

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz.)



Die Bedeutung der Eiszeit für die Fauna der Alpen.

Von

Dr. **Rudolf F. Heberdey** (Graz).

Mit 12 Abbildungen im Text und Tafel III.

1. Einleitung.

Es ist schon lange bekannt, daß die die höheren Regionen der Alpen besiedelnden Elemente der Tier- und Pflanzenwelt im Gegensatz zu den Formen der Täler eine sehr eigenartige geographische Verbreitung zeigen. Während die Formen der Täler mit wenigen Ausnahmen stets sehr weit verbreitet sind, die Tal fauna daher in den einzelnen Teilen der Alpen nur geringe Unterschiede aufweist, die bedingt sind durch den Charakter der Fauna des Vorlandes, sind die alpicolen Arten und Rassen — ich bezeichne als „Alpicole“ sämtliche ausschließlich auf die alpine und subalpine Region beschränkte Formen — meist auf relativ sehr geringes Areal beschränkt — in extremen Fällen auf einen einzigen Berggipfel, auf dessen wenige Quadratkilometer umfassenden Gipfelbereich die betreffende Art vorkommt. Noch auffallender ist aber die Tatsache, daß der Reichtum an Alpicolen in den einzelnen Teilen der Alpen ein sehr verschiedener ist. Alle Versuche, diese regionalen Verschiedenheiten, die manchmal in recht geringem horizontalem Abstand auftreten, lediglich auf die gegenwärtigen ökologischen Verhältnisse zurückzuführen, mußten fehlschlagen, da es vielfach nicht möglich war und ist, Unterschiede von irgendwelcher Bedeutung in den ökologischen Bedingungen festzustellen.

Es lag daher nahe, in diesen Erscheinungen die Folgen von Vorgängen während einer früheren Erdperiode zu sehen. Als erste machten die Botaniker darauf aufmerksam, daß die Ursache dafür

in der Klimaverschlechterung während der Eiszeit zu suchen sein könnte. Sie wiesen darauf hin, daß gerade die während der Eiszeit am stärksten vergletscherten Gebiete zusammenfallen mit jenen Teilen der Alpen, die heute eine auffallende Armut an Alpicolen zeigen. Auf zoologischer Seite hat meines Wissens als erster HOLDHAUS (1906) in einem Vortrag in der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien diese Erklärungsmöglichkeit in Betracht gezogen. Er übernahm auch den von den Botanikern geprägten Begriff „Massifs de refuge“ für jene Teile der Alpen, in denen sich heute eine überreiche Zahl von Alpicolen findet. Seither wurde von HOLDHAUS selbst und anderen noch manches Argument für diese Theorie beigebracht, von anderer Seite wurde sie zur Erklärung zoogeographischer Eigentümlichkeiten herangezogen, doch fehlt es bis heute an einer einheitlichen zusammenfassenden Darstellung und Begründung derselben.

Herrn Prof. Dr. OTTO STORCH, der mir einen Arbeitsplatz in seinem Institute zur Verfügung stellte, Herrn Kustos Regierungsrat Dr. KARL HOLDHAUS, der mir nicht nur in die seiner Obhut unterstellte Coleopterensammlung des Wiener Naturhistorischen Museums Einsicht gewährte, sondern mir auch sonst stets durch Rat und Tat hilfreich zur Seite stand, meinem lieben Freunde Prof. Dr. JOSEF MEIXNER, sowie den Herren Professor Dr. KARL PENECKE, Direktor JEAN SAINTE-CLAIRE DEVILLE und Direktor ALOIS WÖRNDLE sage ich auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank.

2. Material und Methode.

Die Theorie geht von der Annahme aus, daß die eigentümliche Verbreitung eines großen Teiles der alpicolen Faunenelemente der Alpen auf den Einfluß der Eiszeit zurückzuführen sei. Es ist daher zu ihrer Prüfung eine eingehende Kenntnis der Verhältnisse in den Alpen während der Eiszeit nötig; ihrer Darlegung ist das nächste Kapitel gewidmet. Zweitens ist aber ein Material an Arten nötig, von denen mit Sicherheit behauptet werden kann, daß die Eigentümlichkeiten in ihrer Verbreitung nicht durch die gegenwärtigen Verhältnisse erklärt werden können, das Übereinstimmen oder Nichtübereinstimmen dieser Eigentümlichkeiten mit den Verhältnissen während der Eiszeit also als Kriterium für die Gültigkeit der Theorie dienen darf. Folgenden Bedingungen muß ein solches Material entsprechen:

1. Die herangezogenen Arten müssen seit dem Ende der Eiszeit unter Bedingungen leben, die es ihnen unmöglich machen, auf irgendeine Weise aktiv oder passiv ihr Verbreitungsareal — gleichgültig, ob es der ursprünglichen, präglazialen Verbreitung entspricht oder durch die Eiszeit eingeengt wurde — wesentlich zu ändern. Es scheiden somit alle gut fliegenden Formen aus; in Betracht kommen nur flugunfähige Formen oder solche mit ausgesprochener Flugunlust, am besten Arten mit verborgener Lebensweise, da bei diesen auch die Möglichkeit eines passiven Transportes durch den Wind auf das Mindestmaß herabgedrückt ist. Es fallen aber auch alle die Täler besiedelnden Arten weg, da bei diesen einer aktiven Ausbreitung durch Wanderung entlang der Täler des reichgliederten Alpenzuges kein Hindernis entgegengesetzt wird. In Betracht kommen nur alpicole, d. h. ausschließlich auf die subalpine (1200—1800 m) und alpine (über 1800 m) Region beschränkte Arten, sowie Höhlenbewohner. Jenen bieten wenigstens die Einschnitte, die die einzelnen Gebirgsgruppen der Alpen trennen, unüberschreitbare Schranken, einer aktiven Ausbreitung sind also sehr enge Grenzen gesteckt, zumal sehr häufig bereits tiefere Einsattelungen innerhalb einer Gebirgsgruppe ein Hindernis darstellen. Die Höhlenbewohner (Cavicolen) wieder sind in der weitaus überwiegenden Zahl streng an die besonderen ökologischen Verhältnisse in den Höhlen angepaßt und daher ebenfalls nicht imstande, aktiv durch Wanderung ihr Verbreitungsareal zu vergrößern.

2. Pflanzenfressende Arten sind tunlichst auszuschalten, wenigstens die häufig monophagen Phanerogamenfresser, da bei diesen die Möglichkeit besteht, daß der betreffenden Art durch das Vorkommen der Nährpflanze eine Verbreitung aufgezwungen wird, die nicht in ihr selbst und in ihrer Geschichte begründet ist. Bei Kryptogamenfressern ist diese Gefahr sicherlich bedeutend geringer, da sie wohl in sehr vielen Fällen polyphag sind. Allerdings ist darüber noch wenig Bestimmtes bekannt.

3. Die verwendeten Arten müssen hinsichtlich ihrer Verbreitung und systematischen Stellung genau untersucht sein. Besonders wichtig ist, daß für ihr Vorkommen möglichst viele Einzelangaben vorliegen, die eine genaue Festlegung der Verbreitungsgrenzen gestatten.

4. Ferner ist zu fordern, daß innerhalb einer größeren systematischen Kategorie, etwa vom Werte einer Gattung, Untergattung oder größeren Artengruppe, nicht nur einzelne Arten in Betracht

kommen, da sonst bei Aufstellung von Tabellen, Kurven usw. ganz verschiedenartiges Material zusammengerechnet werden muß, wodurch sich leicht unerwartete und schwer ausmerzbare Irrtümer einschleichen können. Andererseits wird es sich, um zu verhindern, daß eine willkürliche Auswahl getroffen wird, als notwendig erweisen, Richtlinien festzulegen, nach denen zu entscheiden ist, ob eine Gattung usw. herangezogen werden darf und muß oder nicht. In jeder Hinsicht am geeignetsten erweisen sich folgende Bedingungen: Mindestens $\frac{2}{3}$ aller im Alpenbereich vorkommenden Arten einer Gattung oder dgl. müssen den übrigen Forderungen (Punkt 1—3) entsprechen und ferner muß die Zahl der in Betracht kommenden Arten mindestens 5 betragen.

Zusammenfassend: Herangezogen werden dürfen ausschließlich subalpin und alpin vorkommende (alpicole) Arten ohne oder mit geringem Flugvermögen und mit möglichst verborgener Lebensweise, die tunlichst keine Pflanzenfresser oder doch keine Phanerogamenfresser sind und deren Systematik und geographische Verbreitung genau bekannt sind. Ferner dürfen sie im System nicht vereinzelt stehen, sondern müssen sich in größeren Gruppen innerhalb von Untergattungen, Gattungen usw. finden.

Sieht man daraufhin das Tierreich kritisch durch, so scheiden sofort die Cranioten aus, da unter ihnen nur ganz wenige Formen die Täler wirklich meiden (selbst die Gemse steigt in kalten Wintern bis in die größeren Täler im Innern der Alpen herab, und nur einige Nager dürften tatsächlich auf die höheren Regionen der Alpen beschränkt sein). Ein Großteil der Wirbellosen wiederum ist in seiner Verbreitung viel zu ungenau bekannt, als daß er herangezogen werden könnte. Den Insekten- und Conchyliensammlern ist es zu danken, daß wir über die Verbreitung der Arten in diesen beiden Gruppen wesentlich mehr wissen. Leider ist auch die Molluskenfauna gerade der Alpen noch zu unvollständig bekannt, um daraus Schlüsse ziehen zu können, so daß lediglich die Insekten übrig bleiben. Unter ihnen sind wieder die Lepidopteren und Coleopteren am eingehendsten erforscht und weisen auch die größte Anzahl rein alpicoler Arten auf.

Die Lepidopteren sind wegen ihrer stark an das Leben in der Luft angepaßten Lebensweise wenig geeignet, da bei ihnen ein passiver Transport durch den Wind leicht möglich ist. Allerdings

muß hervorgehoben werden, daß gerade bei den alpicolen Arten eine Tendenz zur Reduktion der Flügel, besonders im weiblichen Geschlechte, festzustellen ist. Um so geeigneter in jeder Beziehung sind ein Großteil der alpicolen Coleopteren, die den oben festgelegten Bedingungen fast wortwörtlich entsprechen. Ich stütze mich im folgenden daher nur auf diese.

Eine Durchsicht des Systems der *Coleoptera* zeigt, daß 10 Gattungen bzw. Teile von solchen (da die alpicolen Arten einer Gattung sich vielfach in einer oder wenigen Untergattungen oder Artengruppen vereinigt finden) den obigen Bedingungen entsprechen (Tab. 1). Einige weitere Gattungen (*Carabus* LIN., *Leptusa* KR., *Sipa-*

Tabelle 1.

Die systematische Stellung der Alpicolen und ihre prozentuelle Häufigkeit innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe.

Familie	Gattung	Untergattung, Artengruppe	Alpicole Arten	im Alpengebiet heimische Arten	
				Prozentsatz der alpicolen Arten	
<i>Carabidae</i>	<i>Cychrus</i> FBR.		7	9	77,8 %
„	<i>Nebria</i> LATR.	<i>Nebriola</i> DAN.	9	28	28 100,0 %
		<i>Oreonebria</i> DAN.	8		
		<i>Alpaeus</i> BON.	11		
„	<i>Trechus</i> CLAIRV.	<i>Trechus</i> s. str.	47	59	79,7 %
„	<i>Amara</i> BON.	<i>Leiomorpha</i> GGLB.	6	13	13 100,0 %
		<i>Leirides</i> PUTZ.	7		
„	<i>Pterostichus</i> BON.	<i>Pterostichus</i> s. str.	32	42	78,6 %
		<i>Calopterus</i> CHD.	1		
„	<i>Platynus</i> BON.	<i>Platynus</i> s. str.	5	6	83,4 %
<i>Scarabaeidae</i>	<i>Aphodius</i> ILL.	<i>Agolius</i> MULS.	6	9	9 100,0 %
		<i>Neagolius</i> KOSH.	3		
<i>Chrysomelidae</i>	<i>Crepidodera</i> CHEVR.	Dunkle Arten	12	15	80,0 %
<i>Curculionidae</i>	<i>Otiorrhynchus</i> GERM.	<i>Otiorrhynchus</i> s. str.	56	93	135 68,9 %
		<i>Dorymerus</i> SEIDL.	34		
		<i>Tyloderes</i> SCHÖNH.	2		
„	<i>Dichotrachelus</i> STIERL.		21	21	100,0 %
			268	337	79,5 %

lia REY, *Chrysochloa* HOPE) wären zwar ebenfalls, wenigstens in einzelnen Untergattungen, geeignet, doch ist leider unsere Kenntnis ihrer Systematik und der geographischen Verbreitung ihrer Arten gegenwärtig noch zu gering, als daß sie herangezogen werden könnten.

Die höhlenbewohnenden Arten lasse ich vorderhand außer acht, da sie hinsichtlich ihrer Verbreitung in neuester Zeit eingehend von HOLDHAUS (1932) studiert wurden. Ich werde jedoch am Schlusse die Resultate von HOLDHAUS heranziehen.

Außerdem fänden sich noch zahlreiche, im System verstreute Arten, die verwendbar wären, die ich aber eben wegen ihrer isolierten Stellung nicht herangezogen habe. Ich will jedoch gleich hier feststellen, daß auch sie alle zu den gleichen Resultaten führen wie die im folgenden bearbeiteten Gattungen.

Auf den ersten Blick scheint es sehr verlockend, auch die geographischen Rassen, in die zahlreiche alpicole Arten aufgespaltet werden konnten, mitheranzuziehen. Bei eingehenderem Studium zeigte es sich jedoch, daß die Nachteile, die dabei in Kauf zu nehmen waren, die erzielten Vorteile bei weitem überwogen. Die Gliederung der alpicolen Arten in einzelne geographische Rassen ist leider erst in sehr ungleichem Ausmaße durchgeführt. Während einzelne Arten eingehend untersucht wurden und sich in scharf geschiedene geographische Rassen teilen ließen, ist dies bei anderen noch nicht gelungen. Die aufgestellten Rassen gehen bei diesen in den Grenzgebieten vollkommen ineinander über und sind vielfach nur sehr schlecht zu unterscheiden. Bei einer großen Zahl von Arten ist die Aufspaltung in geographische Rassen überhaupt noch nicht begonnen — obwohl zum Teil sicherlich möglich — oder erst sehr ungleichmäßig durchgeführt. Ferner wurden diese geographischen Rassen meist erst in letzter Zeit aufgestellt, ihr Verbreitungsgebiet ist daher viel ungenauer bekannt, als das der gesamten Art, da sich die älteren Angaben vielfach nicht mit Sicherheit einer der geographischen Rassen zuordnen lassen. Es müßten daher alle diese Angaben vernachlässigt werden, wodurch wieder die Genauigkeit unserer Kenntnis der Verbreitung der betreffenden Art sehr leiden würde. Ich habe es daher vorgezogen, die geographischen Rassen nicht gesondert zu behandeln, sondern stets mit der Verbreitung der gesamten Art zu arbeiten.

Um die überaus mannigfaltige Verbreitungsweise dieser Alpicolen — kaum zwei zeigen ein wirklich identisches Vorkommen — einer Auswertung zugänglich zu machen und anschaulich vor Augen führen zu können, war es nötig, die Alpen in eine Reihe von Bezirken einzuteilen, deren Abgrenzung tunlichst den natürlichen Grenzen der einzelnen Gebirgsgruppen zu folgen hatte, um mit Hilfe dieser Bezirke das Material in Tabellen und Kurven anordnen

zu können. Fig. 1 zeigt, wie dies durchgeführt wurde. Der gesamte Alpenbogen wurde in 12 Kolumnen zerlegt, die von Westen nach

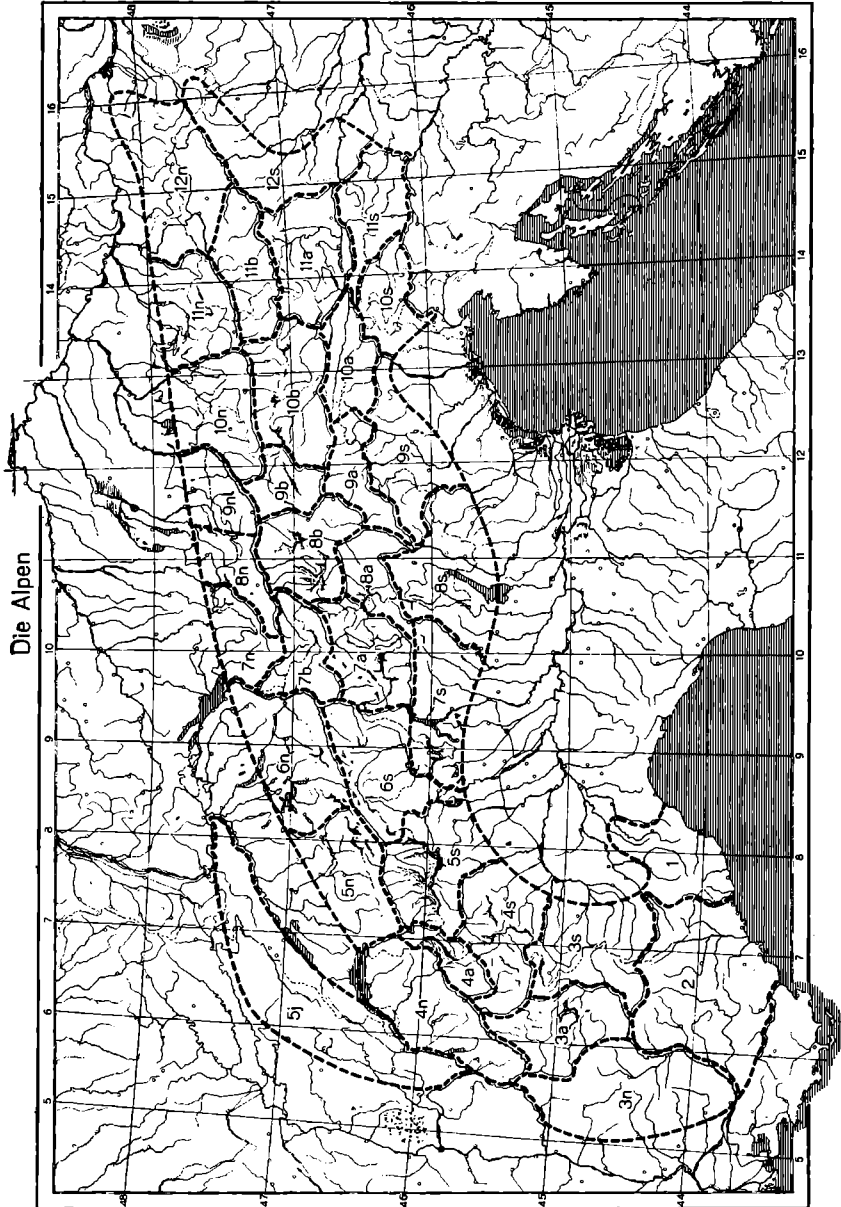


Fig. 1. Die Einteilung der Alpen in Bezirke.

Osten mit den arabischen Ziffern 1—12 bezeichnet wurden. Mit Ausnahme des westlichen Endes der Alpen war es ferner möglich, durch Ausnutzung der großen Talfurchen, wenigstens zwei Zonen, eine nördliche (n: Nordalpen) und eine südliche (s: Südalpen) zu trennen¹⁾, vielfach mußten dazwischen noch eine oder sogar zwei eingeschobene Zonen (a, b: südliche und nördliche zentrale Alpen) unterschieden werden. Außerdem wurde noch der Jura als besondere Zone (j) angegliedert.

