

**Zeitschrift:** Contributions to Natural History : Scientific Papers from the Natural History Museum Bern

**Herausgeber:** Naturhistorisches Museum Bern

**Band:** - (2023)

**Heft:** 39

**Artikel:** Bildatlas der Rot- und Grünwidderchen des Alpenraums (Zygaenidae: Zygaeninae, Procridinae, Chalcosiinae)

**Autor:** Guenin, Raymond

**Kapitel:** Der Alpenbogen : ein Lebensraum mit bewegter Vergangenheit

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-1046483>

#### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

#### **Conditions d'utilisation**

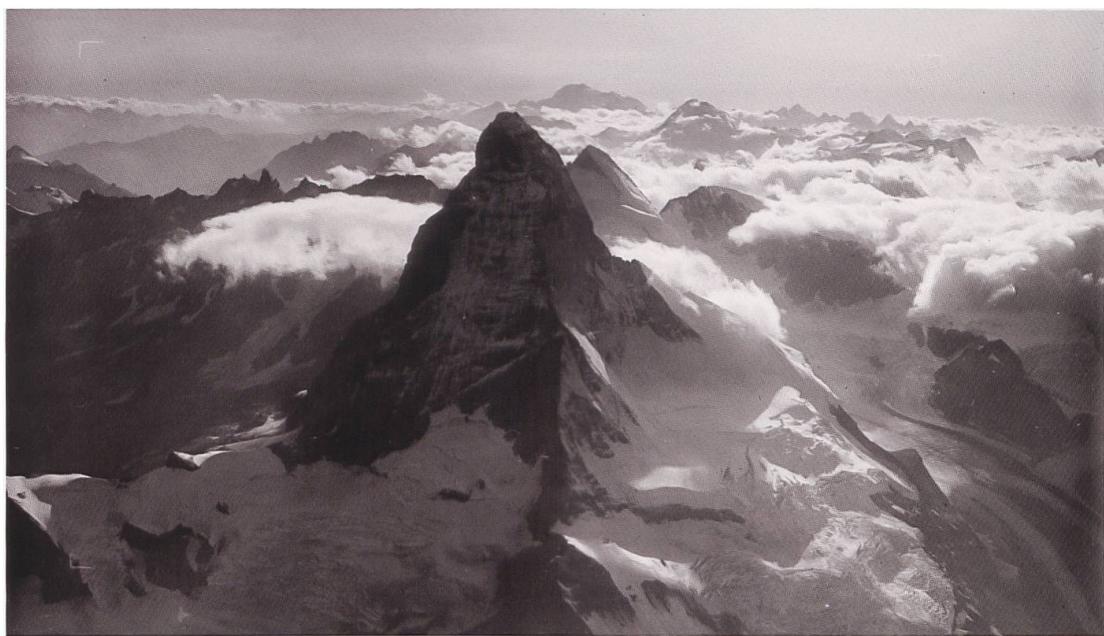
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

#### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 29.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**



**Abb. 2. Historische Aufnahme (1919) des Matterhorns von Walter Mittelholzer. Das zu einem Teil aus Gesteinen der Afrikanischen Kontinentalplatte bestehende Matterhorn ist mit einer Höhe von 4478 m ü. M. einer der höchsten Gipfel der Alpen (e-pics ETHZ).**

## **Der Alpenbogen – ein Lebensraum mit bewegter Vergangenheit**

Das mit «Alpenraum» bezeichnete Gebirgssystem entspringt westlich des Golfs von Genua, umfasst die Poebene und läuft in der Gegend des Wiener Beckens aus. Die Ausdehnung von Westen nach Osten beträgt etwa 900 km, während es von Süden nach Norden etwa 500 km sind; die Gesamtfläche beträgt ungefähr 200'000 Quadratkilometer. Die höchste Erhebung ist der Mont Blanc mit 4810 m ü. M.

Der Alpenraum wird in die West- und Ostalpen unterteilt, welche durch eine Linie getrennt werden, welche etwa vom Südende des Bodensees entlang des Alpenrheintales über den Splügenpass bis in die Gegend des Lago di Como verläuft. Im Bereich der Westalpen kommt es im Grenzgebiet des Kantons Wallis zu Italien, im Gebiet des Matter- und Saastals sowie im Berner Oberland zu einer Häufung von Gipfeln, deren Höhe über 4000 m ü. M. liegt (Abb. 2, 3). Demgegenüber befindet sich im Bereich der Ostalpen mit dem Piz Bernina im Kanton Graubünden nur ein einziger Berg mit einer Gipfelhöhe von über 4000 m. Vergleichbar hohe oder höhere Berge finden sich weiter ostwärts erst wieder in der Türkei sowie im Kaukasus. Im Folgenden wird versucht, am Beispiel der Schweiz einen Blick in die Vergangenheit zu werfen und Besonderheiten des Alpenbogens aufzuzeigen, wobei auch dessen Süd- und Ostrand berücksichtigt werden.

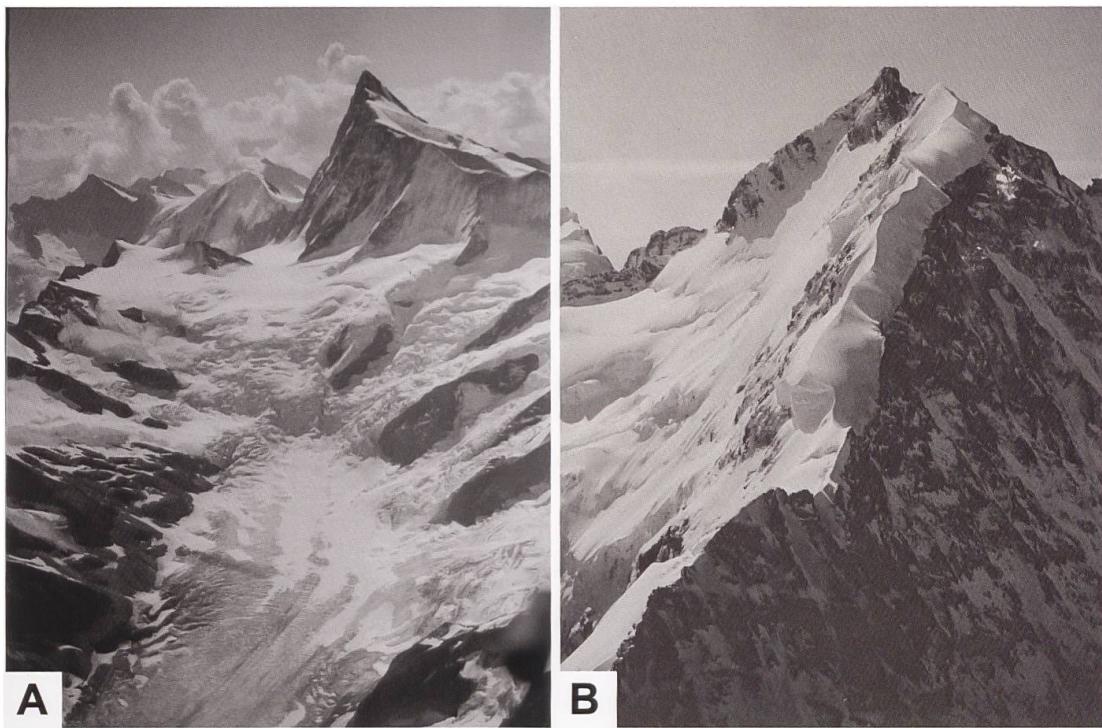
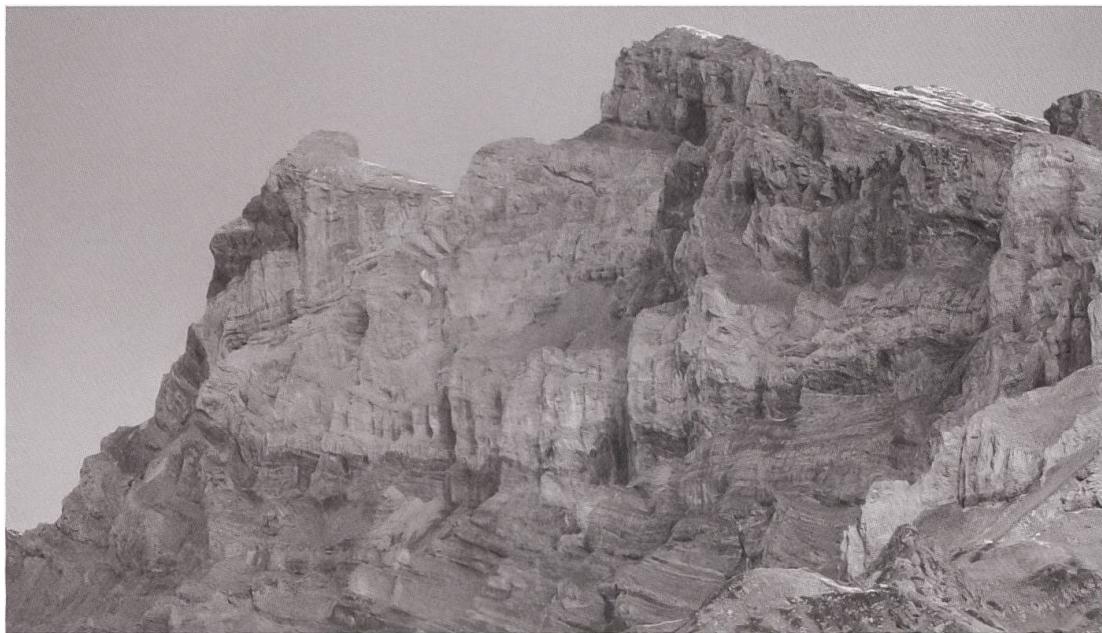


Abb. 3. Finsteraarhorn (A) und Piz Bernina mit dem Biancograt im Vordergrund (B). Das Finsteraarhorn ist mit 4274 m ü. M. der höchste Gipfel im Berner Oberland. Die 1931 entstandene Aufnahme (A) stammt von Walter Mittelholzer (1894–1937), einem schweizerischen Luftfahrtspieler der ersten Stunde (e-pics ETHZ).



Abb. 4. Historische Aufnahme der Tschingelhörner mit dem Martinsloch (Pfeil) in der Nähe des Segnespasses oberhalb von Flims GR (e-pics ETHZ). Im Bereich der Tschingelhörner ist die sog. «Glarner Hauptüberschiebung» erkennbar. Diese entstand dadurch, dass eine ältere, emporgehobene Schicht aus rötlichem Verrucano etwa 40 km nach Norden über eine bedeutend jüngere Schicht aus schiefrigem Flysch als Folge plattentektonischer Vorgänge geschoben worden ist. Die Tschingelhörner sind Teil der «Tektonikarena Sardona», die zum UNESCO-Welterbe gehört. Die Aufnahme wurde 1906 vom berühmten Geologen Arnold Heim (1882–1965) gemacht.



