© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die Insektenwelt Österreichs in ökologischer Betrachtung.

Von **Wilhelm Kühnelt** (Wien).

Trotz seiner flächenmäßig geringen Ausdehnung hat Östereich Anteil an den verschiedensten klimatisch und edaphisch gekennzeichneten Lebensräumen. Es ist daher leicht verständlich, daß seine Insektenwelt unabhängig von historisch bedingten Verbreitungsbildern auch eine charakteristische ökologisch bedingte Verbreitung zeigt. Dabei verhalten sich die einzelnen Arten recht verschieden und wenn man für Österreich nach vorsichtiger Schätzung gegen 20.000 Insektenarten annehmen kann, so kann man sich leicht ein Bild der bestehenden Mannigfaltigkeit machen. Allerdings liegen über nur verhältnismäßig wenige Arten genauere Verbreitungsangaben innerhalb des Landes vor, aber auch diese lassen schon erkennen, daß sich Gruppen mit charakteristischer Verteilung unterscheiden lassen.

Eine Anzahl von Arten ist praktisch im ganzen Lande mit Ausnahme der höchsten Gebirgslagen verbreitet. Es sind dies vorwiegend solche Arten, die klimatisch wenig anspruchsvoll, und dabei entweder aktiv oder passiv ausreichend verbreitungsfähig sind, um bestimmte ihnen zusagende Bedingungen (z. B. Nahrungsquellen) zu erreichen. Besonders wären hier solche Arten zu nennen, die so stark an die Bedingungen ihres engsten Aufenthaltsortes gebunden sind, daß demgegenüber alle anderen Abhängigkeiten stark zurücktreten. Dies trifft für viele Parasiten zu, wie Mallophagen, Läuse und Flöhe, aber auch für parasitische Hymenopteren und Dipteren. Sie folgen meist ihren Wirten innerhalb deren gesamtem Verbreitungsgebiet. Ähnliche Verhältnisse herrschen bei Spezialisten für bestimmte Zersetzungsvorgänge pflanzlicher und tierischer Stoffe (z. B. Koprophagen und Aasfresser). Auch viele spezialisierte Pflanzenfresser, wie Saftsauger (Aphiden und Cocciden) und Blattfresser (Raupen, Blattwespenlarven, Käfer und ihre Larven) sind in ihrer Verbreitung vollständig von ihren Futterpflanzen abhängig, doch finden sich hier schon auffällige Abweichungen von dieser Regel. So kommt es vor, daß die Nährpflanze eine viel weitere Verbreitung besitzt als eine an sie gebundene Insektenart. Beispielsweise ist das Schilf (Phragmites communis) in Österreich sehr weit verbreitet, dagegen ist ein an Schilfblättern fressender Halticine (Semicnema reitteri) nur an wenigen Stellen in den östlichen Ebenen, z. B. bei Mödling und am Neusiedlersee gefunden worden.

In diesem Zusammenhang sei an die Arten der Blattkäfergattung Chrysochloa erinnert. So lebt z. B. Chrysochloa speciosissima in den Bergwäldern der Alpen und der höchsten Teile des Wald- und Mühlviertels

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

auf Senecio fuchsii. Diese Pflanze kommt aber auch im Wienerwald sehr häufig vor; es wurden aber ngch nie Chrysochloen an ihr angetroffen. (Nach mündlicher Mitteilung von J. JAKOB wurde ein Exemplar von Chrysochloa speciosissima bei Rekawinkel gefunden.) Im Lunzer Gebiet liegt die untere Grenze von Ch. speciosissima ungefähr bei 600 m Höhe, dort, wo sich das Seetal zum Becken des Untersees erweitert.

Anders liegen die Verhältnisse dort, wo ein Insekt zwar jeweils an eine bestimmte Futterpflanze gebunden ist, an deren Verbreitungsgrenze aber auf eine andere Pflanze übergeht. So finden sich die Blattkäfer Chrysomela polita und Cassida viridis in den Tälern (z. B. bei Lunz am See) auf Mentha longifolia, während sie auf den benachbarten trockenen Hängen auf anderen Pflanzen angetroffen werden und zwar Chrysomela polita an Origanum vulgare und Cassida viridis an Salvia glutinosa. Chrysomela fastuosa, die in ganz Österreich auf Galeopsisarten häufig ist, traf ich in der Umgebung von Graz ausschließlich auf Lamium album.

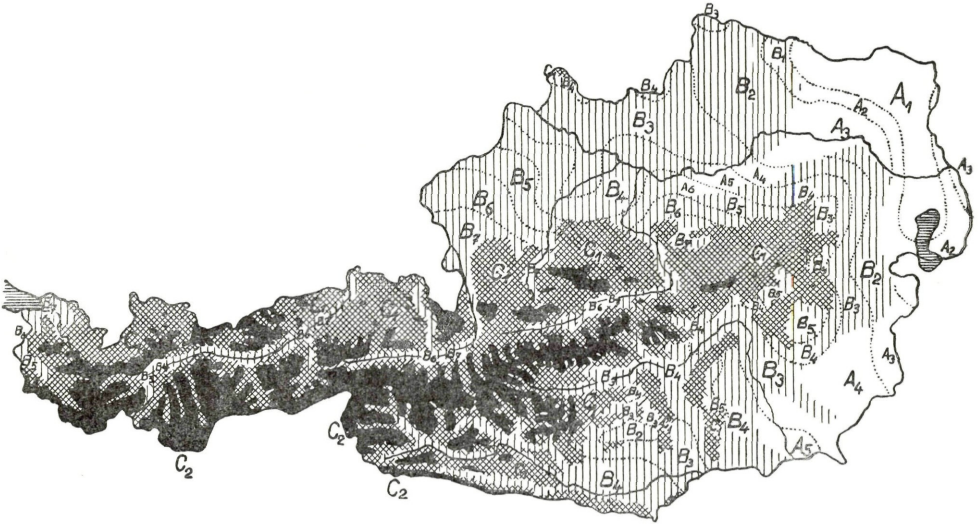

Abb. 1: Klimagebiete und -bezirke Österreichs (nach KONČEK 1957). A = warmes Gebiet; B = mäßig warmes Gebiet; C = kaltes Gebiet.

A_1 = Befeuchtungsindex	unter —20	
A_2 = Befeuchtungsindex	—20 bis 0	= B_1
A_3 = Befeuchtungsindex	0 bis 60	= B_2
A_4 = Befeuchtungsindex	60 bis 120	= B_3
A_5 = Befeuchtungsindex	120 bis 180	= B_4
A_6 = Befeuchtungsindex	180 bis 240	= B_5
	240 bis 300	= B_6
	über 300	= B_7

(Der Befeuchtungsindex wird auf folgende Weise berechnet:

$$Iz = \frac{R}{2} + A\,r - 10\,t - (30 + v^2)$$

R = Gesamtmenge der Niederschläge in mm während der Vegetationsperiode (April—September).
Ar = die positive Abweichung der Niederschlagsmenge während der drei Wintermonate Dezember bis Februar von der Menge 105 mm (negative Abweichungen bleiben unberücksichtigt).
t = die Mitteltemperatur der ganzen Vegetationsperiode in Celsiusgraden.
v = die durchschnittliche Windgeschwindigkeit um 14 Uhr in m/sec während der ganzen Vegetationsperiode).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Eine sehr auffällige und bisher nicht näher erklärbare Erscheinung ist das Fehlen mancher weit über die Grenzen Österreichs hinaus verbreiteter und häufiger Arten in manchen Landesteilen. So fehlt die Waldgrille (Nemobius silvestris) mindestens in der weiteren Umgebung von Graz wenn nicht in ganz Steiermark vollständig, während sie im benachbarten Niederösterreich allgemein verbreitet ist. Besondere Nahrungsansprüche können hier nicht die Ursache des Fehlens sein, denn Nemobius ernährt sich vorwiegend von abgefallenen Buchenblättern und Buchenwälder gibt es in Steiermark in großer Ausdehnung. (Ein Parallelfall aus der Gruppe der Isopoden wäre Armadillidium vulgare, das ebenfalls in Steiermark und Kärnten fehlt, allerdings durch die nahe verwandte Art A. carniolicum ersetzt zu sein scheint.)

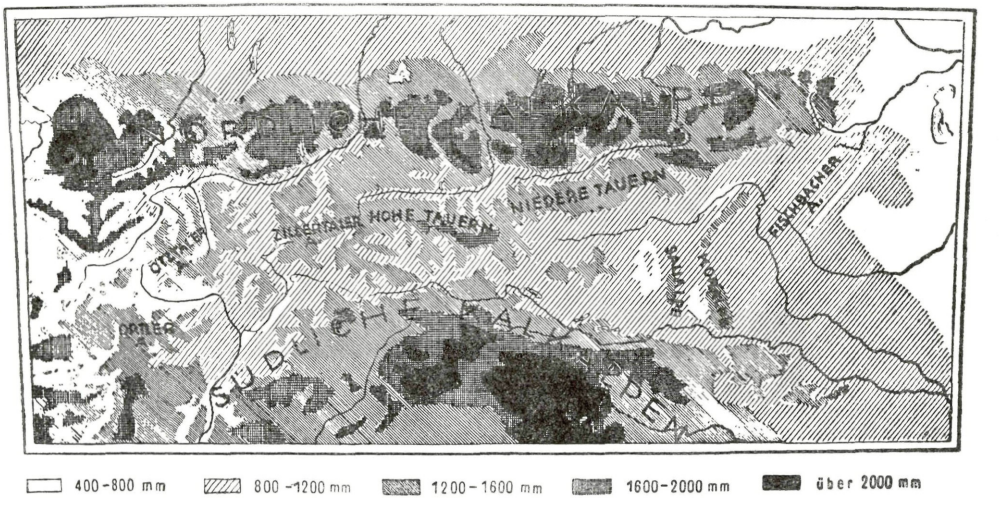

Abb. 2: Die Verteilung der Niederschläge in den Ostalpen (nach N. KREBS).

In auffälliger Weise wird die Tierwelt durch die starke vertikale Gliederung des Landes beeinflußt, welche Stufen mit unterschiedlichem Klima schafft (Abb. 1, 2). Kompliziert werden die Verhältnisse durch die Unterschiede von Neigung und Exposition, wodurch mikroklimatische Einflüsse die des Lokalklimas überlagern. Zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse seien hier die durch Höhenlage und Wetterunterschiede verursachten Temperaturunterschiede entlang eines Profils von Lunz (Niederösterreich) auf den Dürrenstein angeführt (Tab. 1). In Tabelle 2 sind neben den Temperaturwerten auch die Niederschlagsmengen angegeben, während Tabelle 3 die Dauer der Schneebedeckung angibt.

Hiezu kommt noch der Einfluß der Pflanzendecke, die je nach dem Grade ihrer Beeinflussung durch den Menschen auch innerhalb derselben Höhenstufe beträchtliche Unterschiede aufweisen kann. Auf dieses System

Tabelle 1. Durchschnittliche Temperaturen der Lunzer-Kleinklimastationen bei Schönwetter

Stations-kennzeichen	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahresmittel der Temperatur
Bn 610 m	−8,8	−7,6	−0,2	7,8	14,9	13,1	17,9	18,9	14,7	7,8	1,0	−12,3	5,6
El 770 m	−4,7	6,1	1,7	6,5	15,3	12,4	17,6	18,2	14,4	9,7	1,5	−9,4	7,4
Mn 770 m	−6,8	−8,2	−0,6	6,1	13,6	11,9	16,2	17,0	13,7	7,5	2,4	−4,4	5,7
En 920 m	−4,3	−9,3	−1,8	3,9	10,9	9,7	15,0	15,7	12,3	6,2	−0,4	−6,8	4,3
Oe 1120 m	−6,4	−12,2	−3,4	4,2	10,7	10,1	16,0	16,8	14,3	6,1	1,7	−9,2	4,1
Rs 1125 m	−6,4	−11,4	−3,4	3,0	10,8	9,7	15,0	15,7	13,4	—	1,0	−2,4	−3,5
An 1250 m	1,8	−6,1	0,3	6,8	13,8	11,4	16,7	18,0	15,1	13,5	3,1	−5,0	7,5
Li 1420 m	0,6	−9,4	−0,2	4,8	12,3	9,2	15 9	16,8	13,3	13,4	1,5	3,5	6,8
Rn 1560 m	1,6	−11,3	−2,1	6,7	12,5	6,1	14,9	16,3	10,8	12,9	0,5	2,8	6,0
Kn 1700 m	0,9	−11,2	−2,4	2,5	10,6	8,1	15,0	16,9	11,2	—	0,8	2,6	4,6
Sn 1780 m	1,0	−9,6	−2,3	4,9	5,8	8,1	12,4	16,0	9,7	—	1,9	6,2	4,5
Dn 1860 m	1,1	−11,7	−2,5	4,0	9,0	7,0	13,2	14,9	10,7	10,1	1,5	—	4,8

Tabelle 2. Durchschnittliche Temperaturen der Lunzer-Kleinklimastationen bei Schlechtwetter