Die einzelnen Bezirke wurden bezeichnet nach ihrer Zugehörigkeit zu den einzelnen Kolumnen und Zonen.

Die Umgrenzung der Bezirke ist folgende:

A. Westalpen.

Bezirk 1: Ligurische Alpen. Savona, Coll'del Altare, Bormida — Roja, Col di Tenda, Vermenagua.

Bezirk 2: Meeralpen, Basses Alpes. Roja, Col di Tenda, Vermenagua — Durance, Ubaye, Ubayette, Col de Larche, Stura.

Bezirk 3 n: Südliche Französische Kalkalpen. Durance, Gap, Drac, Isère.

Bezirk 3a: Dauphiné-Alpen. Gap, Durance, Guisane, Col du Galibier, Valloire, Arc, Isère, Drac.

Bezirk 3s: Cottische Alpen. Stura, Col de Larche, Ubayette, Ubaye, Durance, Guisane, Col du Galibier, Valloire, Arc, Col du Mont Cenis, Dora Riparia.

Bezirk 4 n: Nördliche Französische Kalkalpen. Isère, Arly, Arve, Col des Montets, Val du Berard, Trient, Rhone.

Bezirk 4a: Mont Blanc-Gruppe. Isère, Kleiner St. Bernhard, Dora Baltea, Col de Ferret, Val Ferret, Val Entremont, Rhone, Trient, Val du Berard, Col des Montets, Arve, Arly.

Bezirk 4s: Grajische Alpen. Dora Riparia, Col du Mont Cenis, Arc, Isère, Kleiner St. Bernhard, Dora Baltea.

Bezirk 5j: Jura. Rhone — Rhein.

Bezirk 5 n: Berner Alpen. Rhone, Grimsel-Paß, Aare, Waldemme.

Bezirk 5s: Penninische Alpen. Dora Baltea, Col de Ferret, Val Ferret, Val Entremont, Rhone, Simplon-Paß, Val Divedro, Toce, Lago d'Orta.

Bezirk 6 n: Urner und Glarner Alpen. Waldemme, Aare, Grimsel-Paß, Furka-Paß, Reuß, Oberalp-Paß, Vorderrhein, Rhein.

Bezirk 6s: Lepontinische Alpen. Lago d'Orta, Toce, Val Divedro, Simplon-Paß, Rhone, Furka-Paß, Reuß, Oberalp-Paß, Vorderrhein, Hinterrhein, Splügen-Paß, Val S. Giacomo, Mera, Nordende des Lago di Como, Bellinzona, Lago Maggiore.

1) Zur Vereinfachung wurde dabei der Alpenbogen gerade west-östlich ausgestreckt gedacht, so daß im folgenden auch in den nach Süden umgebogenen Französischen Alpen von einer nördlichen (eigentlich westlichen) und südlichen (eigentlich östlichen) Zone gesprochen wird.

B. Ostalpen.

Bezirk 7n: Allgäuer Alpen. Rhein, Ill, Kloostertal, Flexen-Paß, Lechtal.

Bezirk 7b: Rhätische Alpen. Rhein, Hinterrhein, Albula-Tal, Davos, Flüela-Paß, Inn, Sanna, Rosanna, Arlberg-Paß, Kloostertal, Ill.

Bezirk 7a: Bernina, Albula-Gruppe. Hinterrhein, Splügen, Val S. Giacomo, Mera, Adda, Stilsfer Joch, Sulden-Tal, Etsch, Reschen-Scheideck, Inn, Flüela-Paß, Davos, Albula-Tal.

Bezirk 7s: Mte. Generoso, Bergamasker Alpen. Lago Maggiore, Bellinzona, Nordende des Lago di Como, Adda, Aprica-Paß, Edolo, Oglio, Lago d'Iseo.

Bezirk 8n: Lechtaler Alpen. Lech-Tal, Flexen-Paß, Arlberg-Paß, Rosanna, Sanna, Inn, Seefeld-Sattel, Isartal, Walchensee, Loisach.

Bezirk 8b: Oetztaler, Stubai und Sarntaler Alpen. Reschenscheideck, Etsch, Eisack, Brenner-Sattel, Wippach, Inn.

Bezirk 8a: Ortler-Gruppe. Sulden-Tal, Stilsfer Joch, Adda, Aprica-Paß, Edolo, Oglio, Tonale-Paß, Noce, Etsch.

Bezirk 8s: Etschbuchtgebirge. Lago d'Iseo, Oglio, Tonale-Paß, Noce, Etsch, Trient, Val Sugana.

Bezirk 9n: Nordtiroler Kalkalpen. Loisach, Walchensee, Isar, Seefeld-Sattel, Inn.

Bezirk 9b: Zillertaler Alpen. Wippach, Brenner-Sattel, Eisack, Rienz, Bruneck, Ahrn-Tal, Birnlücke, Krimml-Tal, Gerlos-Platte, Gerlos-Tal, Ziller-Tal, Inn.

Bezirk 9a: Nördliche Dolomiten. Rienz, Eisack, Etsch, Fassa-Tal, Pordoi-Joch, Cordevole, Falzarego-Paß, Cortina d'Ampezzo, Boite, Piave, Padola-Tal, Kreuzberg-Paß, Sexten-Tal, Innichen.

Bezirk 9s: Südliche Dolomiten, Venetianer Alpen. Val Sugana, Trient, Etsch, Fassa-Tal, Pordoi-Joch, Cordevole, Falzarego-Paß, Cortina d'Ampezzo, Boite, Piave, Passo di Mauria, Tagliamento.

Bezirk 10n: Kalk- und Schieferalpen zwischen Inn und Salzach. Inn, Ziller-Tal, Gerlos-Tal, Gerlos-Platte, Salzach.

Bezirk 10b: Hohe Tauern. Krimml-Tal, Birnlücke, Ahrn-Tal, Bruneck, Rienz, Drau, Lieser-Tal, Katschberg-Paß, Mur, Mur-Törl, Groß-Arl-Tal, Salzach.

Bezirk 10a: Gailtaler und Karnische Alpen. Sexten-Tal, Kreuzberg-Paß, Padola-Tal, Piave, Passo di Mauria, Tagliamento, Fella-Tal, Gail, Drau.

Bezirk 10s: Julische Alpen. Tagliamento, Fella-Tal, Wurzenner-Save, Save, Pöllander Zeier, Idria, Isonzo.

Bezirk 11n: Kalk- und Schieferalpen zwischen Salzach und Pyhrn-Paß. Salzach, Wagrainer-Sattel, Enns, Pyhrn-Paß, Teichl-Bach, Steyr.

Bezirk 11b: Niedere Tauern. Groß-Arl-Tal, Mur-Törl, Mur, Liesing-Tal, Schober-Paß, Palten-Tal, Enns.

Bezirk 11a: Gurktaler und Seetaler Alpen. Katschberg-Paß, Lieser-Tal, Drau, Lavant-Tal, Obdacher-Sattel, Granitzen-Bach, Mur.

Bezirk 11s: Karawanken, Steiner Alpen. Drann, Mißling, Drau, Gail, Gailitz, Wurzenner Save, Save.

Bezirk 12n: Kalkalpen östlich des Pyhrn-Passes. Steyr, Teichl-Bach, Pyhrn-Paß, Enns, Paltental, Schober-Paß, Liesing-Tal, Mur, Mürz, Semmering Schwarza.

Bezirk 12s: Steirisches Randgebirge. Schwarza, Semmering, Mürz, Mur, Granitzen-Bach, Obdacher-Sattel, Lavant-Tal, Drau, Mißling, Drann.

Mit Hilfe dieser 35 Bezirke, die weitestgehend natürlichen Gebirgsgruppen entsprechen, konnte nun die Verbreitung der einzelnen Alpicolen in Tabellen dargestellt werden, so zwar, daß eine Art in einem Bezirk als vorkommend angenommen wurde, wenn sie von einer einzigen Stelle desselben mit Bestimmtheit nachgewiesen war. Auf diese Weise ließ sich ohne weiteres die Zahl der Alpicolen eines Bezirkes ermitteln und, indem man die Bezirke einer Zone oder Kolumne zusammenfaßte, auch das Besiedelungsverhältnis in Kurvenform aufzeigen. Es war notwendig, sowohl mit Tabellen als auch mit Kurven zu arbeiten, da diese allein ein wirklich anschauliches Bild von der Verteilung der Alpicolen in den Alpen geben, jene dagegen die Unterschiede in der Verbreitungsweise der einzelnen Alpicolen in den verschiedenen Teilen der Alpen zeigen, die aus den Kurven nicht herauszulesen sind.

Tabelle 2.

Anzahl, Besiedlungszahl und durchschnittliche Dichte der Alpicolen in den West- und Ostalpen.

	Anzahl						Besiedlungszahl				Durchschnittliche Dichte pro Bezirk					
	Endemiten			Epide- miten			Ende- miten		Alpi- cole		Endemiten			Alpicole		
	Westalpen	un- terschieden 1)	Ostalpen	Westalpen	un- terschieden	Ostalpen	Westalpen	Ostalpen	Westalpen	Ostalpen	Westalpen	Alpen	Ostalpen	Westalpen	Alpen	Ostalpen
<i>Amara</i> . . .	6	0	7	0	0	9	14	9	14	0,75	0,68	0,64	0,75	0,68	0,64	
<i>Aphodius</i> . . .	3	0	5	0	0	9	12	14	29	0,75	0,62	0,54	1,17	1,26	1,32	
<i>Crepidodera</i> . . .	4	1	3	2	0	18	17	49	58	1,50	1,03	0,77	4,08	3,15	2,64	
<i>Cychnus</i> . . .	4	0	2	0	1	0	9	8	13	22	0,75	0,50	0,36	1,08	0,95	
<i>Dichotrachelus</i>	13	0	8	0	0	0	27	18	27	18	2,25	1,32	0,82	2,25	1,32	
<i>Nebria</i> . . .	14	1	11	0	1	1	43	43	55	82	3,58	2,53	1,95	4,58	4,03	
<i>Otiorrhynchus</i>	24	2	54	2	2	9	69	151	153	359	5,75	6,47	6,86	12,75	15,06	
<i>Platynus</i> . . .	4	0	1	0	0	11	3	11	3	0,92	0,41	0,14	0,92	0,41	0,14	
<i>Pterostichus</i> . . .	18	1	10	0	2	2	56	33	79	80	4,67	2,62	1,50	6,58	4,68	
<i>Trechus</i> . . .	16	1	30	0	0	0	25	78	29	78	2,08	3,03	3,54	2,08	3,03	
	106	6	131	4	8	13	276	376	435	742	23,00	19,18	17,09	36,24	34,62	

1) Ist eine Art in den West- und Ostalpen über die gleiche Anzahl von Kolumnen verbreitet, so ist eine Entscheidung über die Zugehörigkeit zur west- oder ostalpinen Fauna nicht zu treffen. Ich ordne sie dann an diese Stelle ein.

Als Besiedlungszahl eines Bezirkes verstehe ich die Anzahl der in dem Bezirke nachgewiesenen Alpicolen. Sie ist für die einzelnen Gattungen bzw. für die Gesamtheit der behandelten Formen in den letzten beiden Zeilen der betreffenden Tabellen zusammengestellt. Die Besiedlungszahl eines größeren Bereiches (Gesamte Alpen, Westalpen, Ostalpen) ist gleich der Summe der Werte der Besiedlungszahlen in den einzelnen zugehörigen Bezirken. Die durchschnittliche Dichte pro Bezirk eines größeren Bereiches wird berechnet als Quotient der Besiedlungszahl des Bereiches durch die Zahl der umfaßten Bezirke. Durch Gegenüberstellung der durchschnittlichen Besiedlungszahlen verschiedener größerer Bereiche (in diesem Falle ist das Verhältnis Westalpen zu Ostalpen von besonderem Interesse) läßt sich der Grad der Verbreitung der behandelten Gattung usw. in den einzelnen Bereichen ziemlich fehlerfrei feststellen (Tab. 2).

Die Verbreitungsbilder der einzelnen Arten entstammen zum großen Teil den Belegen der überaus reichhaltigen Coleopteren-sammlung des Wiener Naturhistorischen Museums und wurden ergänzt und vervollständigt durch zahlreiche Angaben in der Literatur. (Vgl. Literaturverzeichnis.)

3. Die Alpen während der Eiszeit.

Die Geologen unterscheiden in den Alpen vier Perioden starker Eisbedeckung während des Quartärs, die als Mindel-, Günz-, Rib- und Würm-Eiszeit bezeichnet werden und durch verschieden lange Interglazialzeiten getrennt wurden, während deren in den Alpen ein Klima herrschte, das sogar etwas wärmer war als das gegenwärtige. Das Aussehen der Alpen während dieser vier Glazialperioden war im wesentlichen vollkommen gleich, nur im Vorstoß der Gletscher, in der Lage der Gletscherzungen und der Schneegrenze zeigten sich kleine Unterschiede. Da für die Beurteilung der gegenwärtigen zoogeographischen Verhältnisse die jüngsten geologischen Vorgänge weitaus die größte Bedeutung haben, werde ich im folgenden eine kurze Schilderung des Aussehens der Alpen während der letzten (Würm-) Eiszeit geben. Von besonderem Vorteil ist es hierbei, daß wir gerade über diese letzte Eiszeit durch die Untersuchungen von PENCK-BRÜCKNER (1909), auf die ich mich auch hauptsächlich stütze, sehr genau orientiert sind.

Die Ursache der Glazialperioden waren Klimaverschlechterungen von etwa 3—4° C gegenüber dem gegenwärtigen Jahres-

mittel. Diese hatten eine Senkung der Schneegrenze, jener Linie, oberhalb welcher der Schnee während des ganzen Jahres nicht völlig abschmilzt, um ungefähr 1200 m zur Folge. Dadurch wieder wurde das Nährgebiet der Gletscher ungeheuer vergrößert, sie stießen mächtig vor und reichten mit ihren Gletscherzungen zum Teil weit in das Alpenvorland hinaus. Auf der beigegebenen Kartenskizze, die in groben Zügen das Aussehen der Alpen während der Würm-Eiszeit andeuten soll, ist die Schneegrenze als rote Linie, die Grenze der aperen, d. h. schneefreien Teile der Gletscher, durch eine blaue Linie angegeben.

Die Schneegrenze während der Würm-Eiszeit (Tab. 3) verlief nicht gleichmäßig, sondern lag am Nordrande und im östlichen Teile des Südrandes der Alpen besonders niedrig, während sie in den dazwischen liegenden Teilen des Alpenrandes beträchtlich höher stieg. Ganz ähnlich ist auch der Verlauf der gegenwärtigen Schneegrenze, die fast überall etwa 1200 m über der eiszeitlichen zu finden ist. Gegen das Alpeninnere stieg die Schneegrenze, wie auch heute, allmählich an. Entsprechend der tiefen Lage der Schneegrenze am Nordrande der Alpen war auch die Vergletscherung hier am stärksten. Gewaltige Eisströme füllten die Täler und vereinigten sich über die zum Teil unter dem Niveau der Eisoberfläche gelegenen Sättel zu einem mächtigen Eisstromnetz, über das nur die Gipfel und Grate herausragten. Entsprechend dieser mächtigen Entwicklung der Gletscher im Inneren der Nordalpen war auch die Größe der Gletscherzungen eine bedeutende. Sie reichten weit in das nördliche Alpenvorland hinaus und verschmolzen hier zu einer einheitlichen Vorlandvergletscherung. In den übrigen Teilen der Alpen war die Entwicklung der Gletscher eine wesentlich geringere, nur im Gebiet der insubrischen Seen kam es zur Verschmelzung der Gletscherzungen einiger benachbarter Gletscher, also zur Andeutung einer Vorlandvergletscherung, die aber das eigentliche Vorland selbst kaum erreichte. Sonst blieben die Gletscherzungen überall isoliert (vgl. die Kartenskizze).

Auch der Abstand der Waldgrenze von der Schneegrenze während der Eiszeit konnte festgestellt werden auf Grund paläontologischer Funde in den Moränen und Schotterablagerungen der Glazialperioden. PENCK-BRÜCKNER (1909) setzen sie 600 bis 800 m unter der Schneegrenze an, ein Abstand, der den gegenwärtigen Verhältnissen vollkommen entspricht. Die ungefähre

Tabelle 3.

Die Lage der Schnee- und Waldgrenze während der Würm-Eiszeit.

	Schneegrenze	Baumgrenze
Nordrand der Alpen östlich des Rhein . . .	1000 m	200 m
Helvetische Vergletscherung am Außensaum .	1000 m	200 m
„ „ „ „ Alpenrand .	1200 m	400 m
Vercors	1400 m	600 m
Devoluy	1700 m	900 m
Südrand der Meeralpen	1700 m	900 m
Cottische, Grajische Alpen	1700—1900 m	1000 m
Biella, Insubrische Seen, Bergamasker Alpen	1600—1800 m	900 m
Gardasee	1700 m	900 m
Venetianer Alpen	1400 m	600 m
Tagliamento	1300 m	500 m
Save	1400 m	600 m
Steiner Alpen	1500 m	700 m
Gurktaler Alpen	1900 m	1100 m
Seetaler Alpen	1800 m	1000 m
Koralpe	1800 m	1000 m
Gleinalpe	1700 m	900 m
Rottenmanner Tauern	1600 m	800 m
Hochschwab	1400 m	600 m
Schneeberg	1250 m	400 m

Lage der Waldgrenze gibt ebenfalls Tab. 3 an, wobei möglichst strenge vorgegangen und durchwegs 800 m als Abstand angenommen wurde, um auf alle Fälle zu verhindern, daß etwa unbewaldetes Gebiet zum Waldland gerechnet würde.

Für die Beurteilung des Einflusses der Eiszeit auf die Fauna der Alpen ist es von größter Bedeutung, in welchen Teilen der Alpen sich die präglaziale Fauna während der Eiszeit erhalten konnte und in welchen sie vollständig vernichtet wurde. Diese Entscheidung fällt an Hand der beiliegenden Kartenskizze nicht schwer. In jenen Teilen der Alpen, die während der Würm-Eiszeit vollständig von Eis und ewigem Schnee bedeckt waren, also im größten Teil der zentralen Alpen von den Bergen des Dauphiné bis zu den westlichen Niederen Tauern und in den Nordalpen zwischen Isère und Salzach, mußte die Fauna vollständig zerstört werden, während am West-, Süd- und Ostrande der Alpen für sie die Möglichkeit bestand, sich in den während des Sommers schneefreien Randgebieten zu erhalten und von hier aus in postglazialer Zeit ins Innere vorzudringen, soweit nicht Täler und tiefe Sättel ihrem Vordringen eine Schranke in den Weg legten. Die in dieser

Randzone gelegenen Gebirgsgruppen werden schon seit langem eben wegen ihrer möglichen Bedeutung als Zufluchtsorte der präglazialen Fauna während der Eiszeit „Massifs de refuge“ genannt, ihre Gesamtheit bezeichne ich als „Zone de refuge“.