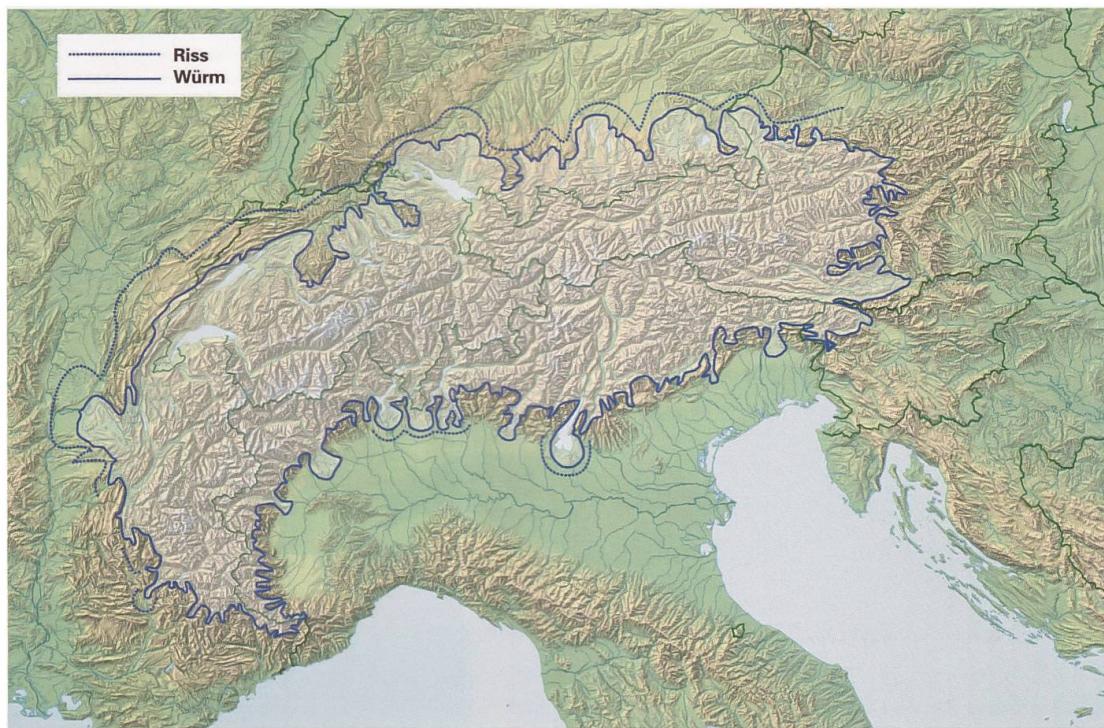
**Abb. 5. Blick von der Tête du Portail auf die Petite (links) und Grande (rechts) Dent de Morgles nördlich des Rhoneknies im Unterwallis. Die gut sichtbare Falte ist als Folge der Überschiebung der Afrikanischen Kontinentalplatte auf die Europäische Kontinentalplatte entstanden und gilt als schönste im gesamten Alpenraum (Foto: Z. Grossen, verändert).**

## **Zwei bedeutende, lang andauernde Ereignisse: Gebirgsbildung und Eiszeitalter**

Geologisch ist die Schweiz und damit der Alpenbogen durch die alpine Gebirgsbildung geprägt, die als Folge des Aufeinandertreffens der Afrikanischen und Eurasischen Kontinentalplatte vor ungefähr 100 Millionen Jahren eingesetzt hat (Abb. 4, 5). Die eigentliche grossräumige Aufwölbung mit einer Hebungsrate von etwa 5 mm pro Jahr begann deutlich später im Tertiär (vgl. Anmerkung 1, S. 39) vor etwa 40 bis 20 Millionen Jahren, wobei die Gesteinsmassen aus den Tiefen des Urmittelmeeres (Tethys) emporgehoben, gefaltet, zerbrochen und überschoben worden sind und hat in der Schweiz zur Dreiteilung in Alpen, Mittelland und Jura geführt. In den letzten 10 bis 15 Millionen Jahren betrug die Hebungsrate in den Schweizer Alpen 0.4–0.7 mm pro Jahr.

Als Folge der vor etwa 50 Millionen Jahren einsetzenden weltweiten Abkühlung setzte als grossräumiges Ereignis auf der Nordhalbkugel das über zwei Millionen Jahre lang andauernde Eiszeitalter ein, wobei auch grosse Teile Skandinaviens von Eis bedeckt waren. Damit begann das Quartär als neuer erdgeschichtlicher Abschnitt.

Im Bereich der alpinen Vergletscherung fanden mindestens fünfzehn Gletschervorstöße über den Alpenrand hinaus statt. Diese sind jeweils durch Interglazialzeiten («Warmzeiten») unterbrochen worden und die jeweiligen



**Abb. 6. Rekonstruktion der Vergletscherung des Alpenbogens zur Riss- und Würm-Kaltzeit (letzte Kaltzeit im Alpenraum) (aus Aeschimann & al. 2004).** Nördlich von Basel waren zusätzlich Teile der Vogesen sowie des Schwarzwaldes eisbedeckt, während der nördliche Teil der Adria bis etwa im Bereich zwischen Ancona und Pescara trocken lag, da der Meeresspiegel bedeutend tiefer lag als heute. Am südlichen Ende des Alpenbogens blieben die Alpes-Maritimes weitgehend eisfrei.

Wechsel von Warm- zu Kaltzeiten scheinen sich innerhalb weniger Jahrzehnte abgespielt zu haben, wobei die Dauer der Kaltzeiten etwa um den Faktor 10 grösser war als diejenige der Interglaziale (Hewitt 2011). Die ältesten datierbaren Gletschervorstösse im alpinen Raum fanden vor etwa 2–1.7 Millionen Jahren statt, während die jüngsten im Zeitraum zwischen 115'000 und 10'000 Jahren (Würmkaltzeit) vor unserer Zeitrechnung erfolgten. Während der sog. «Grössten Vergletscherung» vor etwa 780'000 Jahren reichte der Rhonegletscher bis an den Hochrhein. In der Spätphase der letzten Kaltzeit fanden vor etwa 17'000 und 14'600 Jahren zwei entscheidende Erwärmungsphasen statt, während deren das Abschmelzen des Eises innerhalb von wenigen hundert Jahren erfolgte (Schlüchter 2005). Eine mögliche Folge dieser Erwärmung könnte auch der Bergsturz im Bereich der heutigen Hochebene von Flims-Laax GR gewesen sein. Er gilt mit einem über  $10 \text{ km}^3$  (!) grossen Volumen an verfrachtetem Gesteinsmaterial als bisher gewaltigster Bergsturz im Alpenraum und hat nach neueren Untersuchungen vor etwa  $10'000 \pm 200$  Jahren stattgefunden (Augenstein 2007: 44).



**Abb. 7. Historische Flugaufnahme von 1927 eines Teils des Grossen Aletschgletschers, der flächenmässig der grösste und längste Gletscher der Alpen ist (Foto: Ad Astra Aero AG; e-pics ETHZ).**

## **Warten auf bessere Zeiten – inneralpine Refugien**

Mit dem Ausklingen der Würmkaltzeit ist es zu einer erneuten Besiedlung des Alpenraumes durch Tiere und Pflanzen gekommen. Ein zentrales Problem der Botanik stellte sich mit der Frage, wie und wo Alpenpflanzen das Eiszeitalter überdauern konnten, wobei sich zwei Hypothesen gegenüberstanden:

1. Während der Kaltzeiten starben im Vergletscherungsbereich die Alpenpflanzen grossflächig aus, konnten jedoch in randständigen Rückzugsgebieten (Refugien, «massifs de refuge») überleben und wanderten nach dem Gletscherrückgang schliesslich in die vegetationsfreien Gebiete der Zentralalpen ein.
2. Während der Kaltzeiten überdauerten die Alpenpflanzen innerhalb des Vergletscherungsbereichs auf eisfreien Flächen oberhalb des Eisschildes, die als «Nunatakker» bezeichnet werden. Nach dem Gletscherrückgang erfolgte eine Neubesiedlung der vegetationsfreien Flächen.

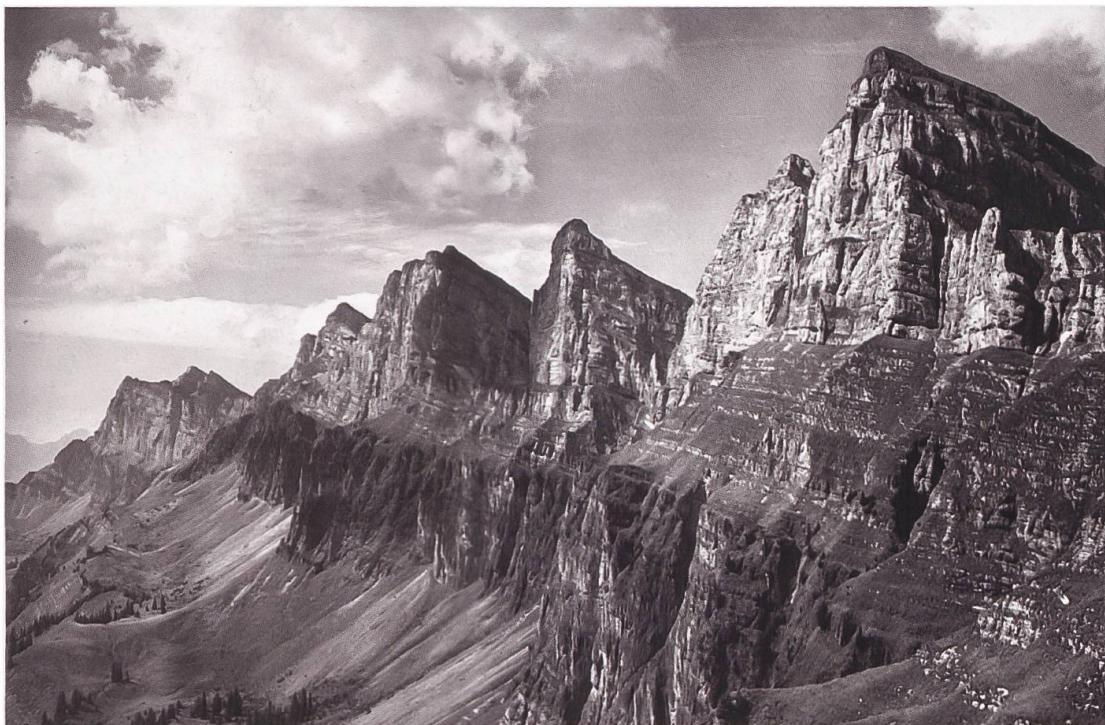
Ergebnisse molekulargenetischer Untersuchungen an zentralalpinen und peripher gelegenen Himmelsherold-Populationen (*Eritrichium nanum* [Boraginaceae]) (Abb. 8) sprechen für die Hypothese, wonach zumindest einige Arten wenigstens den jüngsten Abschnitt des Eiszeitalters auf Nunatakkern überdauert haben (Stehlik 2000). Zu einem vergleichbaren Ergebnis führen ebenfalls neue, molekulargenetische Untersuchungen an Hallers Greiskraut (*Senecio halleri* [Asteraceae]) (Abb. 9), das offenbar in vollständig voneinan-



**Abb. 8. Himmelsherold (*Eritrichium nanum*; Piz Nair GR. Foto: E. Gubler).** Der Himmelsherold ist eine hochalpine Nivalpflanze und besiedelt Höhenlagen zwischen 2500–3400 m ü. M. Das lückenhafte Vorkommen deutet darauf hin, dass die Art die Alpen bereits vor der letzten Kaltzeit besiedelt hat.