Stations-kennzeichen	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahresmittel d. Tempe-ratur	Nieder-schläge in mm
Bn 610 m	−2,3	−2,5	−0,7	3,6	7,0	10,2	14,0	13,0	9,2	4,1	1,9	−1,4	4,7	1648
El 770 m	−3,4	−4,7	−4,1	0,1	6,1	8,8	13,2	11,8	8,6	2,9	0,9	−2,2	3,2	1800
Mn 770 m	−4,7	−3,1	−2,1	1,8	5,4	8,8	12,4	11,5	14,5	3,0	1,1	−1,8	3,9	2020
En 920 m	−4,1	−4,9	−2,6	−0,8	3,5	6,6	11,0	9,7	5,9	1,6	0,0	−3,3	1,9	2220
Oe 1120 m	−7,1	−6,0	−5,9	−1,4	3,4	6,0	10,6	9,4	5,7	0,3	−0,8	−4,3	0,8	2760
Rs 1125 m	−6,5	−6,1	−4,1	−1,1	3,2	6,3	10,7	9,4	6,1	0,6	−0,4	−5,4	1,1	2760
An 1250 m	−5,6	−6,6	−4,4	−0,8	2,5	5,3	9,9	8,3	4,2	−0,2	0,3	−4,6	0,6	2560
Li 1420 m	−7,5	−8,4	−6,3	−2,7	0,8	3,0	8,8	7,7	2,5	1,6	−1,1	−4,3	0,5	2060
Rn 1560 m	−9,7	−9,9	−5,9	−3,4	0,1	2,7	7,5	6,2	1,7	1,2	−1,0	−4,1	−1,2	2040
Kn 1700 m	−9,1	−10,8	−7,4	−4,6	−0,7	1,9	8,2	6,0	4,5	−1,0	−2,2	−5,9	−1,7	2500
Sn 1780 m	0	−9,6	−8,9	−4,4	0,4	4,5	6,2	7,6	1,5	0,1	−0,9	−1,8	−0,4	2400
Dn 1860 m	−3,5	−8,0	−8,4	−6,2	−0,1	1,5	6,2	4,3	3,2	−2,2	−3,0	−0,6	−1,4	2160

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 3. Dauer der Scheebedeckung der Lunzer Kleinklimastationen.
1931—1933

Stations-kennzeichen	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
Dn 1860 m						10			20			
Sn 1780 m						10			27			
Kn 1700 m						10			24			
Rn 1560 m						2				1		
Li 1420 m					18					7		
An 1250 m					18					7		
Rs 1125 m					9					11		
Oe 1120 m					18					25		
En 920 m					19					11		
Mn 770 m				28							15	
El 770 m				4							15	
Bn 610 m			19								19	

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

einander beeinflussender Wirkungen reagieren die einzelnen Tierarten sehr verschieden stark. Auch hier gilt wieder die Regel, daß Bindung an extreme Verhältnisse andere Einflüsse weitgehend ausschaltet. Besonders sei auf den Einfluß des Waldes hingewiesen, der einerseits klimatische Extreme ausgleicht, andererseits ein kühles und feuchtes Bestandesklima schafft. Ihm steht das waldfreie, vorwiegend von Rasen überzogene Gelände mit seinen stärkeren klimatischen Extremen und der Tendenz zu warm trockenem Bestandesklima gegenüber. Hiebei ist es weniger wichtig, ob es sich um einigermaßen natürliche Rasen handelt, wie Flachmoore, Auwiesen und alpine Rasen oder um stark vom Menschen beeinflußte wie Tal- und Almwiesen, welche vielfach auf ehemals bewaldetem Gelände liegen. Gerade die Tierwelt der „Wiesen" im weitesten Sinn enthält Arten, deren Verbreitung innerhalb gewisser Grenzen von der Höhenlage wenig beeinflußt wird.

In großen Gebieten der Alpen sind die Talwiesen von den Almwiesen durch einen breiten Waldgürtel getrennt, innerhalb dessen nur kleine, meist stark felsige Stellen waldfrei bleiben. In manchen Gebieten, wo der Wald durch menschliche Tätigkeit sowohl von unten als von oben her eingeschränkt wurde, ist diese Verbindung leichter möglich. Die folgenden Beispiele sollen deshalb vorwiegend aus einem Gebiet mit breitem, vom Menschen wenig verändertem Waldgürtel (dem Dürrensteingebiet) genommen werden.

Verhältnismäßig groß ist die Zahl der Insekten aus verschiedenen Gruppen, die sowohl auf den Talwiesen als auch auf den Almwiesen vorkommen. Unter den Feldheuschrecken seien Stenobothrus parallelus, miniatus (= scalaris) und lineatus, sowie Euthystira brachyptera genannt. Knapp unterhalb des Gipfels des Schöckel (1445 m) bei Graz, lebt Stenobothrus stigmaticus und Gomphocerus maculatus auf kurzgrasigen Almwiesen. Der erstere kommt im Tal im Grazer Becken (z. B. bei Stainz), der letztere erst wieder am Ostrand der Alpen (z. B. bei Rechnitz im Burgenland, und in Kärnten auf der Sattnitz und in den Drauauen) vor. Ähnlich verhalten sich die Laubheuschrecken: Platycleis roeseli und Decticus verrucivorus.

Unter den Hemipteren sind zu nennen: Sehirus dubius (scheint an Thesium gebunden zu sein), Carpocoris fuscispinus, Zicrona coerulea, Nysius jacobeae und Notostira erratica; an Zikaden: Aphrodes bicinctus. Groß ist die Zahl der Käfer mit entsprechender Verteilung: Amara familiaris und communis, Harpalus latus, Cantharis rustica, Malachius marginellus, Meloë proscarabaeus, Cryptocephalus sericeus und moraei, Galeruca tanaceti und pomonae, Phyllotreta undulata und nigripes, sowie die Rüsselkäfer Anthonomus rubi und Apion pisi.

Während die genannten Arten sichtlich in höheren Lagen seltener und weniger weit verbreitet sind, ist von einigen anderen das umgekehrte der Fall. So findet sich die in höheren Lagen nicht seltene Laubheuschrecke Platycleis brachyptera beispielsweise an einem nord-westexponierten, steil zur Donau abfallenden Wiesenhang oberhalb von St. Andrä-Wördern in nur 300 m Höhe und auf der Kugelwiese im südlichen Wienerwald. Die durch die verdickten Vorderschienen des Männchens sehr auffällige

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Feldheuschrecke Gomphocerus sibiricus, die auf alpinen Rasen weit verbreitet und häufig ist, hat andererseits, z. B. in der „hinteren Höll" bei Weichselboden (900 m) Kolonien in tiefen Lagen. Noch stärker ist die Trennung beim Ohrwurm Anechura bipunctata, der einerseits auf trockenen alpinen Rasen (Glocknergebiet, Loser oberhalb Altaussee), andererseits auf den wärmsten Grashängen am Ostrand der Alpen (Geschriebenstein bei Rechnitz, Eichkogel bei Mödling) vorkommt. Ähnlich verhält sich auch der Blattkäfer Cryptocephalus albolineatus, der in der hochalpinen Stufe vorkommt, aber in wenigen Stücken auch am Ostrand der Alpen auf dem Frauenstein von R. HICKER aufgefunden wurde.

In den meisten Fällen unterscheiden sich Individuen der genannten Arten aus verschiedenen Höhenlagen kaum (mit Ausnahme der Flügelausbildung bei Heuschrecken und Hemiperen, auf die noch genauer eingegangen werden soll). Bei anderen Arten finden sich aber deutliche regelmäßige Unterschiede zwischen Individuen von Talwiesen und alpinen Rasen. Hier seien vor allem Größenunterschiede erwähnt. So ist der auf den Talwiesen häufige Mistkäfer Geotrupes vernalis (Länge 14—20 mm) auf den Almwiesen durch eine kleinere (Länge 10—14 mm) meist auch dunklere Form v. alpinus Hagenb. vertreten, die sich aber auch durch Skulptur und Körperproportionen unterscheidet, aber nicht scharf von vernalis getrennt zu sein scheint. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei Staphylinus ophthalmicus, der an den wärmsten Hängen des Ostrandes der Alpen nicht selten ist und Längen von 16—22 mm erreicht. (Eine exakte Angabe der Körperlänge ist bei Staphyliniden infolge der Dehnbarkeit des Abdomens schwierig.) An der hochalpinen Rasenstufe ist er durch eine kleinere (Länge 13—18 mm) Form: s. hypsibatus Bernh., vertreten, bei der die blau metallische Färbung weitgehend zurücktritt, die also mit Ausnahme der Flügeldecken schwarz erscheint. Dazu kommt noch, daß ihre Fühlerglieder auffallend kürzer sind, als die der Talform. Hinsichtlich der Verkürzung der Fühler verhält sich nach APFELBECK (1895) die Höhenform des Rüsselkäfers Otiorhynchus geniculatus ähnlich, bei der auch der Rüssel kürzer und dicker ist, als bei der Talform. Ein auffallender Größenunterschied findet sich auch zwischen Talform und Höhenform des Scheckenfalters Melitaea aurinia. Die Talform hat 19—23 mm Vorderflügellänge und trägt auf Ober- und Unterseite der Flügel ein lebhaftes rotbraunes und gelbbraunes Muster. Die Höhenform merope Prun. hat nur 15—19 mm Vorderflügellänge und die Zeichnung der Flügel ist auf der Unterseite fast vollständig verschwunden, auf der Oberseite viel blasser und mit zahlreichen schwarzen Schuppen untermischt. Die Schuppen selbst sind bei aurinia dreieckig zugespitzt, bei merope an der Spitze abgestutzt, wodurch sie viereckig erscheinen. Bei Schuppen aus der Mittelzelle des Vorderflügels beträgt die Breite bei aurinia 63% der Länge, bei merope dagegen 79%.

Eine sehr auffällige Erscheinung konnte ich im Lunzer Gebiet bei Heuschrecken und Hemipteren beobachten: Die Bewohner der Talwiesen zeigen bei vielen hiehergehörigen Arten verkürzte Flügel (mikroptere Formen); auf Almwiesen treten neben den kurzflügeligen Stücken langflügelige (makroptere) Individuen auf. Dies gilt für die Feldheu-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

schrecken Euthystira brachyptera und Podisma pedestris, sowie für die Laubheuschrecke Platycleis roeseli. Unter den Hemipteren verhält sich Nysius jacobeae ebenso. Für die Heuschrecken ist kennzeichnend, daß die Flügel sekundär wieder vergrößert sind, was aus der unregelmäßigen Aderung, die von der normaler langer Flügel stark abweicht, deutlich hervorgeht. Makroptere Individuen zeigen ferner herabgesetzte Fruchtbarkeit, was sich in der geringen Zahl der Ovariolen ausdrückt (vgl. hiezu RAMME 1931).

In diesem Zusammenhang sei daran erinnert, daß Höhenformen verschiedener Insekten abweichende Fortpflanzungsweise haben können. So hat SEILER (1946) für die Sackträgermotte Solenobia triquetrella Parthenogenese im Zusammenhang mit Polyploidie in den Schweizer Alpen nachgewiesen (für die Österreichischen Alpen liegt leider keine einschlägige Untersuchung vor). Ähnliche Verhältnisse hat SUOMALAINEN (1947) für Rüsselkäfer der Gattung Otiorhynchus nachgewiesen und im Lunzer Gebiet bei Otiorhynchus niger und gemmatus eine diploide, bisexuelle Form neben einer triploid parthenogenetischen Form nachgewiesen. (Die Höhenverbreitung dieser Formen ist noch näher zu untersuchen.)

Bisher wurden diejenigen Arten behandelt, die sowohl auf den Talwiesen und Trockenrasen, als auf den alpinen Rasen vorkommen. Es gibt aber eine große Zahl von Arten, die auf die tiefen Lagen beschränkt sind und andere, die nur hochalpin vorkommen; auf sie soll nachfolgend näher eingegangen werden: Viele Insektenarten wurden bisher innerhalb Österreichs nur in den östlichen Ebenen und den wärmsten Stellen im Südosten (Südkärnten) und zum Teil wieder in Vorarlberg im Bodenseegebiet gefunden. Es handelt sich hier um submediterrane Arten, die vom Mittelmeergebiet aus an die Alpen heranreichen. Als Beispiel einer Art, die sowohl in Südkärnten (Umgebung von Ferlach) als im Westen Österreichs (Zams im Inntal) vorkommt, wäre die Feldheuschrecke Oedipoda germanica zu nennen. Ähnlich verhält sich eine Laubheuschrecke Conocephalus mandibularis (= Homorocoryphus nitidulus). Diese Art ist sowohl am Ufer des Bodensees als auch in Oststeiermark zu finden. (Ein Exemplar wurde von H. Kaltenbach im südlichen Teil des Stadtgebietes von Wien gefunden.) Hier ist eine Bevorzugung verschiedener Standorte festzustellen: Während die Art im Süden der Alpen und auch am Bodensee Schilfbestände und sehr nasse Wiesen bewohnt, findet sie sich an ihrer Nordgrenze auf ausgesprochen trockenen Wiesen und Maisfeldern (so in der Grazer Bucht). Diese Verschiebung der engeren Lokalisation in Gebieten mit verschiedenem Klima ist als „regionale Stenözie" bekannt (KÜHNELT 1943) (Abb. 3).

