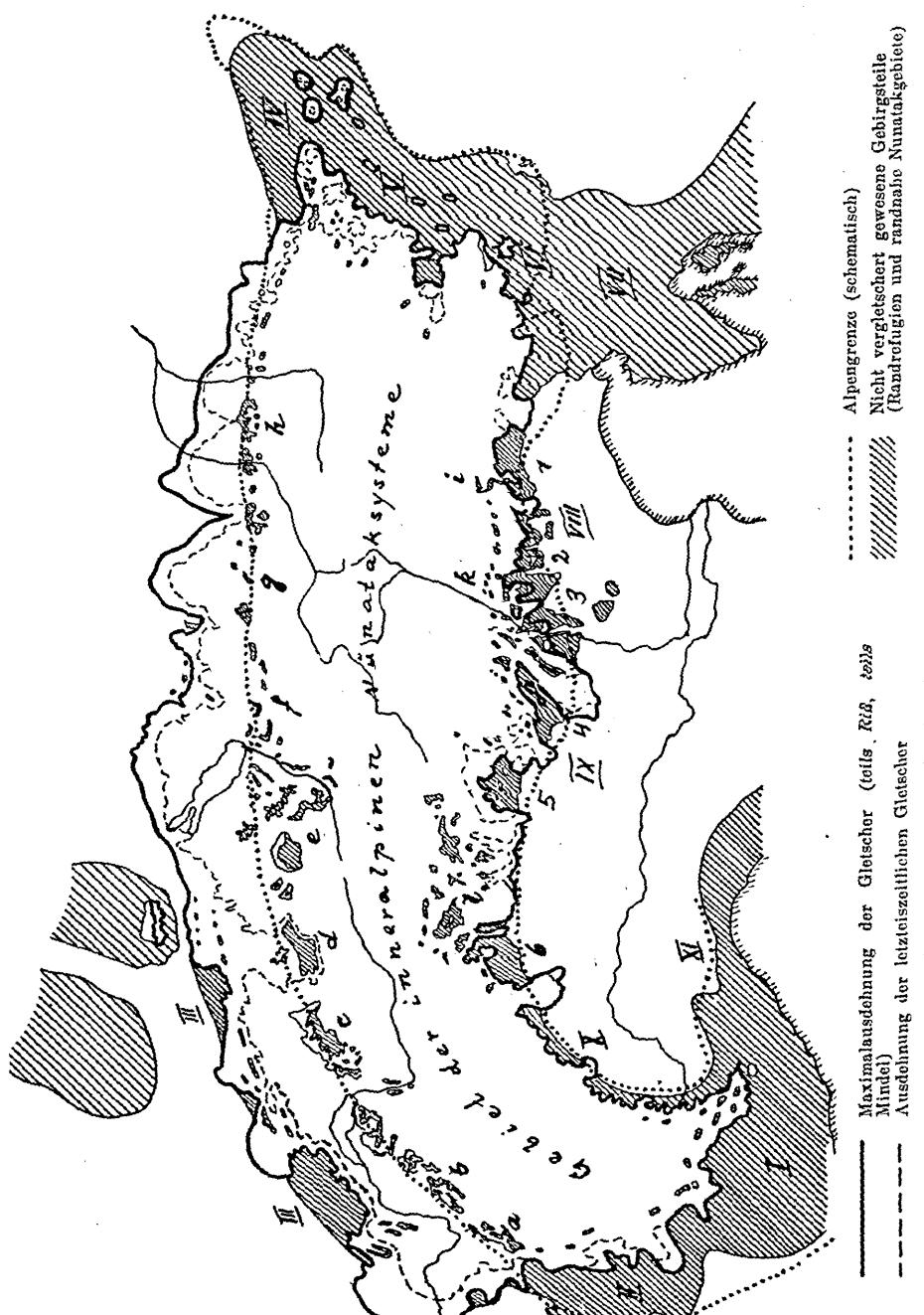
Mit 13 Karten und 1 Tabelle

(Eingegangen im März 1955)

Es sei kurz in Erinnerung gebracht, daß während des Pleistozäns zu wiederholten Malen eine allgemeine Klimaverschlechterung eingetreten war, wobei vielfach angenommen wird, daß die Sommertemperaturen ungefähr 6—10 Grad tiefer lagen als heute. Ohne auf die noch umstrittenen Ursachen dieser pleistozänen Glazialzeiten einzugehen (vgl. Schwarzbach 1954), sei nur festgehalten, daß die damalige Schneegrenze bedeutend tiefer lag als heute und zwar zur Zeit des Höchststandes der letzten Glazialzeit in den Alpen, der Würmeiszeit, im Mittel um rund 1200 m tiefer als heute (s. a. Gams 1949/51). Die mächtig angewachsenen Talgletscher hatten sich, über niedrige Erhebungen hinwegfließend, zu einem „Eisstromnetz“ vereint, welches lediglich von den obersten Teilen der höheren Gebirgskämme überragt wurde, die selbst wieder zum Großteil verfirnt und vergletschert waren. Im Norden des Alpenbogens stießen ihre Zungen weit über den Alpenrand hinaus, vielfach zu einer ausgedehnten Vorlandvergletscherung zusammenfließend. Entlang des Alpenrandes oder ihm nahe blieben dabei kleinere oder größere Gebirgsteile, besonders an den Nahtstellen der

\*) Herrn Prof. Dr. Wilhelm Marinelli zu seinem 60. Geburtstag gewidmet.

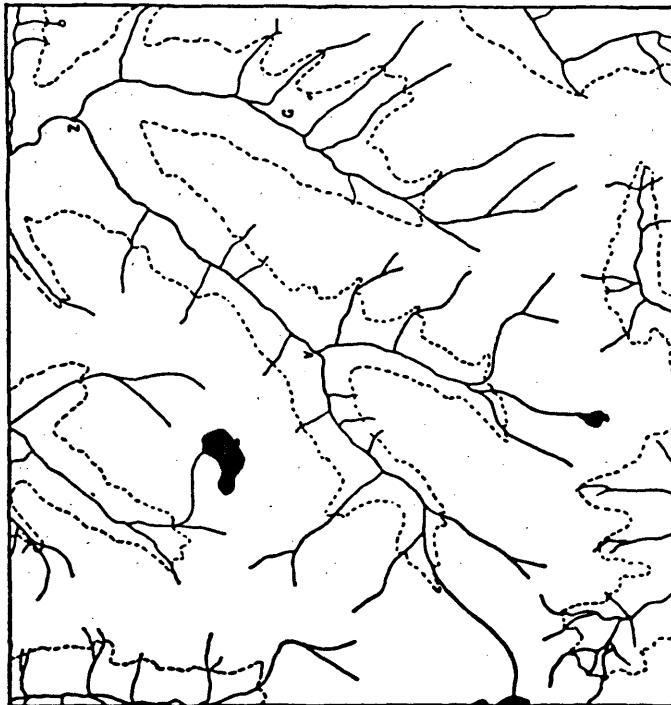
Die vorliegende Arbeit ist die Erweiterung eines gleichbetitelten Vortrags, den ich auf Grund einer Einladung des Consejo Superior de Investigaciones científicas, über ein Thema aus meinem Arbeitsgebiet zu sprechen, am 11. 7. 1954 in Madrid halten zu können die Ehre hatte.



Karte 1. Die eiszeitliche Vergletscherung der Alpen.

- I = Seetalpen-Refugien
  - II = Provençalische Refugien
  - III = Jurassische Refugien
  - IV = Niederösterreichische Refugien
  - V = Steirische Refugien
  - VI = Julische Refugien
  - VII = Illyrische Refugien
  - VIII = Venetianer Refugien: 1 = Friauler, 2 = Cadorische,  
3 = Lessinische Refugien
  - IX = Lombardische Refugien: 4 = Brescianer, 5 = Bergamasker Refugien
  - X = Piemonteser Refugien; 6 = Refugien des Monte Rosa
  - XI = Ligurische Refugien
- a = Chartreuse-Refugien
  - b = Savoyer Refugien
  - c = Freiburger Refugien
  - d = Mittelschweizerische Refugien
  - e = Ostschweizerische Refugien
  - f = Vorarlberger Refugien
  - g = Ammer-, Loisach-, Tegernseer-Refugien
  - h = Juavische Refugien
  - i = Karnische Refugien
  - k = Dolomiten-Refugien
  - l = Tessiner Refugien

Vorlandgletscher, als unvergletscherte und teilweise auch unverfirnte Inseln innerhalb der Eismassen erhalten. Entlang des Südalpenrandes, in den Seealpen und nördlich anschließend, im Jura-Massiv, sowie besonders auch in den Nordostalpen schlossen sich teilweise ausgedehnte, unter der Schneegrenze liegende, also sommerlich apere Gebirgsteile an, die zum Großteil außerhalb des Bereiches der maximalen Eiserstreckung liegen (vgl. Karte 1, sowie zur Veranschaulichung der Verhältnisse des Alpeninnern z. B. Karte 11). Bekanntlich handelte es sich um eine Serie wiederholter Vorstöße (klassisch werden vier Glazialzeiten unterschieden), die durch dazwischenliegende Perioden die Interglazialzeiten unterbrochen waren, deren Klima so warm, oder wärmer war, als heute, und deren Gesamtdauer wohl länger war als jene der Glazialzeiten. Im Anschluß an die letzten, als Würmeiszeit zusammengefaßten Großvereisungen der Alpen begann dann der durch einige kleine Vorstöße unterbrochene allgemeine Rückzug der Gletscher, dem sich als deutliche Zäsur gegenüber der Jetzzeit eine Periode anschloß, deren Klima wesentlich wärmer war als heute, die Postglaziale Wärmezeit. Damals, das heißt ungefähr im 8. bis 2. Jahrtausend v. Chr. schwanden daher die Gletscher in einem noch viel größeren Ausmaß als dies in unseren Tagen zu beobachten ist. Die Karte 2 zeigt, wie stark sich Gams



Karte 2. Vergleich der mutmaßlichen Vergletschung (schwarz) und Baumgrenze (.....) im obersten Oetztal (Tirol) gegen Ende der Wärmezeit (links) und der heutigen Bewaldung (vertikale Schraffen) und Vergletschung derselben Landschaftsausschnitte (rechts). Im rechten Teilbild ist die größte Ausdehnung der Gletscher im 17. und 19. Jahrhundert horizontal schraffiert; Kreuze = wärmzeitzitliche Moore (nach Gams 1938, Abb. 2 u. 3; seither erfolgte Entdeckungen wärmezeitlicher Moore nicht eingetragen).

(1938) den wärmezeitlichen Arealschwund der Gletscher vorstellt. Wenn dies auch übertrieben scheinen mag, so dürfte doch in den österreichischen Zentralalpen in der Postglazialen Wärmezeit das vergletscherte Areal nur rund  $\frac{1}{4}$  des heutigen betragen haben, was bedeutet, daß unsere heutigen Gletscher keine Reste der eiszeitlichen sind, sondern sie sind teils wieder gewachsen, teils überhaupt wieder neu gebildet (Gams 1936, 1938; Klebelsberg 1949, sowie die Eiszeitkarten in Castiglione 1940 (Südalpen), Franz 1950 (Nordostalpen), Frei 1912 (Schweiz); weitere Eiszeitliteratur bei Holdhaus (1954) und Klebelsberg (l. c.)).

Es ist unbestritten, daß diese wiederholten Klimaschwankungen, die Überdeckung riesiger Lebensräume unserer Alpen durch Eismassen von einer Mächtigkeit, die jener des heutigen grönlandischen Inlandeises vergleichbar ist, für die damalige Tierwelt der Alpen von einschneidender Bedeutung war (vgl. Holdhaus 1954; dort weitere Literatur). Der Begriff des durch die Eiszeitwirkung entstandenen borealpinen (resp. arktisch-alpinen bzw. boreomontanen) Verbreitungstypus ist seit langem anerkanntes Wissensgut, ebenso wie die Tatsache, daß in der oben geschilderten Randzone der Alpen, die ganz oder teilweise unvergletschert und unverfirirt war, eine Fülle von Tierarten sich als Tertiärrelikte erhalten konnten, denen vielfach eine nennenswerte nacheiszeitliche Arealausweitung offenbar nicht gelang, so daß heute die Areale einer großen Zahl von auf oft nur sehr kleine Gebiete beschränkten Endemiten die eiszeitlich stark vergletscherten Alpenteile besonders im Süden und Osten gürtelförmig umgeben (vgl. Holdhaus 1932, 1954). Die ausgedehnten, stark vergletschert gewesenen Gebiete des Alpeninnern („Verödete Zentralalpenzone“ von Gams 1936, „eiszeitlich devastierte Areale“ von Holdhaus), deren Fläche ein Vielfaches der randlich erhalten gewesenen Lebensräume ausmacht, werden jedoch auch heute noch in weitesten Kreisen als während der Eiszeit verödet und tier leer angesehen. So ist Holdhaus noch 1954 (p. 21) der Meinung, daß die Tierwelt jener Alpenteile, welche während der Eiszeit intensiv vergletschert waren, durch die Eisbedeckung zur Gänze oder bis auf äußerst geringfügige Reste zerstört wurde.

Vor einer Kritik dieser bisher anerkannten Annahme einer in Bezug auf die Tierwelt verödeten Zentralzone der Alpen ist zunächst zu überlegen, welche Lebensräume in ihr glazialzeitlich

auseinanderzuhalten sind, abgesehen von den anerkannten Massifs de refuge des Alpenrandes (s. o.) oder ihnen ähnlichen randnahmen Nunatakkern, wie sie besonders an den Nahtstellen der Vorlandgletscher gegeben waren (vgl. dazu Karte 11).

1. Das Eisstromnetz selbst, der flächenmäßig sicher bedeutendste Teil.

2. Der Komplex der unterirdischen Lebensräume: die Höhlen und das Grundwasser unter der Eisdecke bzw. in den über sie aufragenden höhlen- bzw. spaltenführenden Gebirgszügen. Das Leben im eisbedeckten Boden selbst war natürlich erloschen; eine Erörterung dieses Lebensraumes scheidet also von vornherein aus.

3. Die inneralpinen Nunataksysteme, dargestellt durch die Summe der Aufragungen über die allgemeine Gletscheroberfläche. Diese höchsten Kämme und Grade, vor allem der Zentral- aber auch der Kalkalpen waren wohl zum größten Teil vergletschert und verfirnt, doch boten sie an Stellen, an welchen Steilheit, Exposition oder Windwirkung eine Verfirnung hintanhielten, wenigstens theoretisch die Möglichkeit, Tierarten die Überdauerung von Glazialzeiten an solchen Klein- bis Kleinstrefugien innerhalb der Alpen selbst, an Ort und Stelle, zu gestatten. Der Raum zur Ausbildung solcher Refugien oberhalb des Eisstromnetzes war offenbar gegeben, wofür mir die Aussagen unseres führenden Glazialgeologen bürgen: „Nach den innersten und höchstgelegenen Teilen der Alpen hin, in den Firngebieten der Gegenwart, näherte sich die Obergrenze der eiszeitlichen Gletscher jener der heutigen, um zuletzt in allmählichem Konvergieren in sie überzugehen. Das eiszeitliche Firnareal erhob sich nicht wesentlich über das heutige, nirgends wuchs für größere Ausdehnung das Eisstromnetz zu einer inlandeisartigen Überwallung der höchsten Kämme — die Abflußmöglichkeiten nach beiden Seiten waren groß genug“. Über das weitmaschige Netz der breiten Eisströme ragten „oberste, höchste Grade und Gipfel, immerhin noch viele hundert bis 1000 und, in den Westalpen, 2000 m hoch“ auf (Klebel'sberg 1949, p. 684—685). Da Holdhaus (1954) als wesentlichster Vertreter der Verödungslehre eine Lebensmöglichkeit auf derartigen, weit im Alpeninnern gelegenen Nunatakkern für äußerst unwahrscheinlich hält und dies unter anderem damit begründet, daß die Tierwelt der heutigen Nunatakker, die von den Grasflächen und Wäldern der tieferen La-

gen ja nur wenig weit entfernt sind, einen wesentlichen Teil ihrer Nahrung durch Anflug (Pflanzenteile und fliegende Insekten) aus den relativ nahe benachbarten begrünten tieferen Gebirgsteilen erhalte, was für die von solchem Grünland weitab gelegenen eiszeitlichen inneralpinen Nunatakker nicht gegeben sei, verweise ich kurz auf die Ergebnisse entsprechender botanischer Untersuchungen; ich zitiere nur Merxmüller (1952, dort weitere Literatur): „Auf die Erhaltung trivialerer Alpenpflanzen an einer großen Zahl derartiger Lokalitäten“ (gemeint sind die zahlreichen Kleinrefugien der die Gletscher überragenden randlichen Ketten und der Nunatakgebiete der zentraleren Massive) „ist die schnelle Wiederbesiedlung der Gesamtalpen im Postglazial zurückzuführen“. Dabei hat der genannte Autor mit wenigen Ausnahmen nur Phanerogamen berücksichtigt. Daß für zahlreiche Kryptogamen dasselbe und (da sie anspruchsloser sind) in erhöhtem Maße gilt, steht wohl außer Zweifel<sup>1)</sup>. Ebenso wie es völlig abwegig ist, der Anflugnahrung für die rezenten Nunatakker eine entscheidende Rolle zuzuschreiben (mit Ausnahme nahezu vegetationslosen Jungschutts und der Firnoberfläche), kann das Vorhandensein einer pflanzlichen Nahrungsgrundlage auch in den eiszeitlichen Kleinrefugien des Alpeninnern nicht geleugnet werden. Wesentlicher ist die Voraussetzung, daß es den betreffenden Tierarten gelingen muß, innerhalb des kurzen Hochgebirgssommers ihre Entwicklung bis zu einem überwinterungsfähigen Stadium voranzubringen. Dabei ist nicht zu übersehen, daß bei den heutigen Verhältnissen derartige Lebensstätten

<sup>1)</sup> Nach Abschluß des Manuskripts gelangte mir noch die folgende Arbeit Zur Kenntnis: Merxmüller, H. u. Poelt, J., Beiträge zur Floengeschichte der Alpen. Ber. Bayer. Bot. Ges. 30, 1954: 91—106, 6 Karten. In dieser sehr leserwerten Studie, auf die näher einzugehen nicht mehr möglich ist, wird die inneralpine Eiszeitüberdauerung einer sehr erheblichen Anzahl von Kryptogamen- und einer beachtlichen Zahl von Phanerogamenarten aus guten Gründen angenommen. Bedeutsam auch für die vorliegende Studie ist unter anderem auch der folgend zitierte Hinweis der Autoren auf die Ansicht von H. Mortensen (Erdkunde 6, 1952: 145), „daß die eigentliche Abkühlung während der pleistozänen Kaltzeiten nur eine vergleichsweise dünne, in Europa nur etwa 2500 m mächtige Luftsicht betroffen hat — mit anderen Worten, daß die eiszeitliche Temperaturdepression nur in den tieferen Lagen existierte, in den höheren jedoch gleich Null war. Unter der Annahme dieser Inversion (der möglicherweise häufige Einbrüche kalter Luftmassen von Norden zugrunde lagen, die sich unter die Warmluft schoben) hätten also über 2000 oder 2500 m während der gesamten Eiszeiten den heutigen mehr oder minder ähnliche, wenn nicht identische Klimabedingungen geherrscht“.

zumindestens teilweise bedeutend früher ausapern als weniger ge- neigte in viel tieferen Lagen, und während dieser Ausaperungs- zeit durch die Rückstrahlung von den umgebenden Schneeflächen mikroklimatisch so günstig gestellt sind, daß die Wiederaufnahme des aktiven Lebens wesentlich früher möglich ist, als in vielen Tei- len der tiefer liegenden Grasheidenstufe, wozu noch die Zunahme der Einstrahlung in den größeren Höhen kommt. Auch die glazial- zeitliche allgemeine Verschlechterung der Lebensverhältnisse hat an dieser relativen Begünstigung derartiger Lokalitäten wohl nichts geändert. Offen bleibt die Frage, wie klein ein derartiges Gebiet noch sein darf, um die Erhaltung einer Population zu ermöglichen, eine Frage, die in anderem Zusammenhang erst unlängst von War- necke (1950) für Schmetterlinge aufgeworfen wurde, wozu ihn die Beobachtung einer Schmetterlingsart (*Cyaniris argiolus* L.) in ver- schiedenen Jahren immer an denselben Stellen eines kleinen Gartens von nur ca. 30 qm innerhalb dicht bebauten Gebietes veranlaßte, welches vor ca. 30 Jahren reines Wiesenland mit Hecken war, aus welcher Zeit die Art im erwähnten kleinsten Bereich offenbar er- halten blieb. Berichte über große Fundortskonstanz und enge lokale Begrenzung liegen z. B. in der entomologischen Literatur genügend vor, jedoch ohne Beachtung des erwähnten Gesichtspunktes. Selbst- verständlich ist dieses Minimiareal der Population artlich verschie- den, abhängig vom Nahrungsraum bzw. Jagdraum der Art, der ab- gesehen vom Verhalten vor allem von der Körpergröße abhängt, für die terrikolen Arthropoden also wohl so klein sein dürfte, daß die Größenordnung der inneralpinen Kleinstrefugien zumindest für solche Formen ausreichte.

Zu 1.: Das ursprüngliche Tierleben in der von dauernden Firnfeldern bedeckten und vom Eisstromnetz überflossenen Zone war natürlich vernichtet oder verdrängt (soweit ein Ausweichen möglich war); ihre postglaziale Wiederbesiedlung, welche die Arten aus je nach ihren Umweltsansprüchen mehr weniger weit abgelegenen Gebieten zurückbrachte oder auch neu einführte, stellte eine im Vergleich zum anzunehmenden präglazialen Reichtum der Fauna verarmte Tierbesiedlung der klimabedingten Höhengürtel wieder her, wobei den Klimaoscillationen entsprechend folgende Vertikaloszillationen ihrer Lage anzunehmen sind. Entsprechend der restlosen eiszeitlichen Verödung dieses Raumes enthält seine heutige Fauna vor allem Arten, denen eine ausgedehnte postglaziale

Erweiterung ihres Areals möglich war, wobei natürlich schon rein theoretisch von solchen peregrinen, allgemein verbreiteten Arten, die den einförmigen Charakter der Fauna dieses Gebietes bewirken, bis zu Formen, denen es von verschiedenen Refugialgebieten aus gelang, mehr weniger tief in dieses devastierte Gebiet wieder einzudringen oder schließlich solchen, die sich nur in alpinen Refugien finden, seien es die Massifs de refuge des Alpenrandes (Holdhaus 1932, 1954), oder Nunatakker des Alpeninnern, alle Übergänge zu erwarten sind. Anderseits ist es wohl Formen, die heute als euryöké Ubiquisten und Kosmopoliten erscheinen, trivialen Formen mit sehr großen Arealen, entsprechend ihrer Anspruchslosigkeit ebenso, wie es von gewissen trivialen Pflanzen anzunehmen ist (Merxmüller l. c.), möglich gewesen, die letzte Eiszeit an so zahlreichen Stellen, auch des Alpeninnern, zu überdauern, daß ihre postglaziale Wiederausbreitung so rasch erfolgen konnte, daß sich ein geschlossenes rezentes Areal ergeben hat, welches keine Auslöschungserscheinungen erkennen läßt (zahlreiche Collembolen, Milben, Spinnen, Nematoden). Ein Vergleich der Areale allein kann die Einwanderungsgeschichte solcher Formen daher nicht klären.

Die Oberfläche des glazialen Eisstromnetzes bot jedoch zumindest theoretisch allen jenen Organismenarten Lebensmöglichkeit, die auch heute noch nur auf Gletschern, Firn und perennierenden Schneeflecken leben. In den Alpen handelt es sich dabei vor allem um den Gletscherfloh (*Isotoma saltans* Nic.), dessen Kaltstenothermie durch die Untersuchungen von Steinböck (1931 b, 1939) belegt ist, in anderen Gletschergebieten der Erde können ihn jedoch Formen aus völlig anderen Tierstämmen ökologisch vertreten, wie der berühmte Gletscherwurm (*Mesenchytraeus solifugus* Emery u. a.) der Gletscher Alaskas bezeugt. Es besteht kein Grund, anzunehmen, daß *Isotoma saltans*, dessen Umwelt sich glazialzeitlich ja nicht verändert hatte, nicht auch die Oberfläche der damaligen Gletscher und Firnfelder belebt habe. Dafür spricht auch der Nachweis der Art weitab von ihren Hauptvorkommen in der stark vergletscherten Zentralalpenkette (Schladmingergletscher am Dachstein, auf sommerlichen Schneeflecken am Hochschwabgipfel und auf der Raxalpe; vgl. Franz u. Sertl-Butschek 1954). Dazu kommt noch die Mikrofauna des Kryokonits (Steinböck 1936). Der oben erwähnte Einwand von Holdhaus über das Fehlen von lebensermöglichtem „Anflug“ in dem weit von Grünland ent-

fernten Alpeninnern wird durch die Untersuchungen von arktischem Kryokonit widerlegt; auch die Tatsache, daß in manchen Jahren unsere Alpengletscher durch niedergeschlagenen Staub aus der Sahara gelb gefärbt sind, spricht dafür, daß die eiszeitliche Entfernung vom randalpinen und außeralpinen Grünland nicht zu groß war, um das Anwehen von pflanzlichem Detritus auszuschließen, ganz abgesehen davon, daß die Pflanzenbesiedlung der inneralpinen Nunatakker ebenfalls Detritus lieferte.

Zu 2.: Holdhaus (1954, p. 237) ist der Meinung, daß während der Eiszeit die präglaziale Höhlenfauna in den von einer einheitlichen Gletschermasse überdeckten Teilen Europas vollständig vernichtet worden sei, wobei er sich allerdings auf die Funde von Höhlenkäfern bezieht; nördlich der von ihm beschriebenen Nordgrenze, die in den österreichischen Alpen ungefähr der Draulinie entspricht, werden lediglich einige isolierte Vorkommen von echten Höhlentieren im Jura („zum Teil auffallend weit im Norden“) angegeben, sowie in zwei Bergmassiven des östlichen Teils der Nördlichen Kalkalpen: in den Grotten im Innern des Dachsteinmassivs (*Arctaphaenops angulipennis* Meixner (Koppenbrüllerhöhle, Mammuthöhle, Rieseneishöhle)) und in der Reichensteingruppe (*Arctaphaenops styriacus* Winkler (Bärenhöhle südl. Hieflau im Lugauer)) (vgl. Holdhaus 1954, Karte XXXVII). Letztere Gruppe liegt jedoch schon ganz am Rande der Vereisung und war größtenteils unvergletschert, ebenso wie Teile des ebenfalls randnah gelegenen Dachsteinmassivs. Der Fund einer *Koenemia* in den Spaltensystemen der Nordkette bei Innsbruck (Janetschek 1948 a, 1952), also mitten in einem Gebiet mächtigster glazialer Eisbedeckung, dem sich einige weniger auffallende Funde aus anderen Höhlen Nordtirols und Vorarlbergs anschlossen (Janetschek 1952), konnte bezeugen, daß die Zahl präglazialer Reliktarten in den Höhlen der Nördlichen Kalkalpen durchaus nicht so ganz gering ist. Dabei ist zu bedenken, daß die meisten dieser der phreatischen Fauna anzugehören scheinen, deren Vertreter nur selten und zufällig erbeutet werden, so daß die Zukunft noch manche Überraschung erhoffen läßt. Die Funde in der Nordkette bei Innsbruck haben jedenfalls den überzeugenden Nachweis erbracht, daß ein Überdauern der Eiszeit in Höhlen auch in Gebieten maximaler Eisbedeckung möglich war, falls nur die Gipfelzüge der entsprechenden spaltenführenden Gebirgsteile das Eis überragten.

Daran ändert auch die Darstellung von Vornatscher (1951, p. 235) nichts, der den Innsbrucker Fundort zum „Ostalpenrand“ zählt. Von besonderem Interesse ist eine zweite Gruppe von Tierarten, die sich heute einerseits in Höhlen finden (eine Reihe hielt man bis vor kurzem bzw. hält sie heute noch für ausgesprochene Antrobionten) und anderseits oberirdisch in Gebieten, die als Refugien in Betracht kommen, wobei im Zusammenhang mit dem Problem der inneralpinen Eiszeitüberdauerung besonders bemerkenswert ist, daß sich solche oberirdischen Fundorte nach meinen Erfahrungen in den hohen und höchsten Lagen des Alpenhauptkamms häufen. Von dieser eigenartigen Form disjunkter Verbreitung, die ich 1952 refugiocaval genannt habe, wird später noch die Rede sein.

Die Tierwelt der Höhlengewässer scheint, wie die reichen Funde von *Niphargus*-Arten und von *Asellus cavaticus* u. a. in den Nördlichen Kalkalpen zeigen, weniger eiszeitlich beeinflußt als die übrige Höhlentierwelt. Hier ist besonders auffällig das Vorkommen eines Höhlenturbellars im Höhlengebiet des Hohen Ifen im Bregenzer Wald (*Amyadenium* spec.), dessen nächste Verwandte aus Höhlen Spaniens und Südfrankreichs bekannt sind (Janetschek 1952).

Über die tierische Besiedlung des Grundwassers der ehemals eisbedeckten Alpenräume ist noch sehr wenig bekannt. Meine Schülerin Dichtl (1954) konnte anlässlich einer Untersuchung der Grundwasserfauna im Raume von Salzburg die überraschende Feststellung machen, daß 25% der angetroffenen Arten stygobiont waren, der überwiegende Teil dieser wurde im Salzburger Becken selbst erbeutet und nur einige wenige Arten wurden nur außerhalb der glazialen Hochstände bei Braunau gefunden, wie die Grundwasseroligochaeten *Phreonyctes gordioides* (Hartmann) und die neue Art *Trichodrilus macroporophorus* Hrabě 1954. Neben der Auffindung einer Reihe interessanter Amphipoden, von denen z. B. *Niphargus laisi* Schllbg. bisher nur aus dem Grundwasser der oberrheinischen Tiefebene bekannt war, ist aus dem Salzburger Becken neben einigen anderen Neufunden besonders bemerkenswert der Fund einer neuen *Nitocrella*-Art (*N. hofmilleri* Brehm 1953 a), da dieses Genus (welches damit erstmals für die Ostalpen nachgewiesen ist) als Abkömmling der marinen *Nitocra* aufgefaßt wird (Brehm l. c.). Anderseits konnten die aus Brunnen von Wien nach-

gewiesenen Genera *Bathynella* und *Parastenocaris* im Raume von Salzburg nicht festgestellt werden. Diese Befunde scheinen ein Hinweis, daß auch ein Teil der präglazialen Grundwasserfauna unter der Eisbedeckung persistieren konnte, jedoch läßt das derzeitige Fehlen einer Profilfortsetzung in das weiter nördlich anschließende Alpenvorland die Möglichkeit der wenigstens teilweisen Erklärung der Salzburger Funde durch postglaziale Rückwanderung nicht ausschließen. Im gegebenen Zusammenhang erscheint aber sehr bemerkenswert, daß Chappuis eine Population der bereits aus einer Höhle des Berner Jura (Grotte de Ver) aus der Schweiz bekannten Bathynellen, dieser hochinteressanten lebenden Fossilien, bei Samaden im Engadin in einer Seehöhe von 1700 m entdecken konnte (testa Brehm 1953 b), also in einem Gebiet, das eiszeitlich tief unter Eismassen begraben lag, wobei dessen hochalpine bis nivale Fauna bezeichnenderweise eine ganze Reihe von Formen mit eng begrenzter Verbreitung enthält, die als interglaziale bis präglaziale Relikte anzusehen sind.

Zu 3.: Die Besprechung der subterraren Lebensräume wurde vorweggenommen, da die Behandlung der möglichen Erhaltung von Tierarten aus prä- oder interglazialen Zeiten auf den Nunataksystemen des Alpeninneren den Kern dieser Mitteilung darstellt, dem ich mich nun zuwende.

Die Autoren, die sich selbst mit der Erforschung der Nivalfauna befaßten, haben sich alle für die Möglichkeit der Erhaltung einer Tierwelt auf Nunatakern des Alpeninnern während der Glazialzeiten ausgesprochen (z. B. Bäbler 1910, Handschin 1919, Janetschek 1949 a, 1952, Steinböck 1939 b). Auch Steinböck, dessen Ausführungen von Holdhaus (1954) in völlig anderem Sinne ausgelegt werden, ist (l. c. p. 70) der Meinung: „... alles spricht dafür, nicht das Geringste dagegen, daß während der für uns in Betracht kommenden Würmvereisung diese Nunataker ähnlich besiedelt waren wie heute ...“ Er ist lediglich der Auffassung, daß es weder heute, noch eiszeitlich eine endemische Nunatakfauna gegeben habe, sondern die Besiedlung der Nunatakker lediglich eine verarmte Fauna des Vorfeldes der Schneegrenze war (vgl. dazu p. 447), woraus er weiter schließt, daß die eiszeitlichen Nunatakker ohne wesentliche Bedeutung für die nacheiszeitliche Wiederbesiedlung des Hochgebirges waren. Da aber von so gewichtiger Seite wie Holdhaus (1954, p. 175 ff.) diese Ansichten als

unüberlegt und unrichtig bezeichnet werden, und ein Überdauern auf solchen Klein- bis Kleinstrefugien als äußerst unwahrscheinlich angesehen wird (l. c. p. 172), ist es erforderlich, diese Ansichten mit tiergeographischen Methoden (Fossilfunde stehen ja begreiflicherweise nicht zur Verfügung) zu begründen. Allerdings widerspricht sich Holdhaus (l. c. p. 36) selbst: „*Nebria atrata* und *angustata* sind subnival und es ist wohl höchstwahrscheinlich, daß sie im stark vergletscherten Gebiet auf Nunatakern zu persistieren vermochten“.

Eine Beantwortung der interessanten Frage, ob eine Überdauerung von Glazialzeiten an solchen Stellen tief im Alpeninnern nicht nur denkbar war, sondern tatsächlich anzunehmen ist, kann nur erhofft werden durch die Auffindung von Tierarten, deren heutige Gesamtverbreitung oder die inneralpinen Arealanteile eine genügend enge Bindung an eiszeitliche inneralpine Nunatakker zeigen, wobei eine sekundäre Beschränkung auf solche hochgelegene Fundorte durch Arealeinschränkungen im Zuge der postglazialen Wärmezeit ebenso auszuschließen wäre wie durch Konkurrenzwirkungen. Daher wird auch zunächst davon abgesehen, die Existenz auf die Nivalstufe beschränkter Arten an sich als Beleg heranzuziehen, um dem eventuellen Einwand von vornherein zu begegnen, derartige kältebedürftige Arten hätten sich glazial im Vorland von Gletschern und Firn in deren mehr minder unmittelbarer Nachbarschaft aufgehalten und seien mit dem Abschmelzen der Gletscher diesen unmittelbar folgend aus dem Vorland (Alpenrand oder -vorland) wieder in das Alpeninnere gelangt, wo sie durch die anschließende Wirkung der postglazialen Wärmezeit auf dessen höchste Lagen zurückgedrängt worden seien. Anderseits ist das Vorkommen von Beschränkungen von Artarealen auf rezente Nunatakker nicht zu fordern, da infolge des teilweise völligen postglazialen Gletscherschwundes damals die Möglichkeit einer aktiven Arealausweitung nach unten bestand, wie auch heute noch vor allem durch passive Verfrachtung; außerdem besitzen erhebliche Alpentäler, die glazial ausgedehnte Nunataksysteme darstellten, in der Gegenwart nur mehr eine ganz geringfügige Vergletscherung oder eine solche fehlt völlig. Umgekehrt aber aus dem Vorkommen einer Art auch im Vorfeld der rezenten Vergletscherung auf deren glazialzeitliche Hauptverbreitung im damaligen Vorfeld, zustandegekommen durch einen Gletschervorstoß parallel verlaufende

Arealverschiebung, schließen zu wollen, würde bei einer primär inneralpinen Form zur Annahme zwingen, daß sie, um einer Einschließung durch das entstehende Eisstromnetz zu entgehen, dessen Bildung mit erheblichen Wanderungsgeschwindigkeiten voraussehen müßte, was für terrikole Organismen schwer denkbar ist. Es wären also Verbreitungsbilder zu suchen, die historisch zu verstehen sind. Die Berücksichtigung nicht nur des Areals, sondern auch der Ethologie (Standortsstetigkeit, Homing behaviour, mangelnde Ausbreitungstendenz), wie Ökologie der betreffenden Arten versteht sich von selbst. Eine ausschließliche Beschränkung auf inneralpine refugialmögliche Gebiete ist dabei nicht erforderlich. Bei der Annahme einer voreiszeitlichen (interglazialen) allgemeinen alpinen Verbreitung würde durch die Entstehung des Eisstromnetzes die Auslöschung der Art in allen von ihm und dauernd von Firn überdeckten Gebieten verursacht, wobei theoretisch ein Überleben in allen ökologisch noch entsprechenden Übergangsbereichen bis in die Bereiche der Massifs de refuge denkbar bleibt. Die Beschränkung einer Art einerseits auf randliche Refugialgebiete und auf ein entsprechend zerrissenes inneralpines Areal andererseits, wie es eine Reihe von Arten zeigen, die Holdhaus als Rückwanderer auf weite Distanz bezeichnet, kann also, rein vom Areal aus gesehen, verschiedene Deutungsmöglichkeiten bieten. Andererseits ist der zentralalpine Endemismus für sich allein nicht notwendig historisch zu erklären, sondern bei vielen Formen weniger hoher Lagen wohl eine Folge des kontinentalen Charakters der Zentralketten, der eine entsprechende Arealformung bewerkstelligen kann.