**Abb. 9. Hallers Greiskraut (*Senecio halleri*; Simplonpass/Üsseri Nantzilicke VS. Foto: E. Gubler).**



**Abb. 10. Historische Aufnahme (1906) der Südseite eines Teils der Churfirsten von Arnold Heim (e-pics ETHZ).**

der isolierten Populationen in Savoyen (Frankreich) und im Wallis auf Nunatakkern wie dem Gornergrat die letzte Kaltzeit überdauert hat (Bettin & al. 2007). Demnach kann angenommen werden, dass die Neubesiedlung des Alpenraumes durch Pflanzen mindestens teilweise von Nunatakkern (wie in der Schweiz etwa das Stockhorn BE, der Pilatus LU oder die Churfirsten SG) (Abb. 10) ausgegangen ist (Hess 2001: 71).

Für die Wirbellosen gilt als gesichert, dass mehrere Käfer-, Spinnen- und Pseudoskorpionarten zumindest die Würmkaltzeit auf Nunatakkern überdauert haben (Holdhaus 1954). Es ist daher denkbar, dass dasselbe auch für Schmetterlingsarten wie z. B. *Erebia pluto* (DE PRUNNER, 1798), *E. gorge* (HÜBNER, 1804), *E. nivalis* LORKOVIC & DE LESSE, 1954 und *E. pandrose* (BORKHAUSEN, 1788) gilt, die alle in der von Gletschern geprägten Umgebung der Monte Rosa-Hütte VS auf einer Höhe von immerhin über 3000 m ü. M. beobachtet wurden (Sonderegger 2005). Gleichermaßen dürfte auch für *Holarctia cervini* (FALLOU, 1864) («Matterhornbär») (Abb. 11) zutreffen, der u. a. auf dem Gornergrat in einer Höhe um 3100 m ü. M. lebt.

In Zusammenhang mit der Bearbeitung der Rotwidderchen der Sammlung Thomann (Bündner Natur-Museum, Chur) durch Reiss (1950) wurden für *Zygaena transalpina* (ESPER, 1782) auch Fragen zur nacheiszeitlichen Besiedlung des Kantons Graubünden diskutiert. Dazu schreibt Thomann im Vorwort: «Herr Reiss vertritt die Auffassung, dass die Zygänen vom Tertiär während der Dilu-

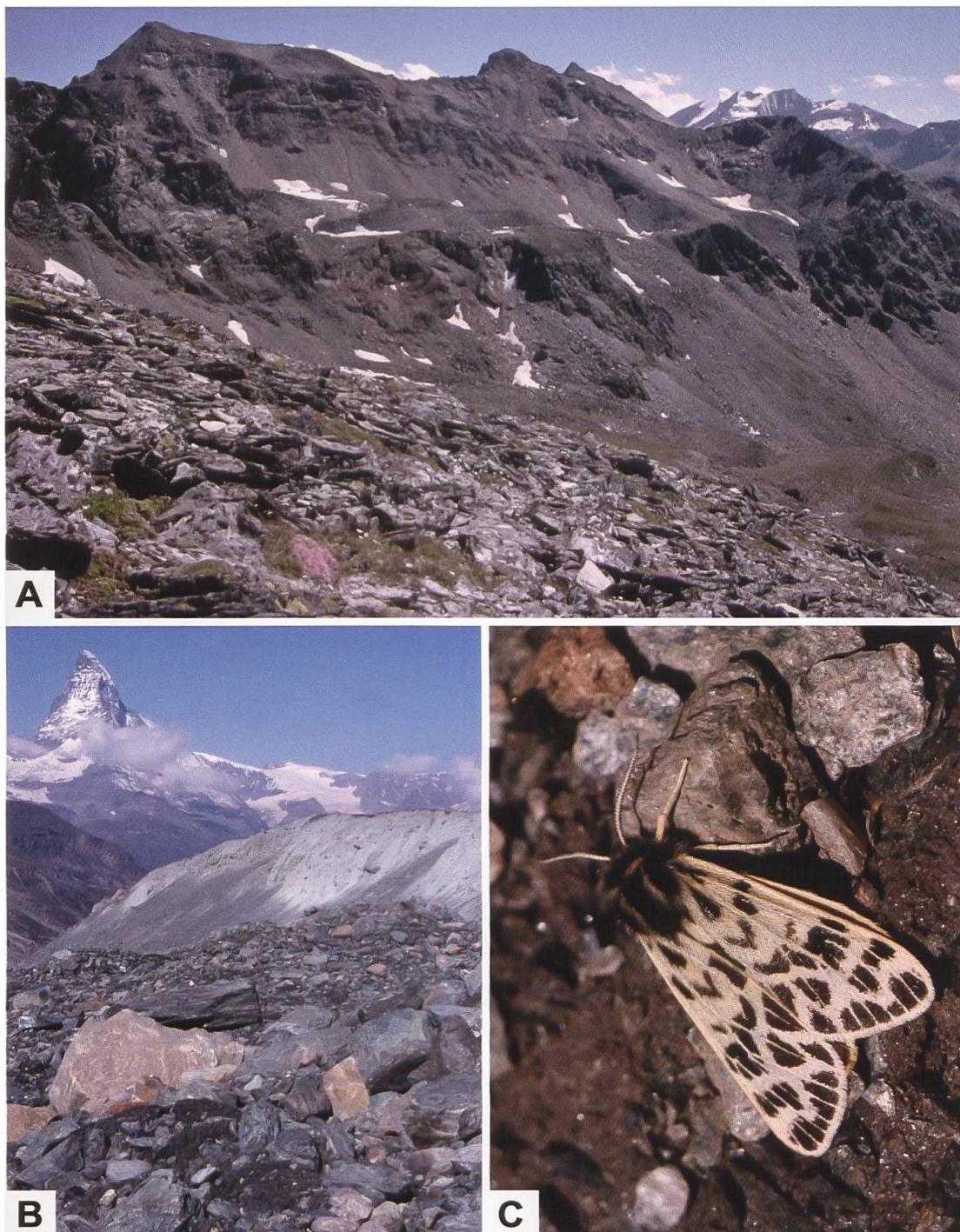
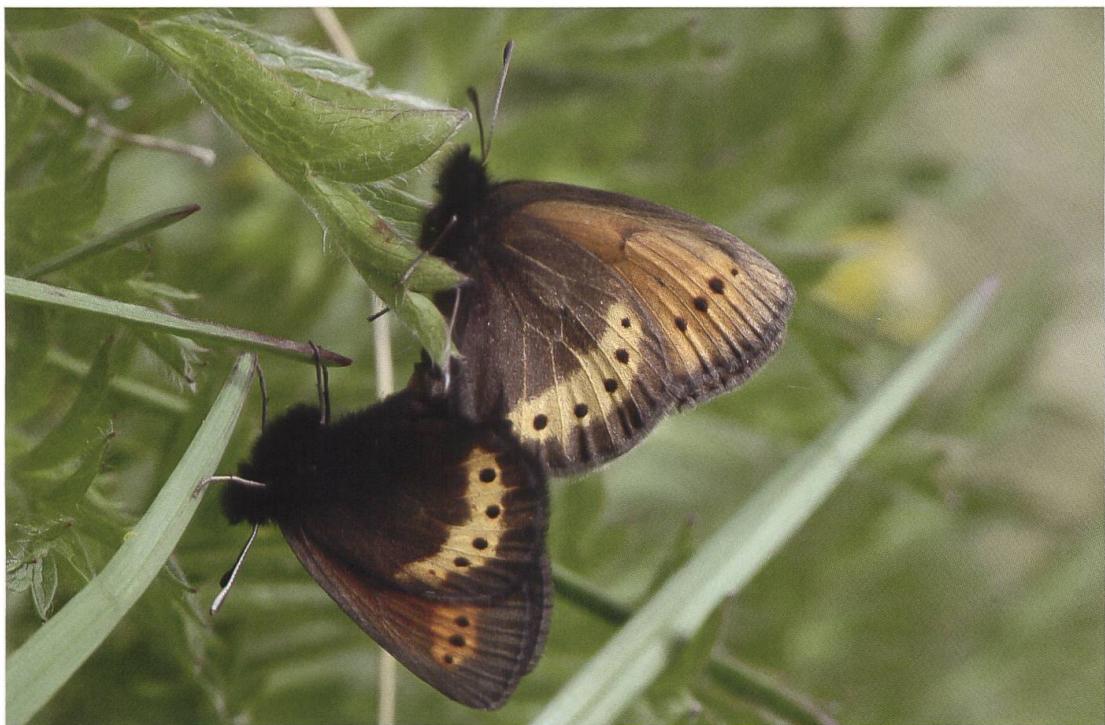


Abb. 11. *Holarctia cervini* (C: Schweiz, Turtmanntal, Augstbord) und Lebensraum in den Walliser Alpen (A: Augstbord, 2900 m ü. M., Turtmanntal. B: Zermatt, Fluealp; im Hintergrund das Matterhorn. Fotos: R. Bryner). Im Gegensatz zu der in der Augstbordregion heimischen *H. cervini hnatecki* FREI, 1872 sind Tiere aus dem Schweizerischen Nationalpark leicht grösser und intensiver gelb gefärbt. Die Nominalunterart fliegt in der Region um Zermatt.

vialzeiten (vgl. Anmerkung 2, S. 39) in den eisfreien Refugien der Alpen sich halten und so in die Neuzeit hinüberretten konnten.» (Reiss 1950: 96).

Die Verhältnisse haben sich als komplexer erwiesen, da *Z. transalpina* einem Aggregat von phänotypisch und genitalmorphologisch unterscheidbaren

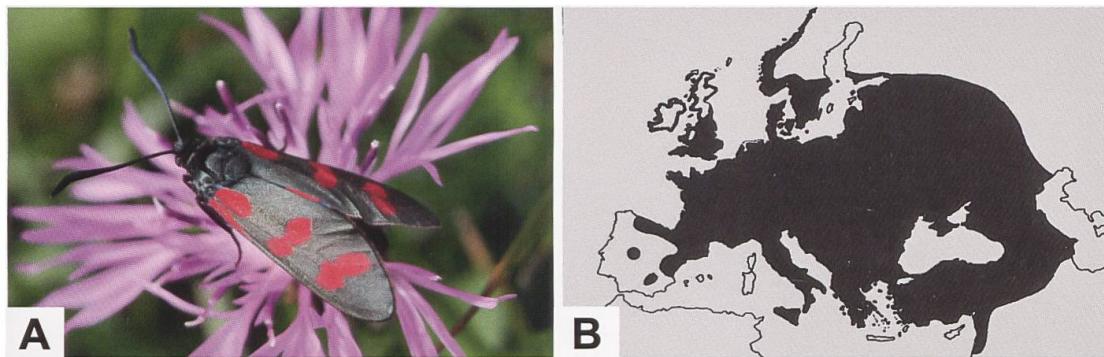


**Abb. 12. Kopula von *Erybia flavofasciata* HEYNE, 1895 (Julierpass GR. Foto: R. Bryner).** Zum Typenfundort schreibt Heyne Folgendes: «[...] Oberstleutnant a. D. von Nolte entdeckte diese hochinteressante Art am 8. Juli 1893 im Campolungo-Pass bei Fusio im Canton Tessin und zwar unmittelbar an der Ostseite des Passes.» (Sonderegger 2005: 307).