Wie schon erwähnt, sind die submediterranen Arten am reichsten in den östlichen Ebenen Österreichs vertreten. Dort kommen noch östlich-kontinentale Arten dazu, die dem ozeanischen Teil Mitteleuropas fehlen. Diese beiden vom Standpunkt der Tiergeographie verschiedenen Gruppen finden sich in der Regel gemeinsam an klimatisch bevorzugten Stellen. Eine Ausnahme machen nur diejenigen unter ihnen, die noch spezielle Standortsansprüche stellen z. B. die halophilen Arten, die dementsprechend nur an den Ufern der Salzlacken östlich des Neusiedlersees angetroffen

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

werden (eine ausführliche Liste gibt MACHURA 1935). Die übrigen Arten finden ihre Westgrenze teils schon an den Hängen des Leithagebirges, teils am Ostrand der Alpen und nördlich der Donau am Ostrand der böhmischen Masse also von Krems nördlich dem Kamptal folgend. Nur ganz wenige reichen im Donautal aufwärts ins Linzer Becken und in die Welser Heide (östlich kontinentale Arten fehlen dort schon vollständig). (Ausführliche Angaben über diese Faunenelemente finden sich bei KUNTZE 1931, WERNER 1937 und FRANZ 1936.) Eine kartographische Darstellung dieser Verhältnisse wurde von KÜHNELT und WIMMER (1939) versucht (Abb. 4).

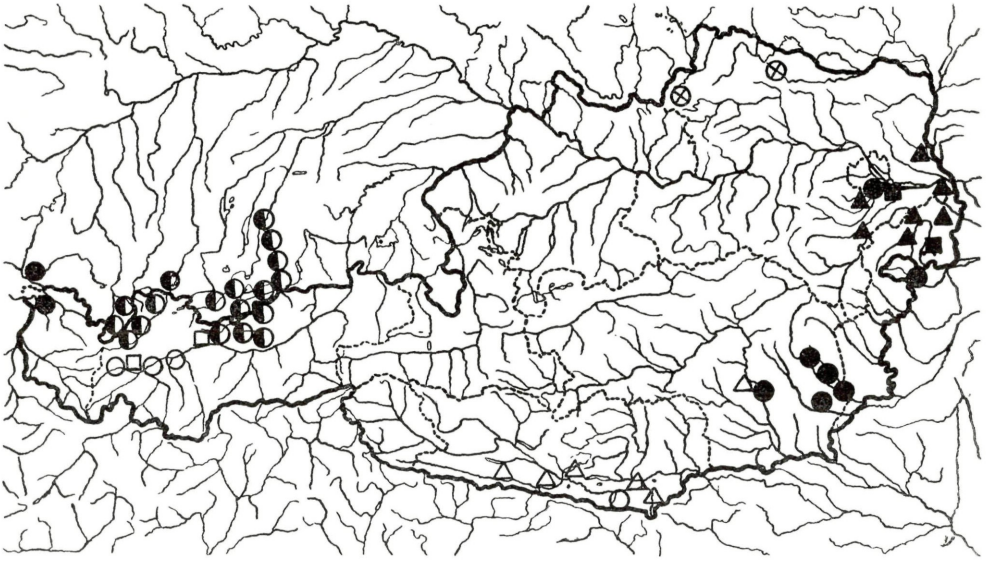

Abb. 3: Die Verbreitung submediterraner und nordöstlicher Heuschreckenarten innerhalb Österreichs.
submediterrane Arten:
○ = Oedipoda germanica
◐ = Conocephalus (Homorocoryphus) nitidulus
□ = Antaxius pedestris
△ = Pachytrachelus gracilis
■ = Tryxalis nasuta (= Acrida hungarica)
▲ = Celes variabilis
nordöstliche Arten:
◐ = Bryodema tuberculata (nach FISCHER 1950)
⊗ = Barbitistes constrictus

Auch innerhalb dieser Gruppe von Insekten zeigen sich charakteristische Veränderungen in der Nähe der Verbreitungsgrenze. In diesem Zusammenhang ist bei Feldheuschrecken eine Reduktion der Variabilität festzustellen. So kommt in den wärmsten Gebieten Österreichs neben der normal gezeichneten Form von Calliptamus italicus auch eine solche mit hellen Längsstreifen vor, die von den Seitenkielen des Pronotums über die Elytren nach hinten reichen (v. marginella Serv.). Diese Form wird

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

an den Rändern des Verbreitungsgebietes, wo die Art ihre klimatische Grenze erreicht, sehr selten und fehlt stellenweise ganz.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich bei Oedipoda coerulescens, bei der an den wärmsten Stellen (Wiener-, Grazer- und Klagenfurter-Becken) Stücke mit gelbem Hinterrand des Pronotums (v. marginata Karny) auftreten, während diese Form solchen Gebieten fehlt, wo sich die Art ihrer klimatischen Verbreitungsgrenze nähert. In den Nordalpen dringt sie kaum ins Gebirge ein und südlich des Hauptkammes der Alpen (Kärnten) findet sie sich vorwiegend an solchen Stellen, die durch menschliche Einwirkung stark verändert, also nahezu „ruderal" sind. Die Stücke aus höheren Lagen sind auch sichtlich kleiner als die aus tieferen.

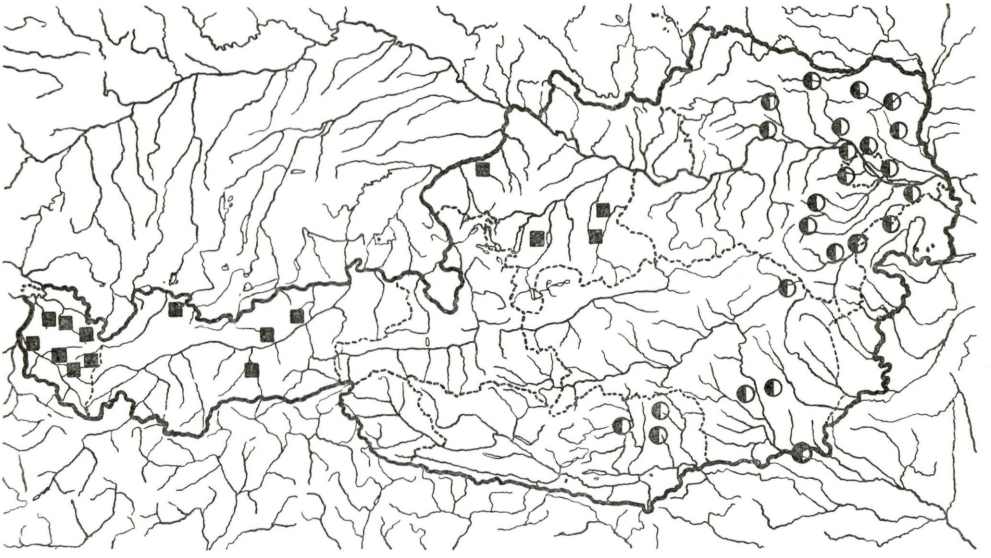

Abb. 4: Verbreitung eines östlich kontinentalen und eines atlantischen Laufkäfers innerhalb Österreichs.

◐ = Carabus scrabriusculus (nach MANDL 1959)
■ = Carabus auratus (nach MANDL 1959)

In diesem Zusammenhang mag erwähnt werden, daß der Blattkäfer Chrysomela cerealis innerhalb Österreichs zwei verschiedene Formen ausbildet, die an klimatisch verschiedenen Stellen leben. Im östlichen Hügelland, besonders im Leithagebirge und am Rand der Parndorfer Platte ist eine kleine blauviolette Form ohne ausgesprochene Längsbinden häufig (v. mixta Küst), während auf Bergwiesen mittlerer Höhen (also nicht hochalpin) eine größere Form mit metallisch roter Färbung und grünen Längsbinden, allerdings meist in geringer Individuenzahl vorkommt.

Den genannten, anspruchsvollen (thermophilen) Arten stehen solche Arten gegenüber, deren Verbreitungsgebiet im Bereich der alpinen Rasen liegt und die nur gelegentlich an besonders ausgezeichneten Stellen in

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

tieferen Lagen angetroffen werden. Es laufen also zwei entgegengesetzte Artengefälle nebeneinander.

Die für die alpinen Rasen kennzeichnenden Arten finden sich außerhalb der Alpen entweder in den anderen europäischen Hochgebirgen und weiterhin im Kaukasus und den asiatischen Gebirgen (alpin-altaische Arten) z. B. Melitaea asteria, Hadena zeta und Plusia ain und devergens oder sie finden sich wieder im Norden Europas (boreoalpine Arten) oder sie sind schließlich auf die Alpen beschränkt (endemische Arten). Ihre Verbreitung ist im allgemeinen gut bekannt (HOLDHAUS und LINDROTH 1939, FRANZ 1943, HOLDHAUS 1954).

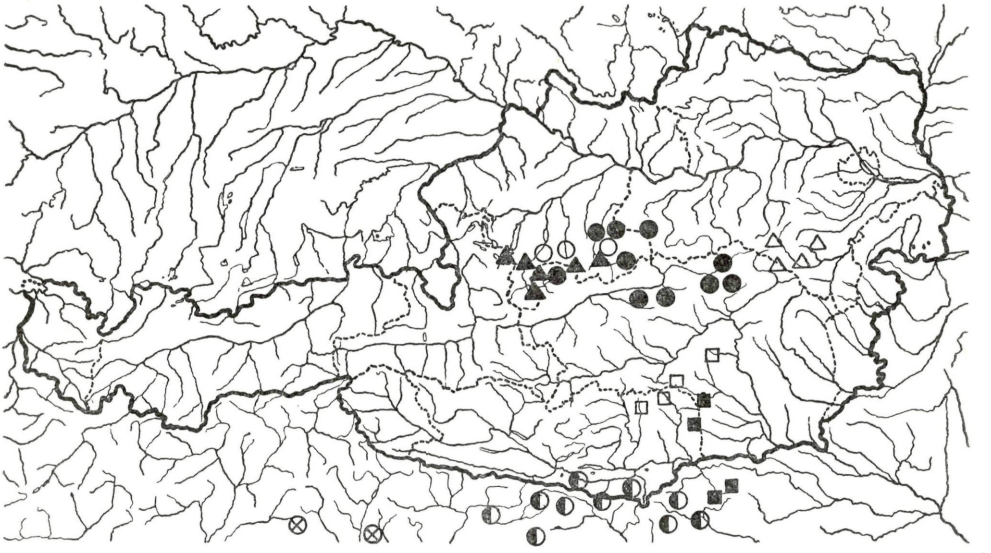

Abb. 5: Verbreitung hochalpiner Käferarten des Alpenrandes (nach HOLDHAUS 1954).
Nordostareal:
▲ = Trechus wagneri
● = Otiorhynchus nocturnus
○ = Otiorhynchus schaubergeri
△ = Amara nobilis
Ostrand der Zentralalpen:
□ = Trechus noricus
■ = Pterostischus justusi
Südalpen:
⊗ = Amara alpestris
◐ = Amara spectabilis

Solche Arten, die entweder in den Ostalpen endemisch sind, oder innerhalb Österreichs eine sehr beschränkte Verbreitung besitzen, zeigen sehr charakteristische Verbreitungsbilder. Eine Gruppe von Arten ist auf den Alpenrand beschränkt, obwohl es sich um Bewohner der hochalpinen Stufe handelt. Ihre Verbreitung fällt mit dem von MARTONNE (1900) als „massifs de refuge" bezeichneten Raum zusammen. Dabei ist die Besiedlung dieses Gebietes nicht einheitlich, sondern läßt auffällige regionale