4. Die alpicole Fauna der Alpen und ihre Beziehungen zur Eiszeit.

Die alpicole Fauna der Alpen erweist sich auf den ersten Blick aus zwei ganz verschiedenen Elementen zusammengesetzt, die sich in den allermeisten Fällen nach Art ihrer Verbreitung sofort trennen lassen. Die Arten der ersteren, weitaus interessanteren und größeren Gruppe sind meist wenig weit verbreitet und kommen nur in einem oder in wenigen, nie aber in mehr als 10 Bezirken vor. Ist die Zahl der besiedelten Bezirke relativ groß, dann liegen diese fast stets in einer mehr minder langen Reihe, das Vorkommen ist bandförmig. Wegen der meist sehr geringen Verbreitung bezeichne ich diese Arten als Endemiten.

Anders liegen die Verhältnisse bei der zweiten, bedeutend kleineren Gruppe von Arten; diese sind stets weit verbreitet und besiedeln eine große Anzahl von Bezirken, die fast immer kompakt angeordnet sind, das Verbreitungsareal ist also abgerundet. Meist besiedeln sie den östlichen oder westlichen Teil der Alpen zur Gänze oder doch zum größten Teil, oft reicht ihre Verbreitung noch wesentlich weiter. Ich nenne sie deshalb Epidemiten.

Wegen ihrer meist geringen Neigung zur Rassenbildung, weiten Verbreitung und großen Häufigkeit haben die Epidemiten für den Systematiker viel weniger Interesse als die Endemiten. In den Sammlungen und in der Literatur finden sich daher nur spärliche Belege für ihr Vorkommen, und es ist mir nicht möglich gewesen, im folgenden das Verbreitungsareal der Epidemiten so genau zu umgrenzen wie das der meisten Endemiten. Alle Bezirke, für die ich keine Belege fand, habe ich frei gelassen, auch wenn die Art darin sicherlich vorkommt.

Eine etwas andere, genauere Definition dieser beiden Gruppen der Alpicolen wird sich am Schlusse dieses Kapitels auf Grund der gefundenen Resultate ergeben.

Ich bespreche jetzt die Verbreitung der Alpicolen der einzelnen Gattungen möglichst kurz, um dann am Schlusse gemeinsam die Resultate hervorheben zu können. Da ich nicht mit einigen wenig

charakteristischen Fällen beginnen will, reihe ich die Gattungen nicht nach dem System, sondern nehme zur Einführung einige besonders augenfällige Beispiele voraus.

a) Die Gattung *Trechus* CLAIRV.

(Tab. 4, Fig. 2.)

Von den im Gebiet der Alpen vorkommenden 59 Arten sind 47 richtige Alpicole (79,7 %), die restlichen 12 (20,3 %) leben in den Tälern oder kommen wenigstens auch in diesen vor.

Einige höchstwahrscheinlich falsche Verbreitungsangaben, die in die Tabelle nicht aufgenommen wurden, sind folgende:

Tr. glacialis HEER. Sengengebirge (12n) [GANGLBAUER]¹⁾.

Tr. limacodes DEJ. Hochschwab (12n) [JEANNEL].

Tr. ovatus PUTZ. Zirbitzkogel (11a), Obir (11s) [JEANNEL].

Die Gattung ist, wie sich sowohl aus der Anzahl der Arten, als auch aus der durchschnittlichen Dichte ergibt, in den Ostalpen weitaus verbreiteter (vgl. Tab. 2).

Sehr auffallend ist ohne weiteres die Armut an Alpicolen in den mittleren Teilen der Nordalpen, sowie im Alpeninneren im Gegensatz zu den reich besiedelten Randteilen im Westen (Kolumne 1 und 2), Süden (Zone s) und Osten (Kolumne 11 und 12). Dazu ist noch zu bemerken, daß die wenigen Belege für

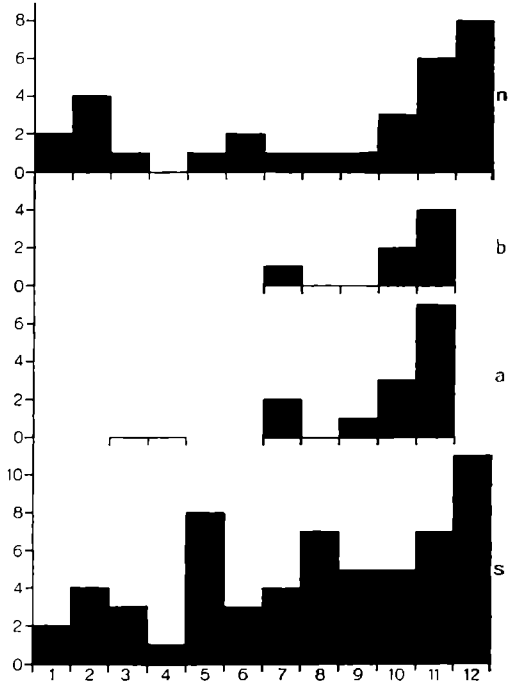


Fig. 2. Die Gattung *Trechus* CLAIRV. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten; Abszissen: Bezirke.

1) In der eckigen Klammer gebe ich die Quelle für die betreffenden Angaben an.

Tabelle 4. Die Verbreitung der alpicolen

		Westalpen													
		I	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s	
1	<i>alpicola</i> STRM.	
2	<i>Artemisiae</i> PUTZ.	+	.	.	
3	<i>Aubei</i> PAND.	+	
4	<i>Caprai</i> JEANN.	+	.	.	
5	<i>consobrinus</i> DAN.	+	.	.	
6	<i>constrictus</i> SCHAUM	
7	<i>Delarouzei</i> PAND.	+	+	
8	<i>elegans</i> PUTZ.	
9	<i>glacialis</i> HEER	+	.	
10	<i>gracilitarsis</i> DAN.	
11	<i>grandis</i> GGLB.	
12	<i>Hampei</i> GGLB.	
13	<i>insubricus</i> DAN.	
14	<i>laevipes</i> JEANN.	
15	<i>langobardus</i> PUTZ.	
16	<i>latus</i> PUTZ.	+	
17	<i>lepontinus</i> GGLB.	+	.	.	
18	<i>limacodes</i> DEJ.	
19	<i>longulus</i> DAN.	
20	<i>maritimus</i> DEV.	+	
21	<i>Meschniggi</i> JEANN.	
22	<i>modestus</i> PUTZ.	+	.	.	+	.	+	
23	<i>Montis-Rosae</i> JEANN.	+	.	.	
24	<i>noricus</i> MEIXN.	
25	<i>ochreatus</i> DEJ.	
26	<i>ovatus</i> PUTZ.	
27	<i>pallidulus</i> GGLB.	
28	<i>Pertyi</i> HEER	+	.	.	+	.	
29	<i>Pinkereri</i> GGLB.	
30	<i>pseudopicus</i> DAN.	
31	<i>pumilus</i> JEANN.	
32	<i>Putzeysi</i> PAND.	+	+	.	.	+	
33	<i>pygmaeus</i> DAN.	
34	<i>regularis</i> PUTZ.	
35	<i>rotundatus</i> DEJ.	
36	<i>rotundipennis</i> DUFTSCH.	
37	<i>Rudolphi</i> GGLB.	
38	<i>salassus</i> JEANN.	+	.	.	
39	<i>Schaumi</i> PAND.	+	
40	<i>silvicola</i> DAN.	
41	<i>sinuatus</i> SCHAUM	
42	<i>Strasseri</i> GGLB.	+	
43	<i>stricticollis</i> JEANN.	
44	<i>strigipennis</i> KIESW.	+	.	.	
45	<i>tenuilimbatus</i> DAN.	
46	<i>vallestris</i> DAN.	+	
47	<i>Wagneri</i> GGLB.	+	
	47 Alpicole = Endemiten	2	4	1	0	3	0	0	1	0	1	8	2	3	

das Vorkommen von Endemiten in den mittleren Nordalpen (5n—9n, 7b) sich lediglich auf zwei Arten beziehen, von denen besonders die eine (*Tr. glacialis* HEER) sehr weit verbreitet ist. Die relativ starke Besiedlung der Bernina (7a) ist darauf zurückzuführen, daß zwei Arten, die sonst auf die südliche Randzone beschränkt sind, noch auf diesen Bezirk übergreifen. Die Armut an Endemiten in den Grajischen Alpen (4s) läßt sich vielleicht durch den großen Reichtum gerade dieses Bezirkes an Alpicolen anderer Gattungen erklären.

Epidemiten finden sich in dieser Gattung nicht.

b) Die Gattung *Pterostichus* BON.

(Tab. 5, Fig. 3.)

Die alpicolen Arten dieser sehr großen Gattung finden sich fast durchwegs in den Untergattungen *Pterostichus* s. str. und *Calopterus* CHD., weshalb nur diese Arten herangezogen, vereinzelte Alpicole in anderen Untergattungen aber außer acht gelassen wurden. Von den 42 im Alpengebiet gefundenen Arten dieser beiden Untergattungen sind wieder 33 (78,6 %) echte Alpicole.

Einige Verbreitungsangaben wurden wegen ihrer Zweifelhaftigkeit nicht in die Tabelle aufgenommen:

Pt. Kokeili MILL. Misox (Tessin, 6s) [STIERLIN]. Dieses Vorkommen wäre im Anschluß an das in den Oetztaler Alpen (8b) wohl möglich, da das dazwischenliegende Gebiet noch nicht allzu genau exploriert ist. Da die Angabe jedoch in neuerer Zeit meines Wissens nicht erneut wurde, stelle ich sie unter die Dubiosa.

Pt. maurus DUFT. Vorarlberg (7n, b) [A. I. MÜLLER].

Pt. Panzeri PANZ. Grajische Alpen (4s), Großer St. Bernhard (5s) [LUIGIONI], Zirbitzkogel (11a) [HOFFMANN].

Pt. pedemontanus GGLB. Grajische Alpen (4s) [LUIGIONI].

Pt. Selmanni DUFT. Zirbitzkogel (11a) [SCHAUBERGER].

Pt. Yvani DEJ. Ligurische Alpen (1) [LUIGIONI].

Die Alpicolen dieser Gattung sind in den Westalpen viel verbreiteter, wie sich sowohl aus der durchschnittlichen Dichte, als auch aus der Artzahl erkennen läßt (vgl. Tab. 2).

Auch in diesem Falle läßt sich die Armut an Endemiten im mittleren Teil der Nordalpen und im Alpeninneren ohne Schwierigkeiten erkennen, ein rasches Abnehmen der Endemiten in den Schweizer Nordalpen (5n) bis zu einem völlig devastierten Gebiet (6n—10n). Dieses ist, entsprechend der stärker westlichen Verbreitung dieser Gattung gegenüber dem der vorhergehenden Gattung etwas nach Osten verschoben. Dies macht sich auch in den zentralen

Alpen bemerkbar, indem sich in den Dauphiné-Alpen (3a) noch eine beträchtliche Zahl an Endemiten findet im Gegensatz zu den übrigen Bezirken. Sehr charakteristisch für diese Verbreitungslücke ist auch das Wiederauftreten einer auf den Ostrand der Alpen beschränkten Art im Jura und in den französischen Kalkalpen, wenn auch in einer besonderen Rasse (*Pt. Selmanni* DUFT.), sowie das Vordringen einer westlichen Art in den Jura, während sie in den Schweizer Nordalpen fehlt (*Pt. Hagenbachii* STRM.).

Am Südrand der Alpen findet sich zwischen Lago Maggiore und Tagliamento zwar ebenfalls eine Depression, doch ist sie bei weitem nicht so ausgeprägt wie am Nordrand.

Von den Endemiten gliedern sich auf den ersten Blick vier Arten durch ihr ganz anderes, viel ausgedehnteres Vorkommen ab (*Pt. Jurinei* PANZ., *maurus* DUFT., *multipunctatus* DEJ., *Panzeri* PANZ.); sie sind als Epidemiten zu bezeichnen. Sehr charakteristisch für ihre

Verbreitung ist, daß sie meist keinerlei Andeutung der bei den Endemiten so auffälligen Verbreitungslücke in den mittleren Nordalpen und den Zentralalpen zeigen, oder aber gerade diese Verbreitungslücke besiedeln, wie am schönsten bei *Pt. Panzeri* PANZ. zu sehen ist. Auch *Pt. maurus* DUFT. weist ein ähnliches Vorkommen auf, doch findet sich eine, wenn auch wesentlich verkleinerte, an die Verhältnisse bei den Endemiten erinnernde Verbreitungslücke (7n, 8n) vor. Es macht den Eindruck, als hätte diese Art, durch

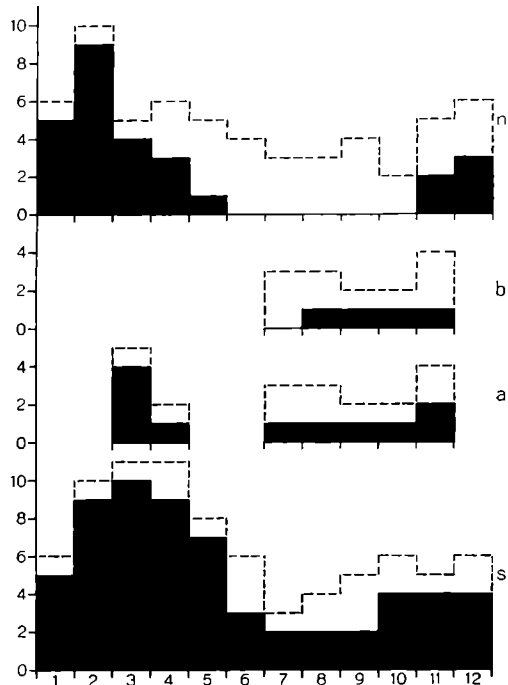


Fig. 3. Die Gattung *Pterostichus* BON. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten; Abszissen: Bezirke; ■ Endemiten, □ Epidemiten.

Tabelle 5. Die Verbreitung der alpicolen Arten der Gattung
(2): Untergattung

		Westalpen												
		I	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s
1	<i>Bertarinii</i> GGLB. (I)
2	<i>bicolor</i> ARAG. (I)	+	+	.	.	+
3	<i>cribratus</i> DEJ. (I)	+	.	+
4	<i>dilatatus</i> VILLA (I)	+	+	.	.	+
5	<i>Durazzo</i> VILLA (I)	+
6	<i>externepunctatus</i> DEJ. (I)	+	+	+	+	.	.	+
7	<i>flavofemoratus</i> DEJ. (I)	+
8	<i>grajus</i> DEJ. (I)	+	.	.	+	.	.
9	<i>Hagenbachi</i> STRM. (I)	+	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.
10	<i>Honorati</i> DEJ. (I)	+	+	+	+	+	+	+	.	+
11	<i>impressus</i> FRM. (I)	+	.	+
12	<i>Jurinei</i> PANZ. (I)	+	.	+	+
13	<i>Justusi</i> REDTB. (I)
14	<i>Kokeili</i> MILL. (I)
15	<i>lineatopunctatus</i> MILL. (I)
16	<i>lombardus</i> DAN. (I)
17	<i>maurus</i> DUFTSCH. (I)	+	+	+	+	+	+	.	+	.	+	+	+	.
18	<i>Mühlfeldi</i> DUFTSCH. (I)
19	<i>multipunctatus</i> DEJ. (I)	+	+	+	+	+	+	+
20	<i>Panzeri</i> PANZ. (I)	+	.	.	+	+	.	.
21	<i>parnassius</i> SCHM. (I)	+	.	+	.	.
22	<i>pedemontanus</i> GGLB. (I)	+	.	.
23	<i>pinguis</i> DEJ. (I)	+	.
24	<i>planiusculus</i> CHD. (I)	+	.	.	+
25	<i>rutilans</i> HEER (I)	+	.	+	.	+
26	<i>Schaschli</i> CHD. (I)
27	<i>Selmanni</i> DUFTSCH. (2)	+
28	<i>Spinolae</i> DEJ. (I)	+	.	+
29	<i>truncatus</i> DEJ. (I)	+	.	+	.	.	+
30	<i>vagepunctatus</i> HEER (I)	+	+	.	.	+
31	<i>variolatus</i> DEJ. (I)
32	<i>Yvani</i> DEJ. (I)	+	.	+	.	.	+
33	<i>Ziegleri</i> DUFTSCH. (I)
	33 Alpicole	6	10	5	5	11	6	2	11	4	5	9	4	5
	29 Endemiten	5	9	4	4	10	3	1	9	2	1	7	0	3

irgendeinen Einfluß in ihrem Vorkommen auf zwei weit voneinander getrennte Gebiete am West- und Ostende der Alpen be-

Tabelle 6. Die Verbreitung der alpicolen Arten der Gattung *Amara* BON.

		Westalpen												
		I	2	3	3	3	4	4	4	5	5	5	6	6
		n	a	s	n	a	s	j	n	s	n	s	n	s
1	<i>alpestris</i> VILLA (2)
2	<i>alpicola</i> DEJ. (1)
3	<i>baldensis</i> DAN. (2)
4	<i>cardui</i> DEJ. (2)
5	<i>cuniculina</i> DEJ. (1)
6	<i>Doderoi</i> BAL. (1)
7	<i>frigida</i> PUTZ. (1)	.	+
8	<i>graja</i> DAN. (2)	+	.	.	+
9	<i>lantoscana</i> FAUV. (1)	.	+	+
10	<i>nobilis</i> DUFTSCH. (2)
11	<i>psyllocephala</i> DAN. (2)	.	+	+
12	<i>spectabilis</i> SCHM. (2)
13	<i>Uhligi</i> HOLDH. (1)
	13 Alpicole = Endemiten	2	3	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0

c) Die Gattung *Amara* BON.

(Tab. 6, Fig. 4.)

Die alpicolen Arten dieser ebenfalls recht großen Gattung sind zum größten Teil in den Untergattungen *Leiomorpha* GGLB. und *Leirides* PUTZ. zusammengefaßt, weshalb auch nur diese Arten herangezogen wurden.

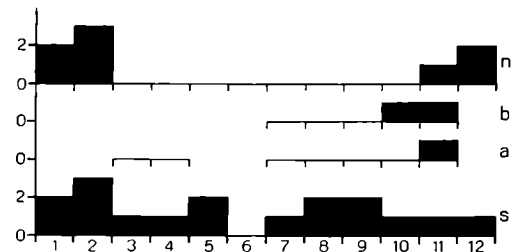


Fig. 4. Die Gattung *Amara* BON. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten; Abszissen: Bezirke.

Sämtliche 13 Arten dieser beiden Untergattungen (also 100 %) sind auf die höheren Regionen der Alpen beschränkt.

Folgende Angaben wurden außer acht gelassen, da es sich offensichtlich um Irrtümer handelt:

A. alpestris VILLA. Genf (4n) [STIERLIN], Mte Rosa, Macugnaga (5s) [LUIGIONI] [STIERLIN], Obir (11s) [DANIEL].

Die Gattung ist über die West- und Ostalpen gleichmäßig verbreitet, sowohl in der Artenzahl als auch in der durchschnittlichen Dichte ergeben sich keine großen Unterschiede (Tab. 2).

(1): Untergattung *Leiomorpha* GGLB., (2): Untergattung *Leirides* PUTZ.

Ostalpen																					
7	7	7	7	8	8	8	8	9	9	9	9	10	10	10	10	11	11	11	11	12	12
n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	s
.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+
.	+	.	.	.	+	+	.	.	+
.	+
.	+	+
.	+
.	+
.	+	.	.	.	+	.	.
.	+
0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	2	0	1	0	1	1	1	1	1	2	1

Im Alpeninnern und im mittleren Teil der Nordalpen fehlt die Gattung vollkommen, während sie am ganzen Südrand annähernd gleichmäßig verbreitet ist. Sehr augenfällig ist auch das Auftreten einer Art in den östlichen Bezirken der zentralen Alpen (11b, a, und sogar im östlichsten Teil von 10b), die während der Eiszeit zum Teil der Zone de refuge angehörten.