Populationsgruppen angehört, die während dem letzten Abschnitt des Eiszeitalters voneinander geographisch getrennt gewesen sind und ihren Ursprung in einer ehemals voreiszeitlich verbreiteten, europäischen *Zygaena*-Art (vgl. Anmerkung 3, S. 40) hatten. Als Folge der unvollständigen genetischen Isolation findet zwischen einzelnen Populationsgruppen Genfluss statt, so dass z.B. in den Nordostalpen und in der Steiermark (Österreich) Mischpopulationen vorliegen (Naumann & Tremewan 1984).

## Warten auf bessere Zeiten – ausseralpine Refugien

Wie die Untersuchung der rezenten Verbreitung von Steinbrecharten aus der Gattung *Saxifraga* zeigt, spielten im Zusammenhang mit der Neubesiedlung auch eisfreie Gebiete ausserhalb der Vereisungszonen eine bedeutende Rolle. Erstere lagen mehrheitlich zwischen dem südlichen Eisrand und dem Mittelmeer inklusive der Adria und dienten Arten aus dem tertiären «Grundstock» als Refugien und danach als potentielle Ausbreitungszentren (Reisigl & Keller 1987, Hess 2001, Schlüchter 2005). Solche Refugien waren in den Italienischen Südalpen etwa der am Gardasee gelegene Monte Baldo und die Grigna als westliche Vorposten der Bergamasker Alpen. Die stets eisfrei gebliebene Gipfel-



**Abb. 13. Das Areal von *Zygaena filipendulae* (A) erstreckt sich mit Ausnahme von Teilen der Iberischen Halbinsel sowie Mittel- und Nordskandinaviens über ganz Europa. Im Osten stösst *Z. filipendulae* bis in die Region des Kaspischen Meeres vor und ist in der Kaukasusregion, dem Nordiran, der Türkei sowie in der Levante verbreitet, fehlt aber mit Ausnahme von Sizilien auf den grossen Inseln im Mittelmeer (B) (aus Naumann & al. 1999. Foto: H. Ziegler).**

region des Monte Baldo beherbergt denn auch heute noch Arten aus dem tertiären Grundstock wie etwa den Spinnweb-Steinbrech (*Saxifraga arachnoidea* [Saxifragaceae]) oder die Veroneser Glockenblume (*Campanula petraea* [Campanulaceae]), die als «Reliktendemiten» bezeichnet worden sind (Pitschmann & al. 1965, Costantini & de Kock 1994).

Aufgrund rezenter Verbreitungsmuster bestimmter *Erebia*-Arten wie z. B. *E. flavofasciata* (Abb. 12), *E. christi* RÄTZER, 1890 und *E. pluto* scheinen ehemals am südlichen Eisrand gelegene Gebiete auch für Schmetterlinge eine wichtige Rolle als Refugien bzw. Ausbreitungszentren für die Neubesiedlung gespielt zu haben. Für *E. pluto* werden dabei als Refugien der Monte Baldo sowie in den Brescianer und Bergamasker Alpen gelegene Gebiete vermutet (Cupedo 2004, Sonderegger 2005). Da *E. pluto* auch in den Nordalpen und sogar am Brienzer Rothorn vorkommt, ist denkbar, dass die Art auch Refugialräume im Jura besetzt haben könnte (pers. Mitt. H.-P. Wymann).

Neue molekulargenetische Untersuchungen im Zusammenhang mit der nacheiszeitlichen Besiedlung Europas durch *Zygaena filipendulae* (LINNAEUS, 1758) deuten darauf hin, dass *Z. filipendulae* die letzte Kaltzeit in zwei Refugialräumen überdauert haben könnte; im Fokus stehen dabei die Alpes-Maritimes und ein Refugialraum in Ostanatolien. Von diesen aus könnte dann die nachkaltzeitliche Besiedelung auf unterschiedlichen Wegen erfolgt sein: Ausgehend von den Alpes-Maritimes erfolgte die Ausbreitung in nordöstlicher Richtung bis nach Dänemark, Schweden und die Britischen Inseln sowie nach Zentraleuropa und auf die Balkanhalbinsel. Im Gegensatz dazu scheint die Ausbreitung vom ostanatolischen Refugium nach Armenien und in den Iran sowie später nach Osteuropa erfolgt zu sein (Zagrobelny, Dalsten & Hille 2019; Abb. 13).

Gemäss Tarmann sind aber auch andere Szenarien denkbar (pers. Mitt.). Bei Kenntnis der rezenten Gesamtverbreitung einzelner Arten lassen sich mit

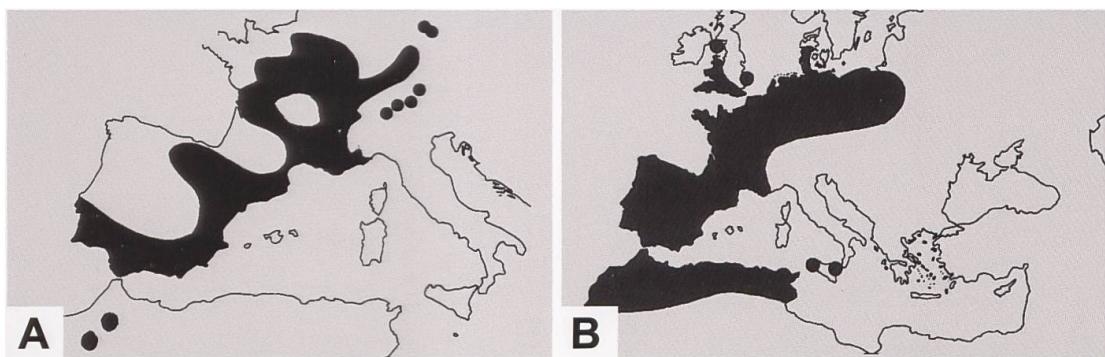


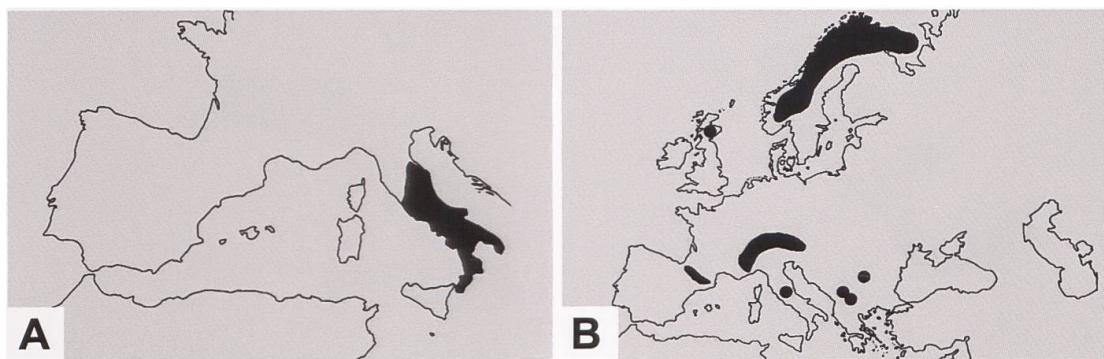
Abb. 14. Gesamtverbreitung von *Zygaena fausta* (A) und *Z. trifolii* (B) (aus Naumann & al. 1999).

der von de Lattin (1967) und Varga (1977) angegebenen Methodik Ausbreitungszentren ermitteln sowie die jeweiligen Arten als entsprechende Faunenelemente erkennen. Dabei unterscheiden sich einzelne Faunenelemente eines Faunenkreises hinsichtlich ihres Ausbreitungsverhaltens allerdings erheblich.

Die in ihrer Gesamtheit als «mediterraner Refugialraum» bezeichneten Gebiete haben (neben dem sibirischen Refugialraum) für Arten aus dem Arboreal (d.h. Arten, die Waldstandorte im weitesten Sinn und daraus entstandene Sekundärstandorte besiedeln) eine wichtige Rolle gespielt. Für die Artenzusammensetzung der Fauna in der Schweiz waren innerhalb des mediterranen Refugialraumes drei Teilgebiete besonders wichtig. Es handelt sich dabei um den atlanto-, den adriato- sowie den pontomediterranen Refugialraum (Lepidopterologen-Arbeitsgruppe 1997: 13).

Der atlantomediterrane Refugialraum umfasst den Maghreb sowie die Iberische Halbinsel, während der adriatomediterrane Refugialraum auf die Apenninenhalbinsel beschränkt ist. Der pontomediterrane Refugialraum schliesslich schliesst die Balkanhalbinsel, Kleinasien sowie Palästina ein.

Beispielsweise werden die in der Schweiz vorkommenden Arten *Zygaena fausta* (LINNAEUS, 1767) (Abb. 14), *Z. trifolii* (ESPER, 1783) (Abb. 14), *Melitaea nevadensis* (OBERTHÜR, 1904), *M. parthenoides* KEFERSTEIN, 1851 (Nymphalidae) oder *Hadena luteocincta* (RAMBUR, 1843) (Noctuidae) als atlantomediterrane Faunenelemente eingestuft, während *Z. romeo* DUPONCHEL, 1835 als adriatomediterranes Faunenelement gilt. *Z. fausta* und *Z. trifolii* sind zugleich auch Beispiele für expansive Arten, deren Areale sich von Nordafrika aus über die Iberische Halbinsel in nordöstlicher Richtung bis nach Mitteleuropa (*Z. fausta*) bzw. Osteuropa (*Z. trifolii*) erstrecken. Im Gegensatz dazu ist *Z. romeo* eine stationäre Art, deren Areal mit Ausnahme von wenigen, eng begrenzten Gebieten in Frankreich und Spanien auf weite Teile Italiens beschränkt ist. Die Art erreicht die Schweiz gerade noch im Tessin, in den Südtälern des Kantons Graubünden (Misox, Bergell, Puschlav) sowie auf der Simplonsüdseite VS (Bertaccini & Fiumi 1999, Lepidopterologen-Arbeitsgruppe 1997, Naumann & al. 1999).



**Abb. 15. Gesamtverbreitung von *Zygaena rubicundus* (A) und *Z. exulans* (B; ohne aussereuropäische Vorkommen. Aus Naumann & al. 1999).**

Die für Italien endemische *Zygaena rubicundus* (HÜBNER, [1817]) (Abb. 15) ist ebenfalls eine adriatomediterrane Art, deren Areal von der Emilia-Romagna bis nach Kalabrien reicht und (leider) aufgrund einer Verwechslung mit *Z. purpuralis* (BRÜNNICH, 1763) seinerzeit für das Bergell sowie die Simplonnordseite VS gemeldet worden ist (Vorbrodt & Müller-Rutz 1914: 250, Holik 1941: 746, Bertaccini & Fiumi 1999).

Das auch in der Schweiz vorkommende Alpen-Widderchen *Z. exulans* (HOHENWARTH, 1792) (Abb. 15) gehört zu den oreotundralen Faunenelementen, welche Gebiete besiedeln, die als Folge klimatischer Bedingungen waldfrei geblieben sind. Dazu beigetragen haben insbesondere relativ tiefe mittlere Jahrestemperaturen, wie sie in Gebirgslagen und in hohen Breitengraden vorherrschen, sowie Niederschlagsarmut. Die in den Alpen weit verbreitete *Z. exulans* tritt dabei in der Regel oberhalb der Baumgrenze auf und wurde in der Schweiz bis in eine Höhe von 3300 m (Bergstation Corvatsch GR) beobachtet. Sie ist ausser in den Alpen in anderen Gebirgen Europas und Zentralasiens sowie in Schottland und Skandinavien verbreitet, wobei das Areal grosse Verbreitungslücken aufweist. Auffallend ist dabei in Mitteleuropa die sehr breite «Auslöschungszone», die das Norddeutsche Tiefland, Dänemark und Südskandinavien umfasst. Eine weitere (weniger breit ausgeprägte) Auslöschungszone befindet sich zwischen dem Westrand des Alpenbogens und den Pyrenäen (Lepidopterologen-Arbeitsgruppe 1997: 13; 345; Naumann & al. 1999: 246).