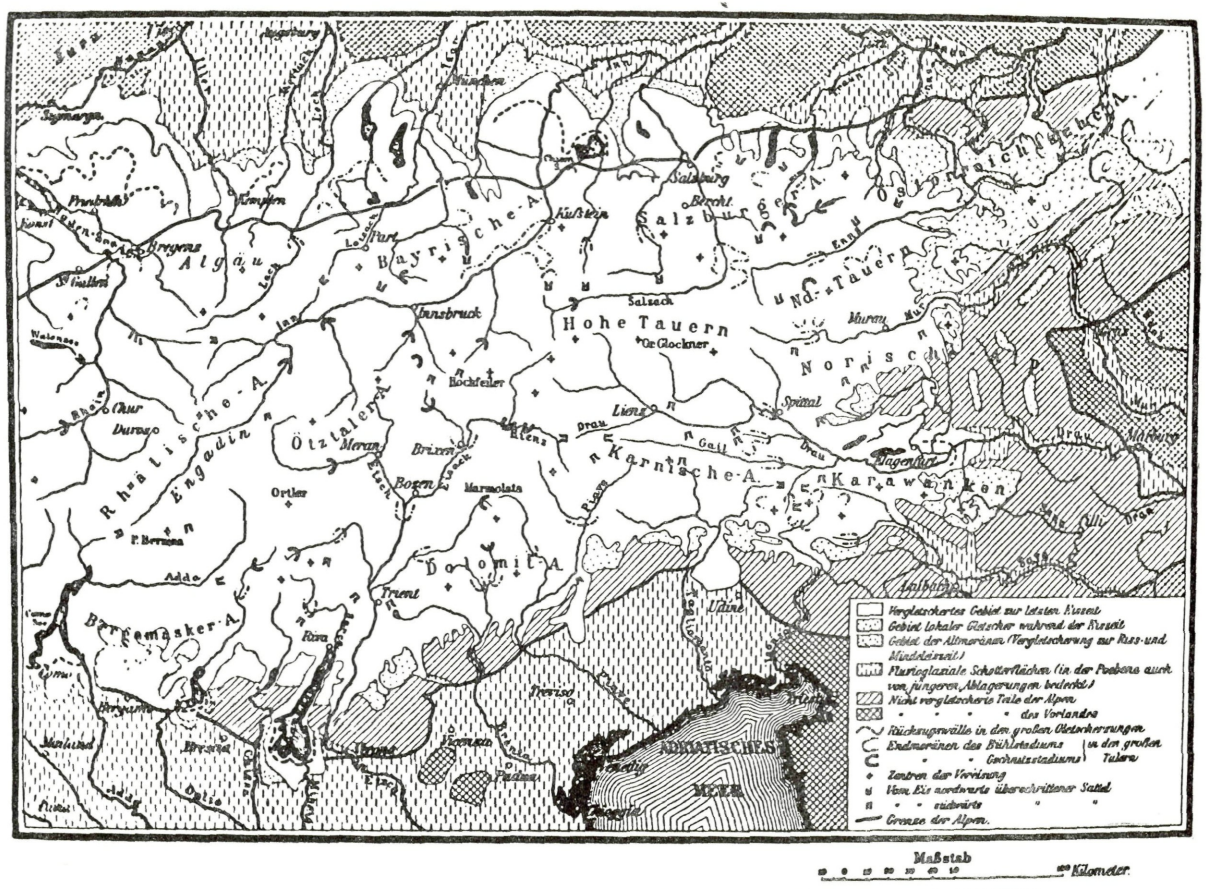

Abb. 6: Karte der eiszeitlichen Vergletscherung der Ostalpen (nach A. PENCK u. E. BRÜCKNER).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Unterschiede erkennen. Die nördlichen Kalkalpen östlich der Salzach bilden das auch den Botanikern als endemitenreich bekannte „Nordostareal". Faunistisch davon deutlich verschieden, aber ebenfalls endemitenreich, sind die östlichsten Berge der Zentralalpen wie Zirbitzkogel, Koralpe und Saualpe. Den größten Artenreichtum weist der Rand der südlichen Kalkalpen auf (Abb. 5). Die hier angeführten Verbreitungsbilder werden als Folge geringerer Vergletscherung während der Eiszeit erklärt (vgl. hiezu die Karte der eiszeitlichen Vergletscherung) (Abb. 6). Im Gegensatz dazu findet sich eine Gruppe von Endemiten und Arten mit disjunkter Verbreitung (boreoalpin und alpin-altaisch) in den höchsten Teilen der Zentralalpen, die während der Eiszeit stark vergletschert gewesen sein sollen (Abb. 7).

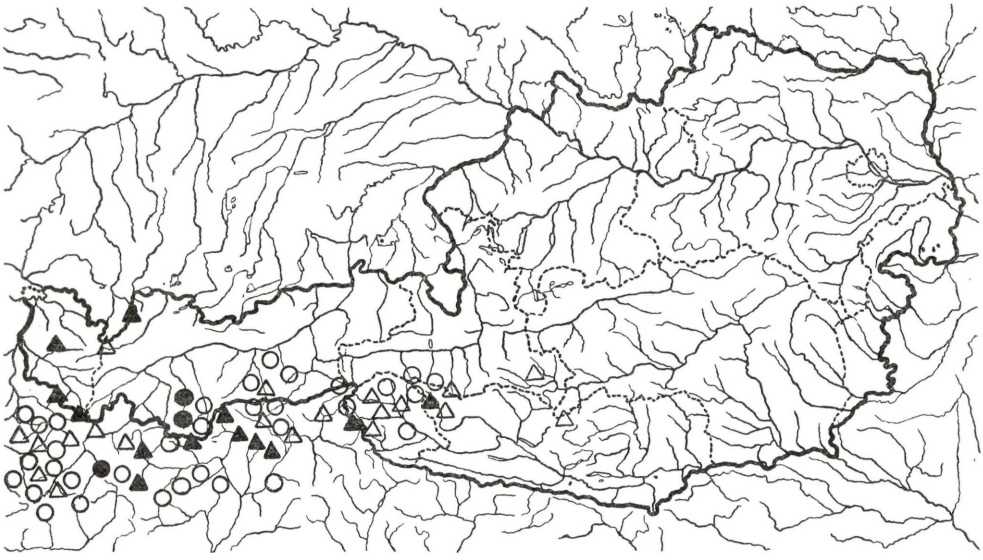

Abb. 7: Verbreitung zentralalpiner Arten innerhalb Österreichs:
○ = Arctia quenseli (boreo-alpin) nach WARNECKE 1949
● = Arctia cervini (endemisch) nach WARNECKE 1949
△ = Melitaea asteria (alpin-altaisch) nach H. FRANZ 1943
▲ = Cicindela gallica (endemisch) nach H. FRANZ 1943

Morphologisch sind die Hochgebirgsarten in der Regel so wenig von den Bewohnern tieferer Lagen verschieden, daß man es bis in die letzte Zeit nicht für nötig gefunden hat, für sie eigene Gattungen aufzustellen. (Erst im Zuge der immer weitergehenden Aufspaltung der systematischen Gruppen wurden beispielsweise die „Gattung" Orodemnias für die hochalpinen Arctiaarten aufgestellt; aber schon lange pflegt man manche hochalpine Artengruppen als Untergattungen großer Gattungen wie Carabus, Pterostichus und Amara zu führen wie z. B. Orinocarabus, Platypterus, Oreophilus, Leirides).

Habituell sind die Hochgebirgsarten nicht ohne weiteres von denen tieferer Lagen zu unterscheiden. Die charakteristischen Unter-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

schiede, wie sie für die in höheren Lagen lebenden Individuen von Talformen beschrieben wurden, lassen sich hier nicht deutlich erkennen, weil miteinander nicht näher verwandte Formen nicht auf dieser Basis verglichen werden können. Die nach den gängigen Lehrbüchern z. B. HESSE (1923) gemeinsamen Merkmale der Hochgebirgstiere gelten nicht uneingeschränkt und sind nicht einmal in dem Maße verbreitet, daß eine Zusammenstellung hochalpiner Arten sich habituell sofort als solche erkennen ließe. Die vielfach angeführte geringe Körpergröße ist auch bei Beschränkung auf die Insekten nicht allgemein festzustellen und strenggenommen nur beim Vergleich allernächst verwandter Formen zu behaupten. Auch hinsichtlich der Pigmentierung sind die Verhältnisse durchaus nicht einheitlich. Der vielfach angenommene „Gebirgsmelanismus" trifft viel stärker für die Bewohner der feuchten Gebirgswälder zu, von denen später noch die Rede sein wird. Auch unter den Hochgebirgsarten gibt es ausgesprochen hell gefärbte, z. B. die Parnassiusarten. Es ist hier wieder bezeichnend, daß die Tieflandsform Parnassius mnemosyne an ihren höchsten Fundorten in den Alpen (z. B. auf dem Torrener Joch in Salzburg) zu Melanismus neigt, daß aber Parnassius delius (= phoebus Prun.), der in viel größeren Höhen vorkommt, nahezu weiß erscheint. Was die hier vielfach angeführte Behaarung anbelangt, so ist auch sie bei den Formen des Waldgebietes meist stärker entwickelt (z. B. bei Hummeln und Schwebfliegen) als bei den ausgesprochen hochalpinen Arten. Auch die von SEITZ (1891) aufgestellte Regel, daß Tagfalter im Hochgebirge heller und Nachtfalter dunkler wären als Talformen, trifft nicht generell zu. Es sei hier nur an die vielen hellgrauen Noctuiden des Hochgebirges erinnert.

Auch die ebenfalls von Seitz angeführte spärliche Beschuppung der Flügel zu Gunsten einer stärkeren Behaarung des Körpers bei Schmetterlingen des Hochgebirges, herrscht nicht allgemein vor. So hat Pieris callidice, die in den höchsten Lagen der Zentralalpen fliegt, sehr kleine, aber ausgesprochen dicht gestellte Flügelschuppen, (die anderen Pieriden sind ebenfalls dicht beschuppt, nur sind die Schuppen von P. napi verhältnismäßig klein, die von P. brassicae größer). Die scheinbar „spärliche" Beschuppung sowohl von Tieflandsformen, wie Hypogymna morio, als auch von alpinen Arten, wie Biston lapponarius, kommt dadurch zustande, daß die Schuppen zwar normal dicht gestellt sind, daß die einzelne Schuppe aber sehr schmal ist und (wie bei Biston lapponarius) noch dazu nahezu vertikal gestellt ist. Vergleicht man Angehörige einer Gattung, so scheint eine gewisse Beziehung zu bestehen, denn Biston hirtarius hat viel dichtere Beschuppung als pomonarius und dieser wieder dichtere als lapponarius. Dagegen haben Arctia (Orodemnias) quenseli und cervini, die beide im Hochgebirge leben, durchaus verschiedene Beschuppung. Bei A. quenseli ist sie auf den Vorderflügeln ganz normal und besteht aus breiten Schuppen, während die schmalen Schuppen die Hinterflügel schwach beschuppt erscheinen lassen. Bei A. cervini sind die Schuppen aller Flügel extrem schmal, sodaß der Eindruck „schütterer" Beschuppung entsteht.

Ebensowenig kann man von einer allgemeinen Tendenz zur Reduktion der Flügel sprechen, denn eine große Zahl von Insekten, die die größten

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Höhen bewohnen, wie Dipteren, Hummeln, Tagschmetterlinge ist voll geflügelt und ausgesprochen gut flugfähig.

Die von vielen Autoren behauptete Begünstigung flügelloser Formen auf dem Wege der Selektion widerspricht allen Beobachungen. Man hatte angenommen, daß starke Winde die fliegenden Insekten davontragen und daß die flugunfähigen übrigbleiben (ALLEE, PARK, 1949, HUXLEY, 1945).

Beobachtet man den Flug zarter Hochgebirgsschmetterlinge, wie Psodosarten, so fällt auf, daß diese Tiere sich sofort niederlassen, wenn Wind aufkommt. Sie verkriechen sich dann zwischen niedrigen Pflanzen oder in Felsspalten und sind auch durch stärksten Wind nicht verwehbar. Zweifellos besteht bei manchen Schmetterlingen, vorwiegend Geometriden, eine Tendenz zur Flügelreduktion der Weibchen. Ihre ersten Anfänge sind bei Dasydia tenebraria sichtbar, wo die Flügel des Weibchens kleiner und gerundeter sind. Bei Pygmaena fusca sind sie schon sehr schmal und verkürzt und bei manchen Gnophosarten wie caelibaria, operaria und zirbitzensis sind nur noch winzige Lappen vorhanden. Diese Erscheinung kann vermutlich in ähnlicher Weise verstanden werden wie die Flügelreduktion der Frostspannerweibchen.

Die Tendenz zu Viviparie, wie sie sich auch bei Insekten der Gebirgswälder (z. B. bei Chrysochloa) zeigt, ist bei den Hochgebirgsformen auch nicht weiter verbreitet.

Faßt man die vorstehenden Ausführungen zusammen, so ergibt sich nur eine sehr schwache morphologische Kennzeichnung der Hochgebirgsformen. Dagegen sind die physiologischen Eigenschaften, die vorhanden sein müssen, um Insekten den dauernden Aufenthalt im Hochgebirge zu ermöglichen, sehr deutlich ausgeprägt und sie geben auch den Schlüssel zum Verständnis der morphologischen Verhältnisse. Vielleicht der wichtigste Faktor ist die geringe Wärmesumme, die den Tieren des Hochgebirges zur Verfügung steht. Die lange Schneebedeckung drängt die Vegetationszeit auf wenige Monate zusammen, und Tiere, die innerhalb dieser Zeit ihre Entwicklung nicht abschließen können, sind hier nicht lebensfähig, sofern sie nicht in einem Ruhezustand (Diapause) den Winter überdauern können. Dies mag auch der Grund dafür sein, daß Talformen mit obligat einjähriger Entwicklungsdauer in höheren Lagen die schon besprochene Abnahme der Körpergröße zeigen. Dasselbe gilt für Hochgebirgsformen in verschiedener Höhenlage. So ist Silpha tyrolensis, eine Charakterform der Gebiete knapp oberhalb der Waldgrenze, an ihren höchsten Fundorten (z. B. im Glocknergebiet) wesentlich kleiner, oft nur 12 mm lang.