Epidemiten treten in dieser Gattung nicht auf.

d) Die Gattung *Cychnrus* FBR.

(Tab. 7, Fig. 5.)

Diese Gattung umfaßt im Alpengebiet nur 9 Arten, von denen 7 (also 77,8 %) echte Alpicole zu sein scheinen.

Folgende Angaben mußten wegen ihrer Unsicherheit ausgeschieden werden: *C. cordicollis* CHD. Splügen (6s—7a) [LUIGIONI], Bernina (7a) [STIERLIN].

Die endemischen Arten der Gattung überwiegen sowohl an Zahl als auch an Verbreitung in den Westalpen, dagegen ist der einzige Epidemit der Gattung in den Ostalpen viel weiter verbreitet (wenigstens soweit unsere Kenntnis heute reicht, die Belege aus den Meeralpen (2) und Cottischen Alpen (3s) lassen auch in den Westalpen ein weites Vorkommen vermuten), so daß die Werte für die durchschnittliche Dichte der Alpicolen

Tabelle 7. Die Verbreitung der alpicolen

		Westalpen												
		I	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s
1	<i>angulicollis</i> SELLA	+	+
2	<i>angustatus</i> HOPE	+	.	.	+	+	+	
3	<i>cordicollis</i> CHD.	+	.	
4	<i>cylindricollis</i> PINI	
5	<i>grajus</i> DAN.	+	.	.	+	
6	<i>italicus</i> BON.	+	.	.	+	+	+	
7	<i>Schmidti</i> CHD.	
	7 Alpicole	I	3	0	0	3	0	0	I	0	0	3	0	2
	6 Endemiten	I	2	0	0	2	0	0	I	0	0	2	0	I

im allgemeinen in den West- und Ostalpen ziemlich ähnlich sind (Tab. 2).

Charakteristisch für diese Gattung ist das Fehlen der Alpicolen am Ostrande der Alpen (besonders in der Kolumne 12). Es fehlt daher auch in der Kurve, die die Häufigkeit der Endemiten in den

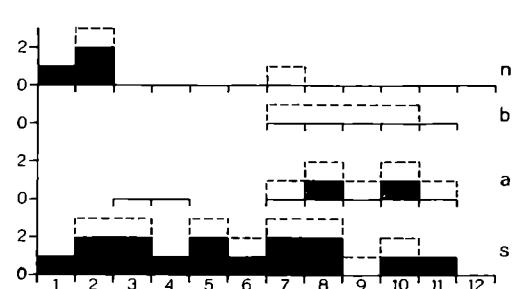


Fig. 5. Die Gattung *Cychnus* FR. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten; Abszissen: Bezirke; ■ Endemiten, □ Epidemiten.

Nordalpen angibt, der sonst immer zu findende zweite Gipfel am Ostrande der Alpen. Die Verbreitungslücke im mittleren Teil der Nordalpen ist aber auch hier leicht zu erkennen, da bereits in den südlichen französischen Kalkalpen (3n) kein Endemit mehr vorkommt, während in den Südalpen die Zahl der Endemiten bis weit

nach Osten ziemlich gleich bleibt und erst gegen den Ostrand zu (Bezirke 9s—11s) abnimmt. Sehr interessant ist das zweimalige Vordringen je einer Art der südlichen Randzone in das Alpeninnere (8a und 10a).

Die einzige epidemische Art (*C. angustatus* HOPE) ist zwar ebenfalls in den Südalpen weit verbreitet und fehlt den Nordalpen fast völlig, sie dringt jedoch weit in das Alpeninnere vor

Arten der Gattung *Cychnrus* FBR.

Ostalpen																						
7	7	7	7	8	8	8	8	9	9	9	9	10	10	10	10	11	11	11	11	12	12	
n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	s	
.
+	+	+	+	.	+	+	+	.	+	+	+	.	+	+	+	.	.	+
.
.	.	.	+
.	+	+
.	+	+	+	.	.
I	I	I	3	0	I	2	3	0	I	I	I	0	I	2	2	0	0	I	I	0	0	
0	0	0	2	0	0	I	2	0	0	0	0	0	0	I	I	0	0	0	I	0	0	

und ist hier wenigstens in den Ostalpen nahezu überall bereits gefunden worden.

e) Die Gattung *Platynus* BON.

(Tab. 8, Fig. 6.)

Die Alpicolen dieser Gattung gehören durchwegs der Untergattung *Platynus* s. str. an. 6 Arten dieser Untergattung leben in den Alpen, davon sind 5 (83,4 %) echte Alpicole, eine ostalpine Art lebt im Tale.

Folgende Angabe ist sehr zweifelhaft:

Pl. depressus DEJ. Berner Oberland (Rosenlauri) [STIERLIN].

Die alpicolen Arten dieser Gattung sind größtenteils westalpin, nur eine Art gehört gänzlich den Ostalpen an. Demnach ist auch die Verbreitung in den Westalpen eine weitaus größere, wie sich aus dem Werte der durchschnittlichen Dichte ohne weiteres ergibt (Tab. 2). Es fehlt daher auch in der Häufigkeitskurve der Endemiten in den Nordalpen wie bei der vorhergehenden Gattung der zweite Gipfel im Bereiche des Ostendes der Alpen. Während aber die Besiedlung der

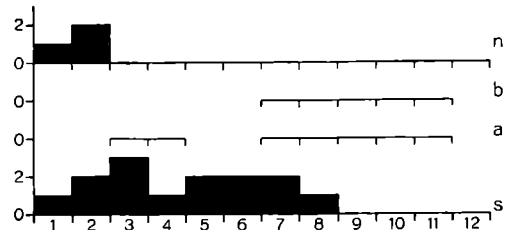


Fig. 6. Die Gattung *Platynus* BON. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten, Abszissen: Bezirke.

Tabelle 8. Die Verbreitung der alpicolen

		Westalpen													
		1	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s	
1	<i>complanatus</i> DEJ.	+	.	.	+	.	.	+	.	+	
2	<i>depressus</i> DEJ.	+	.	+	
3	<i>Peirolerii</i> BASSI	+	+	.	.	+	
4	<i>sexualis</i> DAN.	+	.	.	+	
5	<i>teriolensis</i> DAN.	
5 Alpicole = Endemiten		1	2	0	0	3	0	0	1	0	0	2	0	2	

Südalpen bis in das Etschbuchtgebirge eine ziemlich gleichmäßige ist, findet sich in den Nordalpen, von den südlichen französischen Kalkalpen an, sowie in den zentralen Alpen nicht eine einzige Art. Epidemiten treten in dieser Gattung nicht auf.

f) Die Gattung *Nebria* LATR.

(Tab. 9, Fig. 7.)

Sämtliche alpicolen Arten dieser Gattung gehören den Untergattungen *Nebriola* DAN., *Oreonebria* DAN. und *Alpaeus* BON. an. Die 28 Arten der Alpen, die hierher zu stellen sind, leben durchwegs in den höheren Regionen (also 100 %).

Als zweifelhaft wurden folgende Angaben ausgeschieden:

N. angustata DEJ. Chamonix (4a), Leuk (Berner Alpen, 5n) [STIERLIN], Rhätische Alpen (7b) [GANGLBAUER], Bernina (7a) [DANIEL].

N. Hellwigi PANZ. Mte. Piano (Dolomiten, 9a) [Nat. Museum¹⁾].

N. laticollis DEJ. Furka, Lukmanier (Lepontinische Alpen, 6s) [STIERLIN].

Die Artenzahl ist in den Westalpen nur unbedeutend größer als in den Ostalpen, dagegen ist die Verbreitung der westalpinen Arten eine bedeutendere, wie sich aus den Werten der durchschnittlichen Dichte sowohl für Endemiten als auch für Alpicole im allgemeinen ergibt (Tab. 2).

Bei dieser Gattung ist die sonst sehr leicht zu erkennende Armut an Endemiten in dem mittleren Teil der Nordalpen wenig deutlich ausgeprägt, wobei allerdings hervorzuheben ist, daß mit Ausnahme des Bezirkes 6n fast alle Angaben auf eine einzige Art (*N. Bremii* GERM.) zurückzuführen sind, während andererseits in den Ostalpen eine auffallende Abnahme der Artenzahl in den mitt-

1) Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien.

Arten der Gattung *Platynus* BON.

Ostalpen																						
7	7	7	7	8	8	8	8	9	9	9	9	10	10	10	10	11	11	11	11	12	12	
n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	s	
.
.	.	.	+
.
.	.	.	+	.	.	.	+
o	o	o	2	o	o	o	1	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o

leren Südalpen, besonders in den Dolomiten und Venetianer Alpen (9s) zu konstatieren ist. Für diese letzte Erscheinung kann nur der Reichtum gerade dieses Gebietes an Endemiten anderer Gattungen als Erklärungsgrund herangezogen werden. Die Verhältnisse im allgemeinen sind ganz erwartungsgemäß, große Artenarmut in den mittleren Teilen, der zentralen und Nordalpen, ein allmähliches Ansteigen gegen das West- und Ostende der Alpen, wobei die Zahl der Endemiten der zentralen Alpen im Osten sogar die Zahl derselben in den Randbezirken der gleichen Kolonne übertrifft.

Sehr eigenartig ist allerdings, daß gerade in den Schweizer Nordalpen und besonders in deren östlichem Teil, den Urner und Glarner Alpen, die sonst weitgehend verarmt

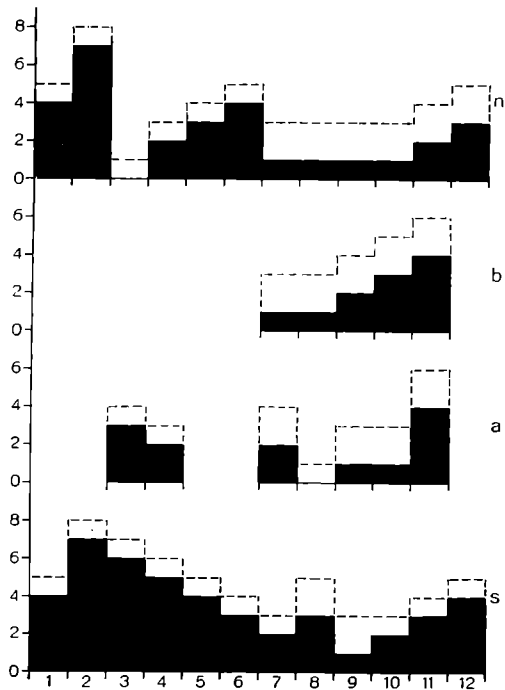


Fig. 7. Die Gattung *Nebria* LATR. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinatens: Anzahl der Arten, Abszissen: Bezirke; ■ Endemiten, □ Epidemiten.

Tabelle

Die Verbreitung der alpicolen Arten der Gattung *Nebria* LATR.
DAN., (3): Unter

		Westalpen												
		I	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s
1	<i>angustata</i> DEJ. (2)
2	<i>angusticollis</i> BON. (2)	+	.	+	+	+	+	+
3	<i>atrata</i> DEJ. (2)
4	<i>austriaca</i> GGLB. (2)
5	<i>Bremii</i> GERM. (3)	+	.	+	.
6	<i>castanea</i> BON. (2)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
7	<i>cordicollis</i> CHD. (1)	+	.	+	+	.	+
8	<i>crenatostriata</i> BASSI (3)	+	.	.
9	<i>Dahli</i> STRM. (3)
10	<i>Dejeani</i> DEJ. (3)
11	<i>diaphana</i> DAN. (2)
12	<i>fasciatopunctata</i> MILL. (3)
13	<i>fontinalis</i> DAN. (1)
14	<i>Germari</i> HEER (3)
15	<i>gracilis</i> DAN. (1)	+	.
16	<i>Heeri</i> DAN. (1)	+	.
17	<i>Hellwigi</i> PANZ. (3)
18	<i>Lafresnayi</i> SERV. (3)	+	.	.	+
19	<i>laticollis</i> DEJ. (1)	+	.	+	+	.	+	+	.	.	+	.	.
20	<i>ligurica</i> DAN. (2)	+	+	.	.	+
21	<i>lombarda</i> DAN. (2)
22	<i>microcephala</i> DAN. (2)	+	+
23	<i>morula</i> DAN. (1)	+	+	.	.	+
24	<i>pedemontana</i> VUIL. (2)	+	.	.	+
25	<i>pictiventris</i> FAUV. (1)	+	.	.	+
26	<i>rhaetica</i> DAN. (1)	+	.	+	+
27	<i>Schusteri</i> GGLB. (2)
28	<i>tibialis</i> BON. (3)	+	+
	28 Alpicole	5	8	1	4	7	3	3	6	1	4	5	5	4
	26 Endemiten	4	7	0	3	6	2	2	5	0	3	4	4	3

sind, sich eine Reihe von Endemiten finden, die nur eine geringe Verbreitung haben. Auf eine Erklärungsmöglichkeit, die sehr viel für sich hat, komme ich weiter unten zu sprechen.

In dieser Gattung finden sich auch zwei Epidemiten, die sich durch ihre weite Verbreitung sofort zu erkennen geben, sowie durch

Tab. 10. Die Verbreitung der alpicolen Arten der Gattung *Aphodius* ILL.

		Westalpen												
		1	2	3	3	3	4	4	4	5	5	5	6	6
		n	a	s	n	a	s	j	n	s	n	s	n	s
1	<i>amblyodon</i> DAN. (1)	+	.	.	+	.	.	+	.	.
2	<i>Danielorum</i> SEM. (1)
3	<i>liguricus</i> DAN. (2)	.	+	.	+
4	<i>mixtus</i> VILLA (1)	+	.	.	+	.	.	+	+	.
5	<i>montanus</i> ER. (1)
6	<i>montivagus</i> ER. (2)
7	<i>pollicatus</i> ER. (1)
8	<i>praecox</i> ER. (2)	+	.
9	<i>Schlumbergeri</i> SEIDL. (1)
	9 Alpicole	1	1	1	0	4	1	0	2	0	1	3	0	0
	8 Endemiten	1	0	1	0	3	1	0	1	0	0	2	0	0

g) Die Gattung *Aphodius* ILL.

(Tab. 10, Fig. 8.)

Die wenigen wirklichen Alpicolen dieser großen Gattung gehören fast durchwegs den Untergattungen *Agolius* MULS. und *Neagolius*

KOSH. an. Es sind im ganzen 9 Arten im Alpengebiet bekannt geworden, die ausschließlich den höheren Regionen der Alpen eigen sind (also 100 %).

Folgende Angaben scheinen mir zum Teil falsch, zum Teil mindestens nicht genügend gesichert, um sie in die Tabelle aufzunehmen:

A. Danielorum SEM. Stilfser Joch (8a), Arlberg (7b) [DANIEL], Gamperdona-Tal, Lüner See (Rhätikon), Klostertaler Alpen (7n), Ulmer Hütte (Lechtaler Alpen, 8n) [A. I. MÜLLER].

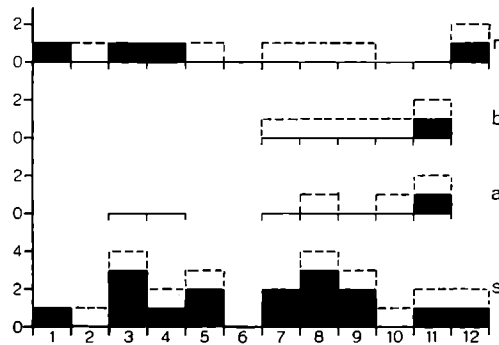


Fig. 8. Die Gattung *Aphodius* ILL. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten, Abszissen: Bezirke; ■ Endemiten, □ Epidemiten.

Obwohl die Artenzahl in den Ostalpen überwiegt, ist doch die durchschnittliche Dichte der Endemiten in den Ostalpen infolge der größeren Zahl der Bezirke etwas geringer, die der Alpicolen im allgemeinen allerdings etwas größer als in den Westalpen (Tab. 2).

(1): Untergattung *Agolius* MULS., (2): Untergattung *Neagolius* KOSH.

Ostalpen																						
7	7	7	7	8	8	8	8	9	9	9	9	10	10	10	10	11	11	11	11	12	12	
n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	s	
.
.	.	.	+
.
+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	.	+	.	+	+	+	.	+	+	+	+	+	
.
.	+	.
.
.
.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+
1	1	0	2	1	1	1	4	1	1	0	3	0	1	1	1	0	2	2	2	2	2	
0	0	0	2	0	0	0	3	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	

Während die Südalpen ziemlich gleichmäßig von Endemiten besiedelt sind, allerdings mit starken Schwankungen der Artenzahl in benachbarten Bezirken, ist in den mittleren Nordalpen und im Alpeninnern eine deutliche Verbreitungslücke zu beobachten.

Der einzige in der Gattung vertretene Epidemit verhält sich auch hier wieder keineswegs wie die Endemiten, sondern findet sich ziemlich gleichmäßig in den Nord- und Südalpen und im Alpeninnern.

h) Die Gattung *Crepidodera* CHEVR.

(Tab. II, Fig. 9.)

Die Alpicolen dieser Gattung sind zwar nicht als besondere Untergattung abgegliedert, sie sind jedoch von den die Täler besiedelnden „hellen Formen“ durch ihre zum größeren Teil dunkle Körperfarbe scharf getrennt und werden als „dunkle Formen“ zusammengefaßt. Von diesen — es leben im Bereich der Alpen 15 Arten — dringen nur 3 bis in die Täler vor und müssen daher ausgeschieden werden, die übrigen 12 (also 80 %) sind echte Alpicole.

Folgende Angaben scheinen mir zu unsicher, um sie in die Tabelle aufzunehmen:

Cr. cyanescens DUFT. Val Pesio (Ligurische Alpen, 1) [LUIGIONI], L'Authion, Tournaire (Meeralpen, 2) [DEVILLE], Genf (4n), Penninische Alpen (5s) [STIERLIN], Macugnaga (5s) [Nat. Museum].

Tabelle II. Die Verbreitung der alpicolen

		Westalpen												
		1	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s
1	<i>basalis</i> DAN.	+	.	.	+	.	.
2	<i>concolor</i> DAN.	+	+	.	+
3	<i>corpulenta</i> KUTSCH.	+	+	.	+	+	.	.	+
4	<i>cyanescens</i> DUFT.
5	<i>cyaniennis</i> KUTSCH.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	+
6	<i>frigida</i> WSE.	+	+	.	+	+	.	+	+	.	+	+	+	+
7	<i>melanostoma</i> REDTB.	+	+	.	.	+	+	+	.	.
8	<i>nobilis</i> DAN.	+	.	.	+	.	.
9	<i>obirensis</i> GGLB.
10	<i>Peirolerii</i> KUTSCH.	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	+	+	.
11	<i>rhaetica</i> KUTSCH.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	+	+	+
12	<i>simplicipes</i> KUTSCH.
	12 Alpicole	6	6	1	4	6	2	3	7	0	1	7	3	3
	8 Endemiten	3	2	0	2	2	0	1	4	0	0	3	0	1

Crepidodera melanostoma REDTB. Basel, Anzeindaz, Siders (Berner Oberland, 5n), Rothorn (7b), Engadin (7a) [STIERLIN], Stubai Alpen (8b), Ortler (8a), Zillertaler Alpen (9b) [HELLER].