Die disjunkte Verbreitung von *Z. exulans* kann damit erklärt werden, dass während des Eiszeitalters als Folge der Abkühlung Arten aus dem Oreal begünstigt wurden und eine grossräumige Arealerweiterung erfolgte. Nach dem Ausklingen der Würmkaltzeit erfolgte eine Erwärmung, die während des Atlantikums vor etwa 8'000–4'500 Jahren ein vorläufiges Maximum erreichte, so dass sich *Z. exulans* nur noch in höheren Lagen oberhalb der Baumgrenze sowie in der arktischen Tundra Europas halten konnte.

Gemäss neueren Untersuchungen war *Z. exulans* während der Würmkaltzeit kontinuierlich zwischen den Alpen und den Pyrenäen verbreitet (Schmitt & Hewitt 2004). Die nacheiszeitliche Erwärmung führte danach zu einer Verbreitungslücke, so dass zwischen den Populationen der Alpen und der Pyrenäen eine nachweisbare genetische Differenzierung erfolgte.

Im Gegensatz zu *Z. exulans* sind von der Glasflüglerart *Synanthedon aurivillii* (LAMPA, 1883) (Sesiidae) in der Schweiz zurzeit insgesamt nur drei Fundorte aus den Kantonen Wallis und Graubünden bekannt. Wie *Z. exulans* ist auch *S. aurivillii* ein oretundrales Faunenelement mit einem ausgesprochen disjunkten Areal, wobei die Herkunft der Art in der Schweiz unbestimmt ist (Spatenka & al. 1999: 133, Lepidopterologen-Arbeitsgruppe 2000: 176, Schmid 2007: 28. In den drei aufgeführten Arbeiten wird *S. aurivillii* unter *Synanthedon polaris* (STAUDINGER, 1877) aufgeführt. Die beiden Taxa sind jedoch nicht konspezifisch).

Aufsammlungen von Bodenarthropoden in einer Blockschutthalde im Gletscherkessel «Präg» (Feldberggebiet, Schwarzwald, Deutschland) haben 1997 zur Entdeckung der Laufkäferart *Nebria praegensis* HUBER & MOLENDA 2004 (Coleoptera, Carabidae) geführt, die der alpinen Untergattung *Nebriola* zugeordnet und als Glazialrelikt betrachtet wird. Wie dieses Beispiel zeigt, könnten auch ehemals am nördlichen Eisrand der Alpen gelegene Gebiete als Refugien für alpin verbreitete Arten eine Rolle gespielt haben. Dabei ist allerdings zu beachten, dass der Feldberg vor etwa 12'000 Jahren vergletschert und womöglich deshalb ein Refugium für kälteliebende Arten gewesen ist (Huber & Molen da 2004). Neben Refugialräumen auf der Iberischen Halbinsel, am Alpensüdrand und auf der Balkanhalbinsel könnten auch bedeutend nördlicher gelegene Refugialräume wie z. B. tief eingeschnittene Täler existiert haben (Schmitt & Varga 2012). So scheint der Blattkäfer *Gonioctena intermedia* (HELLIESEN, 1913) die letzte Kaltzeit in Norwegen und im nördlichen Teil Zentraleuropas zusammen mit den Nährpflanzen *Prunus padus* (Traubenkirsche) und *Sorbus aucuparia* (Vogelbeerbaum) in nächster Nähe zu den Eismassen überdauert zu haben (Quinzin & al. 2017). Interessanterweise erwähnt Reiss bereits 1953 die Bedeutung von skandinavischen Refugialräumen und hält Folgendes fest: «Nach neueren schwedischen Untersuchungen fossiler Funde ist es wahrscheinlich, dass der grössere Teil der skandinavischen Flora, insbesondere die alpinen Pflanzen, während der Würmeiszeit, wahrscheinlich aber während aller Eiszeiten, nicht aus Skandinavien verdrängt war, sondern in mehreren Refugien überdauerte. Von diesem Gebiet hatte man bisher angenommen, dass zumindest alle Gefässpflanzen noch während der letzten Eiszeit aus ihm verdrängt waren.» (Reiss 1953c: 262).



Abb. 16. Historische Flugaufnahme (1934) der Julierpassstrasse (Foto: Walter Mittelholzer, e-pics ETHZ).

## Viele Wege führen in die Schweiz

Aus der Untersuchung rezenter Verbreitungsmuster von Pflanzen und Insekten können auch Rückschlüsse auf mögliche nacheiszeitliche Einwanderungsrouten gezogen werden. So sind im Kanton Wallis bisher über 180 Blattlausarten (Homoptera, Aphidinae) nachgewiesen worden, von denen mindestens 40 Arten in xerothermen Gebieten vorkommen. Da nach dem Abschmelzen der Eismassen die Waldgrenze vorübergehend durchschnittlich mehr als 400 m höher lag als heute, vermochten einwandernde Arten vermutlich auch eisfrei gewordene Übergänge im Osten wie z.B. den Brenner- und Reschenpass (Österreich) oder im Südwesten wie den Col du Petit Saint-Bernard (Frankreich) zu überqueren (Jörg & Lampel 1988).

Vor etwa 14'000 Jahren waren inneralpine Pässe wie der Simplonpass (VS) und der Julierpass (GR) (Abb. 16) bereits eisfrei und aus wohl dem gleichen Grund spielte der Malojapass GR im Rahmen der Besiedlung des Oberengadins durch bestimmte Heuschreckenarten aus westlicher Richtung eine wichtige Rolle (Nadig 1971, Schlüchter 2005).

In Zusammenhang mit einer neueren, umfassenden Untersuchung über die Verbreitung verschiedener Schmetterlingsarten im Kanton Graubünden werden verschiedene (hypothetische) Einwanderungswege diskutiert (Schmid 2007). Demnach könnte beispielsweise das Vorkommen von *Zygaena romeo* im Bergell sowie im unteren Teil des Puschlavs damit erklärt werden, dass die nacheiszeit-

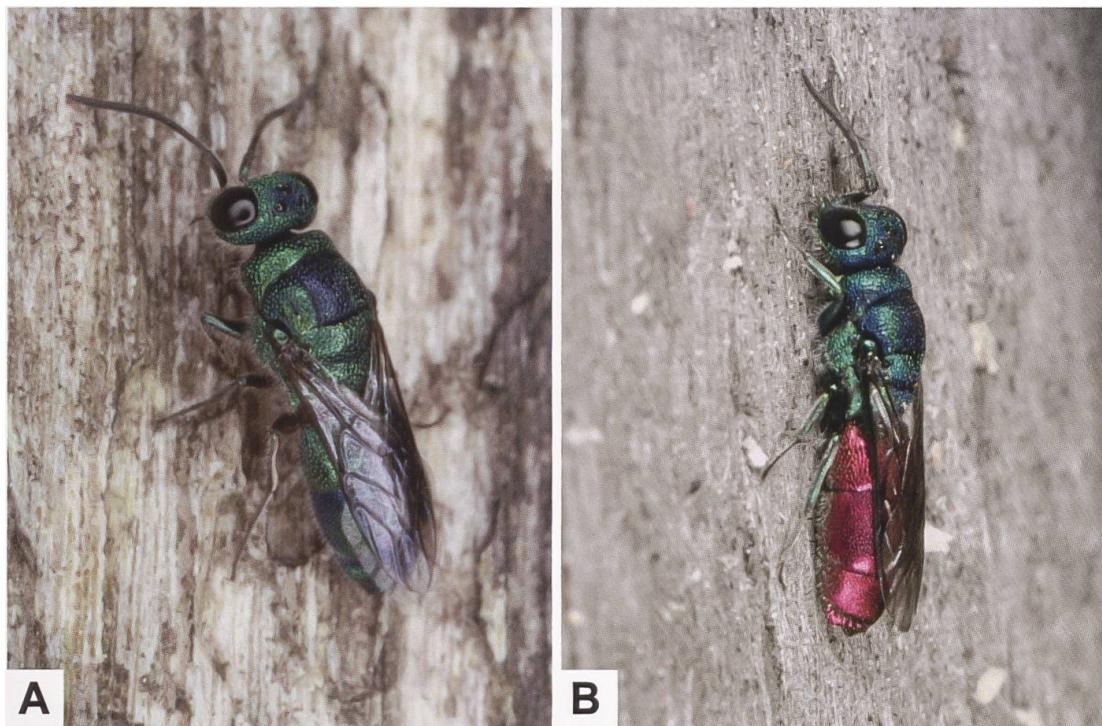


Abb. 17. Zwei in der Schweiz vorkommende Goldwespenarten: *Chrysis cyanea* LINNAEUS, 1761 (A: Burghof Ossingen ZH) und *C. ignita* ?ssp. (B: Agasul ZH) (Fotos: A. Krebs, Albert-Krebs-Archiv ETHZ).

liche Einwanderung aus Süden über die «Comerseefurche» und dem Veltlin entlang erfolgt ist. Ebenso denkbar ist eine Ausbreitung entlang süd- bis südostexponierter Hänge, da dort der Abschmelzvorgang intensiver gewesen sein dürfte.

Im Gegensatz dazu scheinen die beiden Bläulingsarten *Aricia nicias* (MEIGEN, 1830) und *Polyommatus escheri* (HÜBNER, 1823) im Kanton Graubünden das Münstertal sowie das Engadin (*A. nicias*) bzw. das Churer Rheintal und das Domleschg (*P. escheri*) aus süd- oder nordöstlicher Richtung über den Vinschgau (Vintschgau, Val Venosta, Italien) bzw. das Nordtiroler Inntal (Österreich) erreicht zu haben (Schmid 2007). Beide Arten sind auch aus dem Wallis bekannt, wobei *P. escheri* (wie auch *Z. romeo*) ebenfalls von der Simplon Südseite gemeldet sind. *A. nicias* dürfte mit Sicherheit aus Südwesten eingewandert sein, da die beiden in der Schweiz vorkommenden Unterarten sich vom Habitus her gut unterscheiden.

Von den zahlreichen, in der Schweiz vorkommenden Goldwespenarten (Hymenoptera, Chrysididae) (Abb. 17) wurden bisher über hundert Arten als zwischen- und nacheiszeitliche Einwanderer eingestuft, die aus den grossen nacheiszeitlichen Flusssenken wie z. B. der Rhone und der Donau eingewandert sein könnten (Lisenmaier 1997).

Im Vorwort zu seiner «Faune des Macro-Lépidoptères du Valais et des régions limitrophes» weist Favre (1899) anhand von Artenzahlen indirekt auf Paral-

lelen zwischen der Mannigfaltigkeit der Flora und der Artenvielfalt an Schmetterlingen hin. Vorbrot war sich dieses Zusammenhangs sicher bewusst, stellte er doch in der Einleitung zum ersten Band (Vorbrot 1911: XVIII) Folgendes fest: «In den Alpen finden wir die reichsten Florengebiete unseres Landes, und zwar zählen die Graubündner- und Walliser Alpen etwa 1800, die Glarner-, Berner- und Tessinalpen etwa 1400 Pflanzenarten. In den Alpen finden wir auch die reichlichste Schmetterlingsfauna, mindestens 1500 Arten sind in ihnen vertreten.»