Bei solchen Arten, die im Hochgebirge zwei Jahre zu ihrer Entwicklung brauchen, zeigt sich eine solche Größenreduktion nicht. Dafür kommen beträchtliche Häufigkeitsschwankungen in aufeinanderfolgenden Jahren vor, wie dies für die Erebiaarten gilt. (Die Jahre mit starker Entwicklung sind die mit ungerader Jahreszahl, während es bei Oeneis aello die mit gerader Jahreszahl sind.)

Auch das Vorherrschen der Holometabolen kann in dem Sinne gedeutet werden, daß viele Hemimetabolen meist keine Überwinterung im Larvenstadium vertragen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Mit den niedrigen Temperaturen, vor allem aber mit der starken nächtlichen Ausstrahlung mag es zusammenhängen, daß mit zunehmender Höhe die Zahl der ausgesprochenen Nachttiere abnimmt.

Die schon erwähnte Tendenz zur Flügelreduktion bei manchen Schmetterlingsweibchen kann vermutlich am besten im Sinne einer temperaturbedingten Hemmung verstanden werden, besonders wenn man dabei bedenkt, daß nächstverwandte Formen der Ebene, sofern ihre Entwicklung innerhalb der Puppe in die kühle Jahreszeit fällt, vielfach die gleiche Erscheinung erkennen lassen. (Allerdings würde sich die Flügelreduktion bei Lymantriidenweibchen wie Hypogymna und Orgyia nicht unter diesem Gesichtspunkt erklären lassen.)

Die bisher betrachteten alpinen Insekten gehörten den warm trockenen Standorten des Gebirges an. Die kühl-feuchten Standorte, also schattigen Schluchten und Bachufer, zu denen noch in hohen Lagen die Ränder des perennierenden Schnees hinzukommen, bilden das entgegengesetzte Extrem.

Die Ufer der stehenden und fließenden Gewässer beherbergen eine charakteristische Insektenwelt, deren Zusammensetzung in erster Linie durch die Ausbildung des Ufers, ob aus Fels, Geröll, Grus, Sand oder Schlamm bestehend, in zweiter Linie durch den Grad der Besonnung bestimmt wird (Kühnelt 1943). Einflüsse der Höhenlage treten demgegenüber stark zurück. Allerdings leben die großen geflügelten Nebriaarten (N. livida und picicornis) an sandigen Flußufern tiefer Lage, fehlen aber an übereinstimmenden Stellen in größerer Höhe. Dagegen reicht Bembidion nitidulum mit der alpinen Form alpinum Ggb. (= incognitum Müll.) bis zu den Rändern der perennierenden Schneeflecken aufwärts. Hier findet sich eine deutlich kleinere Form von Bembidion bipunctatum, nämlich s. nivale Heer, während die Stammform, wenn auch selten, in tieferen Lagen auftritt. Darüber hinaus beherbergt der Schneerand aber noch solche Formen, die nicht an Bachufern, auch nicht in höheren Lagen gefunden werden, wie die flügellosen alpinen Nebriaarten und Amara erratica. Ein Teil der Schneerandfauna ist bei starker Besonnung aktiv, ein anderer meidet die Sonne. Zu den ersteren gehören die Bembidien, Amara erratica und manche Staphyliniden, wie Atheta, Aleochara, Quedius und Philonthusarten, zu den letzteren insbesondere die Nebriaarten. Sehr auffällig sind die niedrigen Aktionstemperaturen der Nebriaarten, die in unmittelbarer Nachbarschaft des Altschnees im Schatten und unter Steinen voll aktiv sind und an trüben Tagen auch frei laufend angetroffen werden können.

Eine Sonderstellung innerhalb der alpinen „Uferfauna“ nehmen manche Vertreter der Carabidengattung Patrobus ein. Man trifft sie weder am Schneerand, noch am Ufer der Gebirgsbäche an, sondern auf hochalpinen Quellfluren, wo Steine nahezu im Wasser liegen (z. B. auf dem Kreuzeck und im Glocknergebiet). Dies gilt speziell für Patrobus septentrionis, dessen Talform: P. s. bitschnaui Reitter, am Ufer eines Teiches bei Amras (Umgebung von Innsbruck) zahlreich gefunden wurde. Patrobus styriacus (= austriacus Rtt.) dagegen lebt an den Ufern von Hoch-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

gebirgsseen (z. B. am Großen Scheiblsee im Bösensteingebiet und am Giglachsee in den Niederen Tauern).

Die Gletscherränder und ihre Vorfelder beherbergen eine von der Schneerandfauna stark abweichende Insektenfauna, was vorwiegend mit der Art des Substrates zusammenhängen dürfte, wobei wieder dessen Wasserführung besondere Bedeutung zukommen dürfte. Während die Schneerandfauna durch die Höhenlage nur wenig beeinflußt wird, sofern überhaupt perennierende Schneeflecken vorkommen, ist die Fauna des Gletscherrandes stark von der Höhenlage beeinflußt. (Listen finden sich bei JANETSCHEK 1949 und 1958.)

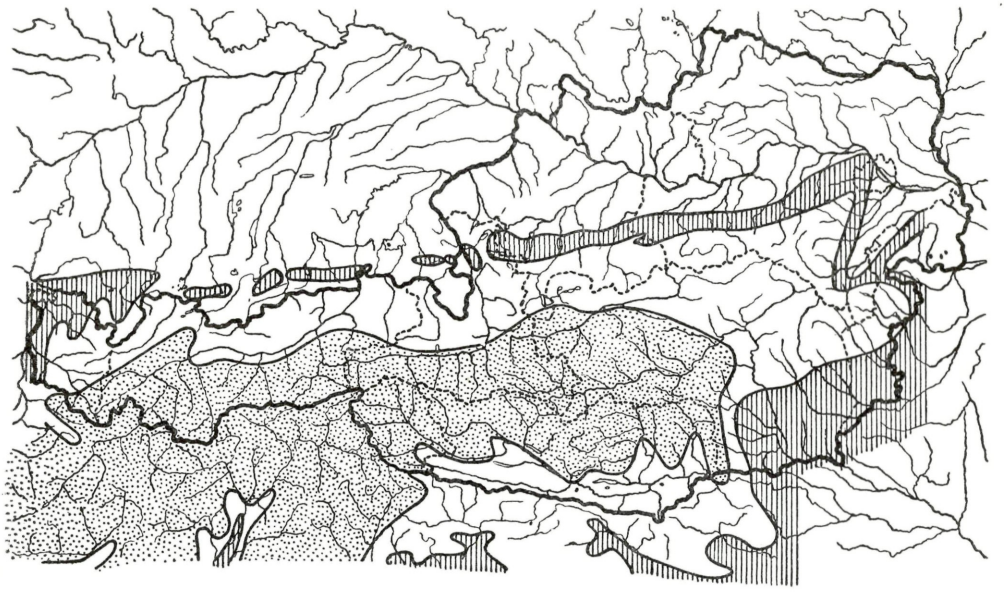

Abb. 8: Die Waldgebiete der Ostalpen (nach L. SCHARFETTER 1935).
▥ = Laubwald-Randzone
□ = Mischwald-Außenzone
⊡ = Nadelwald-Innenzone

Die Insektenfauna der Moränen, Schutthalden und Trockenbetten temporärer Sturzbäche zeigt gewisse Übereinstimmungen. Infolge des extremen Substrates treten Wirkungen der Höhenlage hier stark zurück. Insbesondere in feineren und daher länger feucht bleibenden Sedimenten dieser Art trifft man oft Asaphidionarten und die kleinen Elateriden der Gattung Hypnoidus an.

Vorstehend wurden die Bewohner der beiden großen Lebensräume des waldfreien Gebietes behandelt.

Die dritte Komponente der Insektenwelt des Gebirges stellt die Waldfauna dar. Der Wald gleicht die Extreme von Temperatur und Feuchtig-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

keit aus und schafft so ein gemäßigtes Bestandesklima, das aber anderseits die Unterschiede von Höhenlage und Exposition klar hervortreten läßt. Die starke Schichtung der Bestände in Baum-, Strauch-, Hochstauden-, Kraut- und Bodenschicht schafft eine Vielfalt der Standorte zusammen mit verschiedenen Ernährungsbedingungen. Außer der Höhenstufengliederung innerhalb jedes Gebietes läßt sich innerhalb der österreichischen Alpen eine Laubwald-Randzone, eine Mischwald-Außenzone und eine Nadelwald-Innenzone unterscheiden, die der gegen das Alpeninnere zunehmenden Kontinentalität entsprechen (Abb. 8). Manche waldbewohnende Insekten zeigen in Übereinstimmung mit der breiten Entwicklung einer Laubwaldzone am Ost- und Südostrand der Alpen eine Beschränkung auf diese Gebiete (Abb. 9).

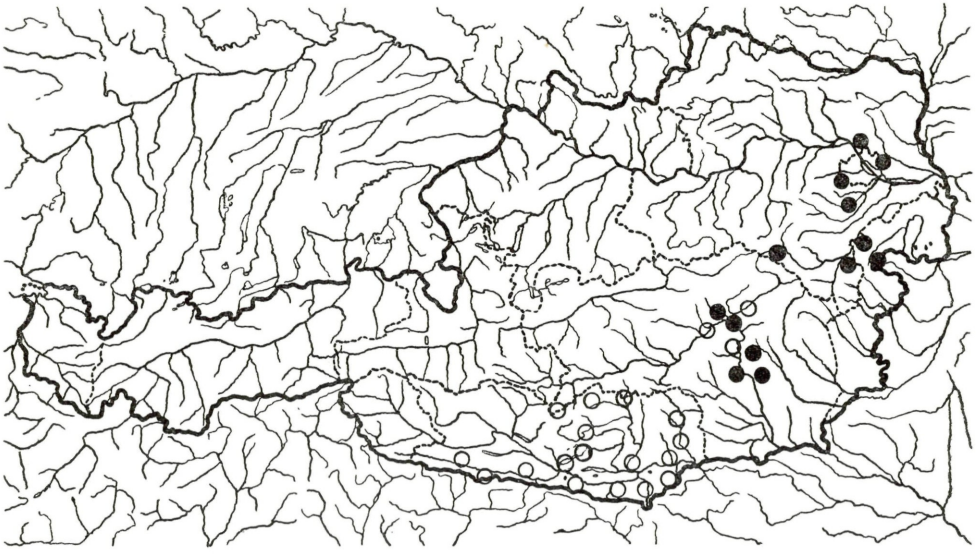

Abb. 9: Verbreitung waldbewohnender Käfer des Ost- und Südostrandes der Alpen.
● = Cephennium carpaticum (nach H. FRANZ 1948)
○ = Carabus gigas (nach MANDL 1959)

Die dadurch geschaffene Mannigfaltigkeit der Waldtypen wird noch dadurch kompliziert, daß Unterschiede des Bodens hinsichtlich Wasserversorgung und Nährstoffgehalt eine größere Mannigfaltigkeit schaffen. Dabei reagieren die einzelnen Vegetationsschichten verhältnismäßig unabhängig voneinander, sodaß weitere Kombinationen dadurch entstehen. Nach obenzu geht der Wald in Krummholz über, das je nach Gestein (Kalk-Silikat) und Feuchtigkeit aus Legföhren oder Grünerlen besteht. Im Unterwuchs dieser setzt sich die niedrige Vegetation des Waldes fort und bleibt oberhalb der Krummholzgrenze als Zwergstrauchheide bestehen. Diese wird vorwiegend von Ericaceen (Rhododendron, Vaccinium) aufgebaut. In ihren obersten Teilen herrscht Loiseleuria procumbens mit einem verschiedenen Anteil an Flechten (Cladonien, Thamnolia) vor. Für die Tierwelt der Boden-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

schicht sind auch diese letzten Bestände holziger Pflanzen „Wälder". Dieser Umstand macht sich insbesondere bei der Verbreitung der Ameisennester geltend, die später noch genauer behandelt wird.

Stellen schütterer Bewaldung in tieferen Lagen sind teils durch Katastrophen (Windbrüche, menschliche Eingriffe) bedingt, teils durch große Steilheit der Hänge und Heraustreten von Felsen. Sie tragen teils die niederen Vegetationsschichten des Waldes (z. B. Hochstaudenfluren), teils sogenannte Schlagflora. Die flachgründigen Böden auf Felsen sind von Rasen- und Felsspaltengesellschaften bedeckt, deren Tierwelt schon be-

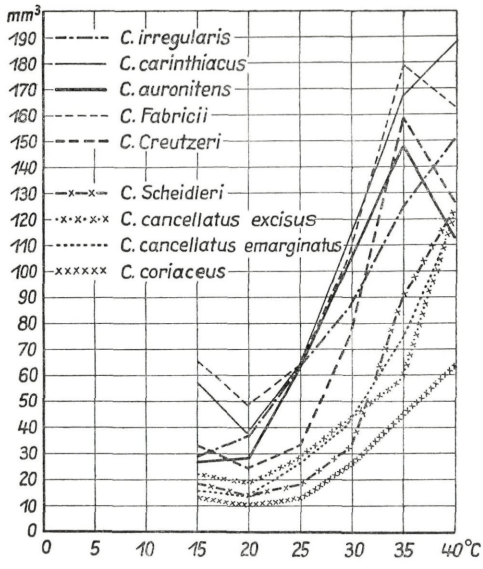

Abb. 10: Sauerstoffverbrauch verschiedener Carabusarten der Ostalpen bei verschiedenen Temperaturen.

sprochen wurde. Die Hochstaudenfluren und Schläge sind vielfach der Aufenthaltsort solcher Insekten, deren Entwicklung im Wald selbst erfolgt, müssen also zusammen mit dem Wald behandelt werden.