Die große Zahl der eiszeitlichen Klimaoscillationen im Zusammenhang mit den verschiedenen Zufallsbeeinflussungen einer eventuellen Überdauerung würde von vornherein erwarten lassen, daß einerseits die Zahl von in Betracht kommenden Tierarten sehr gering ist und andererseits diese ein vielfach örtlich nur sehr begrenztes Vorkommen aufweisen werden. Das planmäßige Entdecken solcher, meist auch nur sehr kleiner und taxonomisch schwieriger Formen in einem so ausgedehnten Gebiet, wie es die Alpen darstellen, ist schon allein wegen der Geländebeschaffenheit, die beachtliche touristische Gefahren mit sich bringt, schwierig. Es ist also von vornherein nicht damit zu rechnen, daß ohne sehr langwierige und gefährliche ausgedehnte Aufsammlungen eine bedeutendere Zahl von Tierarten gefunden werden kann, die den theoretischen Be-

dingungen entsprechen. Für den prinzipiellen Nachweis, um den es sich hier handelt, genügen jedoch auch bereits Einzelnachweise. Selbstverständlich kann der berechtigte Vorwurf erhoben werden, daß zufolge des Fehlens extensiver Untersuchungen in der Nivalstufe, die ja nur stichprobenweise bekannt ist, die (horizontalen) Areale der dort gefundenen Formen nur sehr unzureichend bekannt sind. Die bessere Durchforschung der tiefer gelegenen Gebiete und die Untersuchung von Vertikalprofilen ergeben jedoch den durchaus möglichen Weg des negativen Ausschlusses, der immerhin jener Möglichkeit vorzuziehen ist, eine Diskussion des Problems solange zu verschieben, bis die Areale der in Frage kommenden Arten (welche festzustellen ja erst durch die Eröffnung einer solchen Diskussion möglich ist!) wirklich bekannt sind. Mir scheint jedenfalls besser, zukünftige Verifikationen hinzunehmen und weitere Untersuchungen anzuregen, als sich damit zu bescheiden, einzig gewisse Käfergruppen als soweit bekannt gelten zu lassen, daß sie für alpinergeographische Untersuchungen geeignet erscheinen. Dieses Verfahren scheint mir einen sehr schwerwiegenden Nachteil, der sich aus der Beschränkung auf die genannte Gruppe ergibt, methodisch mehr als auszugleichen. Bekanntlich setzen sich die nivalen Zoozoenosen in erster Linie aus Arachnoiden, Apterygoten und Dipteren zusammen, sowie aus verschiedenen Oligochaeten u. a. m. Zweifellos bestehen nun zwischen Käfern und Angehörigen dieser Gruppen große ökologische Unterschiede. Aus den an Käfern (unterhalb der Subnival-Nivalstufe) erhobenen tiergeographischen Befunden auf die Verhältnisse der Nivalstufe zu schließen, bedeutet also eine unzulässige Extrapolation, deren Fehlermöglichkeiten sicher erheblich größer sind, als der Verzicht auf eine „ausreichende“ Kenntnis der Areale der nivalen Arten, bei denen es vor allem auf die Vertikalverbreitung ankommt, die als genügend bekannt angenommen werden kann.

Ich beschränke mich auf die Auswertung eigener Erfahrungen, die anläßlich zumeist noch unveröffentlichter Untersuchungen hochalpiner bis nivaler Zoozoenosen in den Ost- und Westalpen<sup>2)</sup> gewonnen wurden und als deren Nebenprodukt diese tiergeographischen Schlußfolgerungen aufscheinen, vermehrt um einige Ergebnis-

<sup>2)</sup> Ihre Ermöglichung verdanke ich Beihilfen des österreichischen Bundesministeriums für Unterricht und des Institut français in Innsbruck. Mein aufrichtiger Dank sei auch an dieser Stelle nochmals ausgesprochen.

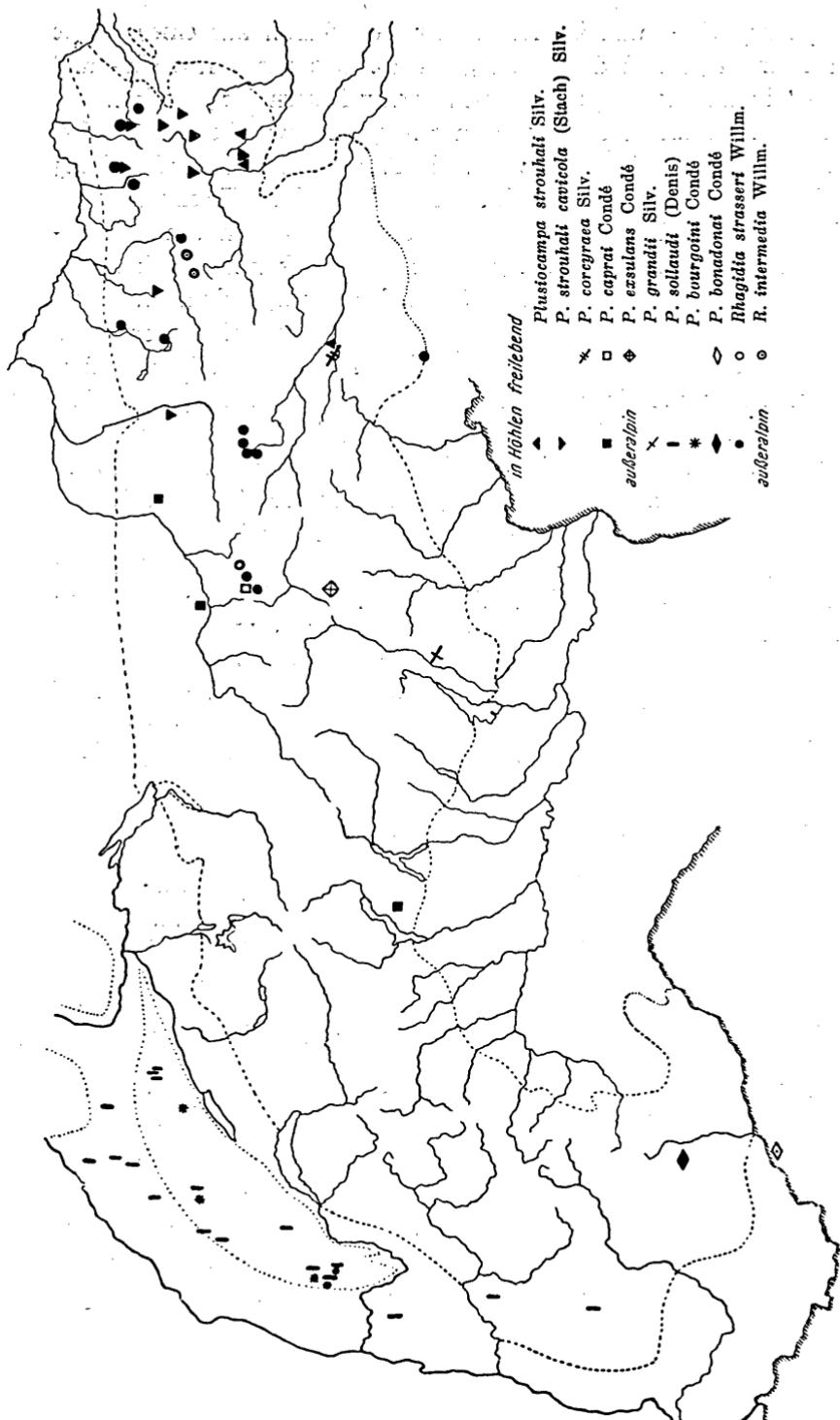
nisse von Untersuchungen meiner Schüler, die auf meine Anregung erfolgt sind. Hier sind vor allem die von Frau Dr. G. Haas-Krott und Dr. K. Schmöller erfolgten Untersuchungen in den Brennerbergen an der tirolisch-italienischen Grenze zu nennen, die ich dort vornehmen ließ, weil durch die botanischen Aussagen über dieses Gebiet (Handel-Mazzetti 1936) die Wahrscheinlichkeit positiver Ergebnisse groß erschien. Einiges liegt darüber bereits im Druck vor (Janetschek 1949 a, 1950, 1952, Schmöller 1952, 1953). Dem Nachteil einer solchen Beschränkung, der im Verzicht auf die Heranziehung mancher interessanter Art liegt, steht der Vorteil der persönlichen Kenntnis von Fundorten und -umständen der herangezogenen Arten entgegen.

Die klassische Lehre vom lebensvernichtenden Einfluß der Eiszeit auf die ursprüngliche Tierwelt der ausgedehnten inneralpinen Bereiche und deren teilweise Erhaltung lediglich in den Massifs de refuge (abgesehen von ihrer Erhaltung in außeralpinen Bereichen) fußt auf zwei Gruppen von Aussagen, einer positiven und einer negativen: Der Feststellung, daß eine erhebliche Anzahl von Tierarten streng auf die eiszeitlich unvergletscherten und unverfirnten Gebirge des Alpenrandes beschränkt ist, wird die mangelnde Feststellung von Formen entgegengehalten, die in analoger Weise auf solche Gebiete innerhalb des Alpeninnern beschränkt sein müßten, in denen eine Überdauerungsmöglichkeit von Glazialzeiten wenigstens theoretisch und zumindestens für Arten mit großer Toleranz und Plastizität anzunehmen ist. Falls eine Eiszeitüberwinterung im Alpeninnern stattgefunden hat, müßte dem randalpinen Phänomen der Massifs de refuge ein inneralpines Analogon gegenüberstellbar sein.

Daß solche Analogien in der Tat existieren, sollen die folgenden Beispiele aufzeigen. Die angewendete Gruppierung der Arten scheint mir zur Übersicht zweckmäßig, soll aber keine Typisierungen von Arealen präjudizieren.

1. *Refugiocavale Arten mit freilebenden hochalpin-nivalen Populationen im Alpeninnern* (vgl. Karte 3 und 4):

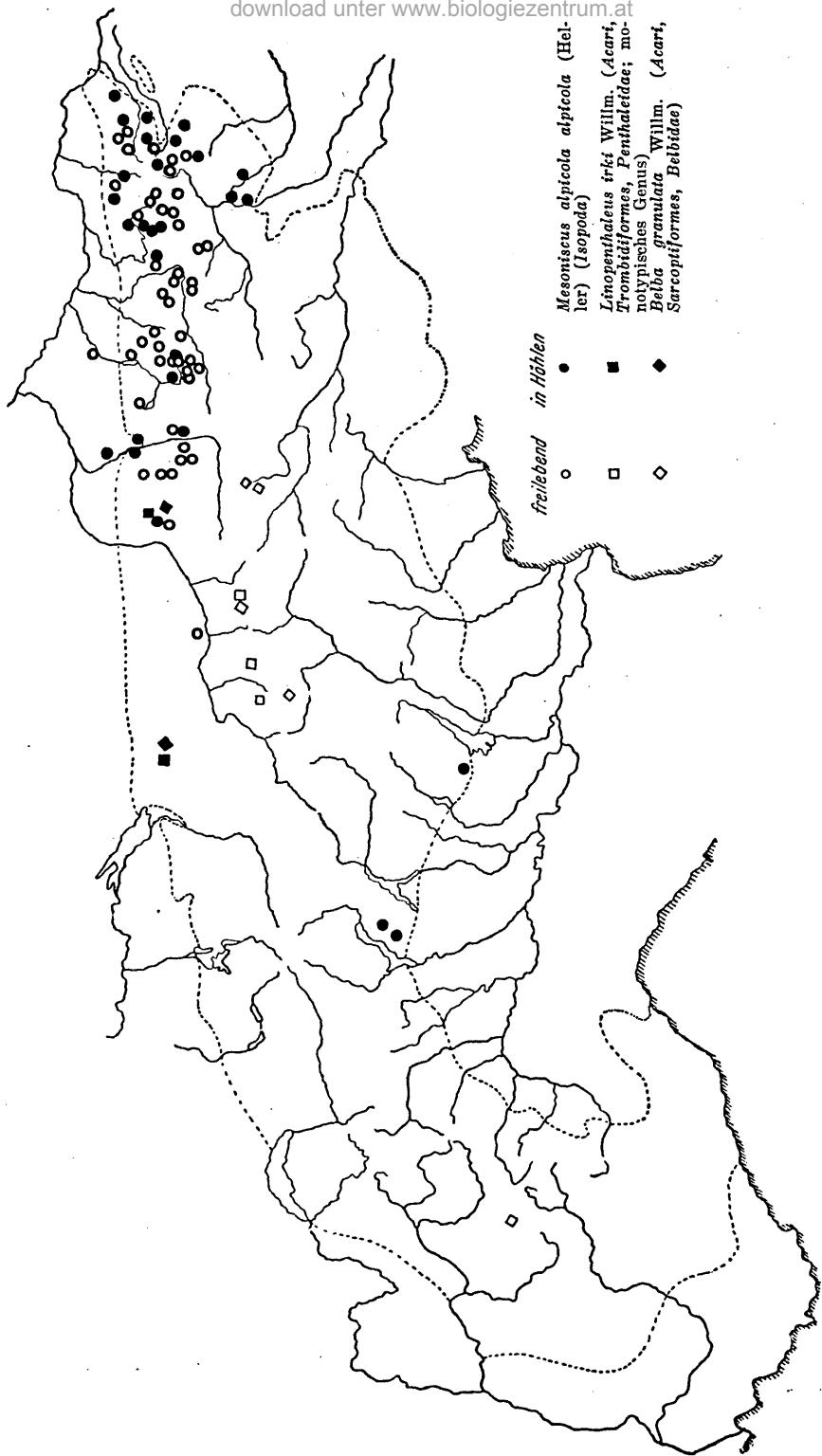
Die Verbreitung der *Plusiocampa*-Arten (*Diplura*) in den Alpen (Karte 3) bietet ein sehr bezeichnendes Bild. Die weitaus überwiegende Zahl der Arten ist antrobiont und bekannt aus Höhlen des Jurazuges, der Grande Chartreuse und südlich anschließend, der Südalpen und vor allem der Randbereiche der Ostalpen. *Plusio-*



Karte 3. Die Verbreitung der Gattung *Pluviocampa* Silv. (*Ins.*, *Diplura*) und von *Rhagidia intermedia* Willm. (*Acaria*) im Alpenraum, und gesamte Verbreitung von *Rhagidia strasseri* Willm. (Fundorte s. Anhang S. 495).

*campa caprai* ist nun interessanterweise bekannt aus einer Höhle der Lombardei und des Kaisergebirges, also aus einem süd- und nordalpinen Randrefugium, sowie aus dem Innern der Nordkette bei Innsbruck, inmitten des glazialen Eises, und zwischen diesen disjunkten Höhlenvorkommen wurde die Art oberirdisch (endogäisch) in den Grasheiden am Nordabfall des Wolfendorn (Brennergebiet) erbeutet. Bei *Pl. exsulans*, die freilebend hochalpin am Schlernplateau festgestellt wurde, liegt das nächste bekannte Vorkommen sogar außerhalb der Alpen in Höhlen der Herzegowina. *Pl. corcyraea* schließlich ist eine oberirdische Form, die innerhalb der Alpen nur aus der Gegend von Villach in Kärnten bekannt ist und ihre nächsten Fundorte in Südtalien und Korfu hat. Eine postglaziale Einnahme der endogäischen Standorte der refugiocavalen Arten, die sämtlich in Bereichen von inneralpinen Kleinrefugien liegen, scheint äußerst unwahrscheinlich. Condé ist zudem der Meinung, daß die Plusiocampen bereits voreiszeitlich zu Höhlenbewohnern geworden sind; *Pl. caprai*, die *Pl. strouhali* sehr ähnelt, hatte im zentralalpinen Teil ihres ursprünglich über die ganze Alpenbreite ausgedehnten Areals dazu infolge des Fehlens geologischer Voraussetzungen keine Möglichkeit; dabei ist denkmöglich, daß, was auch für andere ähnlich verbreitete refugiocavale Formen annehmbar ist, gewisse ökologische Bedingungen großer Höhen (Temperaturerniedrigung) für die Unmöglichkeit des Rückzuges in Höhlen einen Ausgleich boten.

Eine ähnlich disjunkte Verbreitung einerseits in Höhlen meist des Alpenrandes und anderseits in hochalpinen bis nivalen Lagen der inneren Alpenteile zeigen eine ganze Anzahl von Milben aus verschiedenen Gruppen, besonders der Gattung *Rhagidia*, deren Vertreter sowohl für Höhlen wie für nivale Zoozoenosen besonders bezeichnend sind. Karte 3 und 4 sowie Tabelle 1 zeigen eine Reihe solcher Formen, denen *Rh. janetscheki* als, soweit bekannt, ausschließlich nivale Form, angeschlossen ist. Die Häufung solch ähnlicher Verbreitungsweisen belegt das Phänomen der Disjunktion zwischen Vorkommen in Höhlen tieferer Lagen und Freilandvorkommen in eiszeitlichen Nunatakgebieten, das nicht durch postglaziale Wiederbesiedlungsvorgänge erklärbar scheint, sondern viel plausibler durch die Auslöschung der ehemals verbindenden Arealteile, sei es bereits durch präglaziale Klimaeinflüsse, welche durch Temperaturerhöhung die Areale auf Höhlenvorkommen und solche



Karte 4. Verbreitung einiger refugiocavaler Arthropoden (vgl. auch die Karten 3 und 5). (Fundorte s. Anhang S. 496.)

Tabelle 1. Verbreitung einiger Milbenarten

*Trombidiformes:**Rhagidia**dalmatina* Willm. 1939

## oberirdisch:

Glockner-Massiv;  
3000—3100 m  
Unterberg (N.-Ö.);  
Gipfelregion

## in Höhlen:

Jugoslavien,  
Dalmatien*intermedia* Willm. 1936  
(Karte 3)Zillertaler Alpen;  
Hohe Tauern;  
Gesäuse;  
Rottenmanner Tauern;O.-Sudeten,  
Mähr. Karst;  
Jugoslavien*janetscheki* Willm. 1953Zillertaler Alpen;  
subnival-nival*mordax* Oudemans 1906Zillertaler Alpen;  
nival (Det. nicht ganz  
sicher);  
Marchfeld (Jahn  
1950)Lüttich  
Triest  
(Wolf 1934)*strasseri* Willm. 1932  
(Karte 3)Zillertaler Alpen; ni-  
val (Janetschek)Alpenrand: NO u. O:  
Gesäuse;*strouhali* Willm. 1953Niedere Tauern,  
Geierkogel;  
Grasheide

Triestiner Karst

*vornatscheri* Willm. 1953Vorarlberg,  
Ifenstock;  
hochalpin (in Doline)Alpenostrand  
(Oberösterreich:  
Hermannshöhle)*Linopenthaleus*  
*irki* Willm. 1951  
(Karte 4)Ötztaler Alpen;  
Stubauer Alpen;  
Zillertaler Alpen;  
Hohe Tauern;  
hochalpin-nivalAlpenostrand  
(Vorarlberg:  
Ifenstock);  
Tirol: Kaiser*Sacoptiformes:**Belba**granulata* Willm. 1951  
(Karte 4)Dauphiné;  
Zillertaler Alpen;  
Hohe Tauern;  
extrem hochalpinAlpenostrand  
(wie bei *L. irki*)*Parasitiformes:**Veigaia**paradoxa* Willm. 1951Dachsteingebiet;  
Hochschwabgruppe;  
hochalpinAlpenostrand  
(Oberösterreich: Kop-  
pen, Koppenbrüller)  
Alpenostrand  
(Tirol, Nordkette:  
Knappenlöcher)

## Literaturhinweis:

Willmann 1951 a u. c. 1953; Franz 1943, 1950, 1954; Janetschek  
1952 und unveröffentlicht.

in höheren Lagen beschränkt haben, sei es durch die Überflutung der dazwischenliegenden tieferen Gebiete durch das glaziale Eisstromnetz. Ein ganz entsprechendes Verhalten zeigen eine Reihe von Collembolen, die außerhalb von Höhlen nur in höheren Lagen zu finden sind und von den Collembologen als Glazialrelikte in den Höhlen aufgefaßt werden, wie z. B. *Onychiurus perforatus*, *alticolus* und *Isotomurus alticulus* (Gisin 1943, 1953), denen u. a. auch *Hypogastrura cavicola* (Verbreitungsdaten bei Franz und Sertl-Butschek 1954) anzuschließen ist.

*Mesoniscus alpicola alpicola* (Heller), eine offenbar hygrophile pigmentlose, blinde Assel, zeigt, wenn die lombardischen Vorkommen bei der Nominatform einbezogen werden (vgl. Karte 4 u. Text dazu), ein disjunktes Areal einerseits in Höhlen der N-Lombardei, anderseits in Höhlen oder endogäisch unter tief in den Boden eingebetteten Steinen, in tiefen Schuttlagen, sogar im Wasser von Gebirgsbächen (Freude 1953), bzw. im Grundwasser (Dichtl 1954) der NO-Alpen von der Nordkette bei Innsbruck bis zum Alpenostrand; zwei Fundorte liegen im nördlichen Alpenvorland, der eine der beiden Funde stammt aus einem 4 m tiefen Schachtbrunnen (s. o.), über den zweiten Fund (Lambach; Pesta 1925) sind keine Einzelheiten bekannt. In tieferen Lagen ist diese Form fast ausschließlich in Höhlen zu finden, in höheren lebt sie endogäisch, je nach der Orographie des Gebietes in montanen bis hochalpinen Lagen, von 400 m (Strouhal 1947) bis gegen 2300 m (Nordkette bei Innsbruck). Freude (1953) gibt an, daß die Tiere in der warmen Hand und bei Sonnenbestrahlung rasch sterben. Der überwiegende Teil der Vorkommen liegt innerhalb der pleistozänen Vergletscherung. Andere Rassen der Art leben teils frei, teils troglophil in den Kalkgebirgen der Ostslowakei, Nordungarns, Rumäniens und Nordserbiens, sodaß die Art eine sehr weite, diskontinuierliche Verbreitung besitzt; ursprünglich war sie wohl, entsprechend ihrer angenommenen Kalkgebundenheit, zusammenhängend über die Kalkgebirge des östlichen Mitteleuropa verbreitet. Es wäre möglich, daß die Unterbrechung dieser ursprünglich zusammenhängenden Verbreitung bereits im Zusammenhang mit der Alpenerhebung vor sich ging (Verhoeff 1932, p. 387); solange die Kalkgebundenheit der Art nicht experimentell belegt ist, scheint die Verursachung durch den Einfluß der Eiszeit, z. T. auch durch Konkurrenzunterlegenheit gegenüber den größeren Höhlenasseln

der Gattung *Titanethes* im südostalpinen Raum (Strouhal 1951) wahrscheinlicher. Im gegebenen Zusammenhang ist erwähnenswert, daß *Mesoniscus* als monotypisches Genus (falls nicht *M. a. graniger* zur Art erhoben wird) der einzige mitteleuropäische Vertreter der Fa. *Mesoniscidae* ist, daneben kommt diese noch mit dem sehr nahestehenden Genus *Nematoniscus* mit zwei Arten in Südost-europa vor (vgl. Chappuis 1944). Entsprechend diesen eigenartigen Verbreitungsverhältnissen hat denn auch schon Strouhal (1947) die Meinung vertreten, „daß *M. alpicola* eine alteingesessene Assel der mitteleuropäischen Kalkgebirge ist, die bereits in der vor-eiszeitlichen Periode zumindest über die nördliche und südliche Kalkzone der Ostalpen ... weit verbreitet war, die Kältezeiten jedoch nur in den heute noch bewohnten Arealen überdauert und dort als ein präglaziales Relikt sich erhalten hat, ohne seither die Möglichkeit zu einer bemerkenswerten weiteren Ausbreitung gehabt zu haben“. Es erscheint ihm wenig wahrscheinlich, daß erst postglazial von den außerhalb der Vereisungsgrenze gelegenen östlichsten Vorkommen des Alpenostrandes aus eine Wiederbesiedlung der nördlichen Kalkzone erfolgte. Bei der anzunehmenden Eiszeitüberwinterung in den Alpen haben sicherlich die Höhlenpopulationen eine wichtige Rolle gespielt; teilweise ist eine postglaziale Wiedereinnahme oberirdischer Standorte durch Auswanderung aus Höhlen durchaus anzunehmen. Für jene oberirdischen Fundorte, für welche kein genügend naher Bezug zu Höhlenvorkommen vorliegt, ist jedoch ein Überdauern teils im randalpinen Refugialgebiet, teils aber auch auf eisumschlossenen Gebirgsaufragungen im Innern der Kalkhochalpen eher anzunehmen, wie z. B. vor allem für die Population auf der Nordkette bei Innsbruck, da der Nachweis der Art im Innern des Gebirgszuges bisher nicht gelang und die Annahme einer postglazialen Einnahme des Standortes eine nacheiszeitliche Überschreitung der Inntallinie zur Voraussetzung hätte, was durchaus unwahrscheinlich ist.

Während von *Mesoniscus a. alpicola* zahlreiche Freilandfunde bekannt sind, wurde von der sehr lange Zeit hindurch als echtes Höhlentier angesehenen Phoride *Triphleba aptina* Schin. erst vor 11 Jahren in den Kalkhochalpen der Steiermark (Gesäuse) eine oberirdisch lebende Population entdeckt (Schmitz 1948), für die entsprechendes anzunehmen ist, wie bei *M. alpicola*. Die Art ist sonst bekannt aus zahlreichen Höhlen von ganz Jugoslawien, von Kärn-

ten, Nieder- und Oberösterreich, der Steiermark, Nordtirols (bei Innsbruck) und Deutschlands (Oberpfalz und Oberfranken) (Janetschek 1952, Vornatscher 1951).

2. Den refugiocavalen Arten sind anzuschließen *Arten, die im Alpeninnern freilebend vorkommen, wobei ihre Fundorte eng an glaziale Nunatakgebiete gebunden sind, wogegen die übrigen Arten des Genus ausschließlich oder nahezu ausschließlich in Höhlen der Alpenrandgebiete oder sonstiger eiszeitlich unvergletschter oder nur wenig vergletschter Gebiete vorkommen.*

Ein Beispiel dafür bietet die Kleinspinnengattung *Troglohyphantes* (Karte 5). In der überwiegenden Mehrzahl sind die vielen Arten dieses Genus ausgesprochene Höhlenbewohner, nur einige wenige sind trogophil (3 Arten in Spanien und SW-Frankreich, je 1 in Jugoslawien, Deutschland und Ungarn) und einige sind freilebend: *phragmitis* in SW-Frankreich, *lucifugus* (s. auch unten) und *janetscheki* im Alpeninnern, sowie *croaticus* (Chyzer), der von Roewer (1942) zu *Troglohyphantes* gestellt wurde, in Kroatien. (Über die ebenfalls von Roewer als zu *Troglohyphantes* gehörig aufgefaßte „*Linyphia furcigera*“ Canestrini fehlen Angaben.) Das Verbreitungsgebiet des Genus erstreckt sich von der Iberischen Halbinsel über Mitteleuropa bis in den Balkan, wobei die einzelnen Arten meist nur von einer Höhle oder nur von dem betreffenden Höhlengebiet bekannt sind. Im alpinen Raum selbst finden sich im Bereich der Massifs de refuge der Südalpen eine Reihe von höhlenbewohnenden Arten, sowie am Nordalpenrand noch die vielleicht trogophile *tirolensis* in Höhlen des Kaisergebirges (Janetschek 1952), nördlich der Alpen sind noch zwei Arten aus Höhlen von Württemberg, Bayern und Schlesien bekannt geworden. Die beiden freilebenden Arten der Alpen zeigen nun das folgende Bild:

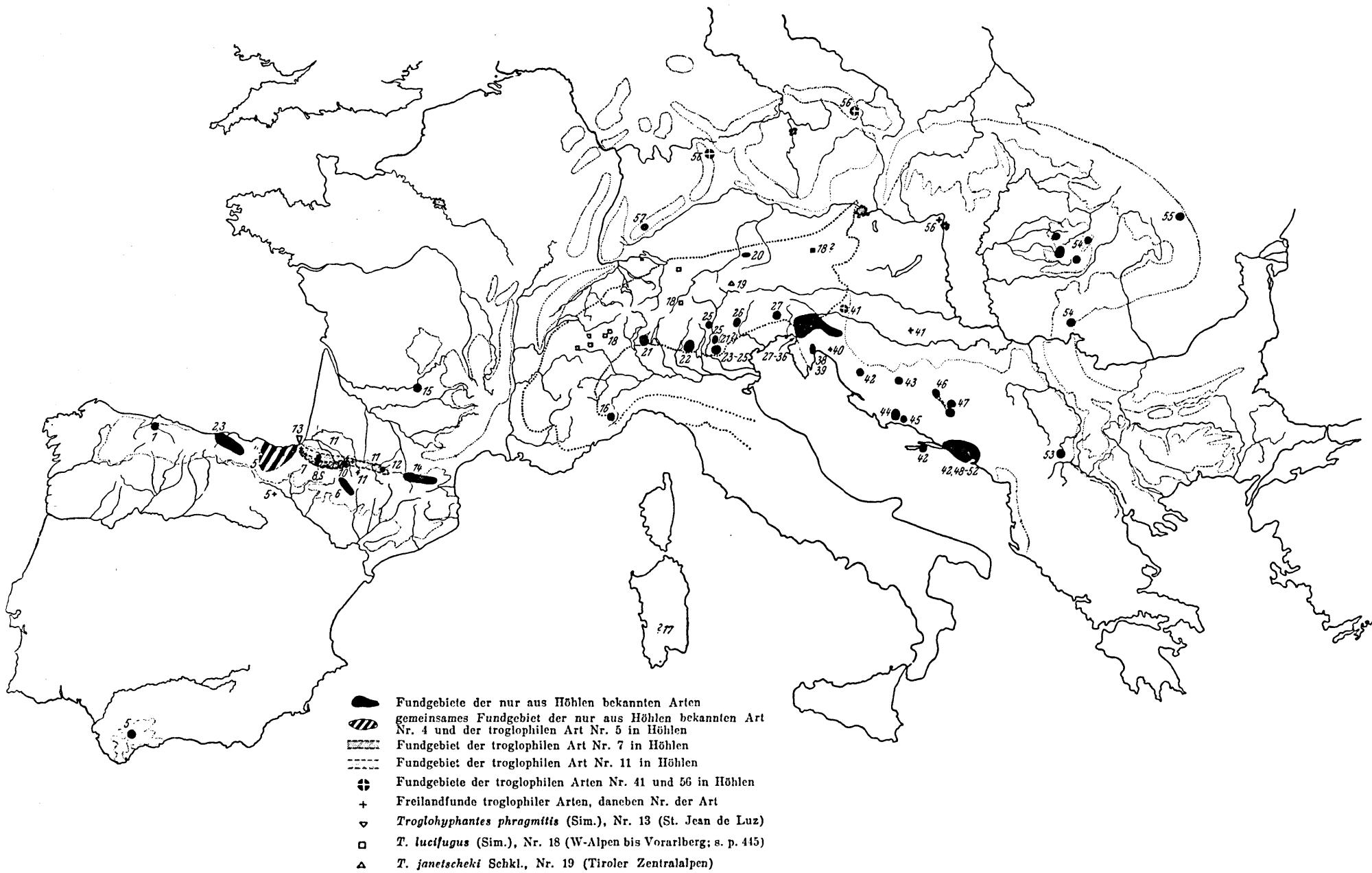
*Troglohyphantes lucifugus* ist seit langem von mehreren Stellen der westlichen Zentralalpen bekannt und wurde von mir noch am Gottesackerplateau im Bregenzerwald in Dolinen, in 1780 und 1910 m Höhe festgestellt. Dieser Fundort liegt im Bereich der nordalpinen alpenrandnahen Kleinrefugien, wie die Auffindung einer monotypischen endemischen Diplopodengattung (*Ischiolobus niger* Attems) belegt, die mir im gleichen Gebiet gelang (Janetschek l. c.). Die schweizerischen und norditalienischen Fundorte sind nicht genauer geschildert; soweit Höhenangaben vorliegen, sind sie in Höhen von 1600—2200 m, jedoch alle weit inner-

## Erklärung der Ziffern in Karte 5.

Die Zahlen bedeuten:

- 1 = *bolivarorum* Machado Spanien  
 2 = *cantabricus* (Sim.) Spanien  
 3 = *nyctalops* Sim. Spanien  
 4 = *alluaudi* Fage Spanien  
 5 = *furcifer* (Sim.) Spanien  
     (troglophil)  
 6 = *affirmatus* (Sim) Spanien  
 7 = *cerberus* (Sim.) SW-Frankreich  
     (troglophil)  
 8 = *pyrenaeus* Sim. SW-Frankreich  
 9 = *simoni* Fage SW-Frankreich  
 10 = *caecus* Fage SW-Frankreich  
 11 = *marquetti* (Sim.) SW-Frankreich  
 12 = *marquetti pauciaculeatus* Sim.  
     SW-Frankreich  
 13 = *phragmitis* (Sim.) SW-Frank-  
     reich (freilebend)  
 14 = *orphaeus* (Sim.) S-Frankreich  
 15 = *solitarius* Fage S-Frankreich  
 16 = *pluto* Cap. Piemont  
 17 = *furciger* (Can.) Sardinien? oder  
     Trento? (freilebend?; nicht loka-  
     lisert)  
 18 = *lucifugus* (Sim.) Alpen (frei-  
     lebend, p. p. troglophil?,  
     s. Fundorte)  
 19 = *janetscheki* Schkl. Tirol (frei-  
     lebend)  
 20 = *tirolensis* Schkl. Tirol  
 21 = *sordellii* (Pav.) Lombardei,  
     Trento?  
 22 = *gestroi* Fage Lombardei  
 23 = *lessinensis* Cap. Verona  
 24 = *ruffoi* Cap. Verona  
 25 = *zorzii* Cap Verona, Trento.  
 26 = *fagei* Roewer Idria  
 27 = *similis* Fage Krain (incl. s. *dubius*  
     Krat. 34, Sloven.)
- 28 = *jamatus* Roewer Idria  
 29 = *jugoslavicus* Krat. S-Slav.  
 30 = *polyophthalmus* (Joseph) Krain  
 31 = *typhonetiformis* Abs. u. Krat.  
     S-Slav.  
 32 = *anellii* Cap. Adelsberger Grotte  
 33 = *excavatus* Fage Triest, Sloven.  
 34 = *microps* Roewer Triest  
 35 = *gracilis* Fage Krain  
 36 = *spinipes* Fage Krain  
 37 = *confusus* Krat. Sloven. (nicht  
     lokalisert)  
 38 = *liburnicus* Cap. Liburn. Karst  
 39 = *goidanichi* Cap. Liburn. Karst  
 40 = *croaticus* (Chyzer) Kroatien  
     (?) freilebend)  
 41 = *diurnus* Krat. Slavonien  
     (troglophil)  
 42 = *affinis* (Kulcz.) Dalmatien  
 43 = *dalmaticus* (Kulcz.) Dalmatien,  
     Mazedonien  
 44 = *giromettai* (Kulcz.) Dalmatien  
 45 = *strandi* Abs. u. Krat. S-slav.  
 46 = *montanus* Abs. u. Krat. S-slav.  
 47 = *fugax* (Kulcz.) Bosnien  
 48 = *hadzii* Krat. S-slav.  
 49 = *salax* (Kulcz.) Herzegowina  
 50 = *lesserti* Krat. Dalmatien  
 51 = *troglodytes* (Kulcz.) Herzegowina  
 52 = *bayeri* Abs. u. Krat. S-slav.  
 53 = *kratochvili* Drenski 1935 S-slav.  
 54 = *herculanus* (Kulcz.) Rumänien  
 55 = *kulczinskii* Fage Rumänien  
 56 = *cavernarum* (LK) Fränk. Jura,  
     Sudeten; Karpathenbecken (dort  
     freilebend)  
 57 = *leptophantiformis* (Strand)  
     Württemberg.