Die rezente Verbreitung einer Pflanzenart wird durch zahlreiche ökologische Faktoren beeinflusst (Jenny-Lips 1948, Reisigl & Keller 1987). Dennoch ist jede Pflanzenart in ihrer Kombination von ökologischen Ansprüchen, dem Verbreitungsmuster sowie der Art der Fortpflanzung und Ausbreitung einzigartig. Der stetige Wissenszuwachs über die eiszeitliche Gletscherdynamik, Klimaveränderungen und nacheiszeitliche Besiedlungswellen eröffnet zusammen mit der Anwendung neuer molekulargenetischer Methoden die Möglichkeit, beispielsweise die Ausbreitung von Pflanzenarten in ihr rezentes Verbreitungsgebiet zu rekonstruieren und damit Verbreitungsmuster zu deuten (Stehlik & al. 2001). Aus diesem Grund könnten Ergebnisse künftiger pflanzengeographischer Untersuchungen auch bei der Interpretation von Verbreitungsmustern von Schmetterlingsarten vermehrt an Bedeutung gewinnen.

## **Vielfalt auf kleinem Raum**

1768 stellte der Universalgelehrte Albrecht von Haller in seinem der Schweizer Flora gewidmeten Werk «Historia Stirpium indigenarum Helvetiae inchoata» angesichts des grossen Reichtums an Alpenpflanzen Folgendes fest: «Helvetien bietet fast alle Regionen Europas, vom äussersten Lappland und selbst von Spitzbergen bis nach Spanien.» (Haller 1768) (Abb. 18–20) (Rübel 1917: 631, 632).

In der Region um Zermatt kommen sieben als weltweit selten eingestufte Pflanzenarten vor, welche alle Endemiten der Penninischen Alpen sind. Zu ihnen zählt auch die Schnee-Edelraute (*Artemisia nivalis*), welche weltweit bisher ausschliesslich auf dem Unter- und Oberrothorn östlich von Zermatt nachgewiesen worden ist. Die Hauptfundstelle liegt auf etwa 3400 m ü. M. im Gipfelbereich des Oberrothorns an den schwer zugänglichen Felsabstürzen zur Täschalp. Zwei weitere Fundorte im Zentralwallis gelten als fraglich.

Obwohl die Schweiz nur 0.4 % der Fläche Europas beansprucht, beherbergt sie mit etwa 3000 Blüten- und Farnpflanzen aber über 20 % der europäischen Pflanzenarten, deren Verbreitung in der Schweiz sowie auch im gesamten

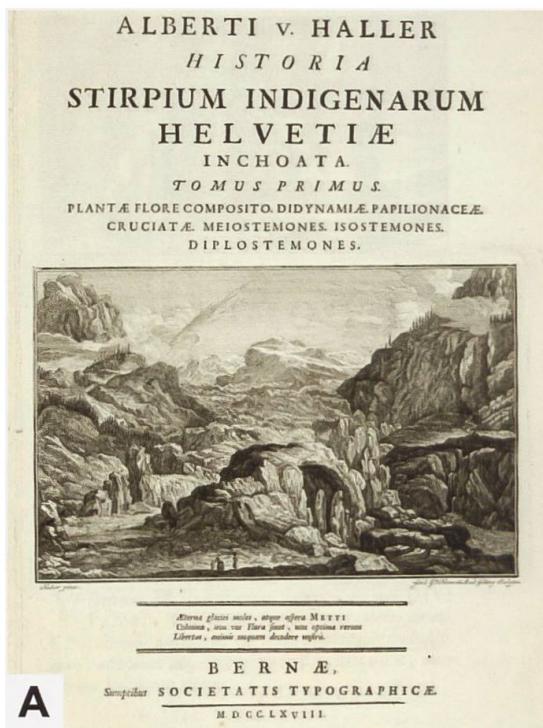


Abb. 18. Titelblatt des ersten Bandes des Werkes «Historia Stirpium indigenarum Helvetiae inchoata» von Albrecht v. Haller (A) und Hallers Kuhschelle (B: *Pulsatilla halleri*; Zermatt, Gornergrat/Riffelberg. Foto: E. Gubler).

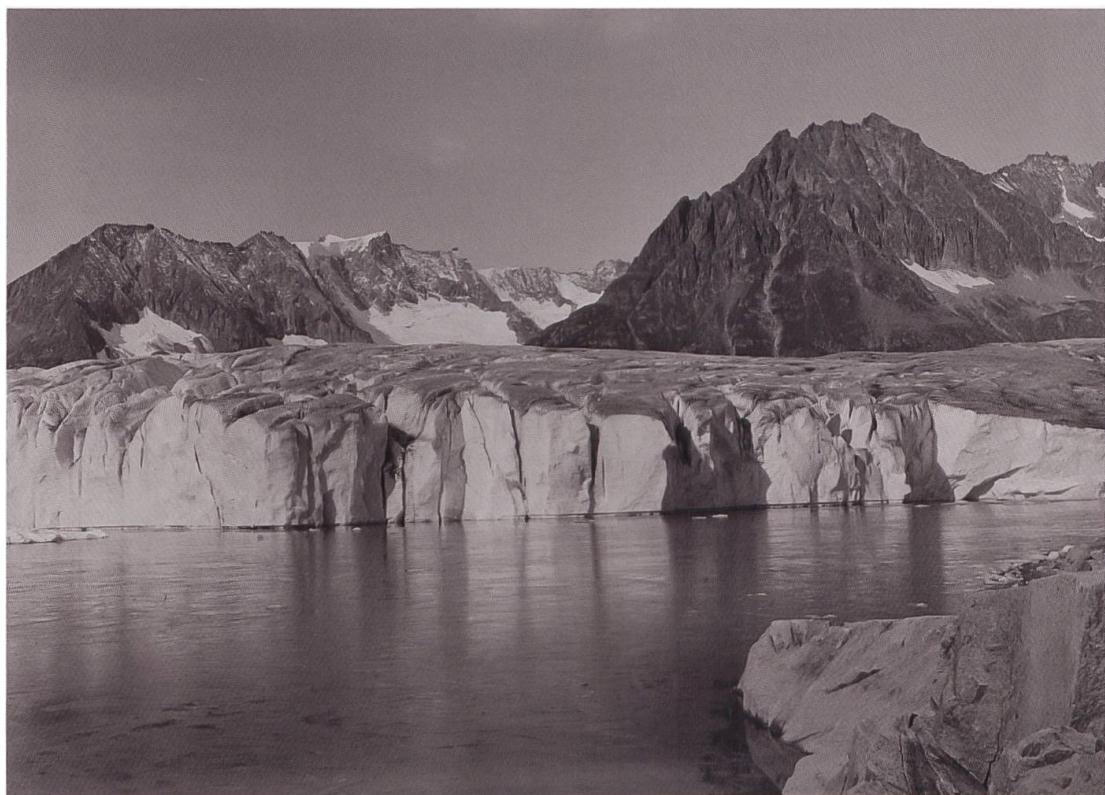


Abb. 19. An arktische Landschaften erinnernde historische Aufnahme (1908) des Eisrandes des Aletschgletschers am Märjelensee (Foto: O. Lütschg, e-pics ETHZ).



**Abb. 20. Nur etwa 10 km (Luftlinie) vom Märjelensee entfernt: Ausschnitt aus der Walliser Felsensteppe bei Mörel am Eingang zum Goms (Foto: A. Krebs, Albert-Krebs-Archiv ETHZ).**

Alpenbogen hervorragend dokumentiert ist (Becherer 1972, Welten & Sutter 1982, Lauber & Wagner 1996, Aeschimann & al. 2004).

Die Vielfalt der heutigen Alpenflora (Abb. 21–23) liegt im Artenreichtum vor Einsetzen des Eiszeitalters sowie in der Vegetationsgeschichte begründet. Zum tertiären Grundstock der Alpenflora gehören zahlreiche Pflanzenarten aus verschiedenen Familien und Gattungen, die aus anderen Erdregionen in den damals noch jungen Alpenraum eingewandert sind und deren Lebensbedingungen sich gegen Ende des Tertiärs vor etwa zwei Millionen Jahren mit dem Beginn des Eiszeitalters verschlechtert hatten. Zu diesen Arten gehören Vertreter aus Hochsteppen und Hochgebirgen Zentral- und Ostasiens, wie etwa das Edelweiss (*Leontopodium alpinum* [Asteraceae]) (Abb. 24), der Himmelsherold (*Eritrichium nanum* [Boraginaceae]) (Abb. 8) sowie beinahe alle Primelarten (Primulaceae). Andere Arten stammen aus der Arktis Europas und Asiens, aus dem Mittelmeergebiet sowie aus Nordafrika, wie beispielsweise die Buchsblättrige Kreuzblume (*Polygala chamaebuxus* [Polygalaceae]). Im mitteleuropäisch-alpinen Raum selbst scheinen sich nur wenige Gattungen bzw. Arten, wie etwa die Alpenglöckchenarten aus der Gattung *Soldanella* (Primulaceae) entwickelt zu haben (Hess 2001) (Abb. 24).

Wie von Haller haben auch andere die Besonderheit der Schweiz oder bestimmter Regionen erkannt. So schreibt Vorbrot in der Einleitung zum ersten Band (Vorbrot 1911: XV) über die Schmetterlinge der Schweiz: «Die Schweiz ist ein kleines Land, das aber eine Welt von Gegensätzen in sich vereinigt, wie sie kein anderes Land in Europa auf so geringem Raum aufzuweisen vermag.».



**Abb. 21.** Ausschnitt aus der Walliser Felsensteppe bei Zeneggen (A). Diese ist Teil der inneralpinen Trockenvegetation und zeichnet sich durch floristische Besonderheiten wie Gewöhnliches Federgras (*Stipa pennata*) (B) und Rispige Flockenblume (*Centaurea paniculata* aggr.) (C) aus (Fotos: A. Krebs, Albert-Krebs-Archiv ETHZ).

Wohl auch in Anbetracht der wachsenden Sorge um die Bedrohung der Artenvielfalt der Schmetterlinge wurden zwischen 1993 und 1999 in allen grossen Nachbarstaaten der Schweiz Verbreitungslisten bzw. Landesfaunen publiziert (Sauter & Whitebread 2005: 104; SwissLepTeam 2010).