Die geschilderte Mannigfaltigkeit der Standorte läßt vermuten, daß sich Regelmäßigkeiten in der Verteilung der Tierwelt nur schwer feststellen lassen werden; dies ist aber keineswegs der Fall und eine aufmerksame Beobachtung zeigt vielfach sich wiederholende horizontale und vertikale Verbreitungsbilder. (Entsprechende Angaben liegen für Niederösterreich, speziell für das Lunzer Gebiet, und Kärnten vor, KÜHNELT 1943, 1949.)

Arten, deren Verbreitungsgebiet sich über mehrere Höhenstufen des Waldes erstreckt, zeigen in verschiedenen Höhen charakteristische Unterschiede. Beispielsweise läßt sich mehrfach eine Größenabnahme mit zunehmender Höhe erkennen. So sind Stücke des Aaskäfers Phosphuga atrata aus den Buchenwäldern des Wienerwaldes (bei 300 m Höhe) durchschnitt-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

lich 14 mm lang, während solche aus der Fichtenstufe des Dürrensteines bei ungefähr 1500 m nur 10 mm erreichen. Ähnliche Erscheinungen sind bei Carabusarten bekannt. (Carabus cancellatus aus dem südlichen Wienerwald 22 mm, aus Neuberg in Steiermark 17 mm). Besonders auffällig werden die Unterschiede, wenn die betreffende Art in die Zwergstrauchstufe aufsteigt, wie bei Carabus arvensis (Wienerwald 23 mm, Hochwechsel (1738 m) 13 mm). Ähnliche Unterschiede bestehen bei Phytodecta vimi-

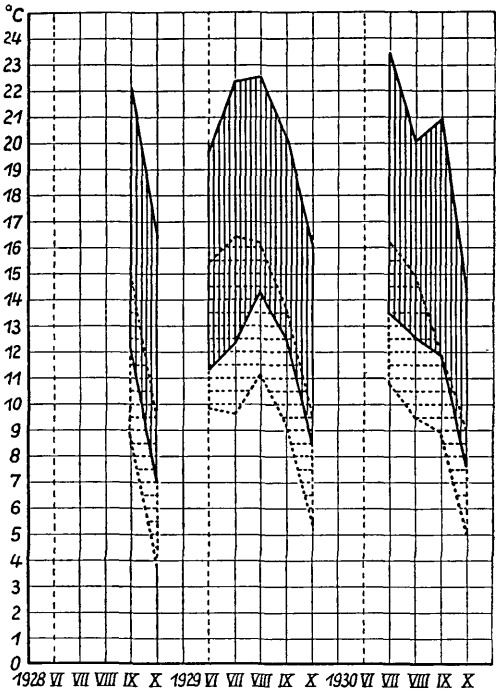

Abb. 11: Schwankungsbereich der Bodentemperaturen an zwei Stellen des Lunzer Gebietes, an denen einige der auf Abb. 10 angeführten Carabusarten vorkommen. Vertikal schraffiert: Biologische Station Lunz, Höhe 614 m; horizontal schraffiert: Station Nos Höhe 1000 m; Ordinate: Temperatur, Abscisse: Monate in den Jahren 1928, 1929 und 1930.

nalis, einem auf Weiden (in hohen Lagen auf Zwergweiden) lebenden Blattkäfer (z. B. im Dürrensteingebiet bei 800 m Höhe 6,5 mm Länge, bei 1600 m 5 mm). Hier seien noch mit Unterschieden der Luftfeuchtigkeit korrelierte Pigmentierungsunterschiede erwähnt. So hat eine Hummel (Bombus agrorum) in den trockeneren Gebieten des Alpenrandes (z. B. im Wiener Becken) einfärbig gelbbraun behaarten Thorax, während die Form der feuchten Alpentäler: f. tricuspis (z. B. im Bereich des Lunzer Untersees und an den feuchtesten Stellen des Wienerwaldes) einen dreieckigen Fleck, gebildet aus schwarzer Behaarung, auf dem Thorax trägt. Auch hinsichtlich der Flügellänge können sich bei Heu-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

schrecken Unterschiede ergeben. Solche sind bei Podisma alpina, einer Feldheuschrecke, die im Unterwuchs der Wälder sowie an Waldrändern und oberhalb des eigentlichen Waldes auf Zwergstrauchheiden und alpinen Rasen häufig ist, sehr auffällig. Diese Art wurde zwar noch nirgends mit vollentwickelten Flügeln gefunden, doch können die Flügel der in niederen Lagen (z. B. am Süd- und Ostrand der Alpen) lebenden forma collina nahezu die Länge der Hinterschenkel erreichen, während in höheren Lagen die forma alpina vorkommt, deren Flügel kaum die halbe Länge der Hinterschenkel erreichen.

Alle diese Unterschiede sind als Ausdruck verschiedener Stoffwechselprozesse zu verstehen, wie durch Vergleich von Arten derselben Gattung, die auf bestimmte Höhenlagen beschränkt sind, hervorgeht. Als Beispiel wurden 9 Arten der Gattung Carabus gewählt. Die Arten niedriger Höhenlagen (C. coriaceus, C. scheidleri und die Rassen emarginatus und excisus von C. cancellatus) zeigen eine verhältnismäßig geringe Zunahme des Sauerstoffverbrauches mit zunehmender Temperatur, während Arten aus höheren Lagen (C. irregularis, auronitens, creutzeri, fabricii und carinthiacus, bei Temperaturerhöhung ein viel stärkeres Ansteigen des Sauerstoffverbrauches erkennen lassen. Dies bedeutet, daß die Arten niederer Lagen bei gleicher Temperatur einen geringeren Stoffwechsel besitzen als die höherer Lagen, da aber die Temperaturen ihrer Aufenthaltsorte ebenfalls entsprechend verschieden sind, ergibt sich, daß beide Gruppen unter den gewohnten Bedingungen ungefähr gleich hohen Stoffwechsel besitzen, daß also „Temperaturadaption" vorliegt. (KÜHNELT 1954). (Zur Erklärung des Absinkens der Kurve des Sauerstoffverbrauches zwischen 15° und 20°, das insbesondere bei Carabus auronitens und fabricii auffällig ist, ist zu sagen, daß die Tiere nach dem Einsetzen in das Respirationsgefäß anfangs sehr unruhig waren, sich aber später viel weniger bewegten, was sich in einer Abnahme des Sauerstoffverbrauches äußert. Erst beim weiteren Ansteigen der Temperatur war auch beim ruhenden Tier eine entsprechende Zunahme der Atmung festzustellen.) Abb. 10, 11.

Obwohl ähnliche Erscheinungen auch bei Vertretern anderer Tiergruppen (z. B. Heuschrecken, Landasseln und Schnecken) festgestellt sind (KÜHNELT 1954), kann man nicht behaupten, daß eine solche Temperaturadaption bei allen Gebirgstieren vorliegt. Es scheint aber die Beschränkung einzelner Arten auf bestimmte Höhenlagen unter diesem Gesichtspunkt eine physiologische Deutung zu ermöglichen, wobei Eigenschaften des Zellstoffwechsels in letzter Linie entscheidend wären.

Allerdings scheint nur ein Teil der Wirkungen des Höhenklimas auf solche Weise kompensiert zu sein, denn es wurde ja schon vielfach darauf hingewiesen, daß Individuen derselben Art oder nächst verwandter Arten aus verschiedenen Höhenlagen charakteristische Unterschiede in Größe, Färbung, Ausbildung der Flügel, Kälteresistenz und Entwicklungsdauer aufweisen.

Auf eine bisher nicht behandelte Erscheinung dieser Art, die ich als Vereinfachungstendenz bezeichnen möchte, soll nachfolgend noch eingegangen werden. Auf die Verkürzung der Fühler bei Staphylinus ophthalmicus und Otiorhynchusarten, bei denen auch der Rüssel der Hoch-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

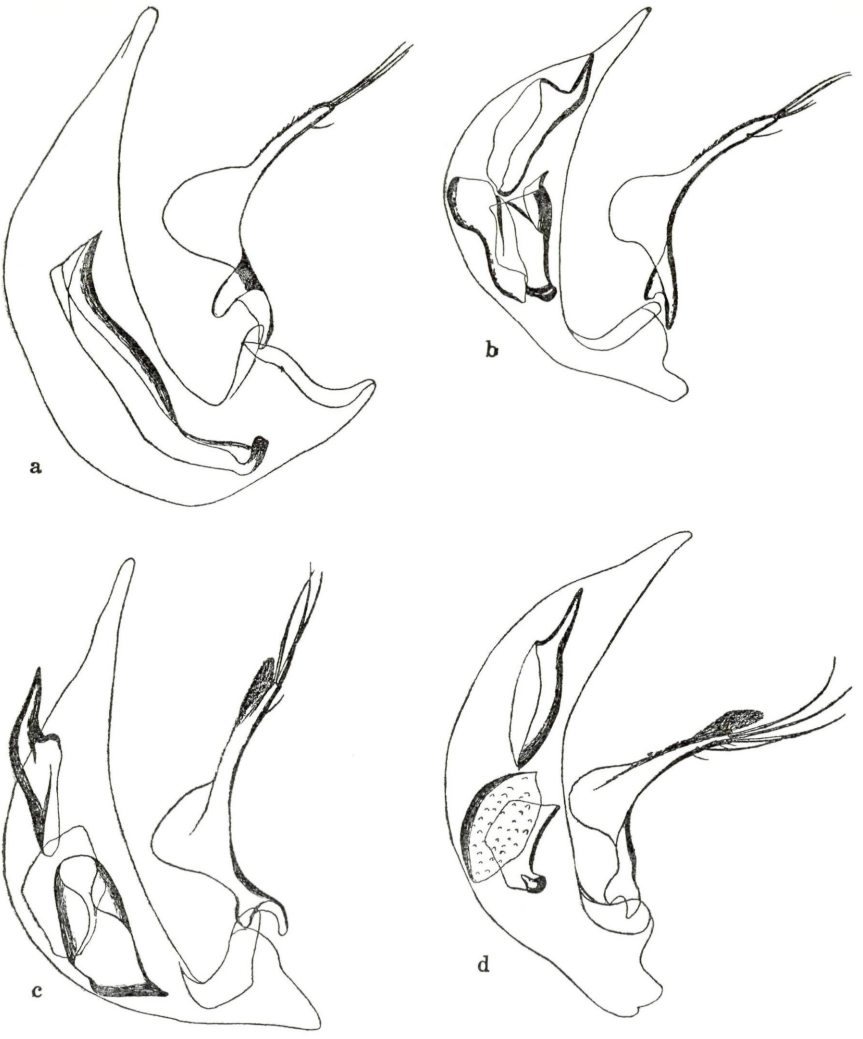

Abb. 12: Männlicher Kopulationsapparat von Patrobusarten. Vergr. 100fach (nach KÜHNELT 1941).
a) P. assimilis (boreo-alpin)
b) P. septentrionis (boreo-alpin)
c) P. septentrionis bitschnaui (Talform)
d) P. roubali (Endemit der Ostkarpaten)

gebirgsformen verkürzt ist, wurde schon hingewiesen. Ähnliche Erscheinungen zeigen sich auch im Bau der ektodermalen Teile des Kopulationsapparates. So sind die Parameren des alpinen Patrobus septentrionis einfach gebaut, während die der Talform (= bitschnaui Rtt.) einen behaarten Lappen am Ende aufweisen. Abb. 12. Bei Philonthus mannerheimi ist der Kopulationsapparat der Höhenform gegenüber dem der Talform wesent-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

lich verkürzt, wobei sich Stücke aus mittleren Lagen intermediär verhalten (mündl. Mitteilung v. O. SCHEERPELTZ). Bei der kleinen Schaumzikade, Philaenus spumarius, zeigen die Penisanhänge höhenabhängige Ausbildung, die in gleicher Weise bei Stücken aus verschiedener geographischer Breite festzustellen ist. Abb. 13, 14. Dieselbe Beziehung läßt sich bei nahe miteinander verwandten Arten beobachten, die aus verschiedener