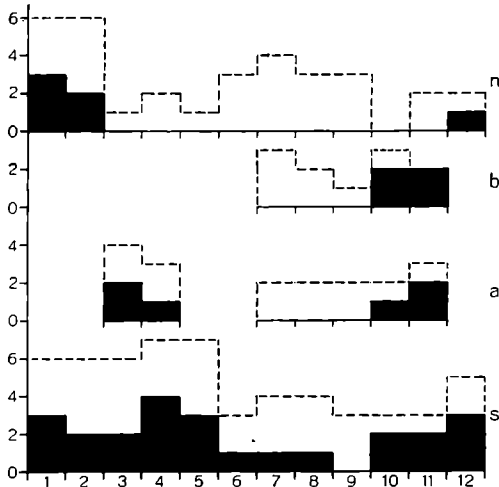


Fig. 9. Die Gattung *Crepidodera* CHEVR. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten, Abszissen: Bezirke; ■ Endemiten, □ Epidemiten.

Die Gattung ist in den Westalpen wesentlich weiter verbreitet, was sich vor allem aus den Werten der durchschnittlichen Dichte ergibt (Tab. 2).

Eine Reihe sehr weit verbreiteter Epidemiten finden sich in dieser Gattung gegenüber relativ wenigen Endemiten, von denen einer, *Cr. cyaniennis* KUTSCH., nach der oben gegebenen Definition des Begriffes Endemit

Arten der Gattung *Crepidodera* CHEVR.

Ostalpen																					
7	7	7	7	8	8	8	8	9	9	9	9	10	10	10	10	11	11	11	11	12	12
n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	s
.
.
.
.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	+	+	+	+	+
.	.	.	+	.	.	+
+	+	+	.	.	.	+
+	.	.	+	+	.	+	+	.	+	+	+	+	.	+	+	+	.	.	+	+	+
.
.
+	+	.	+	+	+	.	+	+	.	+	+	.	+	.	.	+	.	+	.	.	+
+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+
.	+	.	.	.	+	+	.	.	+
4	3	2	4	3	2	2	4	3	1	2	3	0	3	2	3	2	2	3	3	2	5
0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	2	0	2	2	2	1	3

sicherlich auch zu den Epidemiten zu zählen ist, da er in den wenigen Bezirken am Südrand der Alpen, in denen er nicht belegt erscheint, sicherlich nicht fehlt, sein Verbreitungsgebiet dann aber mehr als 10 Bezirke umfaßt.

Die Verbreitung der Endemiten zeigt deutlich die große Lücke im mittleren Teil der Nordalpen und des Alpeninneren. Die Südalpen sind zwar auch nicht ganz gleichmäßig reich besiedelt, da eine Abnahme der Artenzahl zwischen Simplon und Tagliamento zu erkennen ist, immerhin ist aber der Unterschied zwischen den Südalpen einerseits, den zentralen und Nordalpen andererseits deutlich ersichtlich.

Ganz anders ist die Verbreitungsweise der Epidemiten, die gerade in den endemitenarmen Gebieten besonders reichlich vertreten sind.

i) Die Gattung *Otiorrhynchus* GERM.

(Tab. 12, Fig. 10.)

Die überwiegende Zahl der Alpicolen dieser riesigen Gattung gehören den Untergattungen *Otiorrhynchus* s. str., *Dorymerus* SEIDL. und *Tyloderes* SCHÖNH. an, weshalb nur diese im folgenden berücksichtigt werden.

Von den 135 im Alpengebiet bekannt gewordenen Arten sind 93 (68,9 %) echte Alpicole.

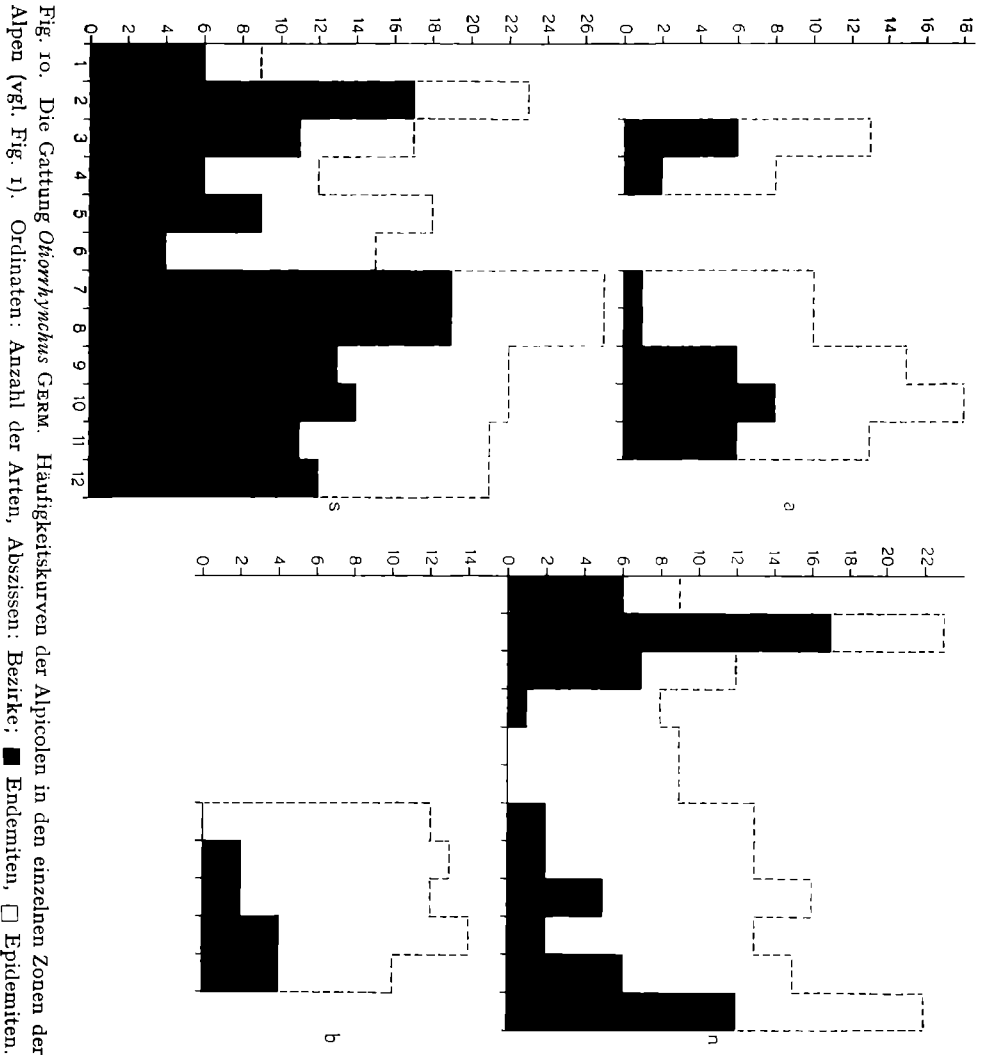


Fig. 10. Die Gattung *Otiorynchus* Germ. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten, Abszissen: Bezirke; ■ Endemiten, □ Epidemiten.

Eine größere Anzahl von Angaben muß wegen ihrer Unsicherheit unberücksichtigt bleiben:

- O. auricapillus* GERM. Mt. Blanc (4a), Großer St. Bernhard, Mte. Rosa (5s), St. Gotthard (6s), Bernina (7a) [STIERLIN].
- O. auricomus* GERM. Genf (4n), Tête noire (Mt. Blanc-Gruppe, 4a) [HUSTACHE].
- O. Carmagnolae* VILLA. Bündtner Alpen (7b, a) [STIERLIN].

O. chalceus STIERL. Mallnitz (10b), Radstädter Tauern (11b) [Nat. Museum]. Das Vorkommen dieser sonst vollkommen auf die Kalkalpen beschränkten Art in den kristallinen Zentralalpen scheint mir zweifelhaft.

O. chrysope HRBST. Czerna prst (10s) [Nat. Museum].

O. costipennis ROSH. Mallnitzer Tauern (10b), Radstädter Tauern (11b) [Nat. Museum]. Diese Angaben aus den kristallinen Zentralalpen sind sehr zweifelhaft, da diese Art sonst auf die Kalkalpen beschränkt ist.

O. cupreosparsus FAIRM. Mte. Rosa (5s) [STIERLIN], Wallis (5s) [LUIGIONI].

O. eremicola ROSH. Lechtaler Alpen (8n), Ortler (8a) [HELLER] [LUIGIONI].

O. Heeri STIERL. Bündtner Alpen (7b, a) [STIERLIN].

O. hypocrita ROSH. Ortler (8a), Adamello (8s) [HELLER] [LUIGIONI].

O. niger FABR. Grajische Alpen (4s) [LUIGIONI].

O. nubilus BOH. Schweizer Zentralalpen (5n, 6n) [STIERLIN], Gletsch (5n) [HUSTACHE].

O. subquadratus ROSH. Engadin (7a) [STIERLIN] [HUSTACHE].

O. teretirostris STIERL. Lünser Alpe (Rhätikon, 7b) [A. I. MÜLLER].

O. varius BOH. Allgäu (7n) [AMMANN], Dolomiten (9s) [HELLER].

Die Ostalpen beherbergen eine weitaus größere Anzahl von Arten dieser Gattung, auch die durchschnittliche Dichte ist hier eine größere, was besonders bei den Werten für die gesamten Alpen sehr auffällig ist (Tab. 2).

Bei der großen Anzahl von Endemiten dieser Gattung ist es nicht zu wundern, daß die in anderen Gattungen meist völlig devastierte Zone in den mittleren zentralen und Nordalpen doch einzelne Endemiten birgt, doch ist die Verarmung dieser Teile sehr augenfällig. Dagegen ist die besonders große Endemitenarmut des Bezirkes 10n sicherlich nur durch die ungenaue Erforschung hervorgerufen. Auch die Kurve der Südalpen zeigt zwei Depressionen, eine in den Grajischen Alpen und eine zweite in den Lepontinischen Alpen. Während die erste durch das besonders reichliche Auftreten endemischer Formen anderer Gattungen aufgewogen wird, findet sich die Erscheinung einer gewissen Armut an Endemiten in den Lepontinischen Alpen auch bei anderen Gattungen. Auf den mutmaßlichen Grund dafür komme ich weiter unten noch zu sprechen.

Sehr deutlich ist wieder zu erkennen, daß die Epidemiten, es sind im ganzen 13, sich keineswegs wie die Endemiten verhalten, sondern in dem sonst verarmten Gebiet ebenso zahlreich vertreten sind wie in den anderen Teilen der Alpen. Ihr Verbreitungsgebiet ist fast stets sehr kompakt, manchmal mit einzelnen Lücken darin, die aber meist ihre Erklärung in den Mängeln der Methode finden, indem der Nachweis des Vorkommens noch nicht erbracht oder mir nicht bekannt geworden ist.

Tabelle 12

		Westalpen													
		I	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s	
82	<i>subpubescens</i> STIERL. (2)	
83	<i>subquadratus</i> ROSH. (2)	
84	<i>sulcatellus</i> DAN. (1)	
85	<i>tagenioides</i> GERM. (1)	
86	<i>tener</i> STIERL. (2)	.	+	.	.	+	.	.	+	
87	<i>tenuicornis</i> MILL. (2)	
88	<i>teretirostris</i> STIERL. (2)	+	.	.	
89	<i>teter</i> GREDL. (1)	
90	<i>thoracicus</i> STIERL. (2)	+	.	.	
91	<i>varius</i> BOH. (2)	.	+	.	+	.	.	+	+	.	.	+	.	+	
92	<i>vehemens</i> ROSH. (1)	
93	<i>vestitus</i> GYLLH. (1)	
93 Alpicole		9	23	12	13	17	8	8	12	6	9	18	9	15	
80 Endemiten		6	17	7	6	11	1	2	6	0	0	9	0	4	

Tabelle 13. Die Verbreitung der alpicolen

		Westalpen													
		I	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s	
1	<i>alpestris</i> STIERL.	.	+	+	+	+	
2	<i>Bischoffi</i> STIERL.	+	
3	<i>depressipennis</i> TOURN.	+	.	.	
4	<i>Doderoi</i> SOL.	.	+	
5	<i>Freyi</i> STIERL.	+	
6	<i>grignensis</i> BREIT.	
7	<i>Imhoffi</i> STIERL.	
8	<i>Kraussi</i> PEN.	
9	<i>Luzei</i> GGLB.	
10	<i>Manueli</i> MARS.	+	
11	<i>muscorum</i> FAIRM.	+	.	+	
12	<i>pygmaeus</i> STIERL.	
13	<i>Ravasinii</i> MÜLL.	
14	<i>Rudeni</i> STIERL.	+	.	+	+	.	+	+	+	+	
15	<i>seminudus</i> TOURN.	+	
16	<i>Stierlini</i> GREDL.	
17	<i>sulcipennis</i> TOURN.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	
18	<i>sulcivrostris</i> TOURN.	+	+	.	.	+	.	.	
19	<i>tenuirostris</i> STIERL.	+	
20	<i>valesiacus</i> STIERL.	+	.	.	
21	<i>vulpinus</i> GREDL.	
21 Alpicole = Endemiten		0	3	1	1	3	1	3	7	1	1	5	1	1	

(Fortsetzung).

Ostalpen																					
7 n	7 b	7 a	7 s	8 n	8 b	8 a	8 s	9 n	9 b	9 a	9 s	10 n	10 b	10 a	10 s	11 n	11 b	11 a	11 s	12 n	12 s
.
.	+	.	+	+	+	+	+	.	.	.	+	+
.	+
.	+	+
.
.
.
.
.	+
.
.	+
.	+	+	+	.	+	+	.	.	+
.	.	.	+
.	+	.	.	.	+
13 2	12 o	10 I	27 19	13 2	13 2	10 I	27 19	16 5	12 2	15 6	22 13	13 2	14 4	18 8	22 14	15 6	10 4	13 6	21 II	22 12	21 12

Arten der Gattung *Dichotrachelus* STIERL.

Ostalpen																					
7 n	7 b	7 a	7 s	8 n	8 b	8 a	8 s	9 n	9 b	9 a	9 s	10 n	10 b	10 a	10 s	11 n	11 b	11 a	11 s	12 n	12 s
.
.
.
.
.
.
.
.
.
.
.
.
.
.
.
.
.
.
.
.
.
.
o	o	I	3	o	I	I	3	o	I	I	2	o	o	o	I	o	o	o	2	I	I

k) Die Gattung *Dichotrachelus* STIERL.
(Tab. 13, Fig. II.)

Sämtliche 21 im Bereiche der Alpen lebenden Arten dieser Gattung sind Alpicole (also 100 %).

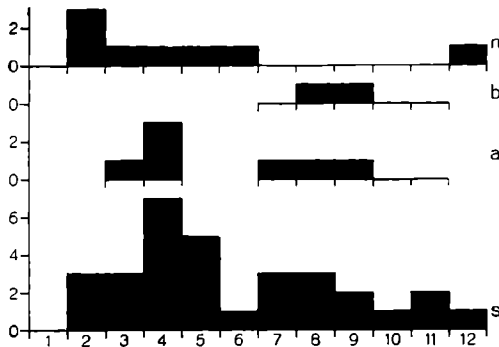


Fig. II. Die Gattung *Dichotrachelus* STIERL. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. I). Ordinaten: Anzahl der Arten, Abszissen: Bezirke.

Folgende Angaben scheinen mir zweifelhaft:

D. alpestris STIERL. Col de Cheville (Berner Alpen, 5n) [STIERLIN].

D. sulcirostris TOURN. Julier-Paß (7a) [STIERLIN].

Die Gattung ist überwiegend westalpin, wie sich aus der Artenzahl und der durchschnittlichen Dichte ergibt (Tab. 2).

Die Arten dieser Gattung sind im mittleren Teil der Südalpen besonders reichlich vertreten

(mit einer Depression in den Lepontinischen Alpen), während die Nordalpen eine große Verbreitungslücke aufweisen. Von den Südalpen ausgehend, sind die Arten stellenweise ziemlich tief in das Alpeninnere und sogar in die Nordalpen vorgedrungen.

Tabelle 14. Die Besiedlungsdichte der

		Westalpen													
		I	2	3	3	3	4	4	4	5	5	5	6	6	
		n	a	s	n	a	s	j	n	s	n	s	n	s	
13	<i>Amara</i>	2	3	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0	
9	<i>Aphodius</i>	1	0	1	0	3	1	0	1	0	0	2	0	0	
12	<i>Crepidodera</i>	3	2	0	2	2	0	1	4	0	0	3	0	1	
7	<i>Cychnus</i>	1	2	0	0	2	0	0	1	0	0	2	0	1	
21	<i>Dichotrachelus</i>	0	3	1	1	3	1	3	7	1	1	5	1	1	
28	<i>Nebria</i>	4	7	0	3	6	2	2	5	0	3	4	4	3	
93	<i>Otiorrhynchus</i>	6	17	7	6	11	1	2	6	0	0	9	0	4	
5	<i>Platynus</i>	1	2	0	0	3	0	0	1	0	0	2	0	2	
33	<i>Pterostichus</i>	5	9	4	4	10	3	1	9	2	1	7	0	3	
47	<i>Trechus</i>	2	4	1	0	3	0	0	1	0	1	8	2	3	
243	Endemiten	25	49	14	16	44	8	9	36	3	6	44	7	18	

Meist folgen sie dabei größeren Quertälern: Dora Baltea (Mt. Blanc-Gruppe, 4a), Etsch (Stubaiier Alpen, 8b; Zillertaler Alpen, 9b), oder benützten hochgelegene Alpenpässe: Furka-Paß (Schweizer Nordalpen, 5n, 6n). Ein Zeichen für die Verarmung der mittleren Nordalpen ist auch, daß eine Art (*D. muscorum* FAIRM.) aus den französischen Kalkalpen wohl in den Jura vorgedrungen ist, nicht aber in die Schweizer Nordalpen.

Epidemiten treten in dieser Gattung nicht auf.

1) Allgemeines.

Was sich bereits aus dem Verbreitungsbild der Alpicolen einzelner Gattungen bald mehr, bald weniger deutlich herauslesen ließ, muß um so schärfer hervortreten, wenn man die Alpicolen sämtlicher besprochenen Gattungen zusammenfaßt und genau so behandelt wie die der einzelnen Gattungen. Da es sich deutlich zeigte, daß die Epidemiten eine ganz andere Verbreitungsweise besitzen als die Endemiten, da sie den gesamten Alpenbogen gleichmäßig besiedeln, habe ich sie außer acht gelassen und bespreche im folgenden nur die Endemiten; es sind dies im ganzen 243 Arten.

Bei einem Vergleich des Artenreichtums der beiden Alpenhälften tritt ein deutliches Überwiegen an Arten hervor, die in der Hauptsache in den Ostalpen heimisch sind, mögen sie auch ausnahmsweise mehr minder weit in die Westalpen vordringen. Bei einigen Arten ist eine Entscheidung über die Zugehörigkeit zu den einzelnen Bezirke der Alpen (Endemiten).