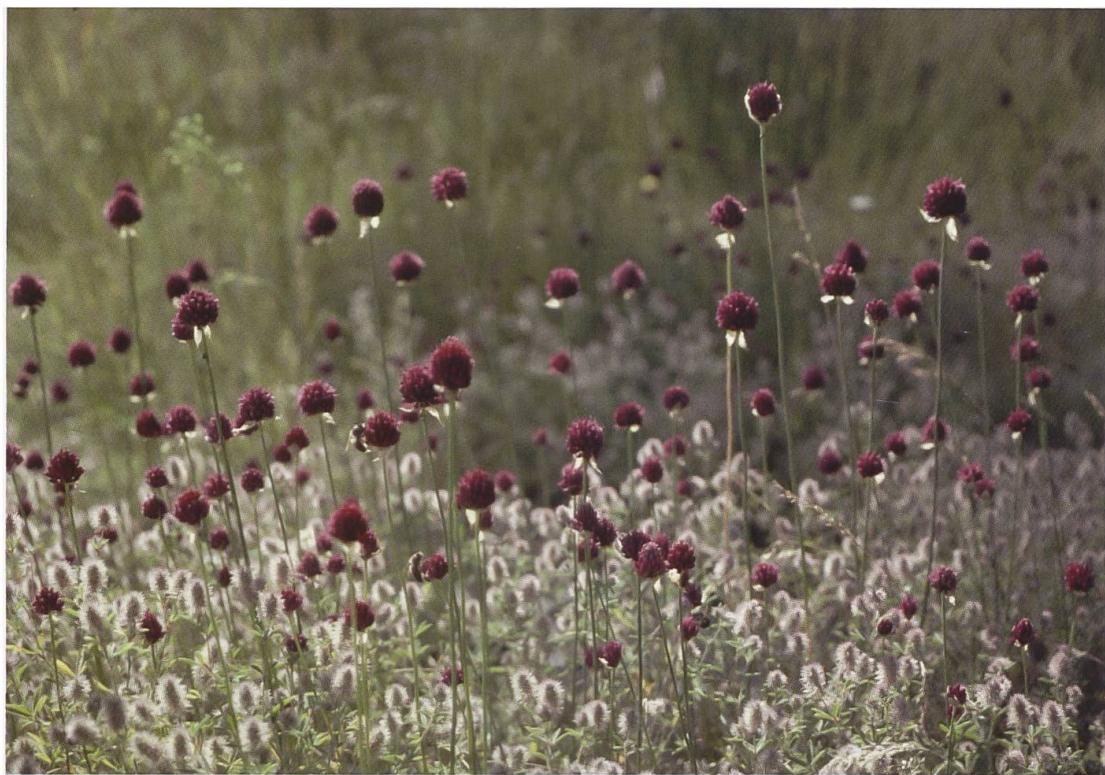


Abb. 22. Kugelköpfiger Lauch (*Allium sphaerocephalon*), ein weiterer Bewohner der Walliser Felsensteppe (Foto: A. Krebs, Albert-Krebs-Archiv ETHZ).

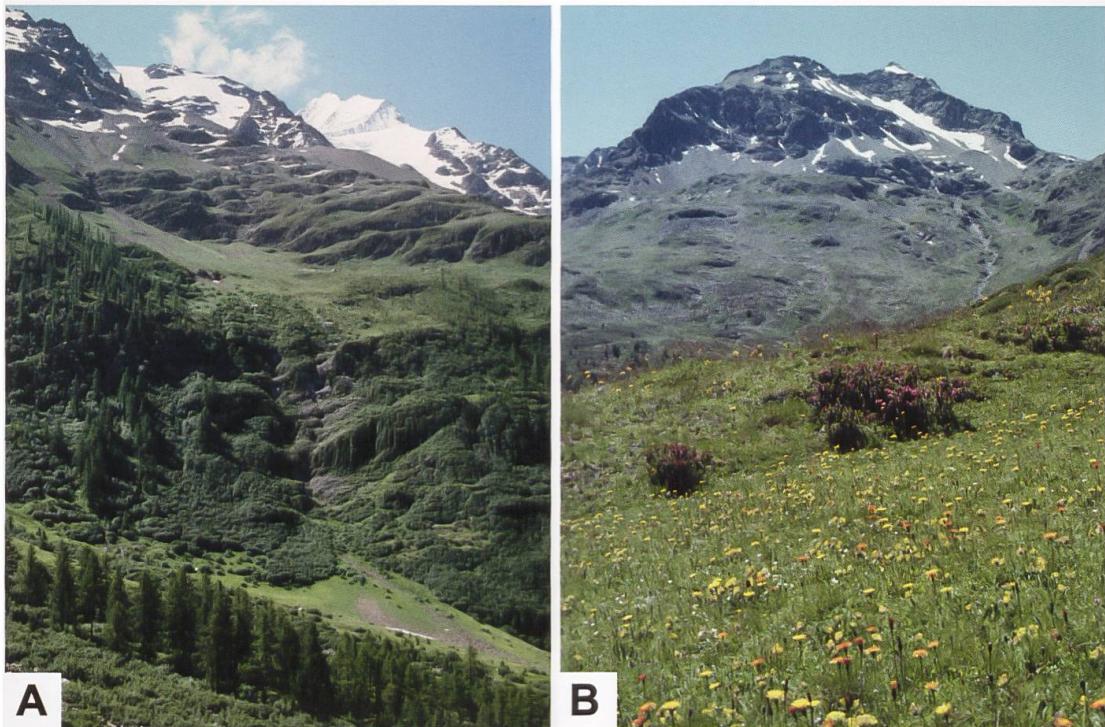
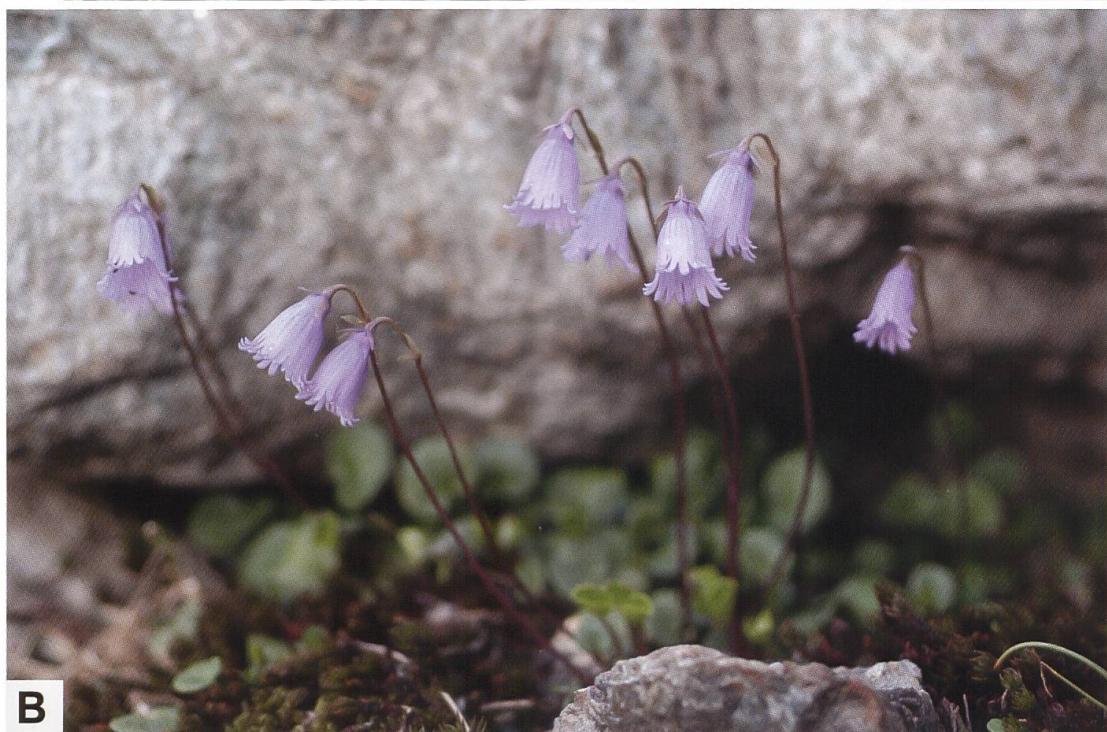


Abb. 23. Im Bereich der alpinen Stufe finden sich vielerorts noch intakte Lebensräume, deren Existenz aber teilweise durch die Beweidung mit Schafen sowie Wintersportanlagen gefährdet sein kann. Andererseits hat eine Aufgabe der Alpwirtschaft ebenso negative Folgen: So sind vielerorts noch vor kurzer Zeit offene Flächen teilweise oder vollständig mit Grünerlen überwachsen (A: Lötschental VS; B: Val da Fain GR. Fotos: A. Krebs, Albert-Krebs-Archiv ETHZ).



A



B

Abb. 24. Edelweiss (*Leontopodium alpinum*) (A) und Kleines Alpenglöckchen (*Soldanella pusilla*) (B) (A: Schweiz, St. Moritz/Corviglia GR. B: Schweiz, Berninapass GR. Fotos: E. Gubler).

Setzt man dabei die Artenzahl (A) mit der Landesfläche (F; Einheit:  $\text{km}^2$ ) in Beziehung, ergibt sich mit dem von Efetov (2005: 93) vorgeschlagenen «Biodiversitätskoeffizienten» (D) folgendes Bild:

**Tab. 1. Biodiversitätskoeffizient einiger europäischer Länder.**

Land	Artenzahl A	Landesfläche F (km <sup>2</sup> )	Biodiversitätskoeffizient D
Deutschland	3602	356800	1009
Frankreich	5111	551200	927
Italien	5069	301200	1683
Österreich	3963	83800	4729
Schweiz	>3700	41300	>8959

Dabei ist  $D = (A / F) \times 105$ , wobei der Quotient A/F der durchschnittlichen Artendichte (Einheit: Anzahl Arten/km<sup>2</sup>) entspricht.

Der Biodiversitätskoeffizient wird üblicherweise ohne Einheit angegeben. Da die Funddaten in der Regel von Art zu Art eine grosse zeitliche Streuung aufweisen, ist anzunehmen, dass die jeweilige aktuelle Artenzahl mit denjenigen aus Verbreitungs- und Inventarlisten nur annähernd übereinstimmt. Ein Grund dafür könnten zwischenzeitlich eingetretene, anthropogen oder natürlich bedingte Veränderungen in der Artenzusammensetzung sein. Dennoch sind die Artendichte und der Biodiversitätskoeffizient wichtige Vergleichsgrößen. Die Schweiz weist dabei mit > 3700 Arten (Stand Ende 2020) im Vergleich zu den Nachbarstaaten mit Abstand die grösste durchschnittliche Artendichte bzw. den grössten Biodiversitätskoeffizienten auf.

## Der Südrand des Alpenbogens

Das am Südrand des Alpenbogens gelegene Département der Alpes-Maritimes beherbergt etwa 2100 Arten von Farn- und Blütenpflanzen. Davon sind etwa 120 Arten Endemiten, welche rund 30% aller endemischen Pflanzen im Alpenbogen umfassen (Abb. 25). Hinsichtlich der Anzahl der Endemiten bilden die Alpes-Maritimes zusammen mit den Ligurischen Alpen eines der vier bedeutendsten Mannigfaltigkeitszentren am südlichen Ende des Alpenbogens. Während der Würmkaltzeit waren die Alpes-Maritimes teilweise eisbedeckt, während die Ligurischen Alpen eisfrei blieben und so als Rückzugsgebiete für die aus dem eisbedeckten Alpenbogen verdrängten Pflanzen dienten (Noble & Diadema 2011) (Abb. 6). Die Flora der Alpes-Maritimes wurde erstmals vom Schweizer Botaniker Emile Burnat umfassend erforscht und in einem siebenbändigen Werk im Zeitraum von 1892–1931 veröffentlicht. Burnat arbeitete am Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, wo auch sein umfangreiches Herbar aufbewahrt wird.

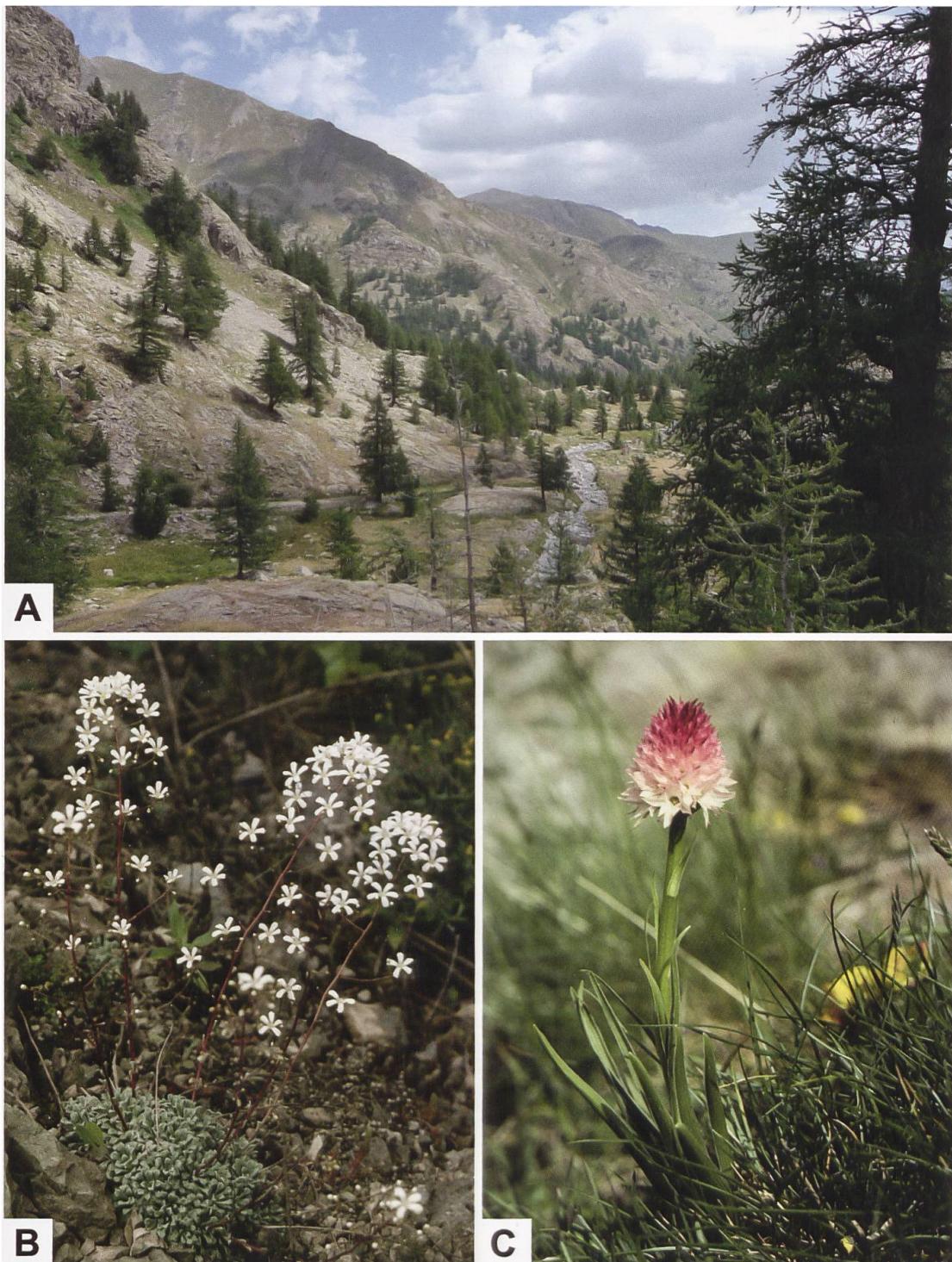


Abb. 25. Vallée de la Valmasque im Parc national du Mercantour (A: Alpes-Maritimes, Alpes-de-Haute-Provence. Foto: M. Schneider). Während Löffelblättriger Steinbrech (*Saxifraga cochlearis*) (B: Gorges de Saorge) ein Endemit der Alpes-Maritimes ist, kommt Cornelias Kohlröschen (*Gymnadenia nigra corneliana* bzw. *Nigritella nigra corneliana*) (C: Madone de Fenestre, Saint-Martin-Vésubie) auch ausserhalb des Départements Alpes-Maritimes vor (Fotos B: A. Krebs, Albert-Krebs-Archiv ETHZ. C: R. Reinhard, e-pics ETHZ).



Abb. 26. Die Seealpen-Lilie (*Lilium pomponium*) kommt in Ligurien und in den Départements Var, Alpes-Maritimes und Alpes-de-Haute-Provence vor (Fotos: Alpes-Maritimes, Villefranche-sur-Mer; A. Krebs, Albert-Krebs-Archiv ETHZ).

## Eine Besonderheit am Südrand des Alpenbogens – Litoralmelanismus

Parallel zum Vorkommen endemischer Pflanzen treten im Küstenbereich der Alpes-Maritimes und der Ligurischen Alpen mehrere *Zygaena*-Arten auf, die auffallend verdunkelte Phänotypen bilden (Abb. 29). Die als «Litoralmelanismus» bezeichnete Erscheinung umfasst die Ausdehnung der schwarzen Zeichnungselemente sowie die Verkleinerung der roten Flecken (insbesondere Fleck 6) auf den Vorderflügeln. Parallel dazu ist der Hinterflügelrand stark verbreitert oder derart ausgebildet, dass die Hinterflügel beinahe oder vollständig schwarz gefärbt sind. Da sich das gehäufte Vorkommen melanistischer Phänotypen auf ein geografisch eng begrenztes Gebiet der Alpes-Maritimes und der Ligurischen Küste beschränkt, ist anzunehmen, dass dieses Gebiet während der Würmkaltzeit wie für viele Pflanzen auch für bestimmte *Zygaena*-Arten ein Rückzugsgebiet war (Hofmann & Tremewan 2017).



Abb. 27. Ausschnitt der Trockenvegetation am Col de l'Espigoulier (Frankreich, Bouches-du-Rhône). Foto: A. Krebs, Albert-Krebs-Archiv ETHZ).

## Der Ostrand des Alpenbogens – Tor zum Pannonicum

Der Alpenbogen erreicht an seinem östlichen Ende die Gegend von Wien, an welche sich östlich davon die Pannonische Florenprovinz anschliesst. Diese umfasst u. a. das Wein- und das östliche Waldviertel, das Marchfeld, das Wiener Becken und einen Teil des Leithagebirges. Für die Pannonische Florenprovinz in Österreich sind Habitate wie Flaumeichenwälder, Saumgesellschaften, Wiesen-, Rasen- und Substratsteppen wie z. B. Schotter- und Lösssteppen kennzeichnend. Bedingt durch die Vielzahl verschiedener Lebensräume ist die Flora entsprechend vielfältig. So sind aus dem Gebiet des Eichkogels südlich von Mödling über 500 Pflanzenarten bekannt, welche u. a. aus pontisch-pannonischen, sarmatischen, illyrischen und submediterranen Pflanzengesellschaften stammen (Kusel 2006).

In der Gegend um Wien verläuft für *Zygaena laeta* (HÜBNER, 1790) und *Z. punctum* OCHSENHEIMER, 1808 ein Teil der westlichen Arealgrenze. Gleches gilt auch für *Z. brizae* (ESPER, 1808), welche eigenartigerweise zudem einen vollständig isolierten Vorposten am südlichen Ende des Alpenbogens besitzt. Die Ausdehnung des Gesamtareals der drei Arten ist vergleichbar, wobei allerdings *Z. punctum* auch auf der Apenninenhalbinsel sowie auf Sizilien vorkommt.

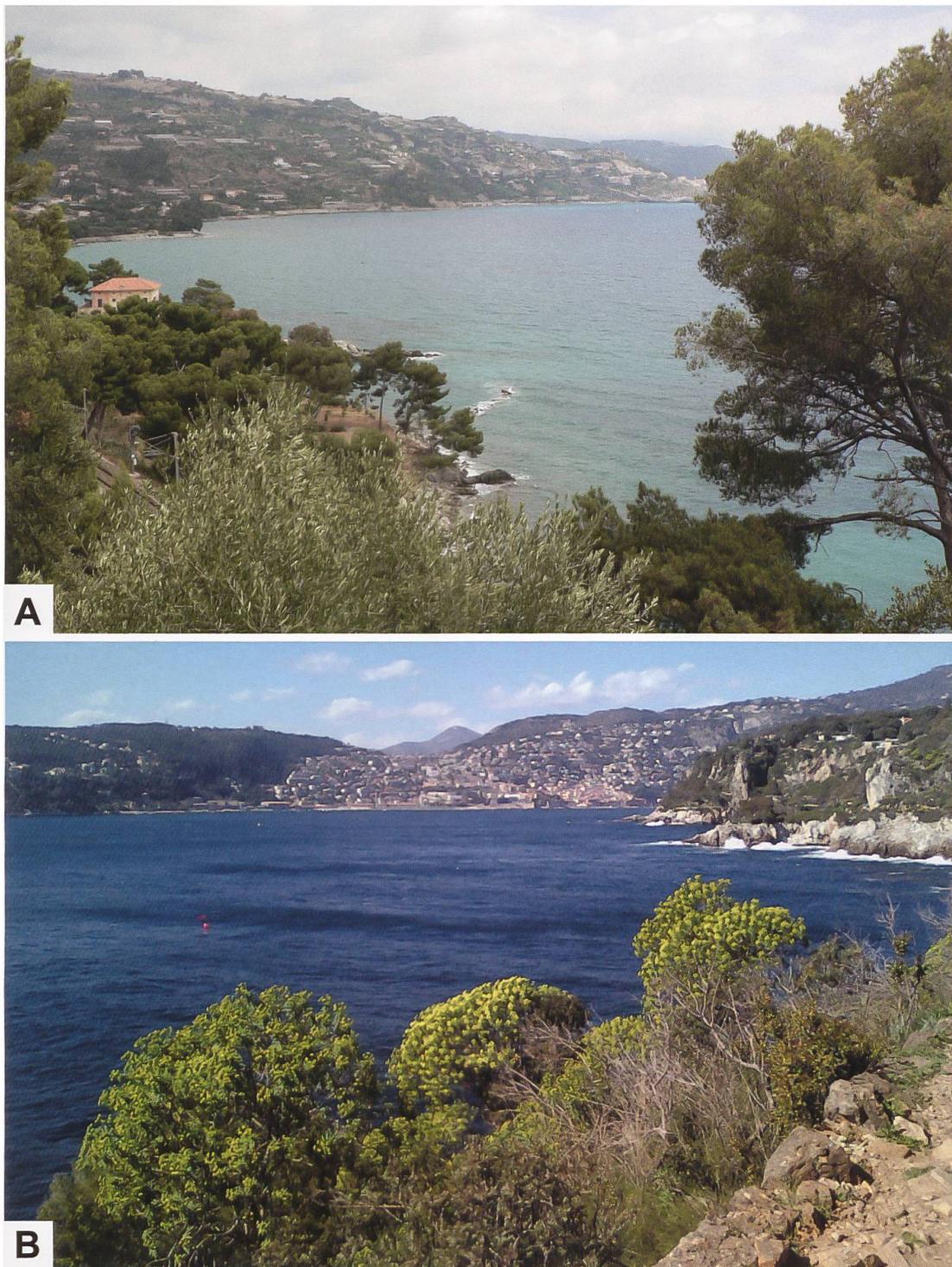