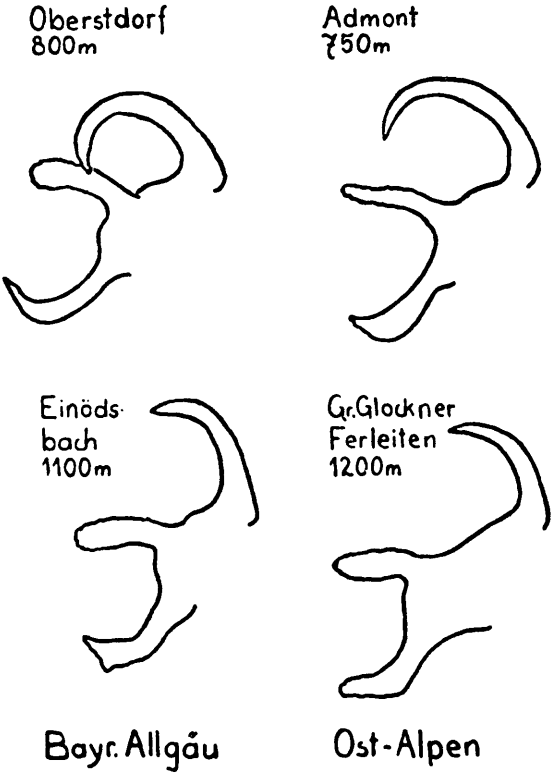

Abb. 13: Korrelation zwischen der Ausbildung der Penisanhänge und der Höhenlage der Fundorte der kleinen Schaumzikade (Philaenus spumarius) (nach WAGNER 1959).

geographischer Breite stammen, wie ich 1941 bei den Laufkäfergattungen Patrobus und Diplous zeigen konnte. Ebenso stellt SZEKESSY (1936) ganz allgemein einen viel einfacheren Bau des Kopulationsapparates boreoalpiner Käfer gegenüber solchen tieferer Lage bzw. geringerer geographischer Breite fest. Auch die Reduktion der Pigmentierung, wie sie bei Populationen von Käfern auftritt, die von den kältesten Stellen des Hochgebirges oder der Arktis stammen, mag hier genannt werden. Als Beispiele seien die „rufinistischen" Stücke verschiedener Orinocarabusarten, sowie die Varietät „arctica" von Nebria gyllenhali und Amara alpina angeführt. St. QUENTIN (1959) weist darauf hin, daß verschiedene

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Merkmale der boreoalpinen Libellen, wie Augengröße, Komplikation des Flügelgeäders und Beinlänge geringer sind, als bei den anderen Arten. Ob diese Merkmale allerdings als phylogenetisch primitiv zu werten sind oder Reduktionserscheinungen darstellen, wird sich nur sehr schwer entscheiden lassen. Manches spricht für letztere Deutung. Es sei noch erwähnt, daß solche Erscheinungen nicht auf Insekten beschränkt sind, daß

Abb. 14: Geographische Variabilität der oberen Penisanhänge von Philaenus spumarius (nach WAGNER 1959).

z. B. bei Landschnecken ganz allgemein die Mündungsarmaturen der Hochgebirgsformen gegenüber den Talformen reduziert sind (z. B. sehr auffällig bei Clausiliiden und Pupiden).

Der weitverbreiteten Abnahme der Artenzahl mit zunehmender Höhenlage (z. B. innerhalb der Blattkäfergattung Cryptocephalus) steht eine Zunahme der Artenzahl in bestimmten Gruppen (z. B. bei der Laufkäfergattung Trechus) gegenüber. Im ganzen gesehen, nimmt aber die Arten-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

zahl mit zunehmender Höhe ab. Dies wird beispielsweise deutlich beim Vergleich der artlichen Zusammensetzung der Bodenfauna (genauer: der Tierwelt der Streuschicht und der obersten Bodenschichten).

Ein weiterer, wichtiger Punkt für die Beurteilung der Tierwelt der einzelnen Höhenstufen, ist die Vertretung der einzelnen Ernährungsgruppen. Betrachtet man dabei die Artenzahlen (für eine einigermaßen verläßliche Schätzung der durchschnittlichen Individuenzahlen ist infolge der Ungleichmäßigkeit der Verteilung das vorliegende Material zu gering), so fällt ganz allgemein ein Übergewicht der Carnivoren auf. Dies gilt aber nur für die Bodenschicht, in der sich die räuberischen Arten bevorzugt aufhalten (für die höheren Schichten, wie Strauch- und Baumschicht, liegen nicht so viele Aufnahmen vor, um einen quantitativen Vergleich zu ermöglichen). Der Anteil der Pflanzenfresser beträgt durchschnittlich ein Viertel der gesamten Artenzahl, was unter Berücksichtigung der gesamten Biozönose einer Korrektur bedarf, da sich mindestens ein Teil der Arten vorwiegend in den höheren Vegetationsschichten aufhält. Dies gilt besonders für die Phanerogamenfresser, während Moosfresser überhaupt nur in geringer Artenzahl vorkommen, während die Algenfresser im Buchenwald und in den Auwäldern reichlicher vorkommen. Die Verzehrer von Pilzen sind am stärksten durch Schimmelpilz- und Myzelfresser vertreten. Diese gehören zu den charakteristischen Bewohnern der Streuschicht und bilden zusammen mit den Detritusfressern und Omnivoren die Zersetzer des pflanzlichen Bestandesabfalles. Demgegenüber treten die Verzehrer tierischer Abfallstoffe (Aasfresser, Koprophagen) mengenmäßig stark zurück. Allerdings sind gerade diese Ernährungstypen sehr ungleichmäßig verteilt, da geeignete Substrate in der Regel aus beträchtlicher Entfernung aufgesucht werden. Das praktische Fehlen von Koprophagen in den hochalpinen Proben ist aber nicht auf den oben erwähnten Faktor zurückzuführen, sondern auf die Seltenheit geeigneter Substrate. Damit hängt es beispielsweise zusammen, daß die hochalpinen Aphodiusarten (z. B. die Vertreter der Untergattung Agolius) nicht koprophag sind, sondern sich vorwiegend von zerfallenden Pflanzenresten nähren. Auch die Verzehrer der Fruchtkörper höherer Pilze und ebenso die Schimmelfresser treten in der hochalpinen Stufe ganz zurück.

In diesem Zusammenhang sei besonders darauf hingewiesen, daß die hochalpine Stufe hinsichtlich der Ernährungsverhältnisse ihrer Bewohner stark von den tieferen Stufen abweicht. Das Fehlen größerer holziger Pflanzen schließt große Gruppen von Insekten, wie Ipiden, Cerambyciden, Buprestiden aus, wenn auch manche Arten, wie der Bockkäfer Oxymirus cursor, bevorzugt um hochalpine Gipfel schwärmen. Nur wenig höher als der Wald, nämlich bis zur oberen Grenze der Zwergstrauchheide, reichen die Ameisenkolonien. Während die Zwergstrauchstufe noch reichlich besiedelt ist, wobei alle Nester unter Steinen angelegt werden, mit Ausnahme der von Formica fusca (hier leben besonders die als fuscogagates Forel bezeichneten dunklen Formen). Am häufigsten trifft man hier noch Myrmica sulcinodis, Leptothorax acervorum und Camponotus herculeanus an. Oberhalb der Zwergstrauchstufe trifft man zwar häufig einzelne Weibchen unter Steinen, doch gelingt hier die Koloniegründung nicht mehr.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Der Nahrungskreislauf spielt sich also in der Hochgebirgsstufe in großen Zügen folgendermaßen ab: Feldheuschrecken wie Gomphocerus sibiricus, Stenobothrus viridulus und Podismaarten (alpina und frigida), Käfer (Chrysochloaarten, Rüsselkäfer), Rhynchoten (Kleinzikaden, Blattläuse und Cocciden, speziell Orthezia) und Raupen sind die vorherrschenden Pflanzenfresser, Hummeln, Schmetterlinge, Fliegen z. B. Empiden und Anthomyiden zusammen mit manchen Pollen fressenden Käfern (wie Mathodes und Dasytesarten) die Blütenbesucher. Moose dienen vorwiegend Byrrhidenlarven als Nahrung und Flechten werden sowohl von Raupen (Lithosiinen wie Endrosa irrorella und aurita) als auch von Schnecken verzehrt. Manche Käfer, wie der Laufkäfer Harpalus laevicollis, verzehren sowohl pflanzliche Stoffe (z. B. Grassamen) als tierische Stoffe (in seinem Darm wurden auch Reste von Insektenpanzern gefunden).

An die Verarbeiter der abgestorbenen Pflanzenreste, die schon vorher besprochen wurden, sei in diesem Zusammenhang nochmals erinnert.

Die räuberischen Arten gehören vorwiegend der Bodenschicht an und unter ihnen herrschen die Carabiden vor. Viele von ihnen sind vorwiegend Schneckenfresser, ebenso ihre Larven. Dies gilt für Carabus (z. B. fabricii), Cychrus, Leistus nitidus und Licinus hoffmannseggi. Mit stärkeren Mandibeln ausgestattete Arten beißen die Schneckengehäuse entlang der Windungen auf (beobachet bei Hyalinia nitens, Fruticicola unidentata und Cylindrus obtusus), solche mit zarten Mundteilen und schmalen Köpfen (wie Cychrus) fressen den Weichkörper aus der Schale heraus (dasselbe tun die mit riesigen Cheliceren ausgestatteten Weberknechte der Gattung Ischyropsalis). Andere Carabiden, wie die Pterostichusarten (z. B. P. unctulatus, panzeri und jurinei) sowie die flache Cymindis vaporariorum enthalten in ihrem Darm in der Regel Reste nicht flugfähiger Insekten, wie Insektenlarven, speziell Raupenreste, aber auch Spinnenreste. Als Feind der Schnecken, vorwiegend der großen Arianta arbustorum, ist der Aaskäfer Necrophilus subterraneus besonders zu nennen, von denen mehrere Exemplare eine Schnecke anfallen und überwältigen können, aber auch abgestorbene und schon stark zersetzte Schnecken werden von ihnen noch genommen. Als Schneckenfresser wären noch die oft in beträchtlicher Höhe vorkommenden Larven der Leuchtkäfergattung Lampyris zu nennen.

Als spezielle Collembolenjäger sind die kleinen Laufkäfer der Gattung Notiophilus sowie die Staphyliniden der Gattung Stenus bekannt.

Untersucht man den Darminhalt solcher Carabiden, die am Rand von Schneefeldern und Hochgebirgsgewässern leben, wie Bembidion bipunctatum nivale, oder Nebriaarten wie hellwigi und castanea, so findet man neben Spuren pflanzlicher Reste, wie Epidermisfragmenten höherer Pflanzen und Algenfäden eine große Menge von Resten flugfähiger Insekten, vor allem Teile kleiner cyclorhapher Dipteren und Schmetterlingsreste, z. B. Schuppen. Die Beobachtung lebender Tiere hat noch nie ergeben, daß diese Käfer im Stande wären, fliegende Insekten zu fangen oder ihnen aufzulauern, sobald sie sich am Boden niederlassen. Man kann vielmehr vielfach feststellen, daß die genannten Tiere die Ränder der Schneefelder und Hochgebirgsgewässer nach erstarrten oder abgestorbenen Tieren dieser Gruppen absuchen. Aufmerksame Untersuchung der Oberfläche von Schnee-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

flecken zeigt, daß diese oft große Massen von Insekten beherbergt. Außer Collembolen (Gletscherflöhen) handelt es sich hier nahezu ausschließlich um flugfähige Insekten tieferer Lagen (z. B. Schmetterlinge bis zur Größe des Windenschwärmers, zahlreiche Noctuiden, Hemipteren, oft sehr viel Gastrodes, Rindenläuse, z. B. Mindarus, verschiedene Hymenopteren und vor allem riesige Mengen von Dipteren. Dazu kommen noch Käfer tiefer Lagen, wie Chrysomeliden, Nitiduliden und schließlich Vertreter der verschiedensten anderen Insektengruppen, wie Plecopteren, Trichopteren, Panorpaten und Neuropteren, z. B. Chrysopaarten). Alle diese Insekten sind auf folgende Weise auf die Schneefelder gelangt. Bei ruhigem Wetter pflegen sie