Ostalpen																					
7	7	7	7	8	8	8	8	9	9	9	9	10	10	10	10	11	11	11	11	12	12
n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	s
0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	2	0	1	0	1	1	1	1	1	2	1
0	0	0	2	0	0	0	3	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	2	0	2	2	2	2	3
0	0	0	2	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
0	0	1	3	0	1	1	3	0	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1
1	1	2	2	1	1	0	3	1	2	1	1	1	3	1	2	2	4	4	3	3	4
2	0	1	19	2	2	1	19	5	2	6	13	2	4	8	14	6	4	6	11	12	12
0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	2	0	1	1	2	0	1	1	2	0	1	1	4	2	1	2	4	3	4
1	1	2	4	1	0	0	7	1	0	1	5	3	2	3	5	6	4	7	6	8	11
4	2	7	38	4	5	4	43	7	6	10	27	6	13	15	30	17	17	23	31	31	37

West- oder Ostalpen nicht zu treffen. Der größere Endemitenreichtum der Ostalpen ist aber leicht erklärlich aus der stärkeren

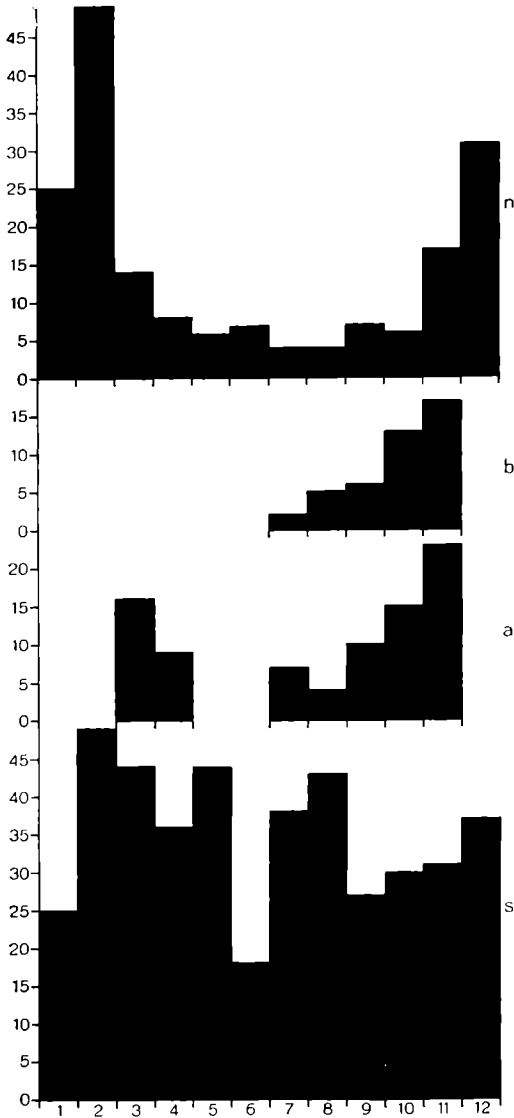


Fig. 12. Häufigkeitskurven der Endemiten sämtlicher Gattungen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten, Abszissen: Bezirke.

Gliederung der Gebirgszüge, die auch aus der größeren Anzahl von Bezirken, in die sich die Ostalpen teilen lassen, ersichtlich ist und die Entwicklung wenig weit verbreiteter Arten fördert. Wegen dieser starken Gliederung der Ostalpen ist aber trotz des Überwiegens der Artenzahl die durchschnittliche Dichte eines Bezirkes an Endemiten wesentlich geringer als in den Westalpen; es ist eben vor allem der endemitenarme Teil in den Ostalpen auf eine bedeutend größere Zahl von Bezirken verteilt (Tab. 2).

Fig. 12 zeigt die Erscheinungen, auf dieschon früher immer hingewiesen werden mußte, noch viel offensichtlicher. Eine ziemlich gleichmäßig dichte Besiedlung der Alpen am Südrande, eine weitgehende Verarmung im mittleren Teile der Nordalpen und der zentralen Alpen. Ganz deutlich sieht man den allmählichen Übergang vom verarmten Gebiet zu den

endemitenreichen Teilen am West- und Ostende der Alpen. Auch gegen Süden nimmt die Zahl der Endemiten innerhalb der verarmten Bezirke einer Kolumne etwas zu, doch ist der Sprung zwischen den Südalpen (Zone s) und selbst den südlichen zentralen Alpen (Zone a) viel größer als zwischen den zentralen und nördlichen Alpen untereinander (Zonen a, b, n); die endemitenreichen Südalpen sind gegen das Alpeninnere sehr scharf abgegrenzt. Dieser Gegensatz verliert sich natürlich gegen das West- und Ostende der Alpen, wo eben auch in den zentralen und Nordalpen zahlreiche Endemiten auftreten.

Einige Besonderheiten in der Verbreitung der Endemiten bedürfen aber unbedingt noch der Besprechung. Es ist nicht zu wundern, daß in einem so reich von Endemiten besiedeltem Gebiete, wie es die Südalpen sind, die Anzahl der Endemiten in den einzelnen Bezirken in ziemlich weiten Grenzen schwankt. Immerhin ist aber die relative Armut an Endemiten in den Lepontinischen Alpen (6s) sehr auffällig. Da die Ausdehnung dieses Bezirkes jedenfalls nicht geringer ist als die der benachbarten, kann darin nicht die Ursache gesehen werden. Wohl aber kann die geographische Lage dafür herangezogen werden. Durch den Verlauf des hier weit nach Norden ausholenden südlichen Hauptkammes der Schweizer Alpen ist dieser Bezirk stark in das Alpeninnere vorgeschoben und ähnelt in seiner Lage den benachbarten Bezirken der zentralen Alpen (7a, b). Andererseits hat er aber die Verbindung mit dem Alpensaume nicht völlig verloren, sondern hängt mit ihm in einem schmalen Streifen zusammen; er umfaßt daher auch Teile der Alpen, die während der Eiszeit nicht dauernd von Schnee und Eis bedeckt waren, im Gegensatz zu den Bezirken der zentralen Alpen, jedoch in viel ungünstigerem Verhältnis als die angrenzenden Bezirke der Südalpen (5s, 7s).

Auf den ersten Blick mag die weit in die Lepontinischen Alpen vorstoßende Grenze des Bezirkes 7s (Mte. Generoso, Bergamasker Alpen) unglücklich gewählt erscheinen, sie hat aber ihre geologische und faunistische Begründung. Die westliche Begrenzung des Bezirkes 7s stellt zugleich die Westgrenze der auf die Ostalpen beschränkten südlichen Kalkalpen dar; in den Westalpen fehlt eine südliche Kalkalpenkette. Daher wird auch in neuerer Zeit diese Linie als südlicher Teil der Grenze zwischen West- und Ostalpen angesehen. Faunistisch ist sie dadurch begründet, daß die Berge zwischen Lago Maggiore und Lago di Como eine den Bergamasker Alpen fast identische Fauna beherbergen, während die Beziehungen zu den Lepontinischen Alpen nur gering sind.

Eine Folge dieser ungünstigen Lage der Lepontinischen Alpen ist die auffallend kleine Zahl an Endemiten. Daß sie aber keineswegs etwa als ein zum Alpeninneren gehörender Bezirk aufzufassen sind, erhellt aus dem Verhältnis zur Fauna der benachbarten Bernina-Gruppe, die offensichtlich den zentralen Alpen angehört; die Lepontinischen Alpen beherbergen immerhin noch etwa dreimal so viele Endemiten als diese.

Der bedeutende Unterschied in der Fauna der Ligurischen Alpen (1) und Meer Alpen (2) hat seinen Grund wohl in der ganz verschiedenen Größe der beiden Bezirke. Der Bezirk 2 ist besonders groß und umfaßt daher mehr endemische Arten als irgendein anderer, während der Bezirk 1 zu den kleineren Bezirken gehört und außerdem auch durch seine extreme Lage benachteiligt ist.

Sehr auffallend ist der große Unterschied der Alpicolfauna der West- und Ostalpen. Wenn man von den Epidemiten absieht, so sind über 92 % aller Arten auf eine der beiden Alpenhälften beschränkt, nur etwa 8 % überschreiten die Grenze zwischen West- und Ostalpen, sind aber meist in einer der beiden Alpenhälften nur sehr wenig weit verbreitet (vgl. Tab. 15). Die Ursache dafür kann nur sein, daß die weitgehende Scheidung der beiden Faunenbezirke, die gegenwärtig durch das besonders in den mittleren Alpen sehr ausgedehnte devastierte Gebiet der nördlichen und zentralen Alpen bedingt wird, nicht erst in jüngster Zeit entstanden ist, sondern mindestens seit der Zeit besteht, da die letzte Art-differenzierung in den Alpen stattfand, so daß die beiden Faunen sich nahezu unabhängig voneinander entwickeln konnten.

Bei den Epidemiten liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt. Nur 2 Arten sind auf eine der Alpenhälften beschränkt, alle anderen kommen in beiden vor, sind häufig ganz gleichmäßig verbreitet und dokumentieren so auch hier ihre völlig andere Verbreitungsart.

Auch die Höhlenfauna, auf deren Verbreitung ich nicht eingegangen bin, da sie durch HOLDHAUS (1932) eine eingehende Besprechung erfahren hat, zeigt dieselben Verhältnisse wie die Endemitenfauna. Im Jura, am West- und Südalpenrand treten zahlreiche Arten auf, während sich in den zentralen Alpen und den mittleren Nordalpen nicht eine einzige Art findet. Nur am Alpenostrand weichen die Verhältnisse etwas ab, da hier die Fauna nach Norden zu sehr rasch verarmt. Das isolierte Vorkommen eines Höhlenkäfers im Dachsteinstock (11n) läßt allerdings vermuten, daß in diesem Teile der Alpen in Zukunft noch Funde zu erwarten sind.

Tabelle 15.

Anzahl und Prozentsatz der Alpicolen, die die Grenze zwischen West- und Ostalpen nicht bzw. um ein, zwei oder mehr Kolumnen überschreiten.

	Endemiten			
	Kolumnen			
	0	1	2	mehr als 2
<i>Amara</i>	13 (100,0 %)	.	.	.
<i>Aphodius</i>	5 (55,56 %)	.	1 (11,11 %)	2 (22,22 %)
<i>Crepidodera</i>	7 (58,33 %)	.	.	1 (8,33 %)
<i>Cychnus</i>	5 (71,43 %)	.	1 (14,29 %)	.
<i>Dichotrachelus</i>	21 (100,0 %)	.	.	.
<i>Nebria</i>	22 (78,57 %)	2 (7,14 %)	2 (7,14 %)	.
<i>Otiorrhynchus</i>	76 (81,72 %)	1 (1,08 %)	3 (3,23 %)	.
<i>Platynus</i>	4 (80,00 %)	1 (20,00 %)	.	.
<i>Pterostichus</i>	27 (81,82 %)	.	1 (3,03 %)	1 (3,03 %)
<i>Trechus</i>	44 (93,62 %)	2 (4,25 %)	1 (2,13 %)	.
Alpicole	224 (83,58 %)	6 (2,24 %)	9 (3,36 %)	4 (1,49 %)
Endemiten	224 (92,18 %)	6 (2,47 %)	9 (3,70 %)	4 (1,65 %)

Tabelle 15 (Fortsetzung).

	Epidemiten			
	Kolumnen			
	0	1	2	mehr als 2
<i>Amara</i>
<i>Aphodius</i>	1 (11,11 %)
<i>Crepidodera</i>	1 (8,33 %)	3 (25,00 %)
<i>Cychnus</i>	1 (14,29 %)
<i>Dichotrachelus</i>
<i>Nebria</i>	1 (3,57 %)	.	.	1 (3,57 %)
<i>Otiorrhynchus</i>	1 (1,08 %)	2 (2,15 %)	2 (2,15 %)	8 (8,60 %)
<i>Platynus</i>
<i>Pterostichus</i>	1 (3,03 %)	3 (9,09 %)
<i>Trechus</i>
Alpicole	2 (0,75 %)	2 (0,75 %)	4 (1,49 %)	17 (6,34 %)
Epidemiten	2 (8,00 %)	2 (8,00 %)	4 (16,00 %)	17 (68,00 %)

Faßt man alle in diesem Kapitel gefundenen Resultate: Der Reichtum an Endemiten in einer Randzone der Alpen und die auffallende Armut in den zentralen und nördlichen Teilen, der scharfe

Gegensatz zwischen der Fauna der West- und Ostalpen, die Verteilung der Höhlenfauna, zusammen, so kann man sich der Einsicht wohl nicht verschließen, daß sie alle ohne Ausnahme als Stützen der Theorie gelten müssen, daß die eigenartige Verbreitung der Endemitenfauna der Alpen auf die Wirkung der Eiszeit zurückzuführen ist. Jene Teile der Alpen, die während der Eiszeit gänzlich mit Schnee und Eis bedeckt waren, in denen also die präglaziale Fauna vollkommen vernichtet wurde, sind auch heute noch überaus arm an Endemiten, und die wenigen Arten, die in diesen Gebieten auftreten, zeigen gewisse Besonderheiten, die den Arten der Randzone fehlen und die auf eine andere Entstehung ihres Vorkommens hindeuten (s. u.). Nur die Epidemiten mit ihrer ausgedehnten Verbreitung treten in diesen devastierten Gebieten nicht seltener auf als in den übrigen Teilen der Alpen. Dagegen finden sich am West-, Süd- und Ostrand der Alpen Endemiten in reichlichster Zahl, vollkommen in Übereinstimmung mit der Tatsache, daß gerade in diesen Teilen der Alpen und nur hier während der ganzen Eiszeit Gebiete bestanden haben, in denen sich die Fauna erhalten konnte. In postglazialer Zeit wurden die Arten aber durch die großen Talfurchen am Vordringen verhindert, so daß die Zahl der Endemiten gegen das devastierte Gebiet zu sehr rasch abnimmt. Die „Zone de refuge“, die von der Eiszeit am Alpenrande freigelassen wurde, ist identisch mit der reich von Endemiten besiedelten Randzone der Alpen.

Nur für das Vorkommen einiger weniger Arten aus den Gattungen *Nebria* LATR., *Trechus* CLAIRV., *Pterostichus* BON. und *Otiorrhynchus* GERM., die dadurch sehr auffallend sind, daß ihr Verbreitungsareal ganz oder zu einem großen Teil in dem von der Eiszeit devastierten Teil der Alpen gelegen ist, muß eine Erklärung gefunden werden. Sie lassen sich in zwei Gruppen teilen: Erstens in solche Formen, die über einen großen Teil der Nordalpen verbreitet sind und im Osten bis in die Zone de refuge reichen. Hierher gehören folgende Arten: *Trechus glacialis* HEER, *Otiorrhynchus chalceus* STIERL., *O. costipennis* ROSH. und *O. pigrans* STIERL. Ihre Verbreitung ist nur so erklärlich, daß sie nach der Eiszeit aus ihrem am Ostrand der Alpen (bei *Otiorrhynchus chalceus* STIERL. wohl auch ein Teil der Südalpen) gelegenen Rückzugsgebiet weit nach Westen vorgestoßen sind, sich aber dabei insoweit von den Epidemiten unterschieden, als sie nicht in breiter Front vordrangen, sondern sich auf die nördlichen Kalkalpen beschränkten. Die Verbreitung dieser Arten ist ausgesprochen bandförmig und von einer

Ausdehnung, wie sie bei den Endemiten der Südalpen nur sehr selten vorkommt. Sie bilden sicherlich durch ihr großes Wandervermögen einen gewissen Übergang zu den Epidemiten.

Hierher sollte daher wohl auch eine Art gestellt werden, die oben unter die Epidemiten gezählt wurde, nämlich *Pterostichus Panzeri* PANZ. Dieser ist ebenfalls im wesentlichen auf die nördlichen Kalkalpen beschränkt und in diesen gegen Westen bis in die französischen Kalkalpen vorgedrungen, zeigt also ganz ein ähnliches Vorkommen wie die eben besprochenen Arten. Da er aber dabei mehr als 10 Bezirke besiedelte, mußte er unter die Epidemiten eingereiht werden, wo er entschieden ein fremdes Element darstellt. Es wäre also sehr vorteilhaft, wenn sich die Definition der Begriffe „Epidemit“ und „Endemit“ so fassen ließe, daß diese und ähnlich verbreitete Arten noch unter die Endemiten fielen. Es ist dies nur möglich, wenn man die Verbreitungsform mit in die Definition aufnimmt. Die Definitionen würden dann lauten: Endemiten sind alpicole Arten meist geringer Verbreitung; ist diese jedoch ausnahmsweise größer und umfaßt mehr als 10 Bezirke, dann ist die Verbreitungsform stets bandförmig. — Epidemiten sind alpicole Arten mit großer, mehr als 10 Bezirke umfassender Verbreitung; die Verbreitungsform ist stets kompakt. (Manchmal bestehen zwei Zentren: *Pterostichus maurus* DUFT.) Diese Definitionen gelangten aber oben noch nicht zur Benützung, da sie die Resultate dieses Kapitels zur Voraussetzung haben.

Die zweite Gruppe der die verarmten Teile der Nordalpen besiedelnden Endemiten findet sich stets nur in wenigen Bezirken derselben. Sie sind entweder auf diese beschränkt oder kommen auch in den benachbarten Südalpen vor. Formen mit solcher Verbreitung finden sich nur in den Schweizer Alpen. Hierher gehören: *Trechus Pertyi* HEER, *Nebria cordicollis* CHD., *N. gracilis* DAN., *N. Heeri* DAN., *N. rhaetica* DAN., *Dichotrachelus Rudenti* STIERL. Auch diese Arten sind ohne Zweifel erst nach der Eiszeit in die Nordalpen eingedrungen, nur im Gegensatz zur ersten Gruppe aus dem Süden.

Ein Rätsel wird es allerdings immer bleiben, warum einzelne Endemiten den Weg in die devastierten Gebiete der Alpen gefunden haben, der Großteil aber nicht. Innere Gründe, stärkere Ausbreitungsfähigkeit, größere Wanderlust müssen wohl als Ursache angesehen werden.

Eine ganz isolierte Stellung unter den Endemiten der Nordalpen nimmt *Nebria Bremii* GERM. ein. Sie zeigt in der Verbreitung

viel Ähnlichkeit mit den Arten der ersten Gruppe, reicht jedoch nach Osten nicht bis in das Gebiet der Zone de refuge, andererseits hat sie in den benachbarten Südalpen keine näher verwandte Art. Am ehesten wäre es vielleicht noch möglich, daß sie mit einer der Arten des Ostalpenrandes in engerer Beziehung steht und wie die Arten der ersten Gruppe von dort eingedrungen ist.

5. Das Alter der rezenten alpicolen Fauna.

Das Alter der rezenten alpicolen Fauna läßt sich, was die Endemiten anlangt, mit großer Bestimmtheit als postglazial bestimmen; für die Epidemiten kann in dieser Hinsicht eine Entscheidung nicht erbracht werden.

Zur Vereinfachung lasse ich vorerst die vier einzelnen Glazialperioden außer acht und nehme fiktiv eine einzige Eiszeit an. Wie dann auch immer die Verbreitung der alpicolen Fauna vor der Eiszeit gewesen sein mag, ob die einzelnen damals lebenden Arten eine weite Verbreitung gehabt haben oder ob sie, wie gegenwärtig vielfach, auf sehr geringes Areal beschränkt waren oder ob schließlich beide Möglichkeiten verwirklicht waren, jedenfalls kamen diese Arten während der Eiszeit in Verhältnisse, in denen einer aktiven Ausbreitung kein Hindernis entgegengesetzt wurde. Denn mit der Senkung der Schneegrenze wurde das Areal der alpicolen Fauna ebenfalls um etwa 1200 m herabgedrückt, d. h. eine Art, die heute oberhalb 1800 m lebt, daher als rein alpines Faunenelement zu bezeichnen ist, fand damals ihre ökologischen Bedingungen bis zu einer Seehöhe von 600 m herab. Für so weit in die Täler vordringende Arten stellen aber die Pässe und Sättel, die die einzelnen Gebirgsgruppen der Alpen trennen, kein Hindernis dar, da diese wie auch die höher gelegenen Täler weit oberhalb 600 m gelegen sind. Nur die ganz großen Haupttäler sind noch tiefer eingeschnitten und waren wohl auch damals ein Hindernis. Die die Täler in ihrem Oberlauf füllenden Gletscher mögen das Vordringen zwar erschwert haben, verhindern konnten sie es jedenfalls nicht.

Wenn man also annimmt, daß die präglazialen alpicolen Arten noch die Fähigkeit zu aktiver Ausbreitung besaßen — und diese müssen sie besessen haben, da sich in vielen Fällen nachweisen läßt, daß alpicole Arten in postglazialer Zeit aus der schnee- und eisfrei gebliebenen Randzone einer Gebirgsgruppe in die während der Eiszeit vollkommen schnee- und eisbedeckten inneren Teile derselben vordrangen —, dann ist man auch gezwungen anzunehmen, daß

sich diese Arten während der Eiszeit über große Teile der Randzone der Alpen ausgebreitet haben. Wenn also die rezente alpicole Fauna mit der präglazialen identisch wäre, dann müßten die rezenten alpicolen Arten zwar auf die Randzone der Alpen beschränkt sein, aber wenigstens zum größeren Teil innerhalb dieser Randzone eine weite Verbreitung aufweisen. Dies ist aber ganz und gar nicht der Fall. Mit Ausnahme der stets weit verbreiteten Epidemiten, die aber fast ausnahmslos nicht auf die Randzone der Alpen beschränkt sind und damit deutlich ihre ganz andere Verbreitungsweise dokumentieren, sind die alpicolen Arten meist nur auf ein ziemlich kleines Verbreitungsareal beschränkt, in extremen Fällen auf einen einzigen Berggipfel.

Es ist daher sicher, daß die präglaziale alpicole Fauna sich in postglazialer Zeit weiter entwickelt hat, und zwar etwa in der Weise, daß eine präglaziale Art allen jenen rezenten Arten Ursprung gegeben hat, die wir heute in einer Untergattung, Artengruppe usw. zusammenfassen, indem sie sich in den einzelnen Teilen ihres ursprünglichen Verbreitungsgebietes zu verschiedenen Spezies differenzierte. Es ist selbstverständlich, daß sich diese neuentwickelten Arten in ihrem Verbreitungsgebiet ursprünglich ausschlossen. Als Beispiel dafür mag die Untergattung *Leiomorpha* GGLB. der Gattung *Amara* BON. dienen:

1. *A. lantoscana* FAUV. Ligurische Alpen (1), östliche Meer-alpen (2).
2. *A. frigida* PUTZ. Westliche Meer-alpen (2).
3. *A. Doderoi* BAL. Penninische Alpen (5s).
4. *A. Uhligi* HOLDH. Venetianer Alpen (9s).
5. *A. alpicola* DEJ. Hohe Tauern (10b), Niedere Tauern (11b), Gurktaler und Seetaler Alpen (11a), Stubalpe (12s).
6. *A. cuniculina* DEJ. Östliche Teile der nördlichen Kalk-alpen (11n, 12n).

In den dazwischenliegenden Gebieten: Cottische Alpen (3s), Grajische Alpen (4s), Lepontinische Alpen (6s), Bergamasker Alpen (7s), Etschbuchtgebirge (8s), Julische Alpen (10s), Karawanken (11s) hat sich die präglaziale Art bzw. ihre Nachkommen aus Gründen, die wir nicht mehr ermessen können, nicht bis heute erhalten.

Ein zweites, mindestens ebenso schönes Beispiel bietet die Untergattung *Leirides* DAN. der Gattung *Amara* BON.:

1. *A. psyllocephala* DAN. Ligurische Alpen (1), Meer-alpen (2).
2. *A. graja* DAN. Cottische Alpen (3s), Grajische Alpen (4s).

3. *A. cardui* DEJ. Penninische Alpen (5s).
4. *A. alpestris* VILLA. Mte. Generoso, Bergamasker Alpen (7s), Etschbuchtgebirge (mit Ausnahme des Mte. Baldo) (8s), Südliche Dolomiten, Venetianer Alpen (9s).
5. *A. baldensis* DAN. Mte. Baldo (8s).
6. *A. spectabilis* SCHM. Julische Alpen (10s), Karawanken (11s).
7. *A. nobilis* DUFT. Östliche Ausläufer der nördlichen Kalkalpen (12n).

Wenn es aber innerhalb einer Gebirgsgruppe (oder zweier wenig scharf getrennter: Meer Alpen und Cottische Alpen, Penninische und Lepontinische Alpen) zur Differenzierung mehrerer Arten gekommen ist, dann ist es möglich, daß diese Arten durch aktive Wanderung sich sekundär vermischten und die Verbreitungsareale sich heute zum Teil überschneiden. Es ist aber zu beachten, daß andererseits die Möglichkeit besteht, daß die beiden in ihren Verbreitungsarealen sich überdeckenden Arten von verschiedenen präglazialen Formen abstammen. Eine einigermaßen sichere Entscheidung vermag in solchen Fällen wohl nur die Systematik zu geben durch gegenseitiges Abwägen des Verwandtschaftsgrades der betreffenden und aller nächstehenden Arten. Doch wird auch diese Methode oft versagen und die Frage ungelöst bleiben. Solche Verhältnisse zeigt zum Beispiel die Gattung *Platynus* BON., soweit sie alpicole Arten umfaßt (vgl. Tab. 8).

Obige Beispiele ließen sich ohne weiteres vermehren, doch ist es in den meisten anderen Fällen nicht möglich, ganze Untergattungen heranzuziehen, sondern nur Artengruppen, die sich allerdings oft sehr gut voneinander abgrenzen lassen.

Nur eine einzige rezente alpicole Art kann auf Grund ihrer Verbreitung mit einiger Wahrscheinlichkeit direkt auf eine präglaziale Art zurückgeführt werden. Es ist dies *Crepidodera cyanipennis* KUTSCH. (vielleicht auch *Cychnus italicus* BON.). Für diese ist charakteristisch, daß sie weitgehend den oben aufgestellten Forderungen entspricht; sie ist über die gesamten Alpen verbreitet (aus einigen Bezirken noch nicht nachgewiesen, aber sicher nicht fehlend), aber auf die Randzone (Zone de refuge) beschränkt. Ob diese rezente Art aber tatsächlich mit der präglazialen vollkommen identisch ist, oder sich ebenfalls weiter entwickelt hat, vermag nur die Paläontologie zu entscheiden.

Einer besonderen Besprechung bedarf noch das Alter jener Endemiten, die heute größtenteils in dem devastierten Gebiet der

Nordalpen leben. Sie sind ebenfalls, gleichgültig, ob sie aus dem Osten oder Süden eingedrungen sind, postglazialen Alters, da sie, soweit sie überhaupt auch im Bereich der Zone de refuge vorkommen, in dieser bei ihrem durch das weite Eindringen in das verarmte Gebiet bewiesenen großen Wanderungsvermögen eine viel zu geringe Ausbreitung besitzen, als daß es sich um präglaziale nicht aufgespaltete Arten handeln könnte.

Soweit diese Arten am Südrande der Alpen die Eiszeit überdauert haben, konnte das Vordringen in die Nordalpen erst stattfinden, als die Pässe der südlichen Hauptkette (Penninische, Lepontinische Alpen) für sie bereits überschreitbar waren. Da die Paßhöhe in diesem Gebiete für die tiefst eingeschnittenen Pässe um 2000—2100 m liegt, muß die Schneegrenze sich erst bis zu dieser Höhe und wesentlich darüber gehoben haben, bis den Endemiten ein Überschreiten der Pässe, abgesehen von anderen Hindernissen, wie Gletscher usw., möglich war. Danach stand allerdings ihrem Vordringen in die Nordalpen über die beiden hochgelegenen Verbindungsbrücken (Furkapaß: 2436 m und Oberalppaß: 2048 m) keinerlei Hindernis mehr entgegen.

Jene Arten, deren Verbreitungsareal ganz in den verarmten Nordalpen gelegen ist, sind jedenfalls auf die Weise entstanden, daß einzelne präglaziale Arten, sobald der Weg aus dem Süden über den südlichen Hauptkamm hinweg in die Nordalpen frei war, in diese eindrangten und sich erst dann in eine mehr minder große Anzahl neuer Arten aufspalteten. Während also bei den übrigen Endemiten des devastierten Teiles der Alpen die Artdifferenzierung der Wanderung wohl voraufging oder doch gleichzeitig erfolgte, kann sie in diesen Fällen jedenfalls erst nach der Wanderung eingetreten sein; es stellen diese Arten daher wohl die jüngsten Elemente der rezenten Fauna vom systematischen Werte einer Spezies dar.

Die Verbreitung der Epidemiten ist eine wesentlich andere. Sie besiedeln fast stets ein großes, abgerundetes Areal, das ohne Unterschied sowohl die Randzone als auch zentrale und nördliche Teile der Alpen umfaßt. Dafür gibt es zweierlei Erklärungsmöglichkeiten. Entweder die Epidemiten vermochten sich auch während der Eiszeit in den zentralen Alpen zu halten — eine Annahme, die nach dem Zustand dieser Teile der Alpen während der Eiszeit (vgl. die Karte) sicherlich verworfen werden muß —, oder aber diese Arten vermochten nach der Eiszeit, vermutlich während des allmählichen Rückweichens von Eis und Schnee im Gegensatz zu

den meisten Endemiten — man vergleiche jedoch das Verhalten der im devastierten Teil der Alpen sich findenden Endemiten — noch weit in das devastierte Gebiet einzudringen. Da jedoch die präglazialen Vorfahren nicht weiter in Arten aufsplitterten — großes aktives Wanderungsvermögen und große Stabilität, d. h. geringe oder ganz fehlende Neigung zur Aufspaltung in neue Arten, scheinen Hand in Hand zu gehen, so daß die Epidemiten trotz ihrer Verbreitung über große horizontale Strecken meist ganz einheitlich geblieben sind oder doch nur in Rassen, nicht aber Arten aufspalteten —, so ist es nicht möglich, das Alter der Epidemiten festzulegen, weil es sich nicht feststellen läßt, ob die rezenten Epidemiten ihren präglazialen Vorfahren gleichen oder ob auch hier eine Weiterentwicklung stattgefunden hat. Die Epidemiten stimmen in dieser Hinsicht also mit jenen wenigen Endemiten überein, die zwar auf die Randzone der Alpen beschränkt, aber hier über weite horizontale Entfernungen verbreitet sind.

Welchen Einfluß auf die Beurteilung des Alters der rezenten alpicolen Fauna hat nun die Tatsache, daß die Klimaverschlechterung während des Quartärs nicht eine einmalige war, sondern daß vier Eiszeiten aufeinander folgten, getrennt durch Perioden warmen Klimas, wärmer noch als das gegenwärtige? Soweit sich aus den eiszeitlichen Moränen und Schotterterrassen ersehen läßt, war die Ausdehnung der Gletscher während der beiden letzten Eiszeiten (Riß- und Würm-Eiszeit), für die allein einigermaßen zusammenhängende Belege aus allen Teilen des Alpenrandes bekannt sind, nur quantitativ verschieden, indem die Gletscher während der Riß-Eiszeit noch etwas weiter vorstießen. Der Abstand der Endmoränen der beiden letzten Glazialperioden ist überall ziemlich der gleiche, es dürften daher auch die Schneegrenzen annähernd parallel verlaufen sein. Die weitaus spärlicheren Reste der beiden ersten Glazialperioden (Mindel- und Günz-Eiszeit) sprechen ebenfalls dafür, daß lediglich quantitative Unterschiede zwischen den einzelnen Glazialperioden bestanden. Es genügen daher die beigegebene Kartenskizze sowie die in Kapitel 3 gebrachten Angaben, um sich ein annäherndes Bild vom Aussehen der Alpen während sämtlicher Glazialperioden zu machen.

Da nun die oben geschilderten Vorgänge — Herabsteigen der Alpicolfauna in tiefere Gebiete, dadurch gebotene Gelegenheit zu aktiver Ausbreitung und schließlich Rückwandern in die subalpine und alpine Region der Alpen — sich während jeder einzelnen

Glazialperiode wiederholten, so muß die Differenzierung der heutigen Endemiten-Fauna nach der letzten Glazialperiode, der Würm-Eiszeit, vor sich gegangen sein, da jede folgende Glazialperiode die Wirkung der vorhergehenden weitgehend zerstören mußte. Ob dagegen die Epidemiten und die vereinzelt, sehr weit verbreiteten Endemiten präglazialen oder nur interglazialen Alters sind, läßt sich nicht entscheiden.

Vorläufig wurde stets mit der Annahme operiert, daß lediglich die letzte Glazialperiode (Würm-Eiszeit) maßgebend wäre für sämtliche in den früheren Kapiteln besprochenen Eigenheiten in der Verbreitung der rezenten alpicolen Fauna. Sofern die Vergletscherung der Alpen während der früheren Glazialperioden geringer war als während der letzten, können sich überhaupt keine Spuren erhalten haben, denn ob die Alpen vor der Würm-Eiszeit noch wie im Präglazial gleichmäßig besiedelt oder bereits zum Teil, nur in geringerem Ausmaß, devastiert waren durch vorhergehende Glazialperioden, bleibt für die Folgen der Würm-Eiszeit auf die alpicole Fauna belanglos.

War jedoch eine der Würm-Eiszeit vorausgehende Glazialperiode von größerer Ausdehnung als diese, so wäre es möglich, daß die Verbreitungsverhältnisse, die wir gegenwärtig studieren, zum Teil auch noch eine Folge dieser älteren Glazialperiode sind. Tatsache ist, daß während der Riß-Eiszeit die Alpen noch etwas stärker vergletschert waren als während der Würm-Eiszeit. Ein eingehendes Studium der Verbreitungsverhältnisse der alpicolen Fauna an besonders geeigneten Stellen spricht trotzdem gegen die Annahme, daß heute noch Spuren der Riß-Eiszeit erkennbar wären. Bei dem relativ geringen Unterschied der Vergletscherung während der Riß- und Würm-Eiszeit versprechen nur wenige Stellen in den Alpen ein positives Resultat. Am gesamten Südrand der Alpen blieb auch während der Riß-Eiszeit eine einheitliche Randzone erhalten, in der sich die alpicole Fauna erhalten und von der eine Wiederbesiedlung ausgehen konnte, die Folgen können sich also von denen der Würm-Eiszeit nicht unterscheiden. Auch am Westrand der Alpen war die Mehrausdehnung der Vergletscherung während der Riß-Eiszeit zu gering, um etwa isolierte Gebirgsstöcke zu devastieren, die während der Würm-Eiszeit der alpicolen Fauna noch Rückzugsorte geboten hätten, so daß sich daraus der Einfluß der Riß-Eiszeit erkennen ließe. Am Ostrand der Alpen ist unsere Kenntnis der Vergletscherung während der Riß-Eiszeit zu gering, um daraus Schlüsse ziehen zu können, doch finden sich auch hier keinerlei devastierte

Gebiete, deren Verarmung auf eine stärkere Vergletscherung schließen ließe, als sie während der Würm-Eiszeit bestanden hat.

Dagegen scheint es möglich, am Nordrand der Alpen im Gebiete des Salzach-Durchbruches eine Entscheidung zu treffen. Hier liegt die Ostgrenze des heute noch devastierten Bereiches. Am Untersberg, einem Berge ganz am Alpenrande, knapp westlich des Salzach-Durchbruches (im Bezirk 10N), treten jedoch bereits zwei Endemiten auf, die ausgesprochen für die Randzone charakteristisch sind und dem ganzen übrigen Bezirke fehlen, dagegen sich im östlich angrenzenden Bezirke 11N wiederfinden (*Trechus Hampei* GGLB. und *T. Pinkeri* GGLB.). Gegen Osten nimmt dann die Zahl der Endemiten immer mehr zu (Tab. 4, Fig. 2). (In Tab. 14 und Fig. 12 kommt dagegen diese Tatsache nicht zur Erscheinung, da einige Endemiten aus der Gattung *Otiorrhynchus* GERM., die ziemlich weit in das devastierte Gebiet vorgedrungen sind, gerade aus dem Bezirke 10N noch nicht festgestellt wurden, so daß in diesem Bezirk weniger Endemiten ausgewiesen erscheinen, als in dem westlich benachbarten Bezirke 9N.) Aus dem Verlauf der Endmoränen der Würm-Eiszeit läßt sich für den östlichen Teil des Bezirkes 10N gerade noch ein kleines Rückzugsgebiet vermuten, während der Riß-Eiszeit, deren Endmoränen gerade in diesem Teile der Alpen sehr gut erhalten und beträchtlich vor jenen der Würm-Eiszeit gelegen sind, war dies sicher nicht der Fall. Daß innerhalb des Bezirkes 10N Endemiten auftreten, die ausgesprochen auf die Randzone der Alpen beschränkt sind, scheint demnach wohl ein sicherer Beleg dafür, daß der Einfluß der Riß-Eiszeit heute nicht mehr spürbar ist; offenbar ist die Wiederbesiedlung des schmalen Bereiches, in dem ein solcher Einfluß überhaupt erkennbar sein könnte, während der Riß-Würm-Interglazialzeit zu weit fortgeschritten¹⁾.

Da nicht einmal Spuren der Einwirkung der Riß-Eiszeit festzustellen sind, das Vorkommen der Endemiten sich vielmehr weitgehend an die Verhältnisse der Würm-Eiszeit anpaßt, ist

1) Wohl aber könnte das Fehlen von Endemiten im mittleren Teile der Nordschweiz, wo während der Würm-Eiszeit in einem kleinen Gebiet Verhältnisse herrschten, die der Fauna ein Überdauern der Eiszeit ermöglicht haben dürften, auf den Einfluß der Riß-Eiszeit zurückgeführt werden, da während dieser das gesamte Gebiet zwischen Jura und Alpen von Eis überschwemmt war. Eine Wiederbesiedlung während der Interglazialzeit ist aber wegen der großen Entfernung von den übrigen Rückzugsorten offenbar nicht zustande gekommen. Vielleicht ist auch das auffallende Vorkommen einiger *Nebria*-Arten in der Nordschweiz damit in Beziehung zu bringen.

selbstverständlich ein Auffinden von Spuren der älteren Glazialperioden (Günz-, Mindel-Eiszeit) nicht zu erwarten.

6. Zusammenfassung.

Die eigenartige Verbreitung eines Teiles der Fauna der Alpen läßt sich aus den gegenwärtigen Verhältnissen nicht erklären. Es ist daher schon lange die Vermutung aufgestellt worden, daß die Eiszeit die Ursache dafür sei. Diese Theorie soweit als möglich zu stützen, ist Aufgabe der vorliegenden Arbeit.

Das zur Verwendung gelangende Material an Arten muß strengen Forderungen genügen, um Sicherheit zu gewähren, daß die daran gewonnenen Resultate nicht durch die gegenwärtigen Verhältnisse erklärbar sind, sondern tatsächlich nur auf den Einfluß der Eiszeit zurückgeführt werden können. Es bleiben schließlich von allen Tiergruppen nur die *Coleoptera* übrig und unter diesen nur einige, zum größeren Teil carnivore Gattungen mit zahlreichen alpicolen, d. h. auf die subalpine und alpine Region beschränkten Arten. Auf diese bauen sich sämtliche folgenden Untersuchungen auf.

Um die Verbreitung dieser alpicolen Arten in Tabellen und Kurven zusammenstellen zu können, werden die Alpen in 34 Bezirke (12 in den Westalpen, 22 in den Ostalpen) eingeteilt, deren Grenzen tunlichst natürlichen Einschnitten folgen. Die Bezirke lassen sich nach ihrer Lage in Zonen und Kolumnen zusammenfassen. Außerdem ist der Jura als besonderer Bezirk angegliedert.

Der mittlere Teil der Nordalpen und fast die gesamten zentralen Alpen waren während der Eiszeit jeglichen Lebens beraubt, am West-, Süd- und Ostrand der Alpen fanden sich jedoch Teile, die nicht von Eis und Schnee bedeckt waren, wo daher die Möglichkeit eines Überlebens der präglazialen Fauna bestand (Zone de refuge).

Die alpicole Fauna der Alpen ist aus zwei verschiedenen Elementen aufgebaut. 1. Arten mit fast durchwegs sehr geringer Verbreitung: Endemiten. 2. Arten mit stets sehr ausgedehnter Verbreitung: Epidemiten.

Die Endemiten finden sich mit wenigen Ausnahmen nur am West-, Süd- und Ostrand der Alpen. Die mittleren Nordalpen und die zentralen Alpen beherbergen nur sehr wenige Endemiten. Die Epidemiten sind in den gesamten Alpen gleichmäßig verbreitet.

Die Alpicolf fauna der West- und Ostalpen ist heute fast völlig verschieden, was zur Voraussetzung hat, daß die Trennung der beiden Faunen, die gegenwärtig durch das ausgedehnte endemiten-

arme Gebiet in den mittleren Alpen nahezu ganz voneinander gesondert sind, schon geraume Zeit durchgeführt ist, mindestens seit der Zeit, da die letzte Artdifferenzierung in den Alpen stattgefunden hat.

Die Höhlenfauna der Alpen stimmt in ihrer Verbreitung mit der Endemitenfauna weitgehend überein, nur dringt sie am Ost- rand der Alpen nicht so weit nach Norden.

Die Zusammenfassung dieser Resultate läßt an der Annahme, die Ursache aller dieser Erscheinungen sei die Eiszeit, kaum mehr zweifeln. Die durch die Eiszeit freigelassene Zone de refuge und die endemitenreiche Randzone der Alpen sind identisch.

Für die geringe Anzahl von Endemiten in den sonst devastierten Nordalpen läßt sich durchwegs eine postglaziale Einwanderung wahrscheinlich machen.

Das Alter der rezenten Alpicolfauna der Alpen läßt sich sowohl für die Endemiten der Zone de refuge als auch für die der Nordalpen als postglazial feststellen. Für die Epidemiten und vereinzelt sehr weit verbreitete Endemiten kann das Alter nicht bestimmt werden.

Für die Verbreitung der rezenten alpicolen Endemitenfauna ist nur die jüngste Glazialperiode, die Würm-Eiszeit, maßgebend; Spuren eines Einflusses älterer Glazialperioden lassen sich nicht nachweisen.

7. Literaturverzeichnis.

A) Allgemeines.

- HEBERDEY, R. F., und MEIXNER, J., Die Adephagen der Osthälfte der Ostalpen. Eine zoogeographische Studie. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. (Im Druck.)
- HOLDHAUS, K., Über die Verbreitung der Koleopteren in den mitteleuropäischen Hochgebirgen. (Vortrag.) Verh. zool.-bot. Ges. Wien **56**, 629 (1906).
- Die europäische Höhlenfauna in ihren Beziehungen zur Eiszeit. Zoogeographica **1**, 1 (1932).
- und DEUBEL, F., Untersuchungen über die Zoogeographie der Karpathen. Abh. zool.-bot. Ges. Wien **6** (1910).
- KREBS, N., Die Ostalpen und das heutige Österreich. Stuttgart 1928.
- PENCK, A., und BRÜCKNER, E., Die Alpen im Eiszeitalter. Leipzig 1909.
- SAINTE-CLAIRE DEVILLE, J., Esquisse du peuplement des Alpes françaises. (Coléoptères.) Mem. d. l. Société de Biogéographie **2**, 86 (1928).
- SEYDLITZ, E. v., Handbuch der Geographie. Breslau 1931.
- SOERGEL, W., Die Gliederung und absolute Zeitrechnung des Eiszeitalters. Fortschritte der Geologie und Paläontologie **13** (1925).
- ZSCHOKKE, F., Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. **1908**, 21.

B) Faunistik.

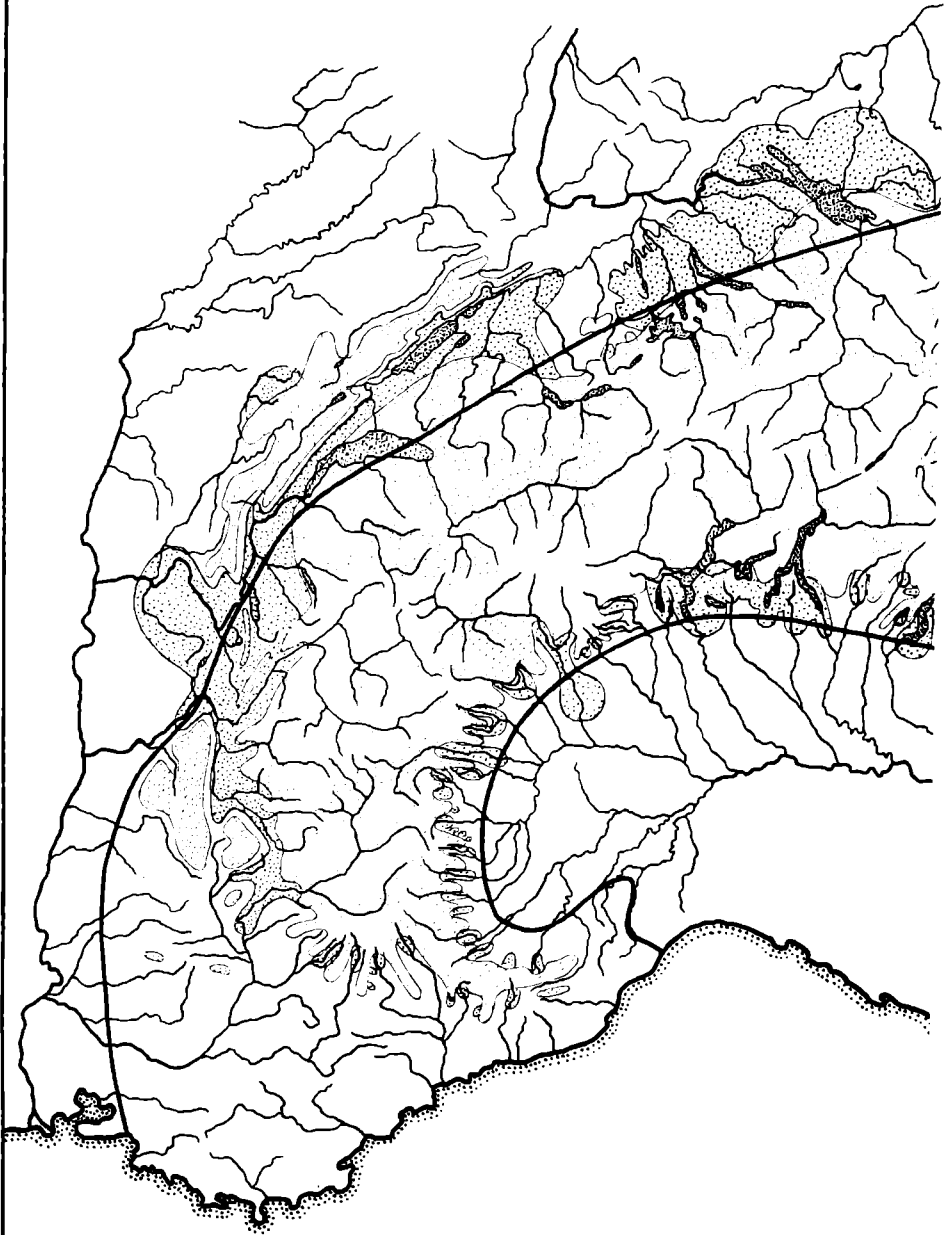
- AGNUS, A., Notes sur la capture de „*Aphodius liguricus*“ DANIEL dans les Alpes dauphinoises. L'Echange **20**, 21 (1904).
- AMMANN, J., und KNABL, H., Die Käferfauna des Oetztals (Tirol). Coleopt. Rundschau **1** u. **2**, (1912—13).
- — Die Käferfauna des nordwestlichen Tirol. Entom. Blätter **18** u. **19** (1922—1923).
- BÄBLER, E., Die wirbellose, terrestrische Fauna der nivalen Region. Revue Suisse de Zoologie **18**, 761 (1910).
- BÄNNINGER, M., Zur Kenntnis der Schweizerischen *Carabinae* mit Berücksichtigung der Gattung *Bembidion* (COL.). Schweiz. Entom. Anz. **4**, 1, 13, 17 (1925).
- Zur Kenntnis alpinen *Nebria*-Arten. Koleopt. Rundschau **18**, 112 (1932).
- BREIT, J., Beiträge zur Koleopteren-Geographie. Münch. Koleopt. Zeitschr. **1**, 257 (1903).
- CAILLOL, H., Catalogue des Coléoptères de Provence. Ann. Soc. Scient. de Provence, Marseille 1908—14.
- CARRET, A., Souvenirs entomologiques. L'Echange **20** u. **21**, (1904—05).
- DANIEL, J., Das *Aphodius*-Subgenus *Agolius* MULS. Münch. Koleopt. Zeitschr. **1**, 73 (1902).
- Zur näheren Kenntnis einiger alpiner *Pterostichus*-Arten. Münch. Koleopt. Zeitschr. **1**, 197 (1903).
- Revision der paläarktischen *Crepidodera*-Arten. Münch. Koleopt. Zeitschr. **2**, 237 (1904).
- Beiträge zur Koleopteren-Geographie. Münch. Koleopt. Zeitschr. **3**, 39 (1906).
- DANIEL, K., Bestimmungstabellen der europäischen Koleopteren, LII. Eine Vorarbeit. Münch. Koleopt. Zeitschr. **1**, 155 (1903).
- Beiträge zur Koleopteren-Geographie. Münch. Koleopt. Zeitschr. **1**, 258 (1903).
- Beiträge zur Koleopteren-Geographie. Münch. Koleopt. Zeitschr. **3**, 41 (1906).
- Die *Cychnini* der paläarktischen Region (Referat einer Arbeit von ROESCHKE). Münch. Koleopt. Zeitschr. **3**, 261 (1908.)
- DANIEL, K. u. J., Sechs neue Nebrien aus den Alpen. Deutsch. Entom. Zeitschr., 1890, p. 113.
- — Beiträge zur Gattung *Nebria* LATR. Coleopt. Studien **1**, 41 (1891).
- — Beiträge zur Gattung *Trechus* CLAIRV. Coleopt. Studien **2**, 1 (1898).
- — Über zwei neue und einige bekannte ungeflügelte *Platynus*-Arten. Coleopt. Studien **2**, 17 (1898).
- — Das Amaren-Subgenus *Leirides* PUTZ. Coleopt. Studien **2**, 31 (1898).
- — *Otiorrhynchus*-Studien. Coleopt. Studien **2**, 35 (1898).
- FALCOZ, L., Coléoptères du Devoluy. Ann. Soc. Linn. Lyon. **59**, 241 (1912).
- FRANZ, H., Beiträge zur Koleopteren-Geographie der Karnischen und Julischen Alpen. Koleopt. Rundschau **18**, 36 (1932).
- GANGLBAUER, L., Die Käfer von Mitteleuropa. Wien 1892—1904. (Soweit erschienen.)
- Beiträge zur Koleopteren-Geographie. Münch. Koleopt. Zeitschr. **1**, 255 (1903).
- Nova aus den Judikarien. Münch. Koleopt. Zeitschr. **2**, 186 (1904).
- Beiträge zur Koleopteren-Geographie. Münch. Koleopt. Zeitschr. **3**, 35 (1906).

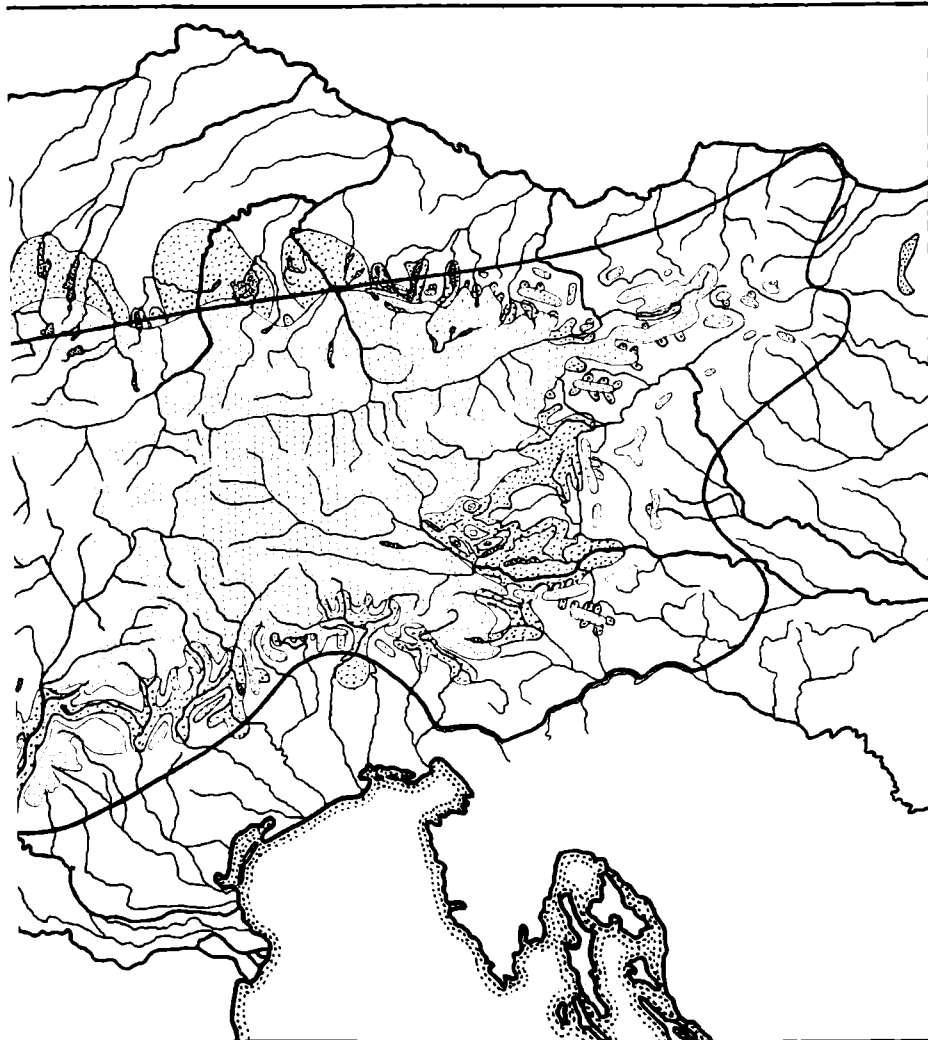
412 Rudolf F. Heberdey, Die Bedeutung d. Eiszeit für die Fauna d. Alpen.



- HELLER, C., u. DALLA TORRE, C. v., Über die Verbreitung der Thierwelt im Tiroler Hochgebirge. I. Sitzber. Akad. Wissensch. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **83**, 103 (1881); II. *ibid.* **86**, 8 (1882).
- HOLDHAUS, K., Beiträge zur Koleopteren-Geographie. Münch. Koleopt. Zeitschr. **1**, 256 (1903).
- Beiträge zur Kenntnis der Koleopteren-Geographie der Ostalpen. Münch. Koleopt. Zeitschr. **2**, 215 (1904).
- und PROSSEN, T., Verzeichnis der bisher in Kärnten beobachteten Käfer. Carinthia II. **90—96** (1900—06), Nachtrag *ibid.* **100—103** (1910—13).
- HUSTACHE, A., *Curculionidae* Gallo-Rhénans. I. Ann. Soc. Ent. France **92**, 1 (1923), IV. *ibid.* **98**, 1 (1929).
- JEANNEL, R., Monographie des *Trechinae*. L'Abeille **32—35** (1926—30).
- KRAUSS, H., und GANGLBAUER, L., Eine koleopterologische Exkursion auf den Monte Canin in den Julischen Alpen. Verh. zool.-bot. Ges. Wien **52**, 101 (1902).
- LUIGIONI, P., I Coleotteri d'Italia. Rom 1929.
- MÜLLER, A. J., Verzeichnis der Käfer Vorarlbergs. Landesver. f. Vorarlb. **48**, 1912.
- Nachtrag zu meinem Verzeichnis der Käfer Vorarlbergs. Vierteljahrsschr. f. Geschichte und Landeskunde Vorarlbergs **9** u. **10** (1925—26).
- MÜLLER, G., I Coleotteri della Venezia Giulia. Studi Entomologici **1**, 2. Teil, 1926. (Soweit erschienen.)
- PENCKE, C., Mitteilungen über paläarktische Curculioniden. Coleopt. Centralbl. **2**, 265 (1928).
- PEYERIMHOFF, P. DE, et SAINTE-CLAIRE DEVILLE, J., Coléoptères nouveaux ou peu connus trouvés dans les Alpes-maritimes et les Basses-Alpes. L'Abeille **30**, 53 (1901).
- REITTER, E., Fauna germanica. Stuttgart 1908—16.
- Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren. 66.—70. Heft (*Otiorrhynchus*), Wien. Ent. Zeitg. **31** (1912).
- SAINTE-CLAIRE DEVILLE, J., Liste des Coléoptères rares ou nouveaux du Département des Alpes maritimes. L'Abeille **29**, 81 (1898).
- Étude sur divers *Platysma* des Alpes occidentales. Ann. Soc. Ent. France **71**, 588 (1902). — (Additions et Rectifications) *ibid.* **72**, 413 (1903).
- Beiträge zur Koleopteren-Geographie. Münch. Koleopt. Zeitschr. **1**, 255 (1903).
- Contributions à la faune française (Coléoptères). I. L'Abeille **30**, 180 (1904). II. *ibid.* **30**, 237 (1905). III. *ibid.* **30**, 260 (1906). IV. *ibid.* **31**, 129 (1909).
- SCHATZMAYR, A., I *Pterostichus* italiani. Mem. Soc. Ent. Ital. **8**, 145 (1930).
- STIERLIN, G., Coleoptera Helvetiae. Schaffhausen 1886—1900.
- STOLZ, H., Über die Käferfauna des Monte Cavallo in den Venetianer Alpen. Verh. zool.-bot. Ges. Wien **65**, 238 (1915).
- WAGNER, H., Beiträge zur Koleopteren-Geographie. Münch. Koleopt. Zeitschr. **3**, 36 (1906).
- Über eine bemerkenswerte, neue Rasse des *Pterostichus maurus* DUFT. Coleopt. Centralbl. **1**, 249 (1926).
-

Die Alpen während der Würm-Eiszeit.

Maßstab 1:3 750 000





- | | | | |
|---|---|---|--|
| — | Grenze der Alpen | | |
| — | Schneegrenze |  | Von ewigem Schnee bedecktes Gebiet |
| — | Grenze der aperen Teile der Gletscher (Gletscherzungen) |  | Von aperen Gletschern bedecktes Gebiet |