Karte 5. Verbreitung der Gattung *Troglohyphantes* Joseph (Araneac, Linyphiidae). Erläuterung der Zahlen nebenstehend. Alpengrenze grob punktiert. (Fundorte s. Anhang S. 498.)



halb des glazialen Eisrandes. Immerhin kann man noch der Meinung sein, daß die Population von der Südseite des Gr. St. Bernhard und jene aus dem Berner Oberland bei Gadmen allenfalls noch durch eine postglaziale Einwanderung von Randrefugien bzw. Randnunatakkern aus, in denen selbst allerdings die Art nicht nachgewiesen ist, jedoch ausgestorben sein könnte, zu erklären sei. Für die Population im Schweizer Nationalpark fällt dies schwer. Nahe liegender ist jedenfalls die Erklärung, daß es sich um autochthone Reliktpopulationen einer ehemals mindestens über den gesamten zentralen bis nördlichen (Bregenzerwald) Bereich der Westalpen bis gegen die Ostalpen ausgedehnten Verbreitung handelt. Aus jüngster Zeit liegt nun noch ein als *T. lucifugus* beurteilter Fund eines ♀ aus der Ödlsteinhöhle im Gesäuse, also aus den NO-Alpen vor (Wiehle u. Franz 1954, p. 488). Dieses Höhlensystem liegt an der Grenze intensiver eiszeitlicher Vergletscherung der Alpen und ist faunistisch gekennzeichnet durch das Vorkommen des Höhlenkäfers *Arctaphaenops styriacus* (vgl. p. 430), des bislang endemischen Höhlendiplopoden *Polyphematis antrobius* Att. und der „antrobionten“ Milbe *Rhagidia strasseri* (Attems 1954, Holdhaus 1954, Franz 1951, 1954), die durch die Auffindung einer nivalen Population in den Zillertaler Alpen (s. o. p. 440) nun als refugio-caval erkannt ist. Die Meldung eines von dem bisher östlichsten Vorkommen (Bregenzerwald) so weit getrennten Fundes von *T. lucifugus* aus einer Höhle im Beginn des Bereichs der ostalpinen Massiven de refuge wirkt auch in Anbetracht der Ökologie dieses Fundes etwas überraschend und könnte annehmen lassen, daß es sich nicht um diese Art, sondern um die erst unlängst in Höhlen des Kaisergebirges entdeckte *T. tirolensis* handle, zumal nur ein Weibchen der Beurteilung zugrunde lag. Eine Überprüfung der Artzugehörigkeit an auch ♂♂ enthaltendem Material wäre daher wünschenswert.

Klarer liegen die Verhältnisse bei *T. janetscheki*, die bisher nur von zwei nivalen Nunatakstandorten des Hauptkammes der Zillertaler Alpen bekannt geworden ist. Trotzdem die beiden Fundplätze nur 1300 m Luftlinie voneinander entfernt sind, zeigen die Populationen spezifische ? Unterschiede, zu deren Klarlegung das Material jedoch unzureichend war. Ein Versuch, die dazwischen liegenden Hornspitzen auf das Vorhandensein der Art zu explorieren, schlug fehl, da wir schon nach kurzer Sammeltätigkeit ent-

lang des Grates in eine Gewitterwolke gerieten und mein Begleiter beim eiligen Rückzug über eine steile Eisrinne stürzte, sodaß die Exkursion abgebrochen werden mußte. Ausgedehnte Aufsammlungen in benachbarten Teilen der Zillertaler Alpen, ebenso wie in den Brenner Bergen und andernorts ließen die Art überall vermissen, sodaß wohl angenommen werden muß, daß sie nur kleine relikthafte Areale in den höchsten zentralalpinen Gebieten besitzt. Die geographisch nächstgelegene Art ist *T. tirolensis* aus den Höhlen des Kaisergebirges, doch gehört diese Fages Gruppe IV an, die in den Höhlen der Südalpen und des Karstes verbreitet ist und *T. polyopthalmus* aus Grotten von Krain zunächststeht. Auch zu der zweiten freilebenden alpinen Art, *T. lucifugus* ist sie nicht in Beziehung zu bringen, da diese der Gruppe V zugehört, die in S-Frankreich und im Karst verbreitet ist. Die *T. janetscheki* zunächststehende Art ist überraschenderweise *T. phragmitis*, die freilebend von St. Jean de Luz am Golf von Biscaya (am Ufer eines Teiches) bekannt wurde; die entsprechende Gruppe III ist sonst westlich und außer der genannten Art mit *T. affirmatus*, *coecus*, *marqueti* und *m. pauciaculeatus* in Nordspanien und Südwestfrankreich vertreten<sup>3)</sup>. Eine Ableitung von den geographisch zunächstliegenden Höhlenarten ist also nicht möglich; die morphologisch nächststehende, bezeichnenderweise ebenfalls freilebende Art ist von der zentralalpinen *T. janetscheki*, ebenso wie die anderen Vertreter der Gruppe III rund 1000 km entfernt. Einen solchen Befund durch postglaziale Arealverschiebungen erklären zu wollen, hieße wohl allen Gegebenheiten Gewalt anzutun. Da die Differenzierung des Genus in die zahlreichen, meist nur von einzelnen Höhlengebieten bekannten Arten einerseits und die zwei inneralpinen freilebenden Arten anderseits und die systematische Isolierung von *T. janetscheki* in Bezug auf die geographisch benachbarten Arten sichtlich hohen Alters ist, spricht wohl nichts gegen die Annahme, daß *T. janetscheki* ihre inneralpinen Standorte seit dem Tertiär in ununterbrochener Folge besiedelt. Zudem ist sie ihrer bekannten Verbreitung nach auf rezente, inneralpine Nunatakstandorte beschränkt. Doch würde an den Überlegungen nichts geändert werden, wenn die Art auch im Vorfeld der heutigen Gletscher noch aufgefunden werden könnte, wie viele andere, offenbar auch sehr

<sup>3)</sup> Die Kenntnis der Gruppeneinordnung und der morphologischen Beziehungen verdanke ich dem Autor der Arten, Dr. Schenkel †.

alte Arten, da eine postglaziale Arealausweitung nach unten hin durchaus im Bereich der Erwartung liegt (vgl. p. 432).

Ahnliche, wenn auch weniger auffällige Verbreitungsweisen zeigt das Opilionidengenus *Ischyropsalis* (*Ischyropsalididae*), dessen arealkundliche Bearbeitung jedoch noch aussteht. Auch die Opilionidenunterordnung *Laniatores* ist im Alpenbereich wenigstens in eisrand- bzw. alpenrandnahen Refugien mit freilebenden, offenbar alten Reliktformen zu finden (Janetschek 1950), die ähnliche Gattungsbeziehungen zu höhlenlebenden Arten im mediterranen Gebiet zeigen, wie die Vorgenannten. Auch die Diplopodenfamilie *Attemsiidae* enthält neben einer Reihe offenbar refugio-cavaler Arten in verschiedenen Genera entsprechende „Artenpaare“, wie eine Durchsicht der Verzeichnisse der Myriopoden der Ostalpen bzw. NO-Alpen von Attems (1949, 1954) ergibt.

Dieses unter Punkt 1 und 2 an Beispielen aufgezeigte Phänomene der Disjunktion zwischen Höhlenpopulationen einerseits und Populationen in hohen bis höchsten Lagen des Alpeninnern ist auffällig. Die wichtige Rolle, welche den Höhlen bei der Eiszeitüberwinterung zukommt, ist unbestreitbar, jedoch scheint der Versuch, das Zustandekommen der heutigen hochalpinen und nivalen Populationen sonst höhlenbewohnender Arten bzw. von Arten mit sonst höhlenbewohnenden Verwandten durch postglaziale Rückwanderungsvorgänge aus Höhlen allein erklären zu wollen (was abgesehen von anderen Schwierigkeiten in Anbetracht der geringen Verbreitungsmittel dieser Terrikolformen über teilweise sehr große Entfernungen vor sich hätte gehen müssen, ohne daß vermittelnde Populationen bekannt wären) durchaus gezwungen gegenüber der sich aufdrängenden einfachen Annahme der tatsächlichen Ausnutzung der theoretisch ganz offenbar gegebenen Überdauerungsmöglichkeiten der Eiszeit auf den sommerlich firnfrei gebliebenen Felsinseln der das Eisstromnetz überragenden Gipfelzüge.

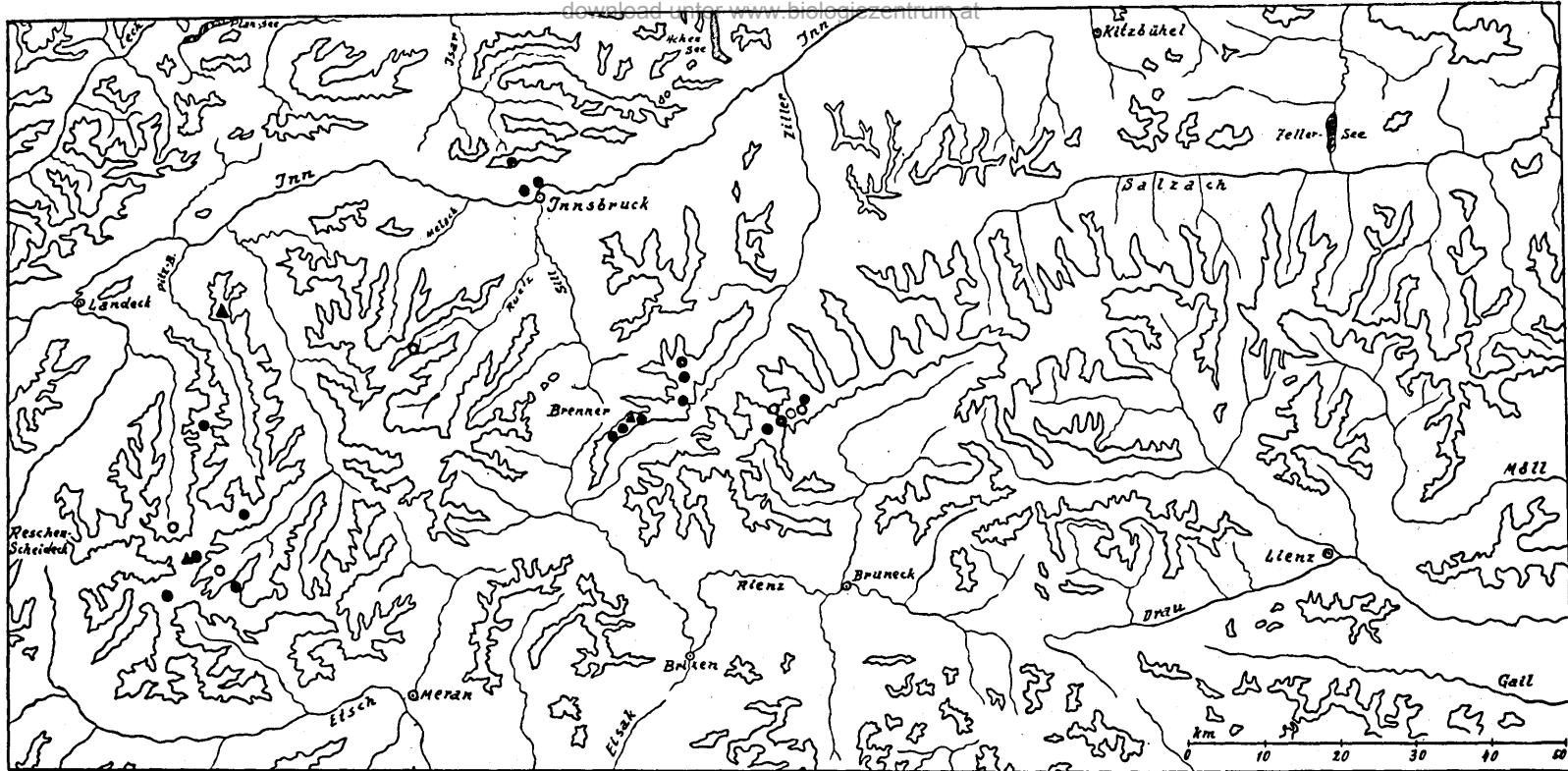
Es ist nicht beabsichtigt, auf das interessante Problem des Alters dieser bemerkenswerten Disjunktion einzugehen (vgl. p. 438), doch sei erwähnt, daß manches dafür spricht, daß eine entsprechende Differenzierung in Höhlenpopulationen und solche von Hochlagen teilweise nicht erst — wie man zunächst ohne weiteres der Meinung sein würde — eine Folge der Eiszeit ist, sondern bereits durch eine vorhergehende Warmzeit, also im Tertiär zustandekam; gewisse Formen der tieferen Lagen waren nur mehr in Höhlen kon-

kurrenz- bzw. existenzfähig, in den Hochlagen hingegen war ihnen die Beibehaltung der ursprünglichen terrikolen Lebensweise noch möglich, zumal in den zentralen Ketten infolge des geologisch bedingten Mangels an Spaltensystemen und Höhlenzügen eine Ausweichmöglichkeit in das Bergesinnere entfiel. Daß das Entstehen einer solchen merkwürdigen arealmäßigen und ökologischen Differenzierung sehr wohl auch ohne Eiszeiteinfluß denkbar ist, zeigt eine Beobachtung von P. Brinck (i. l.) aus Südafrika, der eine im Tiefland Transvaals höhlenbewohnende Amphipode auf den Gipfeln Basutolands in über 10.000 fts wiedergefunden hat.

*3. Hochalpine bis nivale Arten, deren rezente Areale inneralpin eine enge Bindung an eiszeitliche Nunataksysteme zeigen.*

Hierher gehört offenbar eine Reihe von alpin-endemischen Arten mit stark zerrissenem Areal, dessen Reduktion nicht auf Besonderheiten der postglazialen Wiederbesiedlung, wie auf Einwirkungen der postglazialen Wärmezeit, von Konkurrenzfaktoren oder Einflüsse des Untergrundes zurückgeführt werden kann. Sicherlich sind diese Arten mit besonderer Vorsicht zu beurteilen und teilweise wird eine Klärung nur durch Ergebnisse ökologischer Experimente zu erzielen sein, da in Einzelfällen die Unterscheidung, ob das bekannte rezente Areal ökologisch oder historisch zu verstehen ist, oft nicht leicht fällt. Es wäre sicher verfehlt, z. B. alle zentralalpin-endemischen Arten hier en bloc behandeln zu wollen, da zweifelsohne das Areal verschiedener zentralalpin-endemischer Grasheidentiere der Kontinentalität des Alpeninneren seine Entstehung verdankt. Andererseits wird gegenüber der Beschränkung auf sehr hohe Lagen oft der Einwand erhoben, daß sie durch die postglazial-wärmezeitliche Überhöhung der Höhenstufen und damit Biotopverlust oder Konkurrenzunterlegenheit gegenüber den hochgestiegenen Arten tieferer Lagen zu erklären sei. Man müßte den Nachweis erbringen können, daß die isolierten Einzelpopulationen von (zahlreichen) ökologischen Leerräumen umgeben sind, zu deren Erfüllung die Ausbreitungsfähigkeit der Art nicht ausreichte, oder, was die Konkurrenz anlangt, daß Populationen in verschiedenen Gebieten und Biozonen auszuhalten vermögen, deren postglaziale Disjunktion nur schwer verständlich erscheint. Es ist wohl am besten, das Für und Wider an einigen Beispielen zu erörtern.

*Lephthyphantes armatus* ist eine subnival-nival häufige Kleinspinne der Ötztaler und Zillertaler Alpen (Karte 6), sowie der Schweiz und N-Italiens, deren meiste Fundorte auf Nunatakkern über 3000 m liegen; unter 3000 m liegen nur wenige Angaben vor. Man könnte nun sagen, die Art ist postglazial den Gletschern unmittelbar gefolgt und wärmezeitlich auf die höchsten Lagen zurückgedrängt worden. Dem widerspricht, daß sie am Mte. Arvenis in den Karnischen Alpen (Stazione D: versante Sud, m. 1910. Detrito di grossi sassi di almeno 1 dm. l'uno, su poco terriccio. Caporaccio 1938) in nur 1910 m gefunden wurde, mit folgender Flora und Begleitfauna: *Festuca ovina*, *Cerastium* sp., *Silene quadrifila*, *Thymus serpyllum* (häufig!), *Campanula rotundifolia*-*Lepthyphantes pulcher*, *Ischnyphantes gulosus*, *Dicranopalpus gasteinensis*, *Ereynetes limacum*, *Achorolophus complanatus* (zahlreich), *Orchesella villosa*, *Tomocerus minor*, *Formica fusca lemansi*, *Myrmica sulcinodis*. Außerdem wurde die Art am Frau Hitt-Sattel b. Innsbruck, also in den Nördlichen Kalkalpen, in 2200 m Höhe in Grasheiden festgestellt und bemerkenswerter Weise zwei Populationen tief am steilen, muren- und lawinenbestrichenen Südabfall der Nordkette, bzw. an einer ausgesprochen xerothermen Lokalität an deren Fuß, also in 800—900 m (Ertl 1952). Die Entstehung dieser ist wohl sicher, ebenso wie das Vorkommen zahlreicher hochalpiner Pflanzen in Tallagen der dortigen Gegend durch passiven Transport von oben her zu erklären. Damit ergibt sich eine Toleranzbreite und Konkurrenzfähigkeit der Art, die eine sekundäre Beschränkung des inneralpinen Areals auf die eng an eiszeitliche Nunatakker gebundenen rezenten Standorte durch Einwirkungen der postglazialen Wärmezeit, wie durch Konkurrenzunterlegenheit, kaum erklären läßt. Ohneweiteres wird jedoch das Bild der bekannten Verbreitung verständlich, wenn wir annehmen, daß es sich um die eiszeitliche Einschränkung eines ursprünglich über einen sehr großen Teil der Alpen ausgedehnten Areals handelt, dem keine nennenswerte postglaziale Arealerweiterung gefolgt ist. Die geplante Überwachung der beiden Populationen in Tallagen bei Innsbruck wird zeigen, wie weit sich die Art dort halten kann, doch genügt auch schon der Fund vom Mte. Arvenis und von der Höhe der Nordkette bei Innsbruck, um die Annahme einer wärmezeitlichen Arealbedingtheit zu widerlegen. Selbst wenn auch, wie zu erwarten ist, die Zahl der Fundorte in den Südalpen sich vermehren wird, ist doch daraus

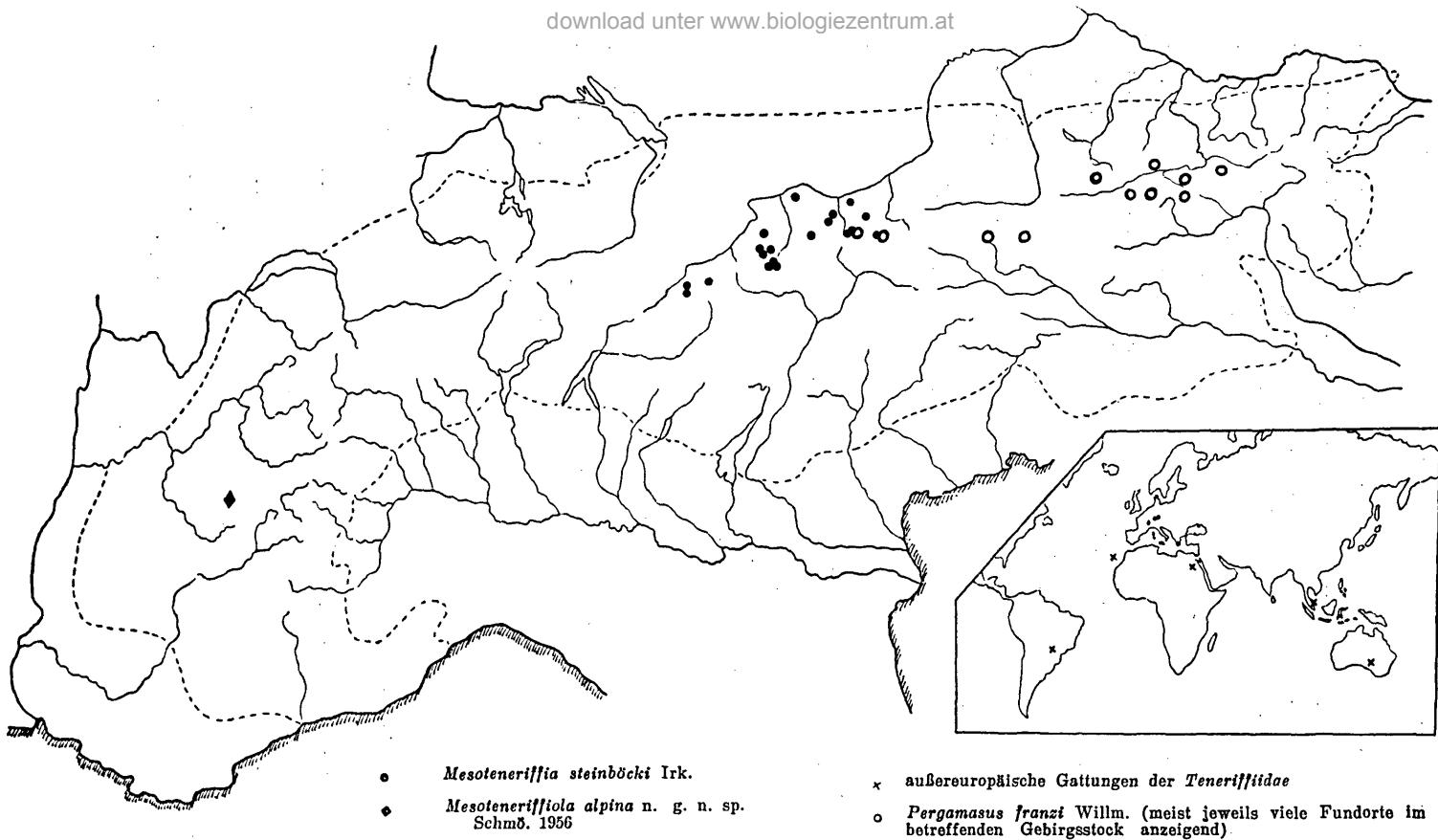


▲ *Diplocephalus (Hemistatus) rostratus* Schkl.  
(monotypisches Subgenus [Genus]; Gesamtverbreitung)

● *Lepthyphantes armatus* Kulcz. (außer den eingetragenen Fundorten noch Zentralschweiz und Karpathische Alpen; s. Fundortverzeichnis)

○ *Janetschekia lesserti* Schkl. (monotypisches Genus; außer den eingetragenen Fundorten noch im Wallis; s. Fundortverzeichnis)

Karte 6. Verbreitung einiger Kleinspinnen (Araneae, Linyphiidae) mit enger Bindung der Fundorte an eiszeitliche Nunatakker. Die Umrisse der vergletscherten und verfirnten Aufragungen über das Eisstromnetz sind stark umrandet; die anzunehmenden pleistozaenen Klein- und Kleinstrefugien sind innerhalb dieser Umrisse zu denken. Als Grundlage dieser und der Karte 8 diente das Original der Eiszeitkarte Tirols von R. v. Klebelsberg (1933, vgl. Karte 11), für dessen liebenswürdige Zurverfügungstellung dem Autor auch an dieser Stelle aufrichtig gedankt sei. (Fundorte s. Anhang S. 502.)



Karte 7. Verbreitung der Fam. *Teneriffiidae* (*Acari, Trombidiformes*) in den Alpen (Hauptkarte) und Gesamtverbreitung der Familie (Nebenkärtchen), sowie jene von *Pergamasus franzi* Willm. (*Acari, Parasitiformes*). Fundorte s. Anhang S. 502.)

keine Rückwanderung aus Massifs de refuge rekonstruierbar, da durch Profiluntersuchungen in den Zillertaler Alpen (Janetschek, Schmöller) die Beschränkung der Art auf die höchsten Lagen festgestellt ist, die, wie oben gezeigt, eben nicht wärmezeitlich bzw. postglazial bedingt sein kann. Anderseits liegen für eine Art, die in nivalen Lagen eine solche Abundanz zeigt, die glazialzeitlich verschlechterten Lebensumständen (vgl. dazu das p. 426 über das Ausmaß der Aufragungen über das Eisstromnetz Gesagte!) ganz offenbar noch im Bereich ihrer Toleranz, sodaß für eine „Verdrängung“ oder ihr Aussterben gar keine Begründung vorliegt.

Von Milben war bereits bei der Heranziehung refugiocavaler Arten mehrfach die Rede. Hier möge ein weiteres Beispiel genügen, andere folgen in einem späteren Zusammenhang (s. Punkt 5).

*Pergamasus franzi* (Karte 7) ist zwar erst durch die Untersuchungen von Franz (1943) entdeckt worden, seither jedoch in so großer Individuenzahl von so vielen Einzelfundorten bekannt geworden, daß seine Vertikalverbreitung gut beurteilt werden kann. Die Art ist aus dem Alpenhauptkamm von den Stubaier Alpen bis zum Hochschwab und von einigen Stellen der östlichen Kalkhochalpen nördlich des Längstales der Enns bekannt geworden, von den hochalpinen Grasheiden (abgesehen von einigen durch Wassertransport zu erklärenden tiefer liegenden Funden) bis zu den höchsten untersuchten Gipfeln (Turnerkamp, 3400 m, Janetschek); in den höchsten Lagen ist sie dabei häufig und sehr konstant. Von einer Konkurrenzunterlegenheit gegenüber Arten der Grasheidenstufe und einer postglazialen Arealeinengung kann also wohl nicht gesprochen werden. Anderseits ist die nivale Abundanz nach meinen Erfahrungen in den Zillertaler Alpen so groß, daß nicht einzusehen ist, wie eine glaziale Einengung ihres nivalen Lebensraums die Art in ihrem Bestand gefährdet haben könnte. Der Annahme einer Eiszeitüberdauerung auf all den entsprechenden Gipfelzügen vom Bereich der Massifs de refuge der NO-Alpen bis gegen die Ötztaler Alpen steht daher keine Schwierigkeit gegenüber; sie würde auch die Vorkommen nördlich der Ennstalllinie zwanglos erklären.

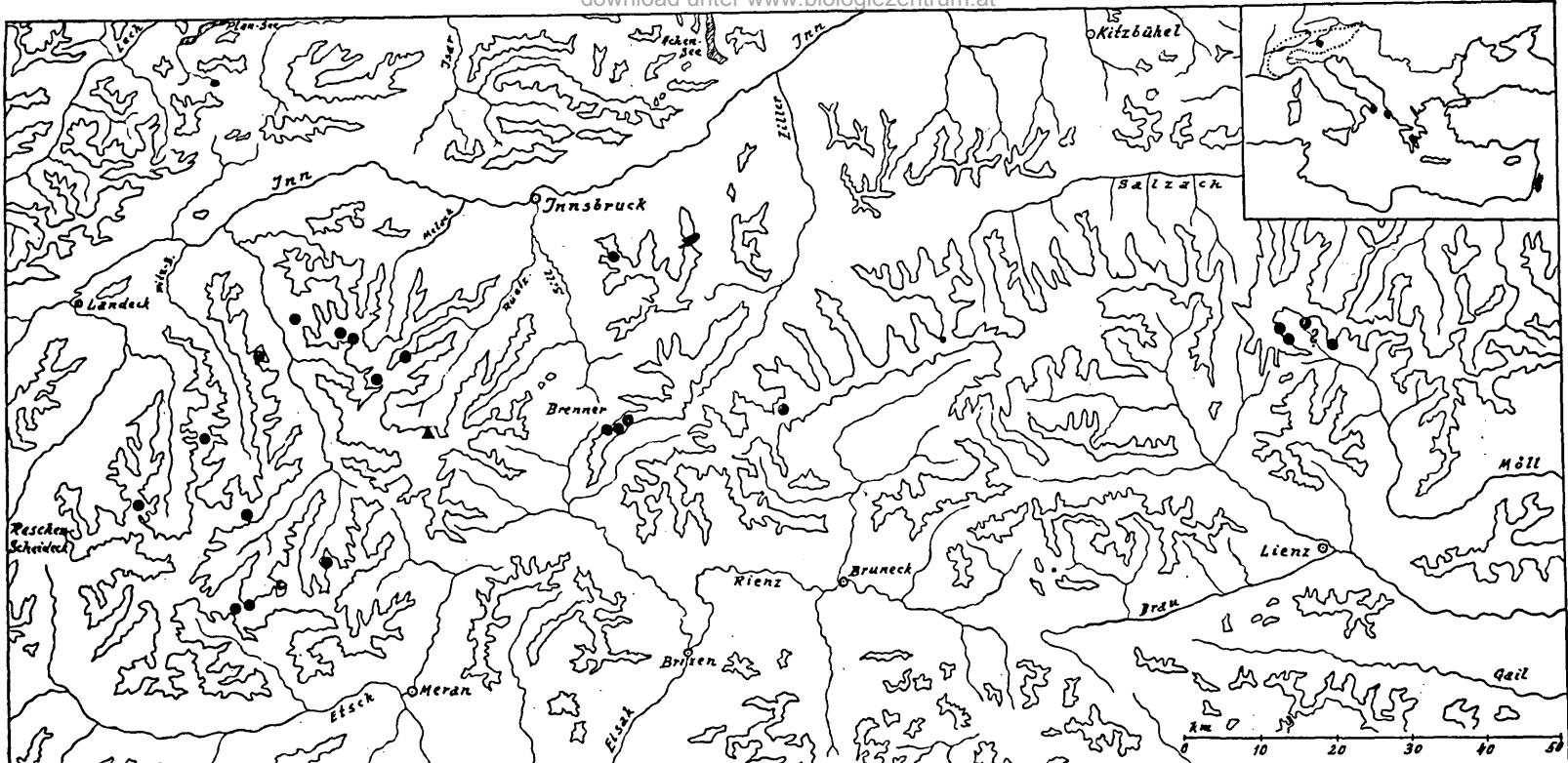
Unter den Pseudoscorpionen ist *Neobisium (N.) jugorum* (L. K.) zu nennen, das endemisch-alpin hochalpin ab 1700 m in den Westalpen, sowie in der Silvretta, den Öztaler und Stubaier Alpen verbreitet und in höheren Lagen häufig ist. In der Dauphiné konnte ich ihn sogar noch in einer Höhe von 3600 m feststellen (vgl.

Karte 13 Loc. 30 und Begleittext); der bisher höchste Fund. Das Tier kann nach meinen Beobachtungen in vegetationslosem Schutt großer Höhen leben, der lediglich Detritus enthält, welcher jedoch auch zahlreichen Milben, Collembolen, sowie Käferlarven (indet., *Leptusa?*), Diplopoden, Spinnen u. a. direkt und indirekt die Existenz ermöglicht (Dauphiné, Loc. 34, s. Karte 13 und Begleittext). Weiters ist *Toxochernes alpigenus* (E. Sim.) zu nennen, eine hochalpine Art der Westalpen, die Simon (1879) aus dem Wallis (sous les pierres à la limite de la végétation) beschrieb. Ich fand die Art in der Dauphiné ebenfalls extrem hochalpin (2740 m, Karte 13 und Text). *Neobisium (N.) delphinaticum* n. sp. Beier 1953 liegt bisher nur aus der Dauphiné vor, wo es von 2150 m (dort vielleicht von oben passiv durch Steinschlag hingelangt) bis an die Grasheidengrenze festgestellt wurde (Karte 13 und Text). Es handelt sich zweifellos um eine ausgesprochen hochalpine Form, die dem in den Dolomiten ebenfalls hochalpin vorkommenden *Neobisium dolomiticum* Beier sehr nahe steht (Beier 1953). Besonders für *N. jugorum*, aber wohl auch für die übrigen gilt die gleiche Argumentation, daß eine lebensbedrohliche glaziale Einengung ihres damaligen Lebensraums nicht anzunehmen ist. Der mögliche Einwand einer erst postglazialen Einschleppung in die hochgelegenen inneralpinen Standorte durch Phoresie entfällt wohl durch deren von Beier (1948) hervorgehobene Beschränkung auf Rindenbewohner und Gäste von sozialen Hymenopteren.

*Machilis fuscistylis* (Karte 8) möge als Beispiel für eine ganze Reihe in Frage kommender *Machilis*-Arten (*Thysanura*), mit sekundärem Ovipositor dienen. Schon das Genus *Machilis* erweist sich durch seine ausgesprochene Petrophilie und Bindung an die europäischen Gebirge und sein Vorkommen auf Korsika, das ich eben feststellen konnte, als sehr altes Faunenelement. Die Gattung ist dabei in zahlreiche Arten mit meist wenig ausgedehnten Arealen zerspalten. *Machilis fuscistylis* ist systematisch recht isoliert innerhalb der übrigen und streng zentralalpin-endemisch verbreitet, dort beschränkt auf grobes Blockwerk hoher Lagen, nur ausnahmsweise auch tiefer (ein Fundort, der durch außergewöhnlich tiefe Vorkommen auch anderer Arten hoher Lagen gekennzeichnet ist, liegt in nur 1500 m). In Höhen um 3000 m sind die Tiere teilweise überaus häufig, trotzdem sind nur ♀♀ bekanntgeworden, sodaß Parthenogenese anzunehmen ist; die nach allem bisher Bekannten die

Widerstandsfähigkeit (durch Polyploidisierungsmöglichkeit) erhöht. Ihre Nahrung sind Felsflechten und -moose. Diese oder vielleicht eine sehr nahestehende Art wurde von Franz (1943, sub *M. alpestris* n. sp. Stach i. l.) in den mittleren Hohen Tauern auch in Moränen gefunden, wobei Franz angibt, daß sie vor allem im groben Moränenblockwerk unmittelbar ober dem Eis vorzukommen scheine. Dies stimmt mit meinen Erfahrungen überein, daß sie auf Grundmoränen bzw. Schutt nicht genügend großer Dimensionen der Blöcke fehlt. Sie wird in den randlichen Teilen von Blockfeldern, wo die Schuttbrocken kleiner werden, und in tieferen Lagen, von anderen Arten abgelöst. Nun ist durchaus denkbar, daß die Art eiszeitlich überall dort tiefer gegangen ist, wo Blockwerk genügender Größe vorhanden war, wie auf der Oberfläche von Blockgletschern z. B., doch scheint mir schwer annehmbar, daß eine Kette derartig ausgeprägter Biotope die Tiere bis in das Vorland der Vergletscherung hinaus und beim Abschmelzen der Eiszeitgletscher wieder zurückgeführt haben solle, noch dazu, ohne in nördlichen oder südlichen Alpenteilen, die genügend ökologisch adäquate Lebensstätten bieten, Populationen zu hinterlassen. In diesen Gebieten sind jedoch bisher nur andere, systematisch fernstehende Arten gefunden worden.

Aufschlußreich ist auch ein Überblick über die *Machilis*-Arten mit primärem Ovipositor (Janetschek 1949 b, 1950/51, 1953, 1954; Riezler 1941, Wygodzinsky 1941). Die 12 bis jetzt beschriebenen Formen verteilen sich wie folgt: 1 in Spanien, 1 in Albanien, 1 in Mittelitalien; dem ostschweizerischen Refugialgebiet sind 5 Arten zuzurechnen, die zum Teil vielleicht subspezifisch vereinigt werden können (*robusta* Wygod., *vallicola* Wygod., *inermis* Wygod., *nigrifrons* Wygod., *Machilis* spec. aff. *poenina* Janetsch. 1954), im Tessiner Refugium lebt *plurianulata* Wygod., wogegen die folgenden Arten bisher nur von je einem tief im stark vergletscherten Gebiet gelegenen Fundort bekannt sind, der ein eiszeitliches Nuniatakgebiet war: *friderici* Janetsch. (Dauphiné, 2900 m, s. Karte 13 u. Begleittext); *ladensis* Janetsch. (Silvretta, Gipfel des Piz Lad, 2811 m); *anderlani* Rzl. (Lechtaler Alpen, Ob. Grubenspitze, 2600 m). Die verbleibende *M. poenina* Wygod. wurde an mehreren Fundorten der südlichen Seitentäler des Rhônequertales vom Gr. St. Bernhard bis in das Saas-Tal festgestellt, leider fehlen Aufsammlungen vom entsprechenden Alpensüdrand, sodaß



● *Machilis fuscostylis* Rzl. (Machilinae)

▲ *Charimachilis relicta* Janetsch. (Praemachilinae)

Karte 8. Verbreitung zweier Felsenspringer (Thysanura, Machilidae) mit enger Bindung der Fundorte an eiszeitliche Nunatakken (vgl. Karte 6). Das Nebenkärtchen zeigt die Verbreitung der Gattung *Charimachilis* Wygod (Fundorte s. Anhang S. 503.)

vorerst über diese nichts ausgesagt werden kann. Jedoch war das Zermatter Gebiet sicher ein Nunataksystem mit beachtlichen Refugialfunktionen. Für die übrigen eben genannten, offenbar nur sehr lokal inneralpin verbreiteten Formen besteht derzeit keine Möglichkeit, eine erst postglazial erfolgte Besiedlung ihrer Standorte anzunehmen. Das gegebene Bild einer Zerlegung der Artengruppe einerseits auf Formen in Massifs de refuge und anderseits auf jeweils andere Formen in weit voneinander getrennten inneralpinen Nunatakgebieten spricht für eine Artbildung durch lange Isolierung der einzelnen Verbreitungsgebiete. Bisher ist in keinem Gebiet, welches glazial vom Eisstromnetz bedeckt war, d. h. keine Refugialmöglichkeit bot, eine *Machilis*-Art mit primärem Ovipositor gefunden worden. Das Bild ähnelt durchaus dem der zerrissenen Verbreitung des Käfers *Apion bonvouloiri* (p. 459 u. Karte 9) und des Schmetterlings *Scioptera tenella* (p. 465 u. Karte 10), nur daß es sich bei den genannten Machiliden der Einzelareale um verschiedene Arten handelt.

Außerordentlich bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang die mir erst jüngst gelungene Feststellung eines für die Thysanurologie Europas geradezu sensationellen Vorkommens einer anderen Machiliden-Art auf einem eiszeitlichen Nunatak der Tiroler Zentralalpen (Janetschek 1954 b). Es handelt sich um eine neue Art aus einem nur in wenigen Vertretern ostmediterran bekannten Praemachilinengenus, *Charimachilis relicta* m. (Karte 8), wozu zu bemerken ist, daß diese ganze Unterfamilie die Alpen nur mit einer einzigen, in großen Teilen Europas, und wahrscheinlich bis weit nach Skandinavien hinauf verbreiteten Art eines ganz anderen, systematisch weit abstehenden Genus, *Dilta hibernica*, berührt; dabei ist diese auch nur in lokalklimatisch günstigen Tallagen wärmerer Alpenteile zu finden. Das Genus *Charimachilis* steht innerhalb der übrigen derzeit zu den Praemachilinen gestellten Genera recht isoliert, so hat es die ihm eigentümliche Ocellenform nur mit dem japanischen Genus *Pedetontinus* gemeinsam. Es ist kaum denkbar, daß ein taxonomisch so auffälliges Tier mit einer Körpergröße von immerhin mindestens 8 mm (ohne die Terminalanhänge) allen Thysanurologen, die sich besonders in den letzten 15 Jahren teilweise recht intensiv mit der Erforschung der Thysanurenfauna der Schweiz und Österreichs befaßt haben, entgangen sein sollte. Mir selbst lag erst kürzlich noch eine Kollektion aus den Dolomiten vor,

wo ich auch selbst einiges aufsammeln konnte und eine recht umfangreiche aus den NO-Alpen, und auch darin fehlten Praemachilinen wie aus Nordtirol überhaupt. Wenn auch die Thysanurenfauna der Alpen sicher noch unzureichend erforscht ist, kann doch gesagt werden, daß in tieferen Lagen dieses Tier fehlt. Es kann kaum bezweifelt werden, daß es sich um eine Form mit einem auf sehr hohe Lagen beschränkten Areal handelt, von dem heute wohl nur mehr lokal verbreitete Populationen existieren. Die Luftlinienentfernung zum nächsten Gattungsangehörigen beträgt nahezu 1000 km, zur morphologisch nächststehenden Form aus Griechenland sogar über 1400 km. Jedoch ist anzunehmen, daß die Gattung auch noch in den Gebirgen Jugoslaviens aufgefunden werden wird, wodurch sich diese Entfernung wesentlich vermindern würden. Dieses Vorkommen einer nach aller bisherigen Kenntnis absoluten Fremdlinge in unserer Tierwelt in seiner Beschränkung auf zentralalpine hohe Lagen, die eiszeitlich Refugialmöglichkeiten für Tiere mit der Ernährungsweise der Machiliden boten, ist durch postglaziale Wiederbesiedlungsvorgänge nicht deutbar. Auch eine Einwanderung in einem späten oder frühen Interglazial kann in Anbetracht der systematischen Isolierung kaum angenommen werden, wogegen die Annahme, daß es sich um einen Rest des tertiären Grundstocks der Alpenfauna handelt, diesen Fund ebenso zwanglos erklärt, wie dies bei den freilebenden inneralpinen Plusiocampen und *Troglohyphantes*-Arten der Fall ist, sowie bei den freilebenden *Laniatores* der Kleinrefugien und Massifs de refuge der Nordostalpen.

Sehr interessante Belege für eine Überdauerung von Glazialzeiten innerhalb der Alpen geben auch eine Reihe von Käfern, vor allem Curculioniden und Staphyliniden. Diese Befunde sind umso wertvoller, als es sich gerade um Vertreter jener Tiergruppe handelt, die von den Anhängern einer eiszeitlichen praktisch völlig Devastierung des Alpeninneren zur Beweisführung herangezogen werden; ich erinnere jedoch daran, daß selbst Holdhaus, wie bereits zitiert, für höchstwahrscheinlich hält, daß die subnivalen Arten *Nebria atrata* und *angustata* im stark vergletscherten Gebiet auf Nunatakkern zu persistieren vermochten. (Vgl. die Karten Holdhaus 1954, T. VI (*N. atrata*) und Bäninger 1943 (*N. angustata*)). *Nebria bremii* (Karte 9) wird jedoch von Holdhaus (1954, p. 36) als Rückwanderer auf weite Distanz aufgefaßt, sie habe weite Teile des devastierten Areals wiederbesiedelt. Nun

ist *N. bremii* ebenso ungeflügelt wie *angustata*, lebt wie diese unter Steinen, meist am Rande des Firns und von Schneeresten oder an von Schmelzwasser durchrieselten Geröllhalden und ist kaum unter 2000 m anzutreffen, der höchste Fundort liegt am Oldenhornsgipfel (3126 m) in den Berner Alpen (Bänniger 1943; bei weitem der höchste Punkt, an dem dieser Autor je einen Carabiden gefunden hat. Ich fand übrigens eine *Nebria germari* unmittelbar auf dem Gipfel des Olperer (Zillertaler Alpen), 3480 m!). *N. bremii* ist in den ganzen nördlichen Alpen von den Berner bis in die Nordtiroler Kalkalpen verbreitet, südlich des Inntals in den Stubaier Alpen (Serleskamm u. Kalkkögel); sonst bildet die Linie Rhône—Rhein—Graben, Hinterrhein—Inn die Südgrenze. Nun konnte ich die Art im Kaisergebirge zusammen mit *N. germari* in der lichtlosen Tiefe des Estendorferschachtes am Scheffauer ca. 50 m unter Tag erbeuten. Ebenso wie die Funde südlich des Inn in den Stubaier Alpen würde diese isolierte Fundstelle im Kaisergebirge von den Koleopterologen als überraschend empfunden, da die großen Flusstäler für die Hochgebirgsfauna wichtige Faunengrenzen sind, während die Gebirgskämme als Faunenscheiden keinerlei Bedeutung besitzen (Holdhaus 1954, p. 171). Man mag wohl für die Schweizer Populationen und jene der Nördlichen Kalkalpen (wie in Karte 9 ange deutet) eine Rückwanderung aus den vorgelagerten Randrefugien und randnahen Nunatakgebieten annehmen (was allerdings ökologisch in einem gewissen Widerspruch zur Annahme von Holdhaus steht, daß für *N. angustata*, die ähnliche Ökologie zeigt und in der Schweiz südlich der erwähnten Linie mit *N. bremii* vikariert, die Überwinterung auf Nunatakern höchstwahrscheinlich sei). Die postglaziale Überschreitung des Inntals und damit die Erklärung der Stubaier Populationen durch Rückwanderung von Norden her anzunehmen, fällt ebenso schwer wie für die Kaisergebirgspopulation. Die Annahme einer postglazialen Rückwanderung von Vorfeldpopulationen aus rechts des Inn würde nicht verstehen lassen, daß die Art in den Zillertaler Alpen fehlt. Die Annahme einer Bindung an Kalk würde wieder nicht erklären lassen, daß eine Einwanderung vom Kaisergebirge aus über die Gebirgszüge südlich des Inn in die Stubaier Kalkgebiete erfolgt sein könnte. Die zwangloseste Erklärung für die Tiroler Populationen südlich des Inn scheint mir daher die Annahme einer wenigstens letzteiszeitlichen Überwinterung auf den betreffenden Gebirgsstöcken, die das Eis-

stromnetz soweit überragt haben, daß der anspruchslosen Art Lebensmöglichkeit gegeben war, zumal die dem ostalpinen Arealteil vorgelagerten Massifs de refuge, die teilweise noch mitten in der Vorlandvergletscherung gelegen waren, und von denen aus die Rückwanderung in die Nördlichen Kalkalpen möglich erscheint, auch nicht wesentlich günstigere Verhältnisse geboten haben dürften.

Wesentlich klarer sind die Verhältnisse bei dem Curculioniden *Apion bonvouloiri* (Karte 9). Dieses winzige ungeflügelte Insekt zeigt eine sehr disjunkte Verbreitung, teils in Massifs de refuge der Nordalpen (Rothorn bei Brienz) bzw. der Südalpen (Bergamasker Alpen, Mt. Grigna), anderseits in den Cottischen Alpen, wo einige Fundorte dem Eisrand noch recht nahe liegen; eine Reihe anderer, voneinander weit entfernter Fundorte liegt jedoch inmitten des stark vergletscherten Gebietes, wie der Mt. Cenis, Fiery d'Ayas im oberen Aostatal, sowie Gornergrat und Riffelberg im Wallis. Ich selbst fand die Form neu für Frankreich in zahlreichen Exemplaren an zwei nivalen Nunatakstandorten der Dauphiné, in der Ostwand des Pic Coolidge in 3450 m und am Col du Clot des Cavals, in 3170 m. (Vgl. Karte 13 u. Begleittext.) Es scheint mir für keinen der im eiszeitlich stark vergletscherten Gebiet gelegenen Fundorte möglich, ihn durch postglaziale Rückwanderung von einem in Massifs de refuge gelegenen Areal aus zu erklären. Das ganze vorliegende Verbreitungsbild dieser hochalpin-nivalen Art spricht vielmehr für eine Zerreißung eines ursprünglich über die ganze Breite der Westalpen ausgedehnten Areals in Randpopulationen in den Massifs de refuge einerseits und in an eiszeitliche Nunatakstandorte gebundene Populationen in sehr hohen Lagen anderseits, wo sie unter Steinen und in den Polstern der Nivalpflanzen so versteckt lebt, daß sie in einem Fall nur durch Auslaufenlassen einer Probe von *Saxifraga oppositifolia* im Gesiebeautomat zu erbeuten war. Das vom Eisstromnetz bedeckt gewesene devastierte Zwischengebiet konnte sie offenbar noch nicht wieder besiedeln. Daß die Art ehemals auch weit über den Alpenbereich hinaus verbreitet war, wird belegt durch die von Mittelfrankreich beschriebene var. *georgeli*, die dort an *Lathyrus silvestris* gefunden wurde. Ich bin der Überzeugung, daß es bei Anwendung der entsprechenden Untersuchungsmethodik gelingen wird, die Art an weiteren nivalen Standorten der zentralen Westalpen aufzufinden.

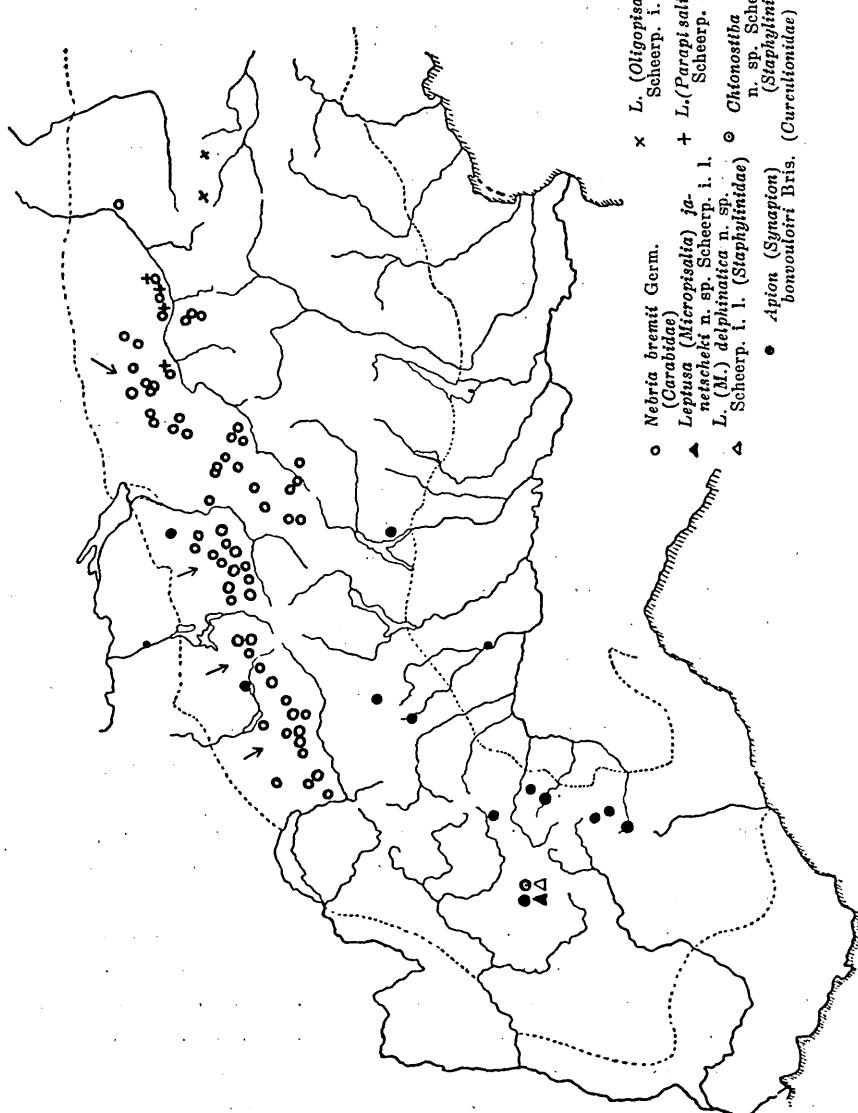
Sehr interessante Verhältnisse zeigt die Staphylinidengattung *Leptusa*, wie eine Durchsicht von Horion (1951) zeigt. Einige Arten sind nur von einigen inneralpinen Fundorten bekannt, wie *L. (Parapisalia) arulensis* (Arlberg-Paß), *alpigrada* (Allgäuer, Nordtiroler Kalkalpen, Kaisergebirge; Ötztaler Alpen (Wörndle 1950)), *sivrettae* (Silvretta), *excellens* (Solstein in den Nordtiroler Kalkalpen) (alle Scheerp. i. l. teste Horion), *ilsae* Bernh. (Wallis, Riffelalm, Gorner Grat); *L. (Micropisalia) kaiseriana* Bernh. und *leederi* Bernh. (Hohe Tauern), *piceata* Rey (Walliser Alp., Berner Oberland, Mte. Rosagebiet), *engadinensis* Bernh. (Engadiner-, Ötztaler Alpen), *pechlaneri* Scheerp. (Lienzer Dolomiten), *grandiceps* Scheerp. (Ötztaler Alpen, Glockturm), *angustiarum-berninae* und *faucium-berninae* Scheerp. (Bernina-Paß). Ihnen stehen zahlreiche, nur aus mehr weniger eng begrenzten Arealen der Massifs de refuge der Süd- bis NO-Alpen bekannte Arten gegenüber. Da die *Leptusa*-Monographie von Scheerpeltz noch nicht erschienen ist, muß eine arealkundliche Untersuchung des Gesamtgenus bis dahin verschoben werden; sie dürfte jedenfalls sehr interessante Ergebnisse erwarten lassen. Ich beschränke mich daher vorerst auf die Heranziehung einer seit rund 20 Jahren aus Nordtirol beschriebenen Form, *Leptusa (Parapisalia) wörndlei* Scheerp. 1935 (Karte 9). Holdhaus (1954, p. 111) ist zwar der Meinung, daß wir über ihre Verbreitungsgrenzen in keiner Weise unterrichtet sind, doch gibt uns das treffliche Verzeichnis der Käfer von Nordtirol von Wörndle (1950) „einen so genauen Einblick in die Koleopterenfauna dieses Gebietes, wie wir ihn für keinen anderen Teil der Ostalpen besitzen“ (Holdhaus 1954, p. 111—112). Dazu wäre noch zu bemerken, daß die Tiroler Koleopterologen diesem interessanten Tier, welches nur von wenigen Fundstellen der Nördlichen Kalkalpen Tirols bekannt wurde, ihr besonderes Augenmerk zugewendet haben. Alle sicheren Fundorte sind nun eng an eiszeitliche Nunatakker gebunden, einerseits entlang der Nordkette bei Innsbruck bis in das Bettelwurfgebiet und westlich davon ein isolierter Fundort auf dem Gipfel des Tschirgant, einem 2372 m hohen, in das Inntal vorgeschobenen Höhenrücken, der im Norden, Westen und Süden durch Talfurchen umgeben ist, deren Sohle rund 700—900 m hoch liegt und im Osten von den übrigen Kalkalpen durch eine 1000 m nur wenig übersteigende Talfurche begrenzt ist; dieser Gipfel war ebenfalls ein kleiner eiszeitlicher Nunatak, sodaß wenig-

stens letzteiszeitlich auch dort Populationen überdauert haben könnten. Die Annahme, daß diese Art auf den südlichen Gipfelkämmen der Nordtiroler Kalkalpen überwintern konnte, kann wohl nur durch so viele Funde in Richtung zu den nördlichen Randrefugien hin revidiert werden, daß eine postglaziale Einwanderung von dort aus eher wahrscheinlich wird.

Nun gelang mir aber anläßlich von Untersuchungen in der Dauphiné der Nachweis von reichen nivalen Staphylinidenpopulationen in Höhen von über 3000—3400 m, bzw. in extrem hochalpinen, obersten Grasheideflecken in Höhen von 2700 bis an 2900 m. Es handelt sich um zwei neue *Micropisalia*-Arten, *L. (M.) janetscheki* n. sp. Scheerp. und *delphinatica* n. sp. Scheerp. und um den Vertreter eines neuen Staphylinidengenus, das in der Tribus *Myrmecodoniini* der Subfam. *Aleocharinae* unmittelbar vor der Großgattung *Atheta* Thoms. steht, *Chionostiba janetscheki* n. g. n. sp. Diese Entdeckung wurde vom Bearbeiter, Prof. Dr. Scheerpeltz, Wien, als eine der schönsten der letzten Jahrzehnte bezeichnet (vgl. dazu Karte 9 sowie 13 und Begleittext). Außerdem konnte ich Coleopterenlarven vom Gipfelkamm der Meije erhalten, aus Höhen von 3790 bis 3983 m! (*Atheta* spec., *Corticaria* (oder *Corticarina*), *Cartodere* spec.). Diesen nivalen bis extrem hochalpinen Formen, die offenbar nur gelegentlich passiv tiefer gelangen (*Chionostiba janetscheki* innerhalb der rechten Stirnmoräne von „1850“ des Glacier de la Pilatte, jedoch in einem stark steinschlagbestrichenen Gebiet) stehen ganz ähnliche Funde aus den Hohen Tauern gegenüber, die mir Scheerpeltz liebenswürdigerweise mitteilte: *Leptusa (Oligopisalia) glaciei* n. sp. Scheerp. i. l. (Karte 9), die im Venediger- und Großglocknergebiet weit oberhalb der Talgletscher ebenfalls an Stellen gefunden wurde, die wegen ihrer lokalen Eigenart offenbar nie von Firn oder Eis bedeckt gewesen sind. Zudem sind diese winzigen Formen nahezu blind, ungeflügelt und sterben sogar sofort, wenn man sie beim Sieben und Ausbreiten des Gesiebes auf einem Aussuch-Tuch zu lange der Austrocknung an der Luft aussetzt, geschweige denn, daß sie die tiefen Wurzellagen des Rasens freiwillig verließen (Scheerpeltz i. l.). So wie bei *Apion bonvouloiri* konnte ich auch einen Teil der Ex. von *L. delphinatica* nur durch Auslaufenlassen der Polster von *Ranunculus glacialis* und *Saxifraga oppositifolia* im Gesiebeautomaten erhalten; mit dem Handsieb fand ich zunächst nichts. Selbst wenn man gegen die Staphy-

linidensystematik polemisieren wollte, bleibt doch davon völlig unberührt, daß die Funde selbst vorliegen, die Tiere eine erstaunliche Häufigkeit zeigen und Käferlarven aus Höhen von nahezu 4000 m vorliegen. Dazu kommt die von Scheerpeltz (i. l.) hervorgehobene Unmöglichkeit eines passiven Transports an ihre jetzigen Standorte von unten her, vielleicht durch Aufwinde, da die Tiere, wie gesagt, den Böden gar nicht freiwillig verlassen und an der Luft bald absterben. Diese Funde aus den Hohen Tauern und der Dauphiné sind im Gegenteil geradezu als schlagender Beweis dafür anzusehen, daß die Kleinstrefugien der Gipfelregionen, (besonders in den Westalpen wegen deren großer relativer Aufragungen über das glaziale Eisstromnetz und ihrer günstigeren Lage (zwei volle Breitengrade südlicher)) glazial eine Fauna trugen, die der heutigen durchaus entsprach. Es besteht meines Erachtens nicht der geringste Gegeneinwand, diese Formen dem tertiären Grundstock der Alpenfauna zuzurechnen und anzunehmen, daß sie seit präglazialen Zeiten an ihren jetzigen Arealen ausgeharrt haben. Dafür spricht auch die reiche Differenzierung des Genus *Leptusa* in zahlreiche Formen mit vielfach eng begrenzter Verbreitung, mag man auch über deren systematische Einstufung vielleicht noch zu keinem endgültigen Ergebnis gekommen sein.

Holdhaus (1954, p. 173) erhebt gegen die Erhaltung von Leben auf solchen Nunatakkern noch den folgenden Einwand: „Die meisten dieser Nunatakker waren wohl sehr steile, gegen Süden exponierte, felsige Abhänge. Nun sind die alpinen Käfer und die meisten anderen alpinen Tiere aber in keiner Weise Klettertouisten, ein *Carabus* oder *Pterostichus*, der gezwungen wäre, auf den schmalen Vegetationsstreifen in einem Nunatakfelsen zu leben, würde sehr bald in die Tiefe stürzen und dort zugrundegehen. Am ehesten könnten noch Tiere, welche dauernd zwischen Pflanzenwurzeln oder Flechten leben, wie etwa die Coleopteren der Gattung *Leptusa*, manche Milben, Dipterenlarven, kleine Würmer auf solchen steilen Nunatakkern persistieren ...“ Für die Terrikolformen, um die es sich ja in der Hauptsache handelt, entfällt dieser Einwand, wie zugegeben; daß Curculioniden wie *Apion*, *Otiorrhynchus* oder *Dichotomachelus* abstürzen, wird niemand annehmen, der diese Tiere in diesem Lebensraum beobachtet hat und Nebrien klettern wohl so gut, daß sich eine Diskussion erübrigkt. Dann dürften ja Felswände tiefer Lagen auch nicht von flugunfähigen Käfern



Karte 9. Die Gesamtverbreitung einiger hochalpin-nivaler Käfer. (Fundorte s. Anhang S. 503.)

besiedelt sein. Zweifellos sind aber Funde von Carabiden in sehr hohen Lagen eine Ausnahme, ihr Optimum liegt tiefer. Immerhin drängt sich bei manchen Arten auch dieser Familie die Annahme einer Überwinterung so auf, daß die Inkonsistenz von Holdhaus, bei *N. atrata* und *angustata* ein Persistieren auf Nunatakkern für höchstwahrscheinlich (1954, p. 36) und bei *Trechus tenuilimbatus* (ibid., p. 164) für vielleicht möglich zu halten, durchaus verständlich erscheint.

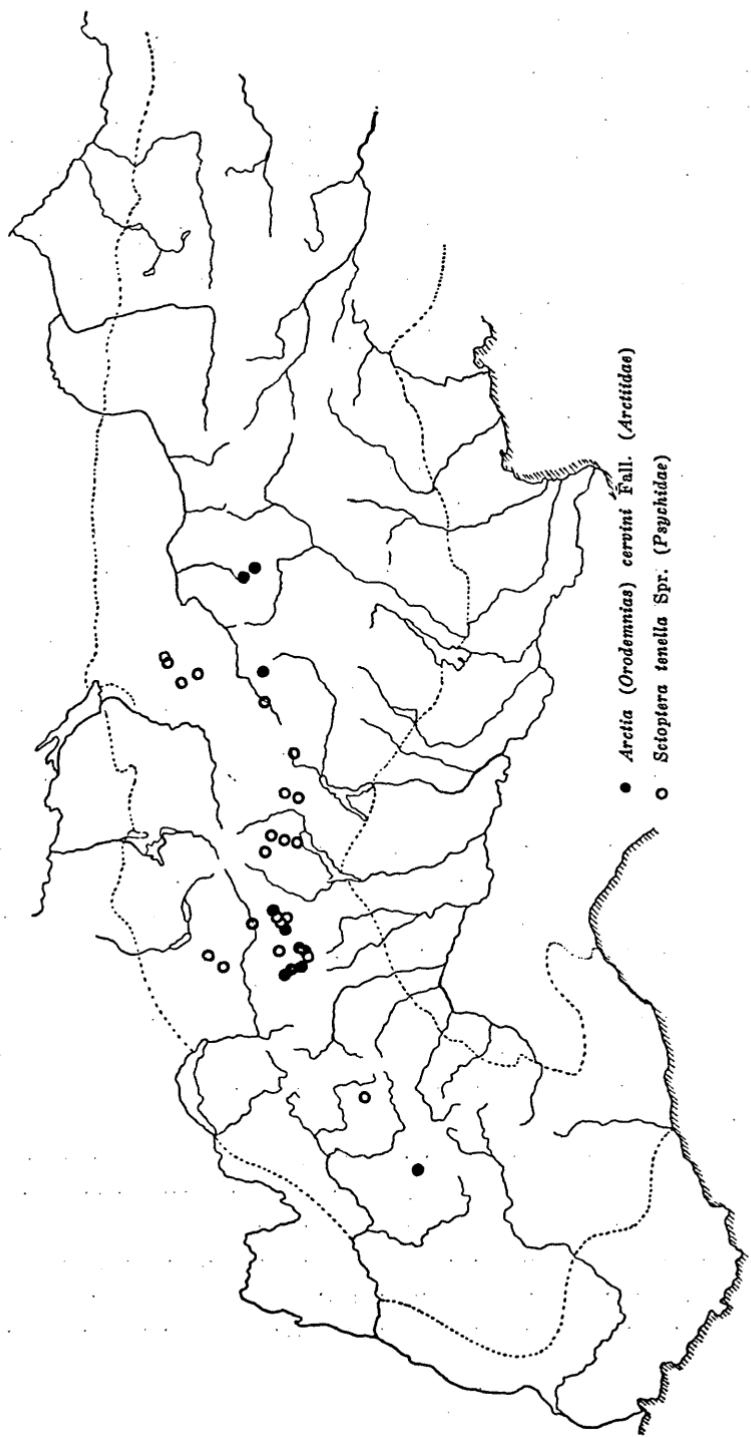
Daß die Nivalstufe von zahlreichen Schmetterlingsarten besiedelt wird, ist bekannt. Ich beschränke mich nur auf die Heranziehung einiger Beispiele, um zu belegen, daß es nicht nur Coleopteren (zumindest einzelne Curculioniden und besonders auch Staphyliniden), sondern auch Lepidopteren gibt, welche in diesen Höhen die Eiszeiten überdauern konnten.

*Arctia (Orodemnias) cervini* (Karte 10) ist bereits durch Warnecke (1949) einer Analyse unterzogen worden; dieser sehr kritische Autor kommt zu dem Schluß, „durch ihr äußerst lokales Vorkommen, durch ihre eigenartige Biologie und durch ihre verwandschaftliche Isoliertheit in Europa stellt sich *cervini* als ein sehr altes Element dieser Fauna dar. Sie muß in den Alpen vor-diluvialen, also tertiären Alters sein. Anders lassen sich vor allem die vereinzelten Fundplätze in der höchsten Zentralkette nicht erklären ... in den während des Hochstandes der Vergletscherungen völlig unter Eis begrabenen tiefer gelegenen Gebieten ist die Art ausgelöscht. Möglichkeiten zum Leben für eine anpassungsfähige Art boten nur die höchsten aus dem Eise herausragenden Teile der Zentralalpen, und hier ist dann auch die Überdauerung gelungen“. Weitere interessante Mitteilungen über die Biologie der Art gibt Burmann (1952), der vor allem auch auf ihre geringe Beweglichkeit hinweist; die von den verschiedenen Standorten der Zentralalpen bisher benannten Rassen glaubt er jedoch auf eine individuelle starke Variation zurückführen zu können, da die Ötztaler Population alle diese verschiedenen Ausbildungsformen beinhaltet, deren Prozentsatz sich nach dem Klimacharakter, der während entscheidender Entwicklungsphasen geherrscht hat, änderte. Vergleichsuntersuchungen anderer Populationen stehen jedoch noch aus, eine genetische Verschiedenheit der so weit voneinander getrennten Vorkommen wäre wohl denkbar, wenn man nicht annimmt, daß die rezent so weit getrennten Populationen interglazial jeweils wieder

Kontakt bekommen haben. Der einzige Fundplatz in Nordtirol hat eine Ausdehnung von ungefähr 2 km<sup>2</sup>. Aus der Dauphiné war bisher nur ein einzelnes geflogenes ♂ am Glacier de l'Encoula in 3300 m Höhe gefunden worden (Berthet 1948). (Leider gibt es in diesem Gebiet einige Gletscher, die mit diesem Namen benannt werden, so auch das Firnbecken des Glacier Blanc.) Ich selbst konnte während eines mehrwöchigen Aufenthaltes im Sommer 1951 nur an einer einzigen Stelle einige Raupen (det. Burmann) in ca. 3450 m Höhe finden; also scheint auch das dortige Areal sehr begrenzt (vgl. Karte 13 u. Begleittext).

*Scioptera tenella* (Karte 10) kenne ich nicht selbst; doch ist ihre sehr zerrissene Verbreitung mit disjunkten Populationen sowohl in Massifs de refuge der Nordschweiz wie des Tessins und davon weit abliegenden und wieder voneinander weit abliegenden zentralalpinen Populationen inmitten stärkst vergletscherter Gebiete (einerseits zentrale Schweizer Alpen, anderseits Silvretta und Ferwall) wohl den Befunden bei *Apion bonvouloiri* vergleichbar und spricht für eine eiszeitliche Zerreißung eines ursprünglich über den größten Teil der Westalpen ausgedehnten Areals. Staudinger und Rebel (1901) geben sie auch noch für die Berge von Zentralspanien an, was, falls die Angabe richtig ist, durchaus im obigen Sinne eines historisch zu verstehenden Areals zu werten wäre. (Eine Bestätigung der Angabe konnte ich nicht erhalten.) Die beiden anderen Arten des Genus (*plumistrella* Hbn. und *schiffermilleri* Stdgr.) sind meines Wissens alpin-endemisch und hochalpin.

Schmetterlinge stellen einen beachtlichen Anteil der subnivalen und nivalen Biocoenosen, wo ihre Raupen nach meinen Befunden (1949 a, 1955 b) bodenbiologisch von erheblicher Bedeutung sind. So konnte z. B. Burmann (1952) allein als Begleitarten von *Arctia cervini* am Nordtiroler Fundplatz 26 Arten feststellen, von 21 dieser auch die Entwicklungsstadien. Eine Reihe von Arten ist zentralalpin-endemisch verbreitet und zeigt eine deutliche Höhenverbreitungsgrenze nach unten. Eine genauere Analyse dieser Artengruppe und anderer mit ähnlichen Voraussetzungen wird sicher noch eine Reihe von Belegen für eine inneralpine Eiszeitüberwinterung in verschiedenem Ausmaß (letzteiszeitlich oder länger) ergeben, wie denn auch für einige Arten dies bereits in der Literatur vertreten wird. Dazu kommt die bei einer ganzen Anzahl solcher Arten bereits festgestellte Rassendifferenzierung (folgend durch !



Karte 10. Die Gesamtverbreitung zweier hochalpin-nivaler Schmetterlinge. (Fundorte s. Anhang S. 504.)

gekennzeichnet), die für ein entsprechendes Alter der Populationen zeugt; z. B. sind die folgenden Arten aus N-Tirol (ich danke Herrn K. Burmann, Innsbruck, für Hinweise) endemisch-alpin (i. e. verschieden), ihr Häufigkeitsmaximum (folgend = Max.) liegt über 2500 m und höher, sie zeigen ausnahmslos mehrjährige Entwicklung und ihre Raupen (folgend = R) leben an Pflanzen, die auch glazialzeitlich zur Verfügung gestanden haben dürften:

- ! *Erebia glacialis* Esp. und *gorge* Esp. (R. an Gramineen)
- Agrotis wiskotti* Stdfs. (zentralalpin-end.; R. polyphag)
- Agrotis culminicola* Stdgr. (wie vor.)
- ! *Plusia divergens* Hb. (R. polyphag)
- ! *Gnophos caelibaria* HS. (R. polyphag)
- ! *Psodos alticolaria* Mn. (R. an *Saxifraga*) (nach Franz 1943, p. 531 mindestens Würmüberwinterer)
- ! *Endrosa ramosa* Fab. (R. an Steinflechten)
- Crambus luctiferellus* Hb. (zentralalpin hochalpin, 2000—3500 m; R. an Erdmoosen (*Racomitrium canescens*). Das nach Hauder (1912) von Franz (1943) zitierte Vorkommen in 1700 m Höhe der Kalkalpen Oberösterreichs bezieht sich auf *C. luctuerellus* HS der Kalkalpen (Max. 2200 m) (Burmann 1951 c).)
- ! *Scoparia valesialis* Dup. (zentralalpin, Max. 2800—3000 m; R. an Erdmoosen). Die Angabe: Karpaten (Franz 1943) beruht wohl auf einem Irrtum, da Pacht (i. l.) die Art weder von dort, noch aus den übrigen Gebirgen der Slowakei kennt. In den Kalkhochalpen entspricht ihr *Sc. parella* (Max. 2300 m, R. an Erdmoosen).
- Orenaia lugubralis* L. (R. an *Saxifraga* u. a.)
- Sphaleroptera alpicolana* Hb. (R. polyphag an *Saxifraga* und Gramineen)
- Hemimene rhaeticana* Frey (Imagines an Beständen von *Achillea*
- Hemimene harpeana* Frey *moschata*)
- ! *Bucculatrix jugicola* Hein-Wck. (R. an *Chrysanthemum alpinum*)
- ! *Scythris glacialis* Frey (2400—3450 m (Janetschek, Dauphiné, vgl. Karte 13 u. Begleittext)) (R. polyphag, in Höhenlagen wohl an *Saxifraga* spec.).

Die Erforschung der Collembolenfauna der hohen und höchsten Lagen ist vor allem in taxonomicis noch viel zu wenig vorgeschritten, sodaß diese Gruppe trotz ihrer sehr charakteristischen Vertre-

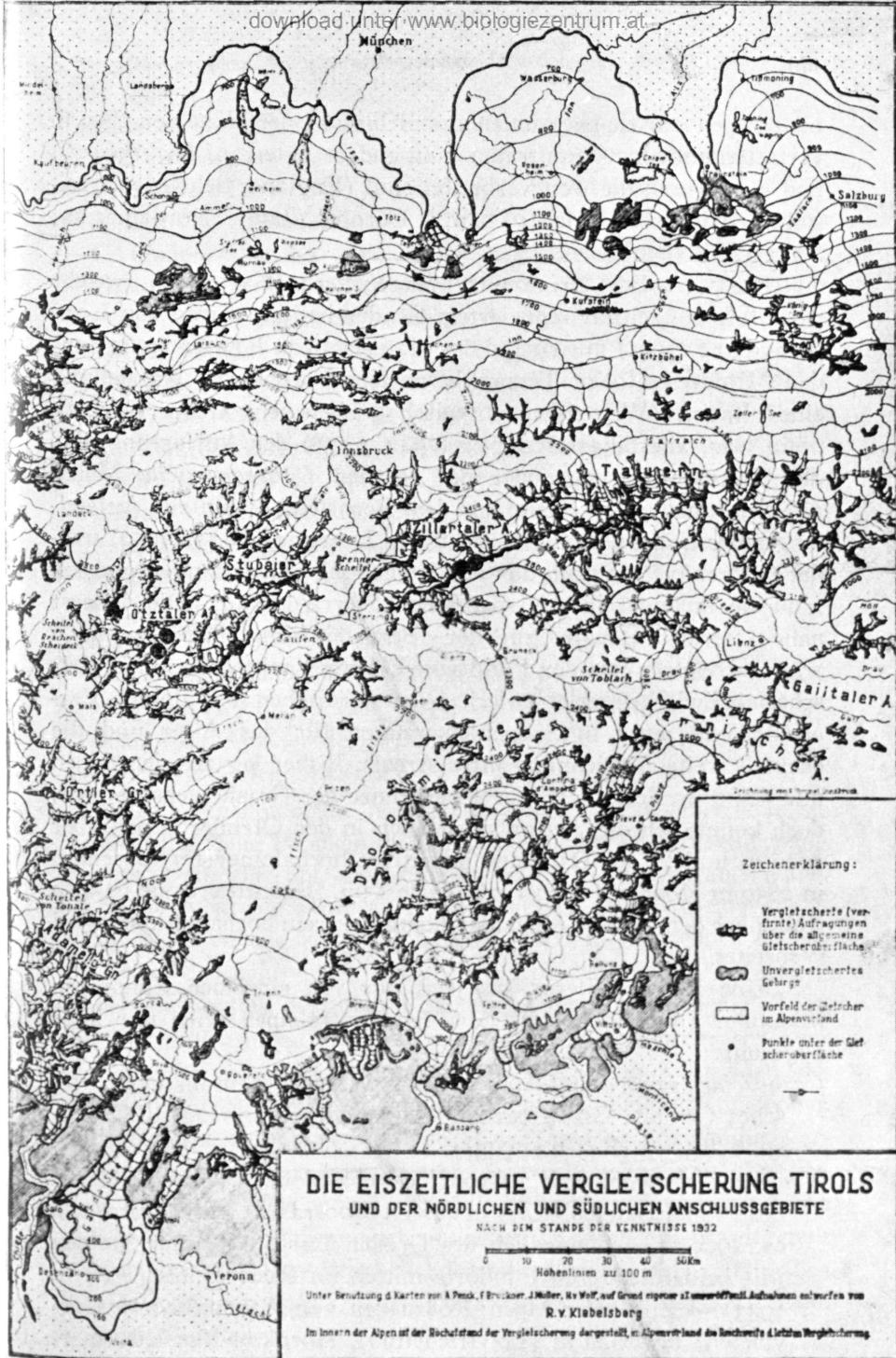
tung in der Nivalstufe noch nicht ausgewertet werden kann; einige refugiocavale Vertreter wurden bereits kurz erwähnt. Unter den Euedaphischen der Nivalstufe scheint es zumindest sehr stenotope Arten zu geben, wie z. B. *Onychiurus parallatus* Gisin 1952, der durch meine Untersuchungen aus dem Hauptkamm der Zillertaler Alpen bekannt geworden ist und dort auf den höchsten untersuchten Gipfeln im Humus der nivalen Polsterpflanzen und Moose sehr konstant und häufig ist, unter 3000 m jedoch nur von einem Fund am Ufer des die Gegend entwässernden Gletscherbaches, in ca. 1870 m vorliegt. Bezeichnenderweise konnte die Art in einem weitab gelegenen Gebiet, das bereits außerhalb der geschlossenen Vereisung liegt, den Gesäusealpen, neuestens ebenfalls gefunden werden (Fundorte: Schwarzenstein Gipfel, 3360 m; Turnerkamp-Gipfel, 3400 m; Roßrücken, 3100 m; Ufergeröll des Zemmbaches b. W. H. Alpenrose, ca. 1870 m (Janetschek; Gisin 1952); Tellersack a. Hochtor i. Gesäuse, Moos u. Vegetationspolster v. *Saxifraga moschata* aus Schneemulde, ca. 1800 m (Franz u. Butschek 1954, p. 601). Da ein ökologischer Einwand gegen die Annahme eines Persistierens an diesen über 3000 m gelegenen Standorten ebenso wenig besteht wie bei dem Gesäusevorkommen, erübrigt sich auch die Diskussion einer glazialzeitlichen Verdrängung.

Auch von terrikolen Dipteren, von denen besonders Lycoriiden (Trauermücken) und Chironomiden (Zuckmücken) in den hohen und höchsten Lagen häufig auftreten, gebe ich nur hinweisende Beispiele, da auch diese Gruppen noch viel zu wenig untersucht sind.

Die terrestrische Chironomide *Euphaenocladius* (= *Smittia*) *alpicola* (Karte 11) zeigt die gleiche enge Bindung an sehr große Höhen und damit an eiszeitliche Nunatakker wie die zentralalpinen Vorkommen des o. e. *Onychiurus parallatus*, jedoch wurden einige Imagines an Quellfluren und feuchten Rasenflecken in nur ca. 2300 m Höhe gefunden (Vorfeld des Hintereisferrners; Janetschek 1949). Die Art liegt bisher nur aus meinen Aufsammlungen vor und ist bekannt aus dem Hauptkamm der Tiroler Zentralalpen (Ötztaler und Zillertaler Alpen). In Vertikalprofilen in den Ziller-

---

Karte 11. Ostalpine Fundorte zweier terrikoler Mücken auf der Grundlage der Eiszeitkarte Tirols von R. v. Klebenberg (1933), die enge Bindung an eiszeitliche Nunatakker zeigend. (Verzeichnis der Fundorte s. Anhang S. 504.)



● *Euphaenocadius (Smittia) alpicola* Goethg. (Chironomidae)

▲ *Orinosciara brachyptera* Ldf. (Lycoriidae; monotypisches Genus); außer den zwei eingetragenen Fundorten noch Dauphiné, Erlangen und S-Spanien (Fundorte s. Anhang S. 504)

taler Alpen war sie nach unten zu nur bis zu einer Höhe von 2850 m vertreten und ab 2600 m traten dann andere Arten auf (*E. edwardsi* und *aeruginosus*), die weit verbreitet sind (England, Schweden, Holstein, Niederösterreich; bzw. Europa und Nordamerika; Strenzke 1950).

Die Lycoriide *Orinosciara brachyptera* (Karte 11), welche verkürzte Flügel mit reduziertem Geäder besitzt, wurde von Lengersdorf (1941) auf Grund des Materials von Franz (1943) aus den Mittleren Hohen Tauern beschrieben, wobei die Aufstellung eines (meines Wissens monotypisch gebliebenen) Genus für sie nötig war; allerdings ist Frey (1942, p. 38) der Auffassung, daß die Unterschiede gegenüber der fossilen *Rübsameniella* Meun. (*R. semibrachyptera* Meun. aus dem Bernstein) kaum zur Aufstellung einer neuen Gattung berechtigen. Lengersdorf (1952) meldet *O. brachyptera* noch aus der Umgebung von Erlangen und ich fand sie unlängst in der spanischen Sierra Nevada. Die äußerst nahe Verwandtschaft zu der Bernsteinform *Rübsameniella semibrachyptera* wie der Fund von Erlangen mitten im unvergletscherten Zwischengebiet zwischen der nordischen und alpinen Vereisung und jener in S-Spanien zeugen für das Alter und die ehemals weite Ausdehnung ihres Areals. Bisher lag aus den Alpen nur der o. e. Fund nahe der Obergrenze der Grasheidenstufe vor, doch konnte ich die Art unlängst auch in den Ötztaler Alpen über 3000 m und in der Dauphiné in extrem hochalpiner Phytocoenose in 2850 m Höhe erbeuten (vgl. Karte 13 u. Begleittext); sie ist also wohl über den ganzen Alpenhauptkamm extrem hochalpin und nival verbreitet.

Eine Reihe weiterer, bis jetzt nur von einzelnen Fundorten bekannter Lycoriiden meist aus den Zentralalpen seien nur kurz angeführt:

*Caenosciara ignava* Ldf. 1940 (meines Wissens ebenfalls monotypisches Genus): Großglockner, Haldenhöcker unter Mittl. Burgstall, 2650 m (Franz 1943);

*Neosciara ventrosa* Ldf.: Großglockner; Hohe Tauern; Naßfeld des Pfandlschartenbaches in nassen Moosrasen; Mittl. Burgstall, ca. 2900 m, und nördlich des Großen Burgstall, unter Steinen (die beiden letzteren Fundorte mitten im Pasterzeneis (Franz 1943) — Zillertaler Alpen: Roßrücken, von 2820 m (oberste Curvuletten) bis 2620 m (Polytrichetum), Hornkees-Vorfeld inner-

halb des 1850er-Standes (Zwergstrauchkomplex mit Übergängen zu Nardetum), ca. 2000 m (lg. Janetschek, det. Lengersdorf);

*Neosciara diversiabdominalis* Ldf. 1940: Hohe Tauern: wie *C. ignava*, über 100 Ex. aus Gesiebeautomat! (Franz 1943); Ötztaler Alpen: bei Kaunergrathütte, 2860 m, Curvuletum-Dauphiné: Vorfeld des Glacier de la Pilatte, innerhalb des 1850er-Standes (vgl. Karte 13 u. Begleittext) (lg. Janetschek, det. Lengersdorf). Außerdem noch 1 Ex. bei Heiligenblut am Großglockner, 1350 m (Franz 1949). Die Art scheint also alpin ähnlich verbreitet wie *Orinosciara brachyptera* (siehe diese); *Neosciara janetscheki* n. sp. Ldf. 1953: Ötztaler Alpen, Kaunergratgebiet: Weg vom Riffelsee zur Kaunergrathütte, 2400 m (Grasheiden) und Madatschjoch (nival), 3080 m (lg. Janetschek); *Neosciara biarmata* n. sp. Ldf. 1953; Ötztaler Alpen, wie vorige (lg. Janetschek);

*Neosciara tirolensis* n. sp. Ldf. 1953; Nordtiroler Kalkalpen, Rofan: Grasheiden südlich der Rofanspitze, 2160 m (lg. Janetschek); *Neosciara madens* n. sp. Ldf. 1953; Dauphiné: Schuttinsel im Firnbecken des Glacier de la Bonne Pierre (lg. Janetschek, vgl. Karte 13 u. Begleittext).

Von Rhynchoten, die noch in so hohen Lagen leben, daß sie für das behandelte Problem in Betracht kommen, ist erst sehr wenig bekannt. *Orthezia cataphracta* steigt von den Zwergstrauchheiden bis in die subnivale Stufe auf; Handschin (1919) meldet indet. Cicaden-Larven aus Höhen von 2800—3000 m, die jedoch ebenso wie es bei den zahlreichen geflügelten Aphiden, die einen bezeichnenden Bestandteil der toten Firnfauna bilden, sicher der Fall ist, von Aufwinden hinaufgetragen sein werden. Umso überraschender sind eine Reihe von Populationen von Aphiden und Cocciden, die ich teils in Tirol, teils in der Dauphiné sogar bis in Höhen von 3600 m feststellen konnte. Wohl sind die Homoptera so unzulänglich erforscht, daß eine tiergeographische Auswertung nicht möglich ist, doch sind die Funde wegen ihrer als extrem erscheinenden Höhe so bemerkenswert, daß sie auch in diesem Zusammenhang mitgeteilt werden, nachdem die Bearbeiter bereits darüber publiziert haben (Balachowsky 1953 a, b, Börner 1952). Es handelt sich um folgende Formen:

## I. Coccoidea:

*Heliococcus nivearum* n. sp. Balachw. 1953 a: Dauphiné: Ecrins S-Pfeiler, ca. 3600 m, aus Polster von *Aretia alpina* im Gesiebeautomaten ausgelaufen (vgl. Karte 13 u. Begleittext).

*Heliococcus nivearum* ssp. *austriacus* n. ssp. Balachw. 1953 a: Tirol, Ötztaler Alpen: Hochfirst Gipfel, 3410 m, aus Gesiebe von *Saxifraga oppositifolia* und *bryoides* mit Flechten und Moosen.

*Puto janetscheki* n. sp. Balachw. 1953 b: Dauphiné: Roche Blanche, 2700—2760 m, offenbar polyphag an *Alchemilla*, *Vaccinium*, *Luzula*, *Poa*.

*Puto alpinus* n. sp. Balachw. 1953 b: Dauphiné: Roche Blanche, 2760 m, an Wurzeln von *Alchemilla alpina* (vgl. Karte 13 u. Begleittext).

Durch diese bisher höchsten Coccidenfunde ist der Nachweis der Existenz einer nivalen Schildlausfauna erbracht; auch in diesen extremen Höhen haben diese Tiere also Existenzmöglichkeiten. Offensichtlich handelt es sich dabei um hochalpin-nivale Arten.

## II. Aphidoidea (vgl. Karte 13 u. Begleittext).

*Aploaneura werthi* n. sp. C. B. 1952: Dauphiné: Pic Coolidge S-Grat, 3400 m, an Wurzeln von *Luzula spicata*<sup>4)</sup> (Aphiden an Wurzeln von *Poa alpina* am selben Grat, in ca. 3450 m, indet., gehören wohl ebenfalls zu dieser Art). „Die Höhenlage des Fundes ist für Aphiden die bisher erreichte höchste“ (Börner 1952, p. 476).

*Aphis (Doralis) remaudieri* n. sp. CB. 1952 schließlich erwähne ich nur deshalb, weil sie offenbar an *Rhododendron ferrugineum* lebt; sie wurde zusammen mit *Aphis (D.) fabae* Scop. in der Dauphiné, in ca. 1920 m. ü. M. im Etançons festgestellt. Gegenüber den stark ausgebildeten Rhodoreten in Tirol sind die dortigen Bestände schwach. Es wäre zu prüfen, ob dies mit dem Auftreten von Blattläusen zusammenhängt, da ein positives Ergebnis von praktischem Wert für den Versuch einer Zurückdrängung der für die Almwirtschaft sehr lästigen Pflanze in unserem Alpenanteil durch Einsatz der bei uns fehlenden Parasiten wäre. Im Großglocknergebiet suchte Börner (i. l.) auf derselben Pflanze vergeblich nach Aphiden.

\*

<sup>4)</sup> Die Angabe von Börner (1952, p. 476): „*Carex (? curvula)*“ beruht auf einem Irrtum in meinen Feldnotizen und ist auf Grund der Determination meines Herbars (Dr. Pitschmann, Innsbruck) richtigzustellen.

Es ist hier nicht beabsichtigt, eine weitgehende historisch-tiergeographische Analyse der alpinen Nivalfauna zu geben, da es sich zunächst nur darum handelt, Belege für das Vorkommen einer inneralpinen Eiszeitüberwinterung zu geben, doch sei im Anhang an obigen Punkt 3 noch kurz darauf verwiesen (s. a. p. 427) daß eine größere Zahl der nival vorkommenden terrikolen Vertreter einiger Tiergruppen offenbar auch die eiszeitlichen Nunatakker in ähnlichem Ausmaß wie heute besiedelt haben mag (s. auch z. B. die p. 432 zitierte Auffassung von Steinböck (1939 b), die jener von Bäbler (1910) und Handschin (1919) entspricht).

Infolge der allgemein großen Resistenz der betreffenden Formen, die z. T. Anabiose zeigen, sind sie jedoch heute meist so trivial, und allgemein, teilweise geradezu kosmopolitisch verbreitet, daß aus ihren heutigen Arealen keine Rückschlüsse auf ihre eventuelle Eiszeitüberwinterung gezogen werden können, als die Feststellung, daß eiszeitliche Devastierungen nicht oder kaum erkennbar sind. Der Vergleich mit den bisher herangezogenen und noch zu erwähnenden wesentlich anspruchsvolleren Arten, deren Reliktnatur offenbar ist, veranlaßt jedoch zur Annahme, daß einer erheblichen Zahl heute recht allgemein verbreiteter Arten ihre Erhaltung an vielen Klein- und Kleinstrefugien auch des Alpeninnern eine derart rasche postglaziale Wiederbesiedlung ermöglichte, daß eben deshalb die Spuren der Devastierung, die im Bereich des Eiststromnetzes selbstverständlich vorhanden gewesen sein muß, nicht oder kaum mehr erkennbar sind. (Daneben haben natürlich auch die reichen Verbreitungsmittel, die einigen dieser Gruppen zukommen, zu dieser raschen Ausbreitung beigetragen.) Dies dürfte für viele Mikroorganismen des Bodens und der Pflanzenpolster gelten, wie z. B. für Tardigraden, Rotatorien und Nematoden (Heinis 1921, 1937), welch letztere in einer Reihe weit verbreiteter anabiotischer Arten von Tallagen bis in die Nivalstufe (z. T. bis 4000 m; Menzel 1914) nachgewiesen sind (z. B. *Dorylaimus carteri* Bast., *macerodus* De Man, *obtusicaudatus* Bast., *Plectus cirratus* Bast.). Auch die Oribatiden (Hornmilben) lassen zumindestens in Tirol keine Spuren einer eiszeitlichen Devastierung erkennen (Dr. J. Klima, Innsbruck, mdl. Mitt.). Die Oligochaeten des Alpeninnern sind noch nahezu unerforscht; wenn auch wenig wahrscheinlich, ist es doch nicht ausgeschlossen, daß Reliktpopulationen von Lumbriciden an günstigen Stellen auffindbar sind; Enchytraeiden je-

doch bilden einen konstanten Bestandteil nivaler Biozonenosen und sind bis in die höchsten untersuchten Gipfellagen hinauf festgestellt (Ötztaler Alpen 3400 m, Schmidegg 1938; Dauphiné 3983 m, Janetschek s. Karte 13, Loc 37 und Begleittext). Infolge des Mangels ausreichender Determinationen und Aufsammlungen kann arealkundlich noch nichts ausgesagt werden, doch spricht ihr häufiges Vorkommen im Humus nivaler Polsterpflanzen bis in die höchsten untersuchten Lagen an sich bereits im Sinne obiger Ausführungen. Ob es auch spezifisch nivale Nematoden- und Enchytraeidenarten gibt, wird die Zukunft lehren.

#### *4. Arten mit disjunkter Verbreitung in den Alpen, anderen Gebirgen oder im Norden, deren alpinen Areal stark eingeschränkt ist.*

Bisher wurden alle Erörterungen bewußt auf alpin-endemische Arten weitgehendst beschränkt, um den Einwand einer einfachen Arealverschiebung (glazial in das Vorland, inter- bzw. postglazial in die Alpen zurück) von vornherein möglichst auszuschalten. Jedoch ist durchaus anzunehmen, daß sich viele Arten bereits präglazial nicht nur über die Alpen, sondern über größere Gebiete des alpinen Systems soweit auszubreiten vermocht hatten, als ihnen dies mit ihren Verbreitungsmitteln und entsprechend ihrer ökologischen Toleranz möglich war. Unter Verzicht auf die Analyse eventuell in Betracht kommender Arten des tertiären Faunengrundstocks beschränke ich mich auf den kurzen Hinweis, daß eine Reihe gut bekannter boreoalpiner Arten (resp. deren Rassen in den Alpen) ein sehr eingeschränktes Areal tief im „eiszeitlich devastierten“ Alpeninneren haben, sodaß mit Fug daraus auf eine Einwanderung in einer früheren Glazialzeit von Norden her und eine folgende Arealeinschränkung durch die Wirkung der nächsten Glazialzeit geschlossen wurde. Solche Formen zeigen denn auch ganz analoge Bindungen ihrer inneralpinen Standorte an eiszeitliche Nunatakker — sie haben sich offenbar nur in dem Gebiet noch erhalten, wo die Übergangsräume über das Eisstromnetz genügend ihrer Ökologie entsprechenden Lebensraum frei ließen, d. h. sie konzentrieren sich wieder hauptsächlich auf den Alpenhauptkamm. Ich erwähne nur die alpinen Rassen des Käfers *Chrysomela crassicornis* (Daten bei Franz 1949, Holdhaus 1954 p. 363—364, Lindroth 1949, p. 768 (Verbreitungskarte), sowie den Käfer (Staphyliniden) *Mannerheimia arctica* (Holdhaus u. Lindroth 1939, Verbreitungskarte T. IX; Holdhaus 1954, p. 333; Wörndle 1950, Da-

ten für das alpine Areal) und die Schmetterlinge *Arctia (Orodemnias) quenselii* und *A. flavia*, deren Einwanderungsgeschichte und interglaziale Reliktnatur in den Alpen Warnecke (1949) überzeugend dargelegt hat. Daß es sich dabei nicht immer um interglaziale „Relikte“ in dem Sinne handeln muß, daß die heutigen alpinen Areale (offenbar abhängig von den ökologischen Ansprüchen und der Zahl der auf die Einwanderung gefolgten Glazialzeiten, die sie im Alpeninnern überdauerten) eingeschränkt und zerrissen sind, zeigen eine ganze Reihe arktisch-alpiner Spinnenarten, die offenbar in den Alpen kaum einen ökologischen Leerraum lassen, sondern subnival und nival allgemein verbreitet zu sein scheinen, wie z. B. *Erigone tirolensis*. Weitere Belege aus dieser Gruppe sind Braendgaard (1946) zu entnehmen; diese wichtige Arbeit enthält auch Verbreitungskarten arktisch-alpiner Spinnen.

Im Zusammenhang mit der Heranziehung boreoalpiner Formen sei die Entdeckung des Collembolen *Tetracanthella wahlgreni* (Ax.) Linn. 1907 (det. Törne, Jena) in den Alpen bekanntgemacht (Dauphiné; Karte 13 u. Begleittext). Diese für die Alpen neue boreoalpine Art war bisher von N-Kanada, Grönland, den Arktischen Inseln, N-Europa, sowie den Sudeten und Westkarpaten bekannt (Stach 1947).

#### 5. Beschränkung des Areals von systematischen Kategorien oberhalb der Art auf das Gebiet der inneralpinen Nunataksysteme.

Der Nachweis von Untergattungen oder Gattungen, die endemisch-inneralpin verbreitet sind, wäre wohl der beste Beleg für die durch andere, bereits erörterte Beispiele erhärtete Möglichkeit der Eiszeitüberdauerung auf inneralpinen Nuntatakkern. Da es sich, wie mehrfach gezeigt, um Formen handeln muß, die auf die höchsten Aufragungen, die eben damals das Eisstromnetz überragten, beschränkt sind oder postglazial nur eine relativ geringe Arealerweiterung nach unten hin aufzuweisen haben, wird im Hinblick auf die noch sehr unzureichende Erforschung jener Höhenlagen, auf die es ankommt, nämlich der bergsteigerisch zumeist schwierig zu begehenden Gratkämme und Wände oberhalb des Niveaus der eiszeitlichen Talgletscher, nicht zu erwarten sein, daß die spärlichen bisherigen Untersuchungen reicheres Material aus der Literatur entnehmen lassen. Gibt es doch kaum einen Autor, der nicht, dem geringsten Widerstand folgend, seine Aufsammlungen dort vorgenommen hat, wo ihm noch halbwegs bequeme und wenig gefähr-

liche Wege zur Verfügung standen und die Ausbeute nach vorgefaßter Meinung von vornherein die Mühe zu lohnen versprach. Das heißt, man ging über die Grasheiden meist nur wenig in die Polsterpflanzenstufe hinauf, denn man erwartete nach oben hin nur ein Ausstrahlen der auch tiefer zu findenden Arten; die Nivalfauna sollte ja lediglich eine verarmte Fauna der tieferen Gebirgsteile sein, ohne irgendwelche sie kennzeichnenden Elemente.

Die Reihe von bisher gebrachten Beispielen hat wohl gezeigt, daß es sich dabei um eine Voreingenommenheit handelt und daß in den großen Höhen unserer Alpen eine ganze Anzahl hochinteressanter Reliktkarten lebt. Im Zusammenhang damit und mit der wesentlich besseren Kenntnis der Fauna tieferer Lagen zähle ich daher im folgenden auch jene höheren systematischen Kategorien auf, die zwar erst seit kurzem aus solchen Lagen bekanntgeworden sind, insgesamt jedoch ebenso wie die angeführten Arten-Beispiele für den überraschenden Reichtum dieser Hochregionen an Endemismen zeugen.

#### Diplopoda:

*Trimerophorella* Verh. 1902 (Karte 12). Das Genus ist mit zwei einander sehr nahestehenden Arten hochalpin bis subnival auf den zentralen Teil der Mitte des Alpenbogens beschränkt (Bernina, Silvretta, Ferwall, Ötztaler Alpen), wobei die Funde von 1800 m (Arlberggebiet) bis 3000 m Höhe liegen (Ötztaler Alpen, Silvretta), also oberhalb der Waldgrenze und meist weit über 2000 m, am Rande von Firn und von Gletschern, bzw. bis subnival weit oberhalb des Niveaus der Talgletscher (Ötztaler Alpen, Silvretta). Janetschek's (1949 a) Feststellungen über das Verhalten in Gletschervorfeldern haben ergeben, daß die in den Ötztaler Alpen vor kommende Art, *T. nivicomes*, umso näher am Eisrand zu finden ist, je tiefer die Gletscherzunge hinabreicht und umgekehrt, umso verbreiteter im Vorfeld, je höher dieses liegt. Die Art zeigt dabei ein sehr geringes Ausbreitungsvermögen, da ihre Populationen die rezenten Gletscherstände der Mitte des vorigen Jahrhunderts, von 1896 und von 1920 geradezu markieren (vgl. Janetschek 1949 a, Fig. 18). Die Trimerophorellen nähren sich offenbar von Moos und pflanzlichem Detritus, sind also nicht nur klimatisch sehr anspruchslos. Entsprechend hat auch bereits Verhoeff (1915, 1938) den Schluß gezogen, daß die Trimerophorellen ihre Heimatgebiete auch während der Eiszeiten nicht verlassen haben; ich bin ihm,



Karte 12. Gesamtverbreitung der Gattung *Trimerophorella* Verh. (*Diplopoda, Neoattractosomidae*). Im Nebenkärtchen schwarz die Lage des Areals in den Zentralalpen. (Fundorte s. Anhang S. 504.)

gestützt auf meine o. e. Erfahrungen darin gefolgt (1949 a). Hier liegt also ein inneralpin-endemisches hochalpin-nivales Genus vor, das zum tertiären Grundstock der Alpenfauna zu zählen ist.

*Janetschekella* n. g. Schubart 1954 (Karte 13 u. Begleittext). Dieses neue Genus der *Craspedosomatidae*, U.Fa. *Atractosominae* wurde für *J. nivalis* n. sp. Schubart 1954 errichtet; die Form ist bisher nur aus meinen Aufsammlungen in der Dauphiné bekannt, wo sie an zahlreichen nivalen Lokalitäten in großer Konstanz und auffallender Häufigkeit auftrat, von den obersten Grasheiden bis hoch in nivale Nunatakstandorte, von 2850—3450 m, ferner im ca. 20jährigen Jungmoränenschutt des Glacier de la Pilatte in ca. 2100 m (vgl. *Trimerophorella nivicomes!*) und am Fuß einer Granitschutthalde in einem Hocthal (Étançons) in nur 1960 m. An diese beiden letzteren Standorte ist die Art offenbar von oben aus hingelangt. Am häufigsten waren die Tiere an den subnivalen und nivalen Lokalitäten anzutreffen, teilweise in firnumschlossenem Schutt, der nur pflanzlichen Detritus als Nahrungsgrundlage enthielt (Loc. 34, Karte 13). Es ist bezeichnend, daß gerade in der Unterordnung der typisch peträischen Ascospormophoren, die in großer Artenfülle, bei oft beschränkten Arealen der Arten, in den ganzen Alpen vertreten ist, eine ganze Anzahl von Arten vorhanden sind, die in Höhen über 2000 m gefunden wurden, wozu auch eben die Trimerophorellen gehören, sowie *Dactylophorosoma nivisatelles*, die beide bis 3000 m gefunden wurden. Die Funde von *Janetschekella nivalis* sind mit 3450 m die höchsten überhaupt festgestellten dieser Unterordnung (Schubart l. c.). Verhoeff (1938) nimmt übrigens auch von *Dactylophorosoma nivisatelles*, das den ganzen Alpenhauptkamm vom Arlberg bis in die Niederen Tauern (Schobergruppe), sowie weit innerhalb des glazialen Eisrandes die zentralen Dolomiten besiedelt (Val Popena, Cortina, Nuvulau, Croda da Lago, Vajolethütte, Toblinger Riedel, Contrinhaus, Regensburger Hütte, Antermoja See, Peitlerkofel, Attems 1949) an, daß es die Eiszeiten innerhalb der Alpen überdauert habe. Biologisch paßt zu alledem ausgezeichnet, daß die Vertreter der ganzen Unterordnung, also diese hochalpinen bis nivalen Arten und Gattungen, ihre adulten Stadien in die Sommermonate drängen. Bei den Ascospormophoren der tieferen Lagen fehlen gerade in den Sommermonaten die Geschlechtsreifen, sie treten erst im Herbst oder Spätherbst auf, einige Arten sind sogar während des Winters zu finden. Von

*Janetschekella nivalis* finden sich in den hohen Lagen reife Tiere bereits Ende Juli (Schubart l. c.).

#### Araneae.

*Janetschekia* Schkl. 1939 (Karte 6). Dieses Genus wurde für *J. lesserti* Schkl. aufgestellt und ist monotypisch geblieben. *J. lesserti* ist bekannt aus der Gegend von Zermatt (genaueres nicht bekannt), sowie von einzelnen Fundorten der Ötztaler, Stubaier und Zillertaler Alpen, aus Höhen von 1933 bis 3370 m. Es scheint sich um eine seltene Form mit jeweils nur lokaler Verbreitung zu handeln. Die Funde aus tieferen Lagen unterhalb 2500 m stammen aus jungen bis jüngsten Teilen von Gletschervorfeldern (vgl. auch Janetschek 1949 a).

*Hemistaius* Schkl. 1934, von Schenkel (1934) als Subgenus von *Diplocephalus*, später (i. l. teste Schmölzer) als Genus aufgefaßt, wurde aufgestellt für die von Steinböck (1939) am „Brandenburger Nunatak“ in den Ötztaler Alpen entdeckte *H. rostratus* (Karte 6). Das Genus bzw. Subgenus ist monotypisch geblieben. Ich konnte am loc. typ. die Art wieder feststellen; außer den von Steinböck (l. c.) mitgeteilten Fundorten ist nur noch einer von den westlichen Zillertaler Alpen bekannt geworden, sodaß es sich wohl um ein nur sehr lokal verbreitetes Tier handeln dürfte. Die Fundorte liegen in 2775, 3080 und 3300 m Höhe. Besonders der Nunatak beim Brandenburger Haus weist sehr extreme Verhältnisse auf. Beides sind terrikole Kleinspinnen der Fa. *Linyphiidae* (sensu Schkl.).

#### Acarı.

*Mesoteneriffia* Irk 1939 (*Trombidiformes, Teneriffiidae*).

*Mesoteneriffiola* n. g. Schmölzer 1956 (Österr. Zool. Z., VI. 3/4). (*Teneriffiidae*).

Diese beiden Genera, die jeweils monotypisch sind (*Mesoteneriffia steinböcki* Irk 1939 und *Mesoteneriffiola alpina* n. sp. Schmölzer 1956) sind bei ausgesprochen inneralpiner Verbreitung die einzigen bisher bekannten Vertreter der Fam. *Teneriffiidae*, die sonst mit jeweils anderen Genera aus den Kanarischen Inseln, Südamerika, Nordostafrika, Hinterindien und Australien, also durchwegs aus subtropischen und tropischen Gebieten bekannt geworden ist (Karte 7).

*M. steinböcki* ist mittlerweile durch zahlreiche Funde aus dem Alpenhauptkamm und den von ihm abgehenden nördlichen Seiten-

kämmen vom Engadin (Schweizer Nationalpark) bis in die mittleren Zillertaler Alpen bekannt geworden, wobei die meisten Funde in den höchsten Teilen des betreffenden Gebirgszuges liegen, also je nach dessen Höhe meist über 2500 m bis 3135 m. Ausnahmsweise liegen Funde noch bei 2380—2100 m. Das Areal ist dabei nach meinen Erfahrungen in den Zillertaler Alpen nicht geschlossen, da ich die Art nur an einer der vielen Untersuchungspunkte antraf. Lediglich auf den Gipfeln der Berge östlich des Brenner scheint sie allgemein verbreitet. Alle Funde sind in enger Beziehung zu eiszeitlichen Nunatakern.

*M. alpina* n. sp. Schmö. ist nur aus meinem Dauphiné-Material bekannt, und dort wurde sie nur an einem einzigen Fundort mit sehr extremen Verhältnissen angetroffen, in einem bis auf Felsflechten und pflanzlichem Detritus vegetationslosen Schuttfleck im Firnbecken des Glacier de la Bonne Pierre in 2900 m (Karte 13 u. Begleittext).

Die weite geographische Isolierung von ihren subtropischen und tropischen Verwandten läßt im Zusammenhang mit der zentralalpin-endemischen Verbreitung und Arealbeschränkung nicht daran zweifeln, daß es sich auch bei diesen Formen um Angehörige des tertiären Grundstocks der Alpenfauna handelt, die alle Eiszeiten im wesentlichen an ihren jetzigen Standorten überdauert haben.

#### Coleoptera.

*Chionostiba* n. g. Scheerpeltz i. l. (Entomol. Arb. Mus. Frey, München, im Erscheinen; dort auch die anderen bereits besprochenen neuen Staphyliniden). Die Aufstellung dieses Genus war für *Ch. janetscheki* n. sp. aus der Dauphiné erforderlich, wo sie an einem nivalen Standort (Westwand unterhalb Col des Ecrins, ca. 3300 m) und innerhalb der 1850-Moräne des Glacier de la Pilatte in ca. 2100 m Höhe festgestellt wurde. Der letztere Standort ist stark steinschlagbestrichen, so daß ein Transport von oben durchaus denkbar ist (Karte 9 u. 13 sowie Begleittext). Die Verhältnisse, wie sie die hochalpinen und nivalen Kleinstaphyliniden zeigen, wurden bereits unter Punkt 3 besprochen. Die Auffindung einer entsprechenden Form, die sogar als generisch verschieden aufgefaßt wird, ist umso bemerkenswerter, als gerade die Coleopteren noch am besten untersucht sind, derartige Befunde daher umso größeren Beweiswert für das Problem der inneralpinen Eiszeitüberwinterung haben.

Im Anschluß an diesen Absatz seien refugiocavale Gattungen zitiert, die einerseits ein zentralalpines hochalpin-nivales Areal und andererseits Vorkommen in Höhlen zeigen, wo also die zentralalpinen freilebenden Arten als Fremdlinge in der Fauna erscheinen. Die diesbezüglichen Arten wurden schon besprochen, ich verweise auf das bei der Spinnengattung *Troglodyphantes* Gesagte (Karte 5). Die refugiocavale Milbe *Linopenthaleus irki* (Karte 4, Tabelle 1) repräsentiert ein monotypisches Genus, was in diesem Zusammenhang erwähnenswert ist. Weiters sind in diesem Zusammenhang nochmals heranzuziehen hochalpine bis nivale, im Alpeninnern endemische Arten, deren Gattungsgenossen und damit der Rest des Genus den Alpen völlig fremd sind. Ich zitiere als Beispiel die bereits genannte *Charimachilis relicta* m.; das Genus *Charimachilis* schien bis zur Entdeckung dieser zentralalpinen Art als ein Endemit des ostmediterranen Großrefugiums (Karte 8).

#### *6. Sind die Nivaltiere ihrem heutigen Lebensraum angepaßt?*

Aus einer kurzen Zusammenfassung des Bisherigen resultiert, daß es gelang, in großen Höhen der Alpen eine Reihe von Tierarten freilebend zu entdecken, die man bisher als Antrobionten ansehen zu können geglaubt hat, Formen, die man bisher nur aus den lichtlosen Tiefen der Höhlen des Alpenrandes oder des Karstes kannte. Außerdem leben auf heutigen Nunatakkern des Alpeninnern Arten, deren Gattungsgenossen nahezu ausschließlich aus Höhlen der Massifs de refuge oder außeralpiner Gebiete bekannt sind. Weiters ist eine nicht unbedeutende Anzahl von Arten und sogar einigen Gattungen aus verschiedensten Gruppen wirbelloser Tiere ausschließlich auf eiszeitliche Nunatakker des Alpeninnern beschränkt, nur dort oder in deren nächster Nachbarschaft zu finden. Bei wiederum anderen Arten besteht eine deutliche Disjunktion zwischen Vorkommen in inneralpinen Nunataksystemen (Klein- und Kleinstrefugien des Alpeninnern) einerseits und in Massifs de refuge andererseits.

Zusätzlich zu diesen Befunden wirkt noch auffallend, daß die verwandtschaftlichen Beziehungen einer ganzen Reihe dieser Formen nicht etwa nach Gebieten mit kühlem Klima verweisen, wie nach Nordeuropa oder in arktische Gebiete, sondern nach den Mittelmeerlandern, in subtropische und teils sogar bis in tropische Gebiete. Bei einigen dieser neuentdeckten Formen ist es sogar so,

daß sie die einzigen Vertreter der betreffenden Gattungen bzw. Gattungsgruppen (vgl. *Charimachilis*, p. 456) und sogar Familien sind (vgl. *Teneriffiidae*, p. 479/480), die außerhalb des Mittelmeerraums bzw. subtropisch-tropischer Gebiete in den Alpen vorkommen, und hier, wie gesagt, beschränkt sind auf eiszeitliche Nunatakker, durch teilweise riesige Entfernung von ihren nächsten Verwandten räumlich getrennt.

Auf Grund derartiger, in wärmere Klimate verweisender Verwandtschaftsbeziehungen von Angehörigen der Nivalfauna muß der Eindruck entstehen, daß durchaus nicht alle Bewohner der Nivalstufe dem Leben in diesen Höhen angepaßt sind, d. h. unter optimalen oder auch nur „normalen“ Bedingungen leben. Leider sind unsere Kenntnisse über die ökologischen Ansprüche der Nivaltiere noch sehr dürftig, doch ist die obige Ansicht durch einzelne Beobachtungen und Zuchten gestützt, und der Reliktcharakter der betreffenden Populationen damit erhärtet. Erwähnenswert sind in diesem Zusammenhang die vorliegenden Befunde über die Lebensweise der Raupen des Bärenspinners *Arctia cervini*, dessen Tertiärreliktnatur unbestritten ist (vgl. p. 464). Pinker (1942, teste Warnecke 1949) schildert die Verhältnisse am Nordtiroler Fundplatz in 2900—3200 m ü. M. so, daß die Tiere an den aperen Rändern von Schneemulden aktiv sind, deren paraboloiden Flächen durch oftmalige Reflexion eine beträchtliche Wärmewirkung hervorrufen. „Nur während der Schnee in diese Höhe eine Hitze von 40—50° zu zaubern vermag, fressen die Raupen und verpuppen sich. Wenn er zergangen ist und nur die einfache Sonnenbestrahlung wirkt, schickt sich die Raupe zur neuerlichen Übersommerung und Überwinterung an, bis sie ihre volle Größe erreicht hat“. Wenn auch Burmann (1952, p. 166) dazu hervorhebt, daß die Feuchtigkeit, wie bei allen Tieren der Nivalstufe, wohl die größte Rolle bei der Entwicklung spielt (eine Feststellung, die ich auf Grund eigener Erfahrung durchaus bestätigen kann), so ergibt sich daraus doch die Feststellung einer mangelnden Epharmonie, als deren Ersatz wie bei vielen anderen Lepidopteren hoher Lagen die Möglichkeit einer Erstreckung der Gesamtentwicklung über eine Reihe von Jahren gegeben ist. Im vorliegenden Fall bedeutet sogar der mögliche Ausfall des aktiven Lebens während einer ganzen Vegetationsperiode, wenn in ungünstigen Jahren ihre Wohnplätze dauernd unter der Schneedecke bleiben, keine wesentliche Beeinträchtigung,

sondern nur eine Verlängerung der Gesamtentwicklungs dauer. Anderen Gruppen scheint wiederum die Abwicklung ihrer Gesamtentwicklung innerhalb einer einzigen Vegetationsperiode ohne weiteres möglich zu sein, doch sind noch eingehende phänologische Vergleiche und Zuchten erforderlich, um Einzelaussagen zu gestatten. Die Vorverlegung der Geschlechtsreife bei den hochalpin-nivalen Diplopoden wurde bereits erwähnt (p. 478), sie erscheint als tatsächliche Anpassung an das Leben in großen Höhen. Auch für *Neobisium jugorum* ist anzunehmen, daß die Begattung bald nach dem Ausapern der Standorte stattfindet (Janetschek 1948 b). Insgesamt ist es jedoch durchaus nicht so, daß das Leben in der Nivalstufe besondere Anpassungen erfordert müßte; so sagt auch z. B. Balachowsky (1953 a, p. 237) mit Bezug auf die weltweite Verbreitung des Schildlausgenus *Heliococcus* (vgl. p. 472): „Ce genre ne possède aucune conformation adaptative à un climat ou un peuplement végétal, quelconque; des espèces vivant dans les Alpes à 3600 m d'altitude, c'est-à-dire à l'extrême limite de la végétation en altitude, ont une conformation identique à celles vivant dans la brousse humide de l'Afrique occidentale (Sierra Leone), ou dans la forêt de Bambous de Formose. Entre ces types, les différences ne s'accusent que par de faibles détails de la topographie ou la densité de quelques glandes; la conformation intime des espèces du genre reste identique“. Ganz entsprechendes kann ich für das Thysanurenengenuss *Charimachilis* aussagen, dessen ostmediterrane Arten sich nur in taxonomisch belangvollen Details von der Art der Zentralalpen unterscheiden.

Sicherlich harren hier noch sehr viele Einzelfragen der Lösung, die vor allem der experimentellen Ökologie vorbehalten sein wird. Sie wird die Arten und Häufigkeiten der in der Nivalstufe vertretenen Plastizitätstypen zu klären und damit arealkundlich gewonnene Aussagen zu untermauern oder auch zu verifizieren haben. So werden sich Fälle von Präadaptionen, effektiver Einpassung und Ertragen des noch Möglichen besser scheiden lassen, wobei sich wahrscheinlich ergeben wird, daß neben einem Aushalten eben noch erträglicher Umweltsbedingungen Präadaptionen eine ähnlich erhebliche Rolle spielen wie beim Tierleben in Höhlen (vgl. Janetschek 1955 b).

#### 7. Die Zusammensetzung des Arealtypenspektrums der hochalpinen bis nivalen Zoozoenosen.

Es wäre völlig verfehlt, aus den Ergebnissen der für einzelne Arten durchgeföhrten historisch-tiergeographischen Analysen auf das Schicksal der Gesamtzoozoenose zu schließen, in der die Art auftritt, worauf schon Warnecke (1949) aufmerksam gemacht hat. Die Botaniker verwenden dafür das Arealtypenspektrum; aus der prozentualen Beteiligung der einzelnen Arealtypen lässt sich dann vieles ablesen. Davon ist die alpine, besonders die hochalpine Zoologie noch weit entfernt, da, ganz abgesehen von der viel zu geringen Zahl arealkundlicher Untersuchungen für eine ganze Reihe von Gruppen noch die systematischen Grundlagen fehlen. Ein Überblick über die beigegebenen Verbreitungskarten und die mitgeteilten Fundorte zeigt jedoch das topographische Zusammenfallen vieler Angaben. Am raschesten ist dies an Hand der Zusammenstellung der an verschiedenen Untersuchungspunkten meiner Aufsammlungen in der Dauphiné angetroffenen Arten möglich (Karte 13 u. Begleittext).

Tatsächlich bilden die anlässlich dieser Mitteilung herangezogenen Arten einen wesentlichen Bestandteil der charakteristischen Artenkombination der verschiedenen extrem hochalpinen bis nivalen Zoozoenosen. Der Beleg wird anderenorts erbracht werden, er gehört nicht in diesen Rahmen. Besonders auffallend ist im Bereich der Zillertaler Alpen das gehäufte Auftreten refugiocavaler Arten aus verschiedenen Gruppen. Derartige Feststellungen stärken die Auffassung der wesentlich historischen Bedingtheit der diskutierten Areale, da das Auftreten solcher Artenbündel aus verschiedenen Tiergruppen mit völlig verschiedener Biologie eine weitgehend historische Bedingtheit des Aufbaues dieser Zoozoenosen gegenüber dem Einfluß der rezent wirksamen ökologischen Faktoren bedeutet. Vertiefte arealkundliche und zoozoenotische Studien werden dies wohl noch verdeutlichen.

#### *8. Vergleich mit in Nordeuropa und arktischen Gebieten gewonnenen historisch-tiergeographischen Ergebnissen.*

Ich verweise nur kurz darauf, daß die nordischen Forscher heute zur Ansicht gelangt sind, daß zumindestens die letzte Großvereisung, die Würmeiszeit, z. B. von wenigstens einem Viertel der dortigen Laufkäferarten in Skandinavien selbst, in Refugien entlang der Westküste überdauert worden ist. Sogar in Bezug auf Island, Grönland und andere Polarinseln werden gut begründete ähnliche Annahmen gemacht (Lindroth 1949, dort weitere Lite-

ratur; über arktische Spinnen siehe Braendegård 1946), so weist z. B. Grönland 14 Spinnenarten auf, die derzeit (Braendegård 1946) nur von Grönland bekannt sind, eine Reihe weiterer sind nur aus Grönland und Kanada bekannt. Nun kann wohl kein Zweifel bestehen, daß die inneralpinen Nunatakker eiszeitlich kaum ungünstigere Bedingungen geboten haben dürften, als die Randrefugien in Skandinavien oder gar in Grönland. Es ist im Gegen teil in Anbetracht der völlig verschiedenen geographischen Breite beider Gebiete durchaus anzunehmen, daß das Hochgebirgsklima in den um so vieles südlicher gelegenen Alpen mit der relativen Strahlungsbegünstigung der hohen Lagen auch eiszeitlich wesentlich günstiger war als das Klima der zum Vergleich herangezogenen nordischen bzw. arktischen Gebiete. Scheinen doch sogar innerhalb des relativ engen Alpenraumes selbst die verschiedenen geographischen Breitenlagen der einzelnen Alpenteile wesentlich faunendifferenzierend im Sinne einer verschieden starken Erhaltung alter Elemente gewirkt zu haben, sodaß zwischen Nord- und Südalpen beträchtlichere Unterschiede bestehen als zwischen westlichen und östlichen Teilen der Zentralketten. Auch der in Anbetracht der noch sehr unzulänglichen Erforschung der französischen Westalpen überraschende Reichtum der Nivalfauna der Dauphiné dürfte wohl durch die gegenüber dem österreichischen Alpenanteil um rund 2 Breitengrade südlichere Lage dieses Gebietes verursacht sein, wodurch die Erhaltungsmöglichkeiten in seinen Nunatakkern trotz stärkster pleistozäner und rezenter Vergletscherung offenbar günstiger waren als jene in den weiter nördlich gelegenen Teilen der ostalpinen Zentralketten innerhalb des Vereisungsgebietes. Immerhin kommt noch dazu, daß in den westalpinen Nunatakkern zufolge deren viel höherer Aufragung über das glaziale Eisstromnetz (vgl. p. 426) auch mehr Raum zur Ausbildung von Klein- und Kleinstrefugien verfügbar war, der über das gesamte Pleistozän hinweg Überdauerungsmöglichkeiten bot.

Abgesehen von diesen aus der Verschiedenheit der geographischen Breite sich notwendig ergebenden Unterschieden, welche jeden Vergleich zwischen nordischen und alpinen Gebieten hinkend machen, ist Lindroth (l. c.) von Carabiden ausgegangen, die zweifellos in ihrer Gesamtheit viel anspruchsvoller sind als die im vorliegenden Aufsatz herangezogenen Arten. Durch die nordischen Befunde werden also die hier vorgetragenen Ansichten über die

**Bemerkenswerte Arten aus der Dauphiné (leg. Janetschek, Ende VII.  
u. VIII. 1951) <sup>1)</sup>**

- Gastropoda* (det. L. Forcart):                    23. *Hauptmannia nivalis* n. sp. Schmö.  
 1. *Insulivitrina glacialis* Forbes                1956 (13, 15/8)  
     (12, 15/8, 23, 32)                                24. *Smaris glacialis* n. sp. Schmö. 1956  
 2. *Janetschekella nivalis* n. g. n. sp.        25. *Belba granulata* Willm. (28)  
     Schubart 1954. (7, 9, 10, 23, 25, 32,        26. *Sphaerozetes major* Irk (1, 13, 23  
     34 ((15/2, 29)). Funde in (( ))                Collembola (det. E. v. Törne):  
     lagen Schh. nicht vor, doch handelt            27. *Onychiurus zschokkei* EH. (8, 13)  
     es sich höchstwahrscheinlich um                28. *Tetracanthella wahlgreni* (Ax.)  
     dieselbe Art.                                        Linn. (36, 37)  
 3. *Pseudoscorpionidea* (det. M. Beier):        *Machilidae* (Thysanura) (det. H. Janetschek):  
 3. *Neobisium jugorum* (L. K.) (15/2,        29. *Machilis friderici* n. sp. Jtschk. 1953  
     22, 23, 30, 32, 33, 34)                            (34)  
 4. *Neobisium (N.) delphinaticum* n. sp.        30. *Machilis conospinifera* n. sp. Jtschk.  
     Beier 1953 (15/7, 29, 32)                        1953 (15/2, 17, 18, 19)  
 5. *Toxochernes montigenus* (E. Sim.)        31. *Machilis conospinifera* var. *plurimaculata* nov. Jtschk. 1953 (34)  
     (13)    Diptera (det. F. Lengersdorf):  
 Araneae (det. E. Kritscher):                        32. *Neosciara diversiabdominalis* Ldf. (15/5)  
 6. *Thanatus pictus* L. K. (15/2, 15/4,        33. *Neosciara madens* n. sp. Ldf. 1953  
     15/8, 33)    (34)  
 7. *Erigonella subelevata* (L. K.) (15/4,        34. *Orinosciara brachyptera* Ldf. (32)  
     23, 27)     Coleoptera (*Staphylinidae* det.  
 8. *Entelecara media* Kulcz. (15/2,        Coleoptera (*Staphylinidae* det.  
     15/3, 15/4, 32)                                       O. Scheerpeltz übrige det.  
 9. *Tiso aestivus* (L. K.) (32)                   A. Wörndle; *Curculionidae* vid.  
 10. *Amaurobius obustus* L. K. (31)            Freude u. Ferragu; Larven det.  
 11. *Lycosa hyperborea pusilla* Thor (14)       van Emden, s. Anhang S. 505—506):  
 Acari (det. K. Schmöller):                        35. *Nebria angusticollis* Bon. (22)  
 12. *Ameroseius delicatus* Berl. (36, 37)       36. *Leptusa (Micropisalia) janetscheki* n. sp. Scheerp. i. l. (13, 32)  
 13. *Copriphis janetscheki* n. sp. Schmö.       37. *Leptusa (Micropisalia) delphinatica* n. sp. Scheerp. i. l. (8, 21 a)  
     1956 (13)    38. *Amischa jugorum* n. sp. Scheerp. i. l. (15/5)  
 14. *Zercon montanus* Willm. (36)               39. *Chionostiba janetscheki* n. g. n. sp. Scheerp. i. l. (4, 15/5)  
 15. *Zercon sarasinorum* Schwzr. (37)           40. *Atheta (Liogluta) delphinatica* n. sp. Scheerp. i. l. (15/5)  
 16. *Zercon suecoides* n. sp. Schmö.            41. *Oxypoda (Podoxya) glacialis* n. sp. Scheerp. i. l. (15/5)  
     1956 (7)    42. *Dichotrachelus alpestris* Stierl. (8, 15/5)  
 17. *Tarsolarcus articulosus* Thor. (1, 31)

<sup>1)</sup> Die Zahlen in Klammer bedeuten die Untersuchungsstellen, an denen die Art festgestellt wurde; vgl. dazu das Verzeichnis der betreffenden Untersuchungsstellen im Anhang S. 505 und ihre Lokalisation auf Karte 13.





Karte 13. Das Exkursionsgebiet des Verfassers in der Dauphiné (frz. Alpen) auf der Grundlage der französischen Karten 1 : 50.000 des Gebietes.

Gletscher schwarz; am Glacier de la Pilatte wurde der Stand im Untersuchungsjahr (1951) als weiße Linie eingetragen, soweit es die Ungenauigkeit der Kartengrundlage gestattet; die gebrochene Linie vor ihm umgrenzt sein Vorfeld (Moränen um 1850). Durch Kreise mit Nummern dargestellt sind jene im Anhang (S. 505) zusammengestellten Untersuchungspunkte, an welchen die in der umseitigen Liste angeführten Arten festgestellt wurden.



43. *Apion (Synapion) bonvouloiri* Bris. (9, 21 a)  
*Lepidoptera* (Raupen) (det. K. Burmann):  
 44. *Erebia (glacialis oder gorge)* (21 a, 27)  
 45. *Gnophos caelibaria spurcaria* Lah. (4, 8, 9, 10, 11, 21 a, 23, 30)  
 46. *Endrosa ramosa* Fab. (1, 8, 13, 14, 15/5, 15/6, 15/8, 20, 29, 32, 33)  
 47. *Arctia (Orod.) cervini* Fall. (9)  
 48. *Scoparia valesialis* Dup. (8)  
 49. *Titanio pyrenaealis* Dup. (8, 9, 10)
50. *Scythris glacialis* Frey (9)  
*Aphidina* (det. C. Börner):  
 51. *Aphis (Doralis) remaudieri* n. sp. CB. 1952 (12, 24)  
*Coccoidea (Pseudococcini)* (det. A. Balachowsky):  
 52. *Aploneura werthi* n. sp. CB. 1952 (8)  
 53. *Puto janetscheki* n. sp. Balachw. 1953 (27, 29)  
 54. *Puto alpinus* n. sp. Balachw. 1953 (27)  
 55. *Heliococcus nivearum* n. sp. Balachw. 1953 (30)

keineswegs zu unterschätzende Refugialfunktion der inneralpinen Nunatakker zusätzlich gestützt.

### 9. Mögliche praktische Konsequenzen.

Der Befund, daß ein beachtlicher Teil der alpinen Fauna historisch begründete Areale besitzt, die postglazial nur wenig erweitert werden konnten, bezeugt anderseits das Vorhandensein ausgedehnter ökologischer Leerräume; die postglaziale Wiederbesiedlung der Alpen ist noch in vollem Gange und bei weitem nicht abgeschlossen, viele Arten erfüllen ihr existenzökologisch mögliches Areal ganz offenbar nicht. Daraus ergeben sich für die Praxis wichtige Probleme. So ist z. B. die Artenzahl der Lumbriciden hochalpiner Lagen sehr gering. Offenbar gelang nur wenigen peregrinen Formen eine so ausgedehnte Wiederbesiedlung ihres potentiellen Areals. Es wäre zu prüfen, ob andere, bodenbiologisch wirksamere Arten infolge ihrer zu geringen Ausbreitungstendenz (homing behaviour) oder aus anderen Gründen fehlen. Sicher ist es bei einer Reihe die mangelnde Tiefgründigkeit der Böden, aber es wäre denkbar, bodenbiologisch wertvolle Arten zu finden, denen auch die Böden der Grasheidenstufe zusagen. Einsatzversuche könnten dies klären und so eine Möglichkeit zur Bonitierung von Almböden zeigen. Analoges gilt für bodenbiologisch wertvolle Arten aus anderen Gruppen, die beschränkte Areale haben, wie vor allem Diplopodenarten.

### 10. Notwendigkeit extensiver weiterer Forschungen in der Subnival-Nivalstufe.

Die überraschende Fülle sowohl systematisch wie tiergeographisch und ökologisch hochinteressanter Entdeckungen in den

hohen und höchsten Lagen der Alpen, die hier mitgeteilt werden konnten, welche für einige Tiergruppen wie Diplopoden, Aphiden, Cocciden erstmals die Existenz nivaler Arten überhaupt nachgewiesen haben, zeigen sehr deutlich, daß das Ewigschneegebiet für die Forschung noch weitgehend Neuland ist. Damit ergeben sich starke Anregungen für eine weitere Erforschung der Tierwelt der höchsten Lagen der Alpen.

Die Untersuchung gewisser einzelner Gruppen, die in tieferen Lagen eine sehr große Rolle spielen, hat, was diese Gruppen selbst betrifft, zu durchaus gut begründeten und wohl nur in Einzelfällen zu revidierenden anerkannten Schlüssen geführt. Die von vornherein methodisch nicht zu rechtfertigende Extrapolation dieser Schlüsse, die zur Annahme einer eiszeitlichen Verödung auch der Höhenstufen oberhalb der hochalpinen Grasheiden geführt hat, in deren Zoozoenosen jedoch durchaus andere Gruppen dominieren, stellt sich auf Grund des Mitgeteilten als eine Voreingenommenheit heraus. Eine Revision dieser Anschauung ist schon allein aus dem Grunde nötig, um die weitere Erforschung der Nivalfauna, die sich durchaus nicht als eine lediglich verarmte Fauna tieferer Lagen darstellt, von ihrem hemmenden Einfluß zu befreien.

Es ist methodisch bedauerlich, daß es nur einer geringen Zahl von tüchtigen Bergsteigern unter den Zoologen möglich sein wird, die körperlichen und alpinistischen Voraussetzungen mitzubringen, die für die Vornahme der zweifellos nötigen weiteren extensiven Aufsammlungen erforderlich sind, zumal diese in Höhenlagen durchzuführen wären, deren Erreichung auf den dazu oft einzige möglichen langen und schwierigen Anstiegsrouten allein für sich den Tourenplan eines Normalbergsteigers ausfüllt. Da es sich bei dem angeschnittenen Problem jedoch vor allem um terrikole Formen handelt, würde schon viel dadurch zu erreichen sein, daß daran interessierte Bergsteiger sich die Mühe machen, von lokalisierbaren Stellen nivale Polsterpflanzen mit der umgebenden Erdhülle in Säckchen gefüllt schonend zu Tal zu bringen, wo diese Proben dann mühelos im Gesiebeautomaten ausgewertet werden können. Es wäre vor allem an den akademischen Bergsteigerverbänden gelegen, ihre Mitglieder zu einer solchen Mitarbeit anzuregen. Diese könnten so neben den unvergeßlichen Stunden höchsten Lebensgefühls auch das Bewußtsein eines wertvollen Dienstes für die Wissenschaft zu

Tale tragen. Die Profilfortsetzung nach unten zu im Bereich leichter begehbarer Geländes kann dann von zoologischer Seite leichter besorgt werden. Dies scheint mir ein möglicher Weg, in absehbarer Zeit zu vertiefteren Kenntnissen zu gelangen. Zur Demonstration des Gesagten verweise ich an dieser Stelle nochmals darauf, daß die beiden hochinteressanten Proben von der Meije in der Dauphiné, die ich begreiflicherweise nicht im Alleingang begehen konnte, der Seilschaft W. Flanner und O. Krutil, Wiener-Neustadt, zu danken sind (sowie Nr. 30), die mir auf mein Ersuchen trotz Wettersturz und Biwak das wertvolle Material unter schwierigsten Umständen unversehrt mitbrachte. Die zweite Seilschaft, die mit ihnen unterwegs war, Meier und Weigel, Wiener-Neustadt, verunglückte während des schwierigen Rückzugs, wobei Weigel den Tod fand.

Eine weitere und leider eine Hauptschwierigkeit besteht ferner im äußerst bedrohlichen Mangel an Spezialisten. Die Bearbeitung der Materialmenge, die bei den erforderlichen extensiven planmäßigen Aufsammlungen, welche in Verfolgung des angeschnittenen Problems nötig wären, anfallen würde, könnte von den derzeit vorhandenen Spezialisten auf Jahre hinaus nicht bewältigt werden; abgesehen davon, sind für manche Gruppen derzeit überhaupt keine Bearbeiter verfügbar. Die Heranziehung von Spezialistennachwuchs, auch in interessierten Laienkreisen, ist daher ein Hauptfordernis, ohne dessen Erfüllung die Kontinuität der weiteren Forschung (auch ökologischer und biozoenotischer) völlig in Frage gestellt ist. Auf diese Schwierigkeit kann nicht oft und nachdrucksvoß genug hingewiesen werden! Umso mehr ist allen Mitarbeitern zu danken, deren so verdienstvolle und mühsame selbstlose Determinationsarbeit erst die Grundlage liefert, auf der jede derartige Arbeit aufbauen muß.

#### Nachtrag während der Korrektur.

Angeregt durch die hier niedergelegten Erfahrungen, gelang meinem Mitarbeiter Doz. Dr. H. An der Lan im Sommer 1955 der sensationelle Nachweis bisher unbekannter Arten von terrikolen Kleinturbellarien in Bodenproben aus eiszeitlichen und rezenten Nunatakkern der Nordtiroler Zentralalpen in Meereshöhen von 2640 und 3200 m (Janetschek 1955 c).

## Literatur

- Attems, C., 1949, Die Myriopodenfauna der Ostalpen, Sitz.Ber. Österr. Akad. d. Wiss. Mathem.-naturw. Kl., Abt. I, 158. Bd., H. 1 u. 2. — Ders., 1954, Myriopoda. In: H. Franz, Die NO-Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt. Univ.Verl. Wagner, Innsbruck. — Baebler, E., 1910, Die wirbellose terrestrische Fauna der nivalen Region. Rev. Suisse Zool. 18. — Balachowsky, A. S., 1953 a, Sur un *Heliococcus* Sulc (*Coccoidea-Pseudococcini*) nouveau vivant à 3600 m d'altitude dans les Alpes du Dauphiné et du Tyrol, Mitt. d. Schweiz. entom. Ges., XXVI (3). — Ders., 1953 b, Sur deux *Pseudococcini* Hom. (*Coccoidea*) nouveaux appartenant à la faune alpine d'altitude. — Ders., 1953 c, Sur le statut des genres *Puto* Signoret, *Ceroputo* Sulc, et *Macrocerococcus* Leonardi, Mitt. Schweiz. Entom. Ges. XXVI (4). — Balogh J. u. Loksá, I., 1947, Faunistische Angaben über die Spinnen des Karpathenbeckens. II. Frgm. faunist. hung. 10 (2). — Bäninger, M., 1943, Die Verbreitung von *Nebria* (*Alpaeus*) *bremii* Germ. und *N.* (*Oreonebria*) *angustata* Dej., Entom. Bl. 39, (1/2) S. 12—16. — Ders., 1953, Die Verbreitung von *Nebria* (*Oreonebria*) *rätzeri* Bänn., Entom. Bl. 49. — Beier, M., 1948, Phoresie und Phagophilie bei Pseudoscorpionen, Österr. Zool. Z. I (5). — Ders., 1953, Eine neue *Neobisium*-Art (*Pseudoscorp.*) aus der Dauphiné, Ann. Nat.-Hist. Mus. Wien 59 (1952/53). — Bigler, W., 1929, Die Diplopodenfauna des schweizerischen Nationalparks, Erg. wiss. Unters. schweiz. Nat. Park, 5 (dez. 1928). — Börner, C., 1952, Die Blattläuse Mitteleuropas, Mitt. Thüring. Bot. Ges. Weimar, 4 (3) (Teil 1 u. 2). — Braendegård, J., 1946, *Araneina*, The Zoology of East Greenland, Meddel. om Grönland, 121 (15). — Brehm, V., 1953 a, Bemerkenswerte Entomostraken aus der Salzburger Brunnenfauna, Österr. Zool. Z., IV, (1/2). — Ders., 1953 b, Ein fossiler Krebs im Wiener Grundwasser, Natur und Land, Jg. 39 (9/10). — Burmann, K., 1951 a, Lepidopteren auf Moränen im Nordtiroler Zentralalpengebiet. Entomol. Zeitschr. (Stuttgart) 60 (21—23). — Ders., 1951 b, Der „Matterhornbärenspinner“ (*Orodemnias cervini* Fall.), ein schutzbedürftiger Schmetterling unserer Heimat, Nachr. Bl. Österr. u. Schweiz. Entomol. 1951 (4/5). — Ders., 1951 c, *Crambus luctiferellus* Hb. und *luctuellus* H. S. — Zwei gute Arten (*Microlepidoptera*, *Pyralidae*). Mitt. Münchner Entom. Ges. 41. — Ders., 1952, Die Lebensweise und Veränderlichkeit von *Orodemnias cervini* Fall. Beobachtungen vom Nordtiroler Fundplatz. Mitt. Münchner Entomol. Ges. 42. — Butschek, E., 1951, Der Kleintierbesatz alpiner Grünland- und Ackerböden, Bund.Anst. f. alpine Landwirtsch., Admont. — Canestrini, G., 1873, Nuove specie italiane di Aracnidi. Atti Soc. Venet.-Trent. 2 (1) (Im Original unzugänglich). — Capriacco, Di L., 1938, Osservazioni ecologiche su „*Dicranopalpus gasteinensis*“ Opilione calcicolo, Public. alla R. Accad. dei Lincei, XVI. — Ders., 1948, *Troglolyphantes Zorzii* n. spec. cavernicola Veronese e Notizie su altri Ragni cavernicoli Veronesi Mem. Mus. Civico Stor. Nat. Verona, 1. — Castiglioni, B., 1940, L'Italia nell'età quaternaria, in: Dainelli, G., Atlante fisico economico d'Italia, Milano. — Chappuis, P. A., 1944, Die Gattung *Mesoniscus* Carl. Rev. Suisse Zool. 51 (8). — Chappuis, P. A. et Jeannel, R., 1951, Enumération des grottes visitées 1927—1949, Arch. Zool. expér. génér., 88, p. 81—230 (dort weitere bez. Literatur). — Conci, C., 1951, Contributo alla conoscenza della speleofauna della Venezia Tridentina. Mem. Soc. Entom. Ital. 30. — Condé, B., 1947, Deux Diplures méditerranées à Strasbourg, Bull. Soc. Scienc. Nancy, Nouv. Série, VI (4). — Ders., 1947, Campodéides nouveaux des Grottes Balkaniques, Notes bio-spél. I. — Ders., 1948, Les Campodéides cavernicoles du Jura, Bull. Ass.

## Das Problem der inneralpinen Eiszeitüberdauerung durch Tiere 491

Spéléol. de l'Est I (1). — Ders., 1948, Contribution à la connaissance des Campodéides cavernicoles de France, Not. biospéléol., fasc. 2. — Ders., 1948, Addition à la Faune des Campodéides cavernicoles de France, Bull. Soc. Sci. Nancy Nouv. Série, VII (2). — Ders., 1949, *Plusiocampa provincialis* n. sp., cavernicole de France (Diploures Campodéides), Bull. Mensuel Soc. Linn. Lyon, 18<sup>me</sup> Année (8). — Ders., 1949, Présence de Campodéides cavernicoles en Lorraine et en Champagne, Bull. Soc. Sci., Nancy. Nouv. Série, VIII (2/3). — Ders., 1950, Description d'un campodéide cavernicole de Lombardie, Doriania, Suppl. Ann. Mus. Civico stor. Nat., Genova, I (3). — Ders., 1950, Campodéides du var et des Alpes-Maritimes, Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon, 19<sup>me</sup> Année (6). — Ders., 1951, Campodéides de la Grotte de la Balme, Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon, 20<sup>me</sup> Année (1). — Ders., 1953, Campodéides de la Grotte de San Giovanni (Sardaigne), Not. Biospéléol., VIII. — Ders., 1954, *Diplura*. In Franz, H.: Die NO-Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt. Univers.Verl. Wagner, Innsbruck. — Denis, J., 1950, Araignées de la Région d'Orédon (Hautes-Pyrénées), Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 85 (1/2). — Ders., 1952, Araignées récoltées en Roumanie par Robert Leruth, avec un appendice sur quelques Araignées cavernicoles de Belgique. Bull. Inst. Sci. nat. Belg. 28 (12). — Dichtl, G., 1954, Die Grundwasserfauna im Salzburger Becken und im anschließenden Alpenvorland. Unveröff. Diss. Innsbruck. — Drenski, P., 1931, Höhlenspinnen aus Bulgarien. Spis. na Bulg. Akad. na Nauk. kn. 44 (unzugänglich). — Ertl, M., 1952, Studien zur Ökologie und Zoenotik der Spinnen im Exkursionsgebiet von Innsbruck. Unveröff. Diss. Innsbruck. — Falconer, W., 1919, New and rare British spiders. Naturalist, London, 44. — Franz, H., 1943, Die Landtierwelt der Mittleren Hohen Tauern, Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Mathem.-Naturwiss. Kl., 107. — Ders., 1949, Erster Nachtrag zur Landtierwelt der Mittleren Hohen Tauern, Sitz.Ber. Österr. Akad. Wiss., Mathem. nat. wiss. Kl. Abt. I, 158 (1 u. 2). — Ders., 1949, Zur Kenntnis der Rassenbildung bei Käfern der Ostalpinen Fauna, Zentrb. Gesamtgeb. Entom. Jg. III, März. — Ders., 1950 a, Bodenzoologie als Grundlage der Bodenpflege, Akademie-Verl. Berlin. — Ders., 1950 b, Prä- und interglaziale Relikte in der Bodenfauna der Nordostalpen. 8. Internat. Entomol. Kongr. — Ders., 1951, Zur Kenntnis der Höhlenfauna der Gesäusealpen. Die Höhle, Z. f. Karst- u. Höhlenkde, 2 (1). — Ders., 1951, *Acarina*. In: Franz, H., Die NO-Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt. Univ.-Verl. Wagner, Innsbruck. — Franz, H. u. Sertl-Butschek, E., 1954, *Collembola*. In: H. Franz, Die Nordost-Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt. Univ.-Verl. Wagner, Innsbruck. — Frei, E., 1912, Über die Ausbreitung der Diluvialgletscher in der Schweiz. Mit einer Karte 1 : 1,000,000. Beitr. z. Geol. Karte d. Schweiz, N. F., 41. Lfg. — Freude, H., 1953, Bemerkenswerte Neufunde von *Mesoniscus alpicola* (Hell.) im Berchtesgadener Naturschutzgebiet. Jahrb. Ver. Schutz Alpenpfl. u. -tiere. — Frey, R., 1942, Entwurf einer neuen Klassifikation der Mückenfamilie *Sciaridae*, Notulae Entom. XXII, Helsingfors, 28. IX. 42. — Ders., 1948, Entwurf einer neuen Klassifikation der Mückenfamilie *Sciaridae (Lycoriidae)*, II. Die nordeuropäischen Arten, Notulae Entom. XXVII, 1. v. 1948, Helsingfors. — Gams, H., 1936, Der Einfluß der Eiszeiten auf die Lebewelt der Alpen. Jahrb. Ver. Schutz d. Alpenfl. u. -tiere 10. — Ders., 1938, Die nacheiszeitliche Geschichte der Alpenflora. Jahrb. Ver. Schutz d. Alpenpfl. u. -tiere, 10. — Ders., 1949—51, Überblick über die Floren- und Vegetationsgeschichte Tirols. Der Schlern, 23—25. — Gisin, H., 1943, Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkur-

sionsgebiet Basels, Rev. Suisse Zool., 50 (4). — Ders., 1952, Notes sur les Collemboles, avec démembrément des *Onychiurus armatus*, *ambulans* et *fimetarius* auctorum. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 25 (1). — Ders., 1953, Collemboles cavernicoles du Jura, des Présalpes savoyardes, du Valais et du Tessin, Stalactite, org. Soc. Suisse Spéléol., 2, avril. — Goetghebuer, M., 1938, Quelques Chironomides nouveaux de l'Europe, Bull. Ann. Soc. Entom. Belgique, LXXVIII. — Ders., 1941, Quelques Chironomides du Tyrol, Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., XVII (37). — Grädl, F., 1944, *Scioptera tenella* Spr. (*Lep. Psych.*) in den Urgesteinsalpen von Vorarlberg. (Silvretta- und Ferwallgebiet), Zeitschr. Wiener Entomol. Ges. 29 (5). — Gressel, W., 1951, Die wissenschaftliche Erforschung der Kreidelucke bei Hinterstoder im Toten Gebirge, II. Teil, Jahrb. Ob.-Öst. Musealver. 96. — Handel-Mazzetti, H. v., 1936, Die *Taraxacum*-Arten nordischer Herkunft als Nunatakerpflanzen in den Alpen, Verh. zool. bot. Ges. Wien, 85. — Handschin, E., 1919, Beiträge zur Kenntnis der wirbellosen terrestrischen Nivalfauna der Schweizerischen Hochgebirge. Inaug.-Diss. Zool. Anst. Univ. Basel. — Ders., 1919, Über die Collembolenfauna der Nivalstufe, Rev. Suisse Zool. 27 (4). — Heim, A., 1919, Geologie der Schweiz, 1. Bd., Tauchnitz, Leipzig. — Heinis, F., 1921, Über die Mikrofauna alpiner Polster- und Rosettenpflanzen. Festschr. f. Zschokke, Nr. 9, Basel. — Ders., 1937, Beiträge zur Mikrobiocoenose in alpinen Pflanzenpolstern. Ber. Geobotan. Forschungsinst. Rübel, Zürich, f. d. Jahr 1936. — Holdhaus, K., 1932, Das Phänomen der Massifs de refuge in der Coleopterenfauna der Alpen, C. R. V. Congr. Intern. d'Entomol., Paris. — Ders., 1954, Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. Abh. Zool. Bot. Ges. Wien, XVIII. — Holdhaus, K. und Lindroth, C. H., 1939, Die europäischen Koleopteren mit boreoalpiner Verbreitung, Ann. Nat. hist. Mus., Wien, 50. — Horion, A., 1951, Verzeichnis der Käfer Mittel-europas, Abt. 1 u. 2. Stuttgart, A. Kernen-Verl. — Habré, S., 1954, *Trichodrilus macroporophorus* n. sp., eine neue Lumbriculidenart aus Österreich. Zool. Anz. 153 (7-8). — Irk, V., 1939, Drei neue Milbenarten aus dem Tiroler Hochgebirge, Zool. Anz., 128 (7/8). — Ders., 1941, Die terricolen Acari der Ötzaler und Stubai Hochalpen, Veröff. Mus. Ferdinandea Innsbruck, 19 (für 1939). — Jahn, E., 1950, Bodentieruntersuchungen in den Flussandgebieten des Marchfeldes, Z. angew. Entom. 32 (2). — Janetschek, H., 1948 a, Über einige für Nordtirol neue oder wenig bekannte Gliederfüßer. Tiroler Heimatbl., 23 (9/10). — Ders., 1948 b, Zur Brutbiologie von *Neobisium jugorum* (L. Koch) (*Arachnoidea, Pseudoscorpiones*). Ann. Nat.-Hist. Mus. Wien, 56. — Ders., 1949 a, Tierische Successionen auf hochalpinem Neuland. Nach Untersuchungen am Hintereis-, Niederjoch und Gepatschferner in den Ötzaler Alpen. Schlier-Schriften (Veröff. zur Landeskunde Tirols) 67. — Ders., 1949 b, *Machilis zangherii*, n. sp., ein neuer Felsenspringer aus Mittelitalien. Boll. Soc. Entomol. Ital. 79 (3/4). — Ders., 1950, Die tierische Besiedlung der Nordtiroler Höhlen in ihren Beziehungen zum Problem der alpinen Präglazial-relikte, Natur und Land, Wien, 36 (5/6). — Ders., 1950/51, Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Machilis* (*Thysanura*). Zeitschr. Wiener Entomol. Ges. 35 u. 36. — Ders., 1952, Beitrag zur Kenntnis der Höhlentierwelt der Nördlichen Kalk-alpen. Jahrb. Ver. Schutz d. Alpenpfl. u. -tiere, 17. — Ders., 1953, Machilides du Dauphiné (*Apterygota, Thysanura*). Rev. franç. d'Entomol. 20 (1). — Ders., 1954 a, Über mitteleuropäische Felsenspringer (*Ins., Thysanura*). Österr. Zool. Z. 5 (3). — Ders., 1954 b, Ein neues inneralpines Nunatakrelikt aus einer für die Alpen neuen Gattung (*Ins., Thysanura*). Sitz. Ber. Österr. Akad. Wiss.

Mathem.-naturw. Kl. Abt. I, 163 (8). — Ders., 1955 a, Felsenspringer aus Sardinien, Korsika und den Ostpyrenäen (*Ins.*, *Thysanura*). Österr. Zool. Zeitschr. 5 (4). — Ders., 1955 b, Tierleben auf den höchsten Alpengipfeln. Der Schlern, 29 (5/6). — Ders., 1955 c, Nunataktiere? — Ein aktuelles Problem der zoologischen Heimatforschung. Jahrb. Vorarlberger Landes-Museum Bregenz. — Klebelberg, R. v., 1933, Grundzüge der Geologie Tirols. In „Tirol“, herausgegeben v. D. Ö. A. V.; Bruckmann, München. — Ders., 1948/49, Handbuch der Gletscherkunde und Glazialgeologie, Bd. 1 u. 2, Springer Verl. Wien. — Kratochvíl, J., 1939, À propos des deux Araignées cavernicoles de Yougoslavie. Věstn. ČS. Zool. Společn. v Praze, Svaz. 6—7 (1938—1939) (Vejdovsky-Festschr.). — Lengersdorf, F., 1941, Dipterenfunde aus dem Gebiete des Großglockner. Arb. morph. taxonom. Entomol. Berlin-Dahlem, 8. — Ders., 1952, Interessante Bodenfunde von Lycoriiden (Sciariden), Zool. Anz. 148 (1/2). — Ders., 1954, Neue Trauermücken aus den Alpen (*Ins.*, *Diptera*), Ber. nat. med. Ver. Innsbruck, 50, 1953. — Lindroth, C. H., 1949, Die fennoskandinischen *Carabidae*, eine tiergeogr. Studie, III., allgemein. Teil. Meddel. Göteborgs Mus. Zool. Avdeln. 122, Göteborg. Kungl. Handlingar, Ser. B. 4 (3). — Ders., 1953, Influence of Pleistocene climate changes on the insect fauna of northern Europe, Transact. IXth Internat. Congr. Entom., Amsterdam, 2, p. 145—153. — Menzel, R., 1914, Über die mikroskopische Landfauna der schweizerischen Hochalpen (mit spezieller Berücksichtigung des Rhätikon). Gleichzeitig ein Beitrag zur Kenntnis der freilebenden Nematoden und landbewohnenden Harpacticiden des Alpengebietes. Arch. f. Naturg. Abt. A, 80 (3). — Merxmüller, H., 1952, Untersuchungen zur Sippengliederung und Areabildung in den Alpen, Jahrb. Ver. Schutz d. Alpenpfl. u. -tiere, 17—19, 1952—1954 (als Sonderdruck erschienen 1952). — Millidge, A. F. u. Locket, G. H., 1952, New and rare British spiders. Proc. Linn. Soc. London 163. — Pesta, O., 1925, Zur Kenntnis von *Mesoniscus alpicola* (Heller). Speläol. Jahrb. 5/6, 1924/25: 113—116. — Piktet, A., 1942, Les Lepidoptères du Parc Nationale Suisse et des régions limitrophes. Genf. — Riezler, H., 1941, Über Machiliden Nordtirols. Veröff. Mus. Ferdinandeaum, Innsbruck, 19 (für 1939). — Roewer, C. Fr., 1942, Katalog der *Araneae*, I. Friedländer u. Sohn, Berlin. — Ders., 1950, Über *Ischyropsalidae* und *Trogulidae*, Senckenbergiana, 31 (1/2). — Schenkel, E., 1950, Neue *Arachnoidea* aus Nordtirol, Rev. Suisse Zool., 57 (35). — Schmideg, E., 1938, Die Enchytraeiden des Hochgebirges der Nordtiroler Kalkalpen. Ber. naturw.-med. Ver. Innsbruck, 46. — Schmidt, H., S. J., 1948, Zweiter Beitrag zur Kenntnis der Phoridae Österreichs (*Diptera*), Ann. Nat. Hist. Mus. Wien, 56. — Schmöller, K., 1949, Die terrestrischen Isopoden des Exkursionsgebietes von Innsbruck. Unveröff. Diss. Univ. Innsbruck. — Ders., 1952, Der Einfluß des Klimas auf die tierische Besiedlung der Hochalpen am Beispiel der östlichen Brennerberge, Wetter und Leben. Z. prakt. Bioklimat. Jg. 4 (9—10). — Ders., 1952, *Mesoteneriffia steinböckii* Irk (*Acari*, *Trombidiformes*), Ein Relikttier der Zentralalpengipfel. Tir. Heimatbl. 22 (1/3). — Ders., 1953 a, Die Kartierung von Tiergemeinschaften in der Biozönistik, Österr. Zool. Z., IV (3). — Ders., 1953 b, Vorkommen und Verbreitung der Gattung *Pergamasus*. Berl. 1903 in Österreich. Zool. Anz. 150 (11/12). — Schubart, O., 1954, Über einige von Professor H. Janetschek in der hochalpin-nivalen Region der Dauphiné gesammelte Diplopoden. Österr. Zool. Z. 5 (3). — Schwarzbach, M., 1954, Die Ursachen der Eiszeiten. Die Umschau i. Wiss. u. Technik, 54 (15). — Schweizer, J., 1922, Beitrag zur Kenntnis der terrestrischen Milbenfauna der Schweiz,

Verh. Naturforsch. Ges. Basel, XXXIII. — Ders., 1951, Die Landmilben des Schweizerischen Nationalparks, 2. T. *Trombidiformes* Reuter 1909, Erg. wiss. Unters. schweiz. Nat. Park, III (neue Folge) 23. — Silvestri, F., 1933, Descrizione di una nova specie cavernicola di *Campodeidae* del Trentino. Boll. Lab. Ent. Bologna 6 (1/4). — Stach, J., 1946, The species of the genus *Istotomurus* Börn. (*Collembola*) occurring in European caves. Prace Mus. Przyrodniczego, 2, Krakau. — Ders., 1947, The Apterygotan Fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of Insects, Fam. *Isotomidae*, Acta Monogr. Mus. Hist. Nat. Kraków. — Staudinger, O. und Rebel, H., 1901, Catalog der Lepidopteren des Palaearctischen Faunengebietes, I. T. Famil. *Papilionidae-Hepialidae*, Friedländer u. Sohn, Berlin, 1901. — Steinböck, O., 1931 a, Die Tierwelt des Ewigschneegebietes, Z. d. D. Ö. A.-V., 62. — Ders., 1931 b, Zur Lebensweise einiger Tiere des Ewigschneegebietes, Z. Morph. Okol. Tiere, 20. — Ders., 1936, Über Kryokonitlöcher und ihre biologische Bedeutung. Zeitschr. f. Gletscherkde. 24. — Ders., 1939 a, Der Gletscherfloh, Z. d. D. A. V. 70. — Ders., 1939 b, Die Nunatak-Fauna der Venter Berge. Festschr. Zweig Mark Brandenburg des Deutschen Alpenvereins (D. A.-V.), Bruckmann, München. — Strenzke, K., 1950, Systematik, Morphologie und Ökologie der terrestrischen Chironomiden, Arch. Hydrol. Suppl. XVIII. — Strinati, P., 1953, Faune cavernicole de la région de Génève, Stalactite Z. Schweiz. Ges. Höhlenforsch. 2. — Strouhal, H., 1936, Die *Entotrophi* (Ins. Apteryg.) von Warmbad Villach, Festschr. Embr. Strand, I. — Ders., 1939, Einige bemerkenswerte Vorkommnisse von Wirbellosen, besonders Isopoden, in der Ostmark, Festschr. E. Strand, V. — Ders., 1940, Die Tierwelt der Höhlen von Warmbad Villach, ein Beitrag z. Ökologie d. Makrocavernen, Arch. Nat. Gesch. N. F., 9 (3). — Ders., 1947, Der troglobile *Mesoniscus alpicola* (Heller), Sitz. Ber. mathem. nat. wiss. Kl. Öst. Akad. Wiss. v. 23. Okt. 1947. — Ders., 1951, Die österreichischen Landisopoden, ihre Herkunft und ihre Beziehungen zu den Nachbarländern, Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, 92 (100-J. Festschr.). — Strouhal, H. u. Franz, H., 1954, *Isopoda*. In: H. Franz, Die NO-Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt. Univ. Verl. Wagner, Innsbruck. — Verhoeff, K. W., 1902, Über Diplopoden. 1. Aufs.: Formen aus Tirol, Italien und Cypern, Arch. Naturg. 68 (1). — Ders., 1910, Über Diplopoden. 33. Aufs. Nova Acta Leopold. 92 (2). — Ders., 1912, 51. Aufs. Zur Kenntnis der Neoactractosomiden. Zool. Anz. 39. — Ders., 1915, Zur Kenntnis der Diplopoden-Fauna Tirols und Vorarlbergs, Z. Naturwiss. Halle a. S., 86, 1914/15. — Ders., 1915, 75. Aufs. Zur Kenntnis einiger alpiner Chilognathen. Zool. Anz. 45. — Ders., 1932, Vergleichende geographisch-ökologische Untersuchungen über die *Isopoda terrestria*, namentlich der italienischen Westalpen. (48. Isopoden-Aufsatz.) Z. Morph. Okol. Tiere, 24. — Ders., 1938, Diplopoden der Germania zoogeographica im Lichte der Eiszeiten, Zoogeographica, 3 (4). — Vorbrot, K., 1914, Die Schmetterlinge der Schweiz, II. — Ders., 1921, Die Schmetterlinge der Schweiz. (4. Nachtrag). ibid. 13 (3/4). — Ders., 1925, Die Schmetterlinge der Schweiz. (5. Nachtrag). ibid. 13 (8). — Vorbrot, K. u. Müller-Rutz, J., 1917, Die Schmetterlinge der Schweiz (3. Nachtrag). Mitt. schweiz. Entomol. Ges. 12 (9/10). — Vornatscher, J., 1943, Zur Verbreitung von *Plusiocampa strouhalii* Silv. Z. f. Karst- u. Höhlenkde. 1942/43. — Ders., 1951, Die Tierwelt der Kreidelucke. Jahrb. Oberösterr. Musealverein, 96. — Ders., 1954, Die Tierwelt der Dürntaler Tropfsteinhöhlen. Die Höhle. Z. f. Karst- u. Höhlenkde. 5 (2). — Warnecke, G., 1949, Die Verbreitung der drei Arctiiden (Lep.) *Orodemnias cervini* Fallou, *Orodemnias quenselii* Payk,

und *Arctia flavia* Fuessl., besonders in den Alpen und ihre Einwanderungsgeschichte, Entom. Z. (8—14), Jg. 59. — D e r s., 1950, Wie stark kann die Einschränkung eines Lebensraumes für eine bestimmte Schmetterlingsart ohne Gefährdung ihres Bestandes werden? (Zur Frage der Standortstreue und zur Konstanz der ökologischen Valenz bei Lepidopteren), Entom. Z. Jg. 60 (2/3). — W i e h l e, H. u. F r a n z, H., 1954, *Araneae*. In: F r a n z, H.: Die NO-Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt. Univ. Verl. Wagner, Innsbruck. — W i l l m a n n, C., 1951 a, Die hochalpine Milbenfauna der mittleren Hohen Tauern, insbesondere des Großglocknergebietes (*Acaris*), Bonner Zool. Beitr. 2 (1/2). — D e r s., 1951 b, Untersuchungen über die terrestrische Milbenfauna im pannonischen Klimagebiet Österreichs, Sitz. Ber. Öst. Akad. Wiss., Wien, Mathem. naturwiss. Kl., Abt. I, 160 (1 u. 2). — D e r s., 1951 c, Über eigenartige Kopulationsorgane bei den Männchen der Gattung *Veigaia* (*Acaris*), Zool. Anz., 147 (3/4). — D e r s., 1953, Tarsale Sinnesorgane bei der Gattung *Rhagidiu* und anderen prostigmatischen Milben, Zool. Anz. 150 (9/10). — D e r s., 1953, Neue Milben aus den östlichen Alpen, Sitz. Ber. Österr. Akad. Wiss., Mathem. Naturw. Kl., Abt. I, 162 (6). — W ö r n d l e, A., 1950, Die Käfer von Nordtirol, Schlern-Schr. 64. — W o l f, B., 1934/38, Animalium Cavernarum Catalogus. Junk 's-Gravenhage. — W y g o d z i n s k y, P. W., 1941, Beiträge zur Kenntnis der Dipluren und Thysanuren der Schweiz. Denkschr. schweiz. naturf. Ges. Zürich, 74 (2). — Z s c h o k k e, F., 1912, Die tierbiologische Bedeutung der Eiszeit. Fortschr. naturw. Forsch. 4.

## Anhang

### Karte 3. Fundorte:

*Plusiocampa strouhalii*: Kärnten: Eggerloch b. Villach; Steiermark: Lurhöhle b. Peggau; vielleicht höher *Pl. spec.* aus der Ödelsteinhöhle bei Johnsbach (Stmk.) (C o n d é 1954) und „*Pl. spelaea*“ V o r n a t s c h e r 1954 aus den Dürntaler Tropfsteinhöhlen b. Weiz.

*Pl. str. cavicola*: Salzburg, Scheukofen i. Hagengebirge; Niederösterreich, Türkloch b. Klein-Zell, Nixhöhle bei St. Pölten (Frankenfels), Hermannshöhle b. Kirchberg a. Wechsel, Falkensteinhöhle b. Breitenstein a. Semmering; Steiermark, Lurhöhle b. Peggau, Seeriegelhöhle b. Rettenegg, Rettenwandhöhle b. Kapfenberg, Kreidelucke b. Hinterstoder (C o n d é 1954, J a n e t s c h e k 1952, V o r n a t s c h e r 1943, 1951).

*Pl. corcyraea*: Kärnten, Villacher Alpe (Napoleonswiese) b. Villach, ferner außeralpin (endogaeisch) in Italien und Korfu (S t r o u h a l 1936).

*Pl. caprai*: Lombardei, Grotte des Mte. Tre Crocette am Campo dei Fiori b. Varese; Nordtirol, Wolfendorn a. Brenner (endogaeisch!), Weinstockstollen b. Innsbruck, Fritz-Otto-Höhle i. Kaisergebirge b. Kufstein (C o n d é 1950, J a n e t s c h e k 1952).

*Pl. exsulans*: Schlernplateau (Dolomiten), 2300—2400 m; ferner außeralpin in zwei Höhlen der Herzegowina (Grabova pecina und Kraljevac pecina zw. Mostar u. Nevesinje); das nicht sichere Vorkommen im Botanischen Garten von Straßburg (2 Larven) ist nach C o n d é „sûrement consécutif à une importation“ (C o n d é 1947 a, b, J a n e t s c h e k 1952).

*Pl. grandii*: Trento, Bus del Gobo Onzera b. Serrada (S i l v e s t r i 1933).

*Pl. sollaudi*: Hautes-Alpes, Grotte de Combe b. L'Epine; Isère, Grotte Murée b. Rencurel, sowie nördlich anschließend aus zahlreichen Höhlen besonders des Juramassivs, nördlich bis in die Burgundische Pforte (C o n d é 1947 bis 1951, S t r i n a t i 1953, W y g o d z i n s k y 1941).

*Pl. bourgoini*: Höhlen des Juramassivs (Condé 1948, 1951, Strinati 1953).

*Pl. bonadonai*: Alpes-Maritimes, Ile Saint Honorat (unter Steinen!), Grotte du Chat bei Daluis und Grotte de Valferrière b. Séranon (der letzte Fundort nicht lokalisiert) (Condé 1948, 1950).

*Rhagidia strasseri*: Tirol, Zillertaler Alpen: Turnerkamp, 3000 m, und Mörchner, im Firnbecken des Schwarzensteinkeeses, ca. 2700 m, beide mit nivaler Pioniergevegetation (lg. Janetschek, det. Willmann). Höhlen des Alpenostrandes: Ötschertropfsteinhöhle, Nixhöhle b. Frankenfels, Türkental b. Klein-Zell nächst Hainfeld, Tablerloch i. Dürre Wand, Koppenbrüllerhöhle b. Obertraun, Gaßlhöhle b. Ebensee (?), Bärenhöhle i. Hartelsgraben; außer-alpin: Schacht bei Na Lazi b. Görz (Franz 1954, Vornatscher 1946, Willmann 1932, 1934, Thor u. Willmann 1941).

*Rh. intermedia*: Nordöstl. Kalkhochalpen: Admonter Kalbling, hochalpin (Franz 1954). — Zentrale Ostalpen: Zillertaler Alpen: Zirogspitze a. Brenner, hochalpin (Schmöller mdl.); Roßrücken, 2820 m (lg. Janetschek, det. Willmann); zahlreiche Funde i. d. Mittl. Hohen Tauern von 2400—3100 m: Sonnblickgruppe, Tauernhauptkamm zw. Hochtor, Roßchartenkopf u. Weißenbachscharte, 2400—2600 m; Glocknergruppe: Weg v. Glocknerhaus zur Pfandscharte, im Speikboden Gebiet, 2500 m, und unweit davon extrem hochalpin (*Nebria atrata*-Zone); Moräne des südseitigen Pfandschartengletschers; Naßfeld des Pfandschartenbaches nördl. v. Glocknerhaus; Wasserfallwinkel, ca. 2400—2700 m; Hochfläche d. Mittl. Burgstall, allseits vom Eis umschlossen, 2800—2950 m; Hochfläche d. Großen Burgstall, 3000 m, und aperer, fast vegetationsloser Fleck oberh. d. Großen Burgstall, ca. 3050 m (Franz 1943, Willmann 1951 a); Bösenstein (höchster Gipfel d. Rottenmanner Tauern), SW-Abdachung d. Gipfels, ca. 2400 m, in Grasheide (Franz 1954); außer-alpin in Höhlen der O-Sudeten, des Mährischen Karstes und Jugoslawiens.

#### Karte 4. Fundorte:

##### *Mesoniscus a. alpicola*:

Lombardie: Varese, Höhle bei Tre Crocette am Campo dei Fiori und Buco del Tasso in Valganna; Brescia, Boccola di Val Morina. Die lombardischen Vorkommen werden von Strohahal als eigene Formen geführt (ssp. *cavicola* Carl und var. *valgannensis* Brian), doch stellt sie Chappuis zu *a. alpicola*.

Nördliches Alpenvorland: Schwerting b. Lamprechtshausen, aus 4 m tiefen Schachtbrunnen im Moränengebiet (Dichtl 1954); Lambach b. Wels (Einzelheiten?) (Pesta 1925).

Nördliche Voralpen von Salzburg bis Niederösterreich: Salzburg, Almkalstollen durch den Mönchsberg, Mühlstein, Kugelgartenhöhle in Mühlstein b. Elsbethen; Oberlaussa, Hang gegenüber Jagdhaus; nördl. Seitental d. Schwabtales, 900—1000 m, Weichselboden, Scheiterboden, Lochbach b. Lunz (frei); Steinkeller, Poschenreith, Wilhelminengrotte, Herdengelhöhle, Hirschenfalle (Höhlen b. Lunz); Schacht in der Goldmauer b. Hollenstein, Dobraquelle b. Hollenstein a. d. Ybbs; Alter Stollen b. Brunneck i. Dürrensteingebiet; Seekopfsattel, Durchlaß, Schreier (Seetal); Höherstein, Leonhardi, Dürrenstein-Gipfel; Kreuzkogel b. Mariazell; Kremlbachgraben b. Schenner zw. Gemeindealpe u. Ötscher W-Hang, 900 m; Kirchberg a. d. Pielach; Nixhöhle b. Frankenfels a. d. Pielach; Steinhofbergschacht b. Freiland; Klafterbachhöhle b. Schwarza i. G.; Gipfel d. Unterberges (1340 m) u. Aufstieg auf d. Trafel

(700 m); Hochschneeberg, ca. 1900 m; westl. Gahns, 1150 m; Schwarzgrabenhöhle auf d. Hohen Wand; Eisensteinhöhle b. Fischau; Further Tal b. Weißenbach a. Triesting, entlang d. Triestingtaler Wasserleitung an feuchten Stellen; Drei-Därrischen-Höhle b. Gumpoldskirchen.

Nördliche Kalkhochalpen: Frau Hitt-Sattel a. d. Nordkette b. Innsbruck, 2250 m; Ellmauer Tor, 2100 m, und Fritz-Otto-Höhle, 1680 m, i. Kaisergebirge; Berchtesgadener Berge-Watzmanngebiet; Saletalm a. Königsee, 610 m; Fischunkelalm a. Obersee und Röthbachfall, 700 m (dort auch im Wasser schwimmend wie *Asellus aquaticus!*); Schreinbachalm, 870 m, Unterlahnernalm, 1000 m, Stuhlwandhalde, 1850 m (15—20 cm tief i. Schutt), Totes Weib, 2000 m (Freude 1953); Umg. Edelweißhütte i. Tennengebirge, 1800 m (Janetschek 1954), Eselstein S-Hang, 2150 m; Dachstein S-Seite b. Gutenberghaus, 2000—2150 m; Schafberg, 1700 m; Schafbergalpe; Salzberg-Gangsteig, 850 m; Umg. Dachsteinhöhlenhütte, 1360 m; Koppenbrüllerhöhle; Winkel b. Obertraun, 1100—1200 m; von Schwarzenbergalm zum Schönberg in Latschenbereich; von Steyrersealm z. Sturzhahn u. Tragl; Traunstein, Doline a. Gipfel; Grimming N-Kar u. Karflanken; Höhlenloch (Höhle) b. Anzenau; v. Kl. Priel z. Prieleralm; Kasberg (Gipfel in Dolinen, 1700 m, u. b. Kasberghütte i. Mischwald, 1400 m); Dörflenstein SW-Hang b. Admont, unweit Gipfelgrat unter *Erica carnea*; Haller Mauern, Pölsgraben, 850 m, unter tief i. d. Boden eingebetteten Steinen; Gr. Buchstein, 1700—1800 m; Tamischbachturm; Kalbling W-Hang, 1900 m; Speikboden zw. Kalbling u. Sparafeld, 2100 m; v. Jagerboden z. Flietzenalm, 1300—1600 m; Stadelfeld W-Hang; Hartelsgraben, 800—1000 m; Mitteralm b. Aflenz, in Schneedolinen unter Steinen; Eisernes Törl, Schnealpengebiet, ca. 900—1000 m.

Nördl. Grauwackenzone: Gösseck, a. Gipfel, 2215 m; v. Prebichl zum Eisenerzer Reichenstein, im Latschenbereich; Leobner, 1700—2000 m.

Grazer Bergland: Lurgrotte, Lurloch u. Badlhöhle b. Peggau; Drachenhöhle b. Mixnitz.

Östliche Voralpen: Dornerkogel, waldfreie Gipfelfläche; Seeriegelhöhle b. Rettenegg (Pfaffensattel); Falkensteinhöhle i. Adlitzgraben; Hermannshöhle b. Kirchberg a. W.; Dürntaler Tropfsteinhöhlen b. Weiz (Vornatscher 1954).

Außeralpine Rassen: *M. a. graniger* (Friv.): In Höhlen der Nordkarpaten. — *M. a. vulgaris* Chappuis: trogophil im nördl. Teil d. Bihargebirges. — *M. a. meridionalis* Chappuis: trogophil i. siebenbürg. Erzgebirge, S-Karpaten, Banat, Höhlen b. Valjevo. Nach Strouhal (1951) bleibt noch zu ermitteln, wieviel Rassen der Art in dem viel größeren östlichen Areal leben (Kalkgebirge der Ostslowakei u. Nordungarns, Rumäniens u. Nordserbiens); es sei noch zu erwägen, ob diese östlichen Formen nicht als eigene Art, *M. graniger*, von *alpicola* abzutrennen wären.

Literaturhinweis: Chappuis 1944, Dichtl 1954, Franz 1950, 1953, Freude 1953, Janetschek 1950, 1952, Pesta 1925, Strouhal 1947, 1951 (dort weitere Literatur), Strouhal u. Franz 1954).

*Linopenthaleus irki*: Mittlere Hohe Tauern (Glocknergebiet): Glocknerleiten innerh. d. Hofmannskeeses u. Grüner Fleck am Hofmannsweg; Randmoräne der Pasterze (Willmann 1951); Zillertaler Alpen: Berge um die Berliner Hütte (Roßrücken, 2080 m; Ochsner i. Grasheide, 2400 m; Schönbichlerhorn, a. Gipfel, 3135 m) (lg. Janetschek, dt. Willmann); Stubaijer Alpen: Sulzboden b. Amberger Hütte, 2200 ; Ötztaler Alpen: Umg. Breslauerhütte, 2900 m; Lehnerjoch, 2400 m (Irk 1939); Kaisergebirge: Fritz-

Otto-Höhle, 1680 m (Janetschek 1952); Bregenzer Wald: Schneckenloch (Eingangshalle), 1270 m (lg. Janetschek, dt. Willmann).

*Balba granulata*: Mittlere Hohe Tauern (Glocknergebiet): Haldenhöcker (Rasenfleck unter dem Mittl. Burgstall, mitten im Eis), 2700 m (Willmann 1951); Zillertaler Alpen: Umg. Berliner Hütte, oberste Curvuletum-Fragmente an der Hornschneide, 2700 m; Ötztauer Alpen: Marzellkamm, 2600—3050 m, massenhaft unter Steinen, 13. 1. 1954 leg. et det. Klima; Kaisergebirge: Fritz-Otto-Höhle, 1680 m; Bregenzer Wald: Schneckenloch (Eingangshalle), 1270 m (Janetschek 1952 u. unveröff., det. Willmann); Frankreich, Dauphiné: Roche Blanc, ca. 2700 m in vegetationslosem Blockhang, vgl. Karte 13 u. Text zu D 28 (lg. Janetschek, det. Schmöller).

#### Karte 5. Fundorte:

Aufgenommen sind alle in Roewer (1942) unter diesem Genus angeführten Arten, außer jenen von Drenski (1981) unter *Troglohyphantes* aus Bulgarien beschriebenen, die nach Kratochvil u. Müller (teste Kratochvil 1939) zu *Centromerus* und *Leptophantes* gehören. Von diesen reiht Roewer (l. c.) 3 bei *Troglohyphantes (bureschi, rhodopensis, trnovensis)*, eine bei *Centromerus (bulgaricus = T. balcanica)* und eine bei beiden (*Centromerus lakatnikensis* bzw. *T. lakatnikensis*). Außerdem ist nicht aufgenommen *Troglohyphantes margerisoni* Falconer aus England (nach Millidge und Locket 1952) = *Centromerus bicolor concinnus* (Thor.). Eine an Prof. Kratochvil gerichtete Rückfrage bezüglich der Drenskischen Arten blieb leider unbeantwortet, doch ist für den gegebenen Zusammenhang die Zugehörigkeit dieser Arten ohne Belang. Für Vermittlung von Angaben aus unzugänglicher Literatur bin ich den Herren Dr. E. Kritscher, Wien, und Dr. K. Boratynski, London, dankbar. Dr. E. Schenkel hatte noch Gelegenheit, meine Fundortlisten kritisch durchzusehen und zu ergänzen; mein Dank an dieser Stelle kommt wegen seines mittlerweile erfolgten Ablebens zu spät. Infolge der großen Verstreutheit der faunistischen Literatur ist möglich, daß mir die eine oder andere außeralpine Angabe entgangen ist, was für das vorliegende Problem jedoch ohne Belang ist. Literatur: aus Platzgründen werden außer zusammenfassenden Werken nur die folgenden neueren Literaturangaben zitiert; weitere Literatur bei den ersten: Roewer (1942), Wolf (1934—38), Balogh u. Loksa (1947), Capriacco (1948), Conci (1951), Denis (1950, 1952), Janetschek (1950, 1952), Kratochvil (1939), Schenkel (1950).

1. *bolivarorum* Machado 1939; Spanien; Cueva de Huerta (Teverga, Oviedo). Nicht genau lokalisiert.

2. *cantabricus* (Sim.) 1911; Spanien, Santander: Partido Torrelavega; Cueva de Altamira; Cuevas de las Brujas de Suances; Cueva Hornos de la Pena-Partido Villacariego: Cueva del Pis-Partido Santander: Cueva di Santian (c. *anophthalmus* Sim.).

3. *nyctalops* Sim. 1911; Spanien, Santander: Partido Ramales: Cueva Covalanas-Partido Torrelavega: Cueva de la Clotilde.

4. *alluaudi* Fage 1919; Spanien, Guipuzcoa: Partido Vergara: Cueva de San Valorio-Vizcaya: Partido Bilbao: Cueva de San Roque de Utzorta-Partido Guernica y Luno: Cueva de Basondo.

5. *furcifer* (Sim.) 1884; Spanien: Alava; Partido Vitoria: Cueva de Legorras-Guipuzcoa; Partido San Sebastian: Cueva del Kusaal; Cueva de Landarbaso (de Aitzbitarte)-Partido Tolosa: Cueva de Arrobieta; Cueva de Chorrote; Cueva de Hernialde-Partido Vergara: Cueva de Aitzquirri-Navarra;

Partido Pamplona: Cueva de Orobe (de Alasua)-Vizcaya; Partido Guernica y Luno: Cueva del Fortin del Mte. Serrantes-Malaga; Partido Ronda: Cueva del Cerro de la Pileta.

freilebend: Logrono: Umg. von Arnedillo in feuchtem Moos.

6. *affirmatus* (Sim.) 1913; Spanien, Huesca: Partido Boltana: Forau de la Drolica-Partido Jaca: Causses de la Pena Colorada; Cueva del Cantal bei Acumuer an der Pena Cantal; nicht lokalisiert.

7. *cerberus* (Sim.) 1884: Frankreich, Basses Pyrénées: Canton Arudy. Grotte de l'Oueil du Neez. — Canton Espelette: Grotte de Sare. — Canton Mauléon: Grotte d'Istaürdy. — Canton Nay: Grotte de Betharram. — Canton St. Jean-Pied-de-Port: Grotte d'Astuté. — Canton Tardetz-Sorholus: Grotte d'OXibär — freilebend: Gemeinde Lurbes, Wald von St. Christau, im Moos.

8. *pyrenaeus* (Sim.) 1907; Frankreich, Basses-Pyrénées: Canton Tardetz-Sorholus: Grotte d'OXibar.

9. *simoni* Fage 1919; Frankreich, Basses-Pyrénées: Canton Mauléon: Grotte de Lécénobey.

10. *caecus* Fage 1919; Frankreich: Basses-Pyrénées, Canton Nay: Grotte de Betharram, — Hautes-Pyrénées, Canton St.-Pé: Grotte de la Escala.

11. *marqueti* (Sim.) 1884; Frankreich: Ariège; Canton St.-Girons: Grotte d'Aubert; Grotte des Moulin-Basses-Pyrénées; Canton Arudy: Grotte d'Izeste-Canton Mauléon: Grotte d'Ahusguy-Canton Nay: Grotte de Betharram-Canton Tardetz-Sorholus: Grotte d'OXibar-Canton d'Espelette: Grotte de Sare-Hautes-Pyrénées: Canton Labarthe: Grotte d'Ilhet-Canton Bagnères-de-Bigorre: Grotte de Bedat; Grotte des Judéous-Canton St.-Laurent-de-Neste: Grotte de Gargas. — freilebend: Basses-Pyrénées: Wald von Saint-Christau, Gemeinde Lurbe, im Moos; Wald von Izeste, Canton d'Arudy; Saint-Jean-de Luz, im Schilf eines Teiches — Hautes-Pyrénées: Lourdes; Pic du Midi de Bigorre bei den Gletschern und Orédon „sous la Sapinière des passades d'Aumar, 1860 m, ... sous une pierre“ (Denis 1950).

12. *marqueti pauciaculeatus* Sim. 1929; Frankreich, Haute-Garonne: Grotte Carric-Nor bei Saleich.

13. *phragmitis* (Sim.) 1884; Frankreich, Basses-Pyrénées: Saint-Jean-de Luz, im Phragmitetum eines Teiches.

14. *orphaeus* (Sim.) 1884; Frankreich: Ariège: Canton Foix: Grotte de Capètes-Canton Lavelanet: Grotte d'Aurouze-Aude: Canton Axat: Grotte du Pic de l'Auzugon-Canton Belcaire: Grotte de Belvis; Grotte d'Espezel-Canton Quillan: Grotte d'As-Pradels; Grotte du Bac-la-Caune-Pyrénées-Orientales, Canton St.-Paul-de-Fenouillet: Caouno claro bei Prugnanes.

15. *solitarius* Fage 1919; Frankreich, Lot, Canton St.-Céré: Grotte de Presque; Causse de Gramat.

16. *pluto* Cap. 1938; Italien, Piemont, Prov. Cuneo: Grotta de Caudano bei Frabosa-Sottana.

17. *furciger* (Can.) 1873; wird von Roewer (1942) aus Sardinien angegeben. Bei Canestrini (1873) steht lediglich „Ho avuto dal march. Doria due individui di questa specie, un maschio ed una femina, provenienti dalla Sardagna“ (teste Boratynski i. l.) March. Doria sammelte jedoch im Trentino (vgl. z. B. Parona, C. 1887. Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova S. 2 (4)). Nun gibt es östlich von Trento tatsächlich ein „Sardagna“, sodaß ich eher für wahrscheinlich halte, daß dieser Ort gemeint ist, zumal aus Höhlen dieser Region einige Arten bekannt sind (Nr. 21; 23—25, 26).

18. *lucifugus* (Sim.) 1884; freilebend (in Ostalpen trogophil?); Westalpen: Schweiz: Kanton Wallis: Bourg-Saint-Pierre, 1633 m; Haueten ob.

Zermatt, 1800—2200 m; alte Wasserleitung ob. Almagel-Berner Oberland: Gadmen-Graubünden: Val del Diavel im Nationalpark-Frankreich: „Massif du Mont-Blanc“ (Simon 1929)-Italien: Saint-Rémy im Aostatal-Österreich: Brengenzeralp, in Dolinen des Gottesackerplateaus, 1780—1910 m (Janetschek 1952); Ödsteinhöhle b. Johnsbach i. Gesäuse, Höhleneingang (Wiehle-Franz 1954). (Die Artzugehörigkeit des Fundes aus dem Gesäuse wäre zu überprüfen.)

19. *janetscheki* Schkl. 1950; freilebend! Österreich, Tirol, Zillertaler Alpen: Berliner Spalte, Gipfel, 3252 m; Trattenjoch östl. v. Turnerkamp, ca. 3000 m (*T. n. sp.?* *nanus* Schkl.).

20. *tiroiensis* Schkl. 1950: Österreich, Tirol, Wilder Kaiser: Fritz-Otto-Höhle 1680 m; Wiesberghöhle am Wiesberg-Südhang, 1760 m.

21. *sordellii* (Pav.) 1875; Schweiz; Tessin: Grotta La Boggia bei Meride; Höhlen von Mendrisio und Capolago: Italien. Varese: Höhle bei Tre Crocette am Campo dei Fiori. Trento: Bus del Bilbom; Bus del Gobo Onzera (bei den Angaben aus dem Trentino handelt es sich nach Conci (1951) sehr wahrscheinlich um Nr. 25).

22. *gestroi* Fage 1933; Italien; Brescia: Buco della Bassetta; Buco del Dusso; Buco del Frate; Bus Coalghes; Buco del Prà Devent; Buco del Trinale, Lachetto di Monte Alto; Buco del Lachetto.

23. *lessinensis* Cap. 1936; Italien, Verona: Covoli di Velo.

24. *ruffoi* Cap. 1936; Italien, Verona: Abisso di Ca Nova; Grotta dei Prusti (wie 23 Berge von Lessina).

25. *zorpii* Cap. 1948; Italien, Verona: Buso del Meo; Trento: Grotta ai Fortini; Bus del Gobo Onzera, Abisso di Lamar (Bus del Bilbom? vgl. Nr. 21).

26. *fagei* Roewer 1931; Italien, Belluno: Buso della Bela.

27. *similis* Fage 1919; Italien, Udine: Grotta di Pradis; Torrento Cosa-Höhlen bei Pradis; Grotta di Corgnale-Jugoslavien, Slovenien: Lucova jama (Jagdloch bei Oberskrill) — *similis dubius* Krat. 1934: Jugoslavien, Slovenien: Eleonorengrotte.

28. *jamatus* Roewer 1931; Italien, Gorizia: Grotta degli zingari (Ciganska jama).

29. *jugoslavicu* Krat. 1934; Jugoslavien, Slovenien: Graf Falkenhayn-Höhle (Lagarcek); Pečkajevo brczno bei Verd (nicht lokalisiert).

30. *polyophtalmus* (Joseph) 1881; Jugoslavien, Trieste: Grotta di Cogniale, Vilenica; Postojna: Grotte di Castel Lueghi (Luegger-Höhlen). Slovenien: Ihanska jama; Mrzla jama.

31. *typhonetiformis* Abs. u. Krat. 1932; Jugoslavien, Slovenien: Kevderca-Grotte.

32. *anellii* Cap. 1938; Jugoslavien, Postumia: Adelsberger Grotte.

33. *excavatus* Fage 1919; Jugoslavien; Trieste u. Postojna: Grotta di Cogniale; Kronprinz Rudolfgrotte (Grotta Umberto sotto Corona b. Divaccia); Zegrana jama; Luegger Höhlen (Grotte de Luegg, s. o.); Slovenien: Koncanova jama (Höhle b. Horjul); Hrencova jama; Brezno v. Latvici; Velika pasica jama.

34. *microps* Roewer 1931; Jrgoslavien, Trieste: Lindnergrotte (Grotta di Trebicano).

35. *gracilis* Fage 1919, Jugoslavien, Slovenien: Podpetschhöhle; Podtis-kavec-Höhle.

36. *spinipes* Fage 1919; Jugoslavien; Slovenien, Gottschee: Dreibrüderhöhle.

37. *confusus* Krat. 1939; Jugoslavien, Slavonien: Grob človeka, ob brezni poti nad Ivanje selom. Nicht lokalisiert.

## Das Problem der inneralpinen Eiszeitüberdauerung durch Tiere 501

38. *liburnicus* Cap. 1927; Jugoslavien, Carnaro: Grotta presso Permani.
39. *goidanichi* Cap. 1927; Jugoslavien, Carnaro: Grotta degli Asparagi.
40. *croaticus* (Chyzer) 1894; Jugoslavien, Kroatien: Vrata (nahe bei Fuzine), keine Höhlenangabe, offenbar freilebend.
41. *diurnus* Krat. 1932; Jugoslavien, Slavonien: Bucerca jama; Glija jama (südöstl. Cilli). Freilebend in Zentralslavonien (Slovenska Požega) unter einem Stein. Eine Angabe im Zool. Record (1936) „Moravia“ bezieht sich offenbar auf diese Angabe von Kratochvil (1932).
42. *affinis* (Kulcz.) 1914; Jugoslavien, Dalmatien: Curzola, Paganettihöhle.
43. *dalmaticus* (Kulcz.) 1914; Jugoslavien, Dalmatien: Golubacka (Golubinka jama) auf Mosor Planina.
44. *giromettkai* (Kulcz.) 1914; Jugoslavien, Dalmatien: Baliceva pecina; Kotlenicehöhle (Vranjaca pecina); Modrica bunar.
45. *strandi* Abs. u. Krat. 1932; Jugoslavien, Dalmatien: Kraljeva pecina.
46. *montanus* Abs. u. Krat. 1932; Jugoslavien, Bosnien: Mijatova jama dolnja; Herzegowina: Jama u Ivica, 1964 m (hochalpine Höhlenspinne mit gut ausgebildeten Augen).
47. *fugax* (Kulcz.) 1914; Jugoslavien, Dalmatien: Koćovica pećina, Bjelašnica planina, 2062 m.
48. *hadzii* Krat. 1934; Jugoslavien, Dalmatien: Benetina pećina-Herzegowina: Duga pećina; Grabova pećina I; Grabova pećina II; Jama za jamskim vrhom; Höhle bei Nevada.
49. *salax* (Kulcz.) 1914; Jugoslavien, Herzegowina: Baba pećina; Bjelusica pećina; Duboka pećina; Duga pećina; Jama za Kolenikom; Medja pećina na Ilijinu brdu; Jamutina kod Orlje glavice.
50. *lesserti* Krat. 1935; Jugoslavien, Montenegro: Bobjerska pećina; Vodena jama.
51. *troglodytes* (Kulcz.) 1914; Jugoslavien, Dalmatien: Pećina bei Han Pass; Pećina kod Blagojevica; Cora pećina; Pećina kod Dovrečka zdrielo; Golodražnica; Golubova pećina; Pećina u Ivici; Izeta pećina; Jankova pećina; Lakičevic pećina; Matjaševica pećina; Pećina na Jankovom; Pokljuka Gornja; Pećina kod Sunjevca; Tomova pećina; Mijukovica pećina-Herzegowina: Elias-höhle (Ilijina pećina); Vilina pećina b. Trebinje; Papic pećina; Vučja pećina; Vukovo jama (Wolfshöhle) — Montenegro: Golubnjacka pećina; Kaloperska pećina; Leskova pećina; Vodena jama; Vranova jama.
52. *bayeri* Abs. u. Krat. 1932; Jugoslavien; Herzegowina: Mrcine pećina (nur ungefähr lokalisiert).
53. *kratochvili* Drenski 1935; Jugoslavien, Mazedonien: Höhle bei Blaca.
54. *herculanus* (Kulcz.) 1894; Rumänien: Alba, Bez. Abrud: Pesterea Lucia mare — Bihor, Bez. Bratča: Pesterea Ungurosti (Pest. dela Balnaca, Magyarogbarlang); Bez. Vascau, bei Chiscău: Grotte à deux entrées opposées de la Peatra Bogii; bei Sighistel: Pesterea dela Dâmbul Colibii, de sus-Turda, Bez. Câmpeni, bei Scărisoara: Hoancele Căldărilor, Pesterea E-Severin, Bez. Orsova: Pesterea mare dela Soroniste (Tatarcyhöhle, bei Herkulesbad). Nicht lokalisiert: Pesterea Topa de Sus (Vidavolgyibarlang) im Vidutal.
55. *kulczinskii* Fage 1931; Rumänien: Hunedoara, Bez. Hateg: Pesterea dela Cioclovina. — Nicht lokalisiert: Caras, Bez. Recita: Pesterea Izvorului dela Sohodolul Reciței; Pesterea de sus dela Sohodul Reciței.
56. *cavernarum* (L. K.) 1872; Deutschland, Schlesien: Wolmsdorferhöhle. — Bayern: Rosenmüllerhöhle. — Ungarn: bei Budapest, 300 m u. M., 1 ♀, unter Stein (Balogh-Loksa 1947, Balogh i. l.).

57. *leptiphyphantiformis* (Strand) 1907; Deutschland, Württemberg: Karlsöhle bei Erpfingen.

Karte 6. Fundorte:

*Lepthyphantes armatus*: Schweiz, Berner Oberland: Grüneck, 2870 m; Lischanna 3000 m (Handschin 1919). — Tiroler Zentralalpen: Kreuzspitze, zw. 2350—2750 m (loc. typ. Kulczinsky 1904); Madatschjoch, 3080 m, lg. Janetschek, det. Kritscher; Weißkugel Gipfel, 3746 m; Dahmannspitze, 3400 m; Brandenburger Nunatak, 3300 m; Wildspitze S-Gipfel, 3769 m (Janetschek 1949, Steinböck 1939); Wolfendorngebiet a. Brenner überall auf den höchsten Erhebungen, nur dort (Schmöllerz mdl.); Olperer unterh. Gipfel, 3410 m; Falscher Kaser nö. d. Wildlahnerscharte, 3230 m; Alpeiner-scharte, 2940 m; Mösele O-Grat, 3370 m; Turnerkamp Gipfel, 3400 m; Schwarzenstein Gipfel, 3370 m (alle lg. Janetschek, det. Schenkel). — Nordtiroler Kalkalpen, Nordkette b. Innsbruck: Frau Hitt-Sattel, 2200 m; Höttinger Graben und Scheibenbüchel am Fuß der Nordkette b. Innsbruck, 800—900 m (Ertl 1952). — Karnische Alpen: Mte Arvenis 1910 m (Capriacco 1938).

*Diplocephalus (H.) rostratus*: Tiroler Zentralalpen (Ötzaler Alpen und Brennerberge): Fundusfeiler Gipfel, 3080 m; Brandenburger Nunatak, 3300 m (Janetschek 1949, Steinböck 1939); Wolfendorn Gipfel, 2775 m (Schmöllerz mdl.).

*Janetschekia lesserti*: Schweiz: „Zermatt“ Einzelheiten? (Schenkel 1939). — Tiroler Zentralalpen: Jüngste Moränen des Gepatsch- und Hintereis-ferners, 1930 u. 2400 m; junge bis jüngste Moränen des Alpeinerferners, ca. 2300 m (Janetschek 1949); Schwarzenstein Gipfel, 3370 m; Schneeboden westl. unterh. Hornschneide, 2520 m; Hornkees Vorfeld, ca. 15jähriger Ruh-schutt, ca. 2050 m (alle lg. Janetschek, det. Schenkel).

Karte 7. Fundorte:

*Mesoteneriffia steinböcki*: Schweizer Nationalpark: Murtaröl, 2380 m; Fuorcla Val Sassa, 2850 m; Piz Sesvenna, 3207 m. — Ötzaler und Stubaier Alpen: Madatschjoch, 3100 m, Ölgrubenjoch, 3050 m; Gebiet der Kreuzspitze von 3000—3455 m; Brandenburger Jöchl, 3180 m; bei der Breslauer-Hütte, 2800—2900 m; Stamseralm (Bärenlehnkreuz), 2100 m; Schrankogel, 2700 bis 3200 m; Serles (Gipfel), 2719 m; Kesselspitze (Gipfel), 2730 m. — Zillertaler Alpen (mit Brennerbergen u. Tuxer Alpen): Patscherkofel, 2250 m; Amthor-Spitze (Gipfel), 2756 m; Daxspitze, 2600 m; Wolfendorn (Gipfel), 2775 m; Wildseespitze, 2730 m; Schönbichlerhorn (Gipfel), 3135 m; Tarntaler Gruppe, 2500 m (Irk 1939; Janetschek unveröff., Schmöllerz 1952 u. i. l. Schweizer 1951).

*Mesoteneriffia alpina*: Dauphiné: Schuttfleck im Firnbecken des Glacier de la Bonne Pierre, 2900 m, lg. Janetschek, 15. 8. 51 (vgl. Karte 13 Nr. 34 und Text dazu).

*Pergamasus franzii*: Ostalpenhauptkamm von den Stubaier Alpen bis zum Hochschwab; einige Fundorte weiter nördlich, im Bereich der nö Kalkhoch-alpen, Kalkhochalpen: Rötelstein s. v. Dachsteinmassiv, hochalpin; Warschen-eckgruppe, Kalkschnetälchen am Toten Mann; Admonter Kalbling, Schneedolinen im „Grüberach“, in Pioniergevegetation; Kalbling N-Hang, 2100 m, Boden unter Firmeturm, und in Pioniergevegetation am Rande von Schneedolinen; Hochturm SW-Hang, Protorendsina unt. Felsenheide (Butscher 1951, Franz 1950, 1954). — Nördl. Grauwackenzone: Triebensteingipfel, Felsenheide auf Kalk (Franz 1954). — Zentralalpen: Stubaier Alpen (Fundort unbekannt;

nicht lokalisiert, vgl. Schmöller 1953); Zillertaler Alpen: Brennerberge (vgl. M. Steinböck) (Schmöller 1952); Schönbichlerhorn a. Gipfel, 3130 m; Turnerkamp a. Gipfel, 3400 m; Roßrücken von 31000 m abwärts bis 2590 m; Hornschneide, 2700—2400 m (tiefer in Schneetälchen); Hornkees, jüngster Ruhschutt mit beginnender Pioniervegetation im Vorfeld, ca. 2050 m; Ufergeröll des Zemmbachs (Gletscherbach) b. W. H. Alpenrose, ca. 1870 m; Jungmoränen unterh. Mörchner, ca. 2700 m; Schwarzenstein a. Gipfel, 3360 m (Ig. Janetschek, det. Willmann); Hohe Tauern: zahlreiche Fundorte von 2400—über 3000 m in der Großglockner- und Sonnblickgruppe (Franz 1943, 1950, Willmann 1951); Niedere Tauern: Gumpeneck NO-Abdachung, *Polytrichum*-Rasen; Schreindl ö. Donnersbachwald, hochalpin (Franz 1954).

#### Karte 8. Fundorte:

*Machilis fuscistylis*: Schweiz (Einzelheiten?) (Wygodzinsky 1941). — Tiroler Zentralalpen: Glockturmkamm, 2900 m; Vord. Brochkogel, 3400 m; Oberh. Kaunergrathütte, 2850 m; Felderjoch, 2800 m; Finailspitze, ca. 3200 m; Marzellkamm, 3050 m (Ig. Klima 13. IX. 54, det. Janetschek); Äußeres Hochebenkar, 2670 m; Umhausen gegen Niederthai, 1500 m; Zwieselbachjoch, 2870 m; Larstigspitze, 3175 m; Schrankogelgrat, 3400 m; Moräne des Alpeinerfernerns, 2800 m; Wolfendorn N-Hang, 2350 m; Wolfendorn-Wildsee, 2733 m; Wildseespitze Gipfel, 2733 m; Kreuzjoch südl. Glungezer, 2500 m; Hornschneide (N-Grat zur Berlinerspitze), 2700 m. — ? Hohe Tauern, Glocknergruppe: Pasterzinenmoräne unterh. des Glockner- und Kellersbergkamps u. d. Franz-Josefs-Höhe; Kreitherwand a. Haritzerweg (Janetschek 1954 a, dort weitere Literatur).

*Charimachilis relicta*: Tirol, Stubaiyer Alpen: Maierspitze, 2799 m (Janetschek 1954 b). Praemachilinen sind sonst aus dem Alpeninnern nicht bekannt.

#### Karte 9. Fundorte:

*Nebria bremii* nach den Angaben von Bänninger, M. (1943, 1953), Holdhaus (1954), Janetschek, H. (1952), Wörndle, A. (1950). *Leptusa janetscheki* u. *delphinatica* sowie *Chionostiba janetscheki* Dauphiné: (vgl. Karte 13 und Begleittext); *Leptusa glaciei*: Österreich: Hohe Tauern; Venedigergebiet, Südabbrüche des Platten-Habach, von der Habach-Hütte zum Sulzbach-Törl, ca. 3000 m, in handbreiten Moos- und Flechtenpolstern auf ebenso breiten Felsbändern. — Glocknergebiet, Südabbrüche des Klein-Glockners ob. d. Ködnitz-Keeses am sog. Stüdlweg (Route von der Stüdlhütte zum Glockner), ca. 3300 m, in Moos- u. Flechtenpolstern auf handbreiten Felsbändern (Scheerpeltz i. l.). *Leptusa wörndlei*: Nordtiroler Kalkalpen: Tschiargant b. Imst (Gipfel), 2372 m; Nordkette b. Innsbruck (Hafelekar u. Arzlerscharte), Speckkarspitze i. Halltal (2160—2350 m) (bei den übrigen von Wörndle (l. c.) mitgeteilten Fundorten kann es sich um Verwechslungen mit ähnlichen Arten handeln) (Wörndle mdl. Mitt.). *Apion bonvouloiri*: Dauphiné (Ig. Janetschek, vgl. Karte 13 und Begleittext; neu für Frankreich); Cottische Alpen: Mt. Granero, Val Maira, Mt. Cenis (K. Daniel) (Coll. Mus. München), Mt. Viso septentrional (L. Ganglbauer, teste Ferragu, Paris), Val d'Albergian, Col d'Orsiera (Pinker 1908, Coll. G. Frey, München); Aostatal: Fiery d'Ayas (Solari, teste M. Ferragu, Paris); Bergamasker Alpen: Mt. Grigna (L. Ganglbauer, Coll. G. Frey, München); Wallis: Riffelberg, Gornergrat, 2600—3100 m (H. Wagner, Coll. G. Frey, München); Berner Alpen, Rothorn b. Brienz (loc. typ., teste Ferragu). (Die von Brisout dafür

angegebene Höhe von ca. 3000 m ist zu korrigieren, da das Brienz Rothorn nur 2353 m ü. M. hat. Die var. *georgeli* Hoffm. (Haute-Vienne: Eymoutiers, sur *Lathyrus silvestris* L.) wurde außerhalb des Kartenbereiches aus Mittelfrankreich beschrieben (teste Ferragut).

#### Karte 10. Fundorte:

*Arctia cervini*: Dauphiné: Glacier de l'Encoula, 1 ♂ in 3300 m am Schnee (Berthet 1948); Pic Coolidge O-Wand, 3450 m, 2 R (leg. Janetschek, 29. VII. 51, det. Burmann, vgl. Karte 13 und Text zu Nr. 9); Schweiz (Wallis und Graubünden): Riffelberg gegen Gornergrat, um 3000 m; Laquintal; Hohlicht; Simplonhospiz; Zinalgruppe; Turtmantal, 2450—3000 m; Gruben Schwarzhorn; Augstbordpass, Augstbordhorn (Gipfel); Gigialp; Val del Diavel, 2150 m; Val del'Aqua, 2450 (Vorbrodt 1914, 1917, 1925; Pictet 1942, Warnecke 1949); Tirol: Gebiet d. Kreuzspitze i. innersten Ötztal, 2900—3200 (Burmann 1951, 1952, dort weitere Literatur); Similaun S-Seite, ca. 2700 m (Forcher-Mayr, Bozen, i. l.).

*Scioptera tenella*: Schweiz: Tête Noire; von Zermatt zum Riffelberg; Roßbodenalpe\*); Mörel; Simplon; Iselle; Fusio; Scheersacktal\*); Kandertal am Fuß der Gemmi; Ponte Brolla; Sils-Maria; Castasegna; Grono; Lostallo; Roveredo; Gemmipaßhöhe; St. Nikolaus\*); Umg. v. Locarno; Laquintal; Campolungopass; Vorarlberg: Ferwall: Kaltenberg, 2400—2500 m; Eisentälerspitze, 2775 m; Silvretta: Cromortal unterh. Saarbrückenerhütte, 2400 m; Heimspitze, 2200 m (Gradl, 1944; Vorbrodt 1914, 1921, 1925; Vorbrodt u. Müller-Rutz 1917).

#### Karte 11. Fundorte:

*Euphaenocadius alpicola*: Ötztaler Alpen: Vorfeld des Hintereisferners, aus *Philonotis fontana*-Quellflur und feuchtem *Nardus stricta*-Rasen, ca. 2300 m, ♂♂ ♀♀; Hochfirst S-Grat, 3400 m, ♀; Zillertaler Alpen: Roßrücken, 3100 bis 2850 m (L, P); Turnerkamp (Tratterjoch N-Hang), 3000 m (L); Schwarzenstein (Gipfel), 3370 m (zahr. L, P, ♀♀) (alle leg. Janetschek; Goettghebuer 1941, 1943; Janetschek 1949, Strenzke 1950).

*Ornosciera brachyptera*: Mittlere Hohe Tauern (Glocknergruppe): Waller Sonnleitbratschen, ca. 2450 m, in Curvuletum nahe der oberen Grasheidengrenze, 1 ♂ (Franz 1943); Ötztaler Alpen: Madatschjoch, 3080 m, nivale Pionierflora, 2 Ex.; außerhalb der Karte: Frankreich; Dauphiné: oberste Grasheideflecken unterhalb der S-Wände des Roche d'Alvau, 2850 m, 1 ♀ (vgl. Karte 13 und Text Nr. 32) (leg. Janetschek, det. Lengersdorf). — Außer alpin: Deutschland: Umgebung von Erlangen (Lengersdorf 1952); Südspanien: Sierra Nevada, Veleta N-Hang, 2600 m (leg. Janetschek, 18. VII. 54, det. Lengersdorf).

#### Karte 12. Fundorte:

*Trimerophorella nivicomes*: Silvretta: Rotfurka, 2743 m; Silvrettahorn, 2950 m (Handschin 1919, nach Bäbler). — Schweizer Nationalpark und Umgebung: Hinteres Val Tanermoza, 2450 m; Val del Diavel, 2100—2250 m; Alp Murtèr, 2550 und 2600 m; Macún, 2660 m (Bigler 1929); Muottas Muragl, 2500 m (Verhoeff 1912); Albula: Kesch-Hütte, Fuorcla d'alp Fontana, am S-Fuß des Piz Forum, 2700 m (Bigler 1929). — Ferwall: Moostal b. St. Anton am Arlberg, Roßfallalpe 1850—1900 m (Verhoeff 1915). — Ötz-

\*) = nicht lokalisiert.

taler Alpen: Kaunergrat, Speikboden ob. Kaunergrathütte, 2980 m (lg. Janetschek, 7. VII. 52, dt. Mathis); Vorfelder des Gepatsch-, Hintereis- und Niederjochferrners, 1900—2400 m (Janetschek 1949); Ramolhaus, 3000 m Verhoeff 1902).

*Trimerophorella glaciei*: Bernina: Endmoräne des Morteratschgletschers, ca. 1910 m (Verhoeff 1912).

Verzeichnis der Untersuchungspunkte (Karte 13) Janetschek's in der Dauphiné, an denen die auf Seite 486/87 zusammengestellten Arten festgestellt wurden. In Klammern die jeweiligen Arten, als Auswahl der betreffenden Faunulae.

1. Hochalpine Grasheide oberhalb Refuge de la Pilatte, 2600 m ü. M. (17, 26, 46).
4. Westwand unterhalb Col des Ecrins, Nivalflora, ca. 3300 m ü. M. (39, 45).
5. Pic Coolidge, 1. Gipfel; nur Krustenflechten (3770 m ü. M. (20).
6. Pic Coolidge, Geröllhang zwischen den beiden obersten Firnfeldern, nur Flechtenbewuchs, ca. 3500 m (20).
7. Pic Coolidge, Pkt. 3450 des Normalanstieges über den Südgrat, Nivalflora (2, 16; *Helophorus* spec. L.).
8. Pic Coolidge, Felsband in Ostwand unterhalb Südgrat, 3400 m, Nivalflora (2, 20, 27, 37, 42, 45, 46, 48, 49, 52; *Leptusa (delphinatica)* Scheerp? L.)
9. Pic Coolidge, breites Schuttband in Ostwand, ca. 3450 m, Nivalflora (Collembolen, Milben u. Aphiden n. g.) (2, 20, 43, 45, 47, 49, 50).
10. Couloir du Col de la Temple (vom Col de la Temple zum Glacier noire) Subnivalflora, 3160 m (nur informative Suche) (2, 45, 49).
12. Plan du Carrelet (Zeltplatz I), hochsubalpin, 1918 m (1, 51).
13. Oberste Grasheideflecken unter SO-Wand des Le Flambeau, 2740 m (5, 13, 19, 20, 21, 23, 24, 26, 27, 36, 46).
14. Hochalpine Grasheide oberhalb Refuge Temple-Ecrins, 2460 m (11, 20, 22, 46).
- 15/2. Vorfeld des Glacier de la Pilatte, 17jähriger Ruhschutt mit Pioniergevegetation (bis 10% Deckung), ca. 2100 m (2, 3, 6, 8, 30).
- 15/3. ibid., ca. 5jähriger Lockerschutt mit erster Vegetation (8).
- 15/4. ibid., ca. 40jähriger Ruhschutt mit 20% Deckung (6, 7, 8).
- 15/5. ibid., innerhalb rechter Stirnmoräne d. J. 1850 (32, 38, 39, 40, 41, 42, 46).
- 15/6. Dich bewachsener alter Schuttkegel knapp außerhalb der 1850er Stirn im Anschluß an obiges Profil, 2090 m (46).
- 15/7. Rhodoretum unterh. Steilwand beim Combe Rouge in weiterer Fortsetzung obigen Profils; stark steinschlaggetroffen, 2150 m (4).
- 15/8. Vorfeld des Glacier de La Pilatte, ca. Stand von 1900, *Trifolium pallescens*-Soziation, im Bereich eines großen Schuttkegels vom Combe Rouge (ca. 40—50% Deckung) (1, 19, 23, 46).
20. Rocher de l'Encoula, Osthang, hochalpine Grasheide, 2380 m (46).
- 21 a. Col du Clot des Cavals, nivale Spaltenflora, 3170 m (37, 43, 45; *Malthodes* spec. L.).
22. Vegetationsloser Moränen- und Schuttwall am Firnrand westl. unterh. des Col du Clot des Cavals, 2900 m (3, 35).
23. Unterh. 22, Schutt mit subnivaler Flora geringer Deckung, 2780 m (1, 2, 3, 7, 26, 45).
24. Zeltplatz II, im Étançons, Zwergstrauchheiden, 1920 m (51).
25. Fuß einer Schutthalde orogr. links oberh. 24, ca. 1960 m (2. 19).

27. Roche Blanche, Fuß der Gipfelwand, 2760 m, Schutt mit bis 10% Deckung (7, 44, 53, 54).
28. Roche Blanche, Blockhang zur Tête de la Maye, 2700 m, fast vegetationslos, nur in Tiefe einige Moosanflüge, u. Flechten (25).
29. Tête de l'Aure beim Roche Blanche, ca. 2700 m, Mosaikvegetation mit 50% Deckung (4, 19, 46, 53, (2)).
30. Ecrins, Südpfeiler, ca. 3600 m, Gesiebe aus *Aretia alpina*-Polster (lg. W. Flanner u. O. Krutil, Wien) (3, 55; Coleoptera-L. indet.; verloren).
31. Zwergstrauchheidenkomplexe im Étançons ob. 24, ca. 1920 m (10, 17, 21).
32. Oberste isolierte Grasheideflecken mit Übergängen zu Schneeböden unterhalb S-Wänden des Roche d'Alvau, 2850 m (1, 2, 3, 4, 8, 9, 34, 36, 46; *Bembidion* spec. L.).
33. Schuttstreifen im Anschluß an 32, ca. 2850 m, einige Phanerogamen (3, 6, 46).
34. Firnumschlossene Insel von Verwitterungsschutt p. p. mit Flechtenbewuchs, sonst vegetationslos, unterh. Südwand des Roche d'Alvau im Firnbecken des Glacier de la Bonne Pierre, 2900 m (2, 3, 18, 29, 31, 33).
36. La Meije, oberhalb des höchsten Punktes des Glacier Carré der Route über den Promontoir-Grat, ca. 3790 m (lg. W. Flanner u. O. Krutil, Wien) (Automatgesiebe aus *Ranunculus glacialis*, *Poa* spec. cf. *minor*, *Saxifraga oppositifolia*, *Myarella tenerrima*) (12, 14, 28; *Cartodere* spec. L.).
37. Grand Pic de la Meije, 3983 m (lg. W. Flanner u. O. Krutil) (Automatgesiebe aus *Saxifraga oppositifolia* u. *Myarella tenerrima*) (12, 28, 37; *Corticaria* (oder *Corticarina*) L., *Atheta* spec. L.; Enchytraeidae indet.).

\* \* \*

Während des Umbruchs erschien die folgende Arbeit, die nicht mehr berücksichtigt werden konnte:

Aellen, V. u. P. Strinati, 1956, Matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse. Rev. Suisse Zool. 63 (1). Sie bringt Höhlenfunde von *Rhagidia strasseri* (R. s.), *Plusiocampa bourgoini* (P. b.) und *sollaudi* (P. s.) aus den Kantonen Vaud (R. s., P. s.), Neuchâtel (R. s., P. b., P. s.), Bern (Jura) (R. s., P. b., P. s.), Soleure (P. b., P. s.) und Basel-Land (P. s.), Karte 3 und Tabelle 1 sind entsprechend zu ergänzen. Die Funde entsprechen den vorgetragenen Auffassungen.

Zu S. 454 ist *Machilis vicina* Wygod. 41 aus Liechtenstein nachzutragen.