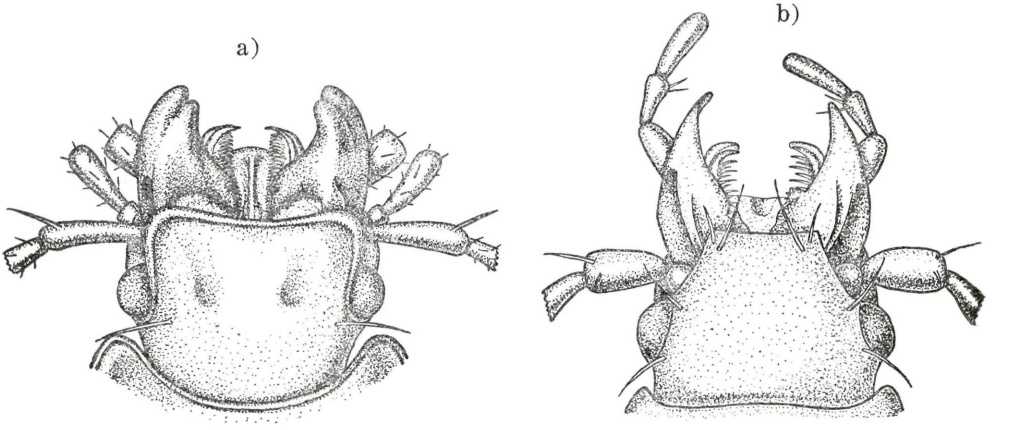

Abb. 15: Köpfe von Carabiden mit verschiedener Ernährungsweise von oben gesehen. (Die Oberlippe ist zur besseren Sichtbarmachung der Mundwerkzeuge entfernt.)
a) Licinus hoffmannseggi
b) Nebria hellwigi

zu schwärmen, werden von Aufwinden in die Höhe entführt und durch horizontale Luftströmungen auf die Schneefelder verfrachtet. Die starke Abkühlung bringt sie schnell zur Erstarrung, sie können nicht mehr auffliegen und werden so die Beute solcher Gebirgsinsekten, die bei den herrschenden niedrigen Temperaturen noch voll aktiv sind. Dies gilt in besonderem Maß für die genannten Carabidenarten. In diesem Zusammenhang sei daran erinnert, daß auf der Oberfläche von Gletschern ein Weberknecht (Parodiellus obliquus) sich ebenso ernährt, während angetriebene Pollenkörner die Hauptnahrung der Gletscherflöhe (Isotoma saltans) bilden (Steinböck 1931). Ganz analog liegen die Verhältnisse bei Hochgebirgsseen und -tümpeln, auf deren Oberfläche man gelegentlich große Mengen von geflügelten Insekten treibend finden kann. Gelegentlich geraten ihre Verfolger auch auf die Wasserfläche und können dann oft nur mit Mühe das Ufer erreichen (beobachtet bei Nebria germari). Vom ernährungsbiologischen Standpunkt dürfte dieser „Zuschuß" allochthoner Nahrung von ziemlicher Bedeutung sein.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Auf die mit der Ernährungsweise korrelierte Ausbildung der Mundwerkzeuge sei hier noch besonders aufmerksam gemacht. Es zeigt sich dabei eine Beziehung zwischen der Ausbildung der Mandibel und des Kaumagens. So ist bei Licinus hoffmannseggi, einem vorwiegend von Schnecken lebenden Carabiden die Spitze der Mandibeln abgerundet und ihr Molarteil stark entwickelt; der Kaumagen dagegen ist schwach und hat an seiner Außenseite keine Muskelapophysen. Bei Nebria hellwigi, einem Verzehrer auf den Firnfeldern angetriebener flugfähiger Insekten ist die Mandibel spitz, mit schwach verbreitertem, nur schneidendem Basalteil, während der Kaumagen sehr stark entwickelt ist und an seiner Außenseite 8 sternförmig gestellte, kammförmige Muskelapophysen trägt (Abb. 15).

Es wurde bisher von passivem Transport im Tal lebender Insekten in die hochalpine Stufe gesprochen. Aktive Vertikalwanderung ist von Ameisen bekannt, deren Geschlechtstiere alljährlich versuchen, in Lagen oberhalb der Zwergstrauchstufe Kolonien zu gründen, aber nur selten, in besonders warmen Jahren damit Erfolg haben. Eine dauernde Besiedlung dieser Gebiete ist aber nicht möglich. Jahreszeitlich bedingte Vertikalwanderungen werden mehrfach angegeben. So sollen (nach BURMEISTER 1939) manche Carabusarten, wie C. fabricii zur Überwinterung Baumstrünke in tieferen Lagen aufsuchen und auch die hochalpinen Chrysochloaarten sollen im Tal überwintern. (C. WIMMER teilte mir mit, daß er einen Massenabflug an schönen Herbsttagen mehrfach beobachtet habe.)

Im allgemeinen erweist sich die Zusammensetzung der Tiere der Hochgebirgsstufe in aufeinanderfolgenden Jahren als ziemlich stabil, insbesondere was die Arten anbelangt. Häufigkeitsschwankungen treten vielfach im Zusammenhang mit zweijähriger Entwicklungsdauer von Schmetterlingen auf, worauf schon hingewiesen wurde. Warme, trockene Jahre, in denen der Schnee frühzeitig abschmilzt, begünstigen die Entwicklung der Hemimetabolen, besonders der Heuschrecken und Hemipteren, kühle, feuchte, mit langer Schneebedeckung vor allem die Käfer. Extreme Massenentwicklungen, die stärkere Wirkungen auf die Lebensgemeinschaft ausüben, kommen praktisch nicht vor. Lediglich Podisma alpina kann in manchen Jahren so häufig sein, daß an manchen Stellen das Gras stark abgefressen wird.

In der Nadelwald-Innenzone der Alpen tritt in mittleren Höhenlagen lediglich der graue Lärchenwickler Grapholitha (= Semasia) diniana in Massen auf. Sonst sind diese Wälder praktisch frei von Massenvermehrungen. Dasselbe gilt vom Nadelholzanteil der Mischwald-Außenzone unter normalen Verhältnissen. Wo aber die Laubhölzer zu Gunsten der Nadelhölzer zurückgedrängt wurden und somit künstliche Reinbestände von Fichte oder Tanne entstanden sind, können diese durch Massenvermehrungen verschiedener Insekten bedroht werden: die Fichte besonders durch die Nonne (Lymantria monacha), die Tanne durch den Tannentriebwickler (Cacoecia murinana). Wo bodensaure Eichenwälder in reine Kiefernbestände verwandelt wurden, liegen die Massenwechselgebiete einer Blattwespe: Lophyrus (= Diprion) sertifer (SCHIMITSCHEK, 1946).

In der Laubwald-Randzone sind es vor allem folgende Insekten, die je nach den klimatischen und sonstigen Bedingungen mehr oder weniger zu

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Massenvermehrungen neigen: der Schwammspinner (Lymantria dipar und speziell an Eiche der kleine graue Schwammspinner (Ocneria detrita) sowie der grüne Eichenwickler (Tortrix viridana).

Die Stellung aller dieser Insekten im Rahmen der Lebensgemeinschaft zu erkennen und ihre wechselseitigen Beziehungen einerseits zum Standortsklima, andererseits zu Parasiten und Räubern richtig einzuschätzen und auf Grund dieser Kenntnisse Maßnahmen zu finden, die den Massenwechsel in erträglichen Grenzen halten, ist Aufgabe einer echten, angewandten Entomologie. Die Voraussetzungen dafür können aber nur durch ausgedehnte Kenntnis der Insektenwelt und ihrer Verteilung innerhalb eines Gebietes geschaffen werden und in diesem Sinne ist der Satz zu verstehen, den Ch. ELTON seinem Lehrbuch der Ökologie vorangestellt hat:

Ecology is a branch of zoology wich is perhaps more able to offer immediate practical help to mankind than any of the others.

Literatur.

ALLEE, W. C., EMERSON, A. E., PARK, O., PARK, T., SCHMIDT, K. P., 1949. Principles of animal ecology. W. B. Saunders, Philadelphia und London.

APFELBECK, V., 1895: Monographische Bearbeitung der zwölfstreifigen Otiorhynchus-Arten. Wiss. Mitth. Bosnien & Hercegovina 3.

BURMEISTER, F., 1939: Biologie, Ökologie und Verbreitung der europäischen Käfer. Verlag Goecke, Krefeld.

FRANZ, H., 1936: Die thermophilen Elemente der mitteleuropäischen Fauna und ihre Beeinflussung durch die Klimaschwankungen der Quartärzeit. Zoogeogr. 3., 159—320.

— 1943: Die Landtierwelt der mittleren Hohen Tauern, ein Beitrag zur tiergeographischen und -soziologischen Erforschung der Alpen. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math. Nat. Klasse, Bd. 107.

HOLDHAUS, K., LINDROTH, C. H., 1939: Die europäischen Koleopteren mit boreoalpiner Verbreitung. Ann. Nat. Hist. Mus. Wien 50: 123—293.

HOLDAUS, K., 1954: Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. Abh. Zool. Bot. Ges. Wien 18.

HUXLEY, J., 1945: Evolution the modern synthesis. London.

JANETSCHEK, H., 1949: Tierische Successionen auf hochalpinem Neuland. Ber. naturwiss. med. Ver., Innsbruck 48—49 (948/49) 1.

— 1958: Über die tierische Wiederbesiedlung im Hornkees-Vorfeld (Zillertaler-Alpen). Schlern-Schriften: 188.

KASY, F., 1960: Bemerkenswerte Lepidopteren des östlichen Neusiedler-Seegebietes. Exkursionsführer zum XI. Internationalen Entomologen-Kongreß Wien 1960.

KONČEK, N., 1957: Die Klimagebiete Österreichs auf Grund natürlicher Kriterien. Wetter und Leben 9 (10—12): 137—143.

KÜHNELT, W., 1941: Revision der Laufkäfergattungen Patrobus und Diplous. Ann. d. Naturh. Mus. Wien 51., 151—192.

— 1943: Die litorale Landtierwelt ostalpiner Gewässer. Intern. Revue f. Hydrobiol. (Ruttner-Festschrift): 430—457.

— 1943: Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere. Biologia Generalis 17: 106—146.

— 1948: Ein Beitrag zur Kenntnis der Bodentierwelt einiger Waldtypen Kärntens. „Carinthia II" 137. und 138. Jhrg.: 165—173.

— 1949: Die Landtierwelt mit besonderer Berücksichtigung des Lunzer Gebietes. „Das Ybbstal" 1. Bd.: 90—154.

— 1953: Beiträge zur Kenntnis der Bodentierwelt Kärntens und seiner Nachbargebiete. „Carinthia II" 143. Jhrg.: 42—74.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

KÜHNELT, W., 1954: Wege zu einer Analyse der ökologischen Valenz. Verhandlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Tübingen 1954: 292—299.
KÜHNELT, W., WIMMER, CH., 1939: Pflanzen- und Tierwelt; Burgenlandatlas. Österr. Bundesverlag Wien.
KRUMBIEGEL, J., 1932: Untersuchungen über physiologische Rassenbildung. Zool. Jhrb. Syst. 63. 183.
KUNTZE, R., 1931: Vergleichende Beobachtungen und Betrachtungen über die xerotherme Fauna in Podolien, Brandenburg, Österreich und der Schweiz. Z. Morph. Ökol. Tiere 21: 629—690.
MACHURA, L., 1935: Ökologische Studien im Salzlackengebiet des Neusiedler-Sees, mit besonderer Berücksichtigung der Coleopteren- und Rhynchoten-Arten. Ztschr. wiss. Zool. 146: 355—390.
MÜLLER, G., 1937: Osservazioni su vari Curculionidi (Coleoptera) della regione Adriatica. Bull. Ist. Entom. R. Univ. Bologna 10: 1.
RAMME, W., 1931: Verlust oder Herabsetzung der Fruchtbarkeit bei macropteren Individuen sonst brachypterer Orthopteren-Arten. Biologisches Zentralblatt 51: 533—540.
ST. QUENTIN, D., 1959: Zum Problem der boreoalpinen Verbreitung. Entomologisches Nachrichtenblatt österreichischer und schweizer Entomologen 11. Jhrg. Nr. 3: 82—84.
SCHIMITSCHEK, E. Massenauftreten wichtiger Forstinsekten in Österreich. Zentralblatt für die gesammte Forst- und Holzwirtschaft. 70. Jhrg. 2. Heft: 158—204.
SEILER, J., 1946: Die Verbreitungsgebiete der verschiedenen Rassen von Solenobia triquetrella in der Schweiz. Rev. Suisse Zool. 53: 513—.
SEITZ, A., 1891: Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. Zool. Jhrb. Syst. 5: 281 (1. Teil: Die geographische Verbreitung der Schmetterlinge und ihre Abhängigkeit von klimatischen Einflüssen).
STEINBÖCK, O., 1931: Zur Lebensweise einiger Tiere des Ewigschneegebietes. Z. f. Morph. und Ökol. Tiere 20: 707—718.
SUOMALAINEN, E., 1949: Pathenogenesis and Polyploidy in the weevils (Curculionidae). Annales Entomologici Fennici 14 (Supplement): 201—212.
SZÉKESSY, V., 1936: Revision der boreoalpinen Colepteren auf vergleichend anatomischer Grundlage. Entom. Tidskr. (Stockholm) 57:
WAGNER, W., 1959: Homoptera in: Beier: Zoologische Studien in Westgriechenland. IX. Sitz. Ber. Math. Nat. Kl. Akad. Wiss. Wien 168: 583—605.
WERNER, F., 1927: Zur Kenntnis der Fauna einer xerothermischen Lokalität in Niederösterreich (Kamptal). Ztschr. Morph. Ökol. 9: 1—96.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1960

Band/Volume: 100

Autor(en)/Author(s): Kühnelt Wilhelm

Artikel/Article: Die Insektenwelt Österreichs in ökologischer Betrachtung 35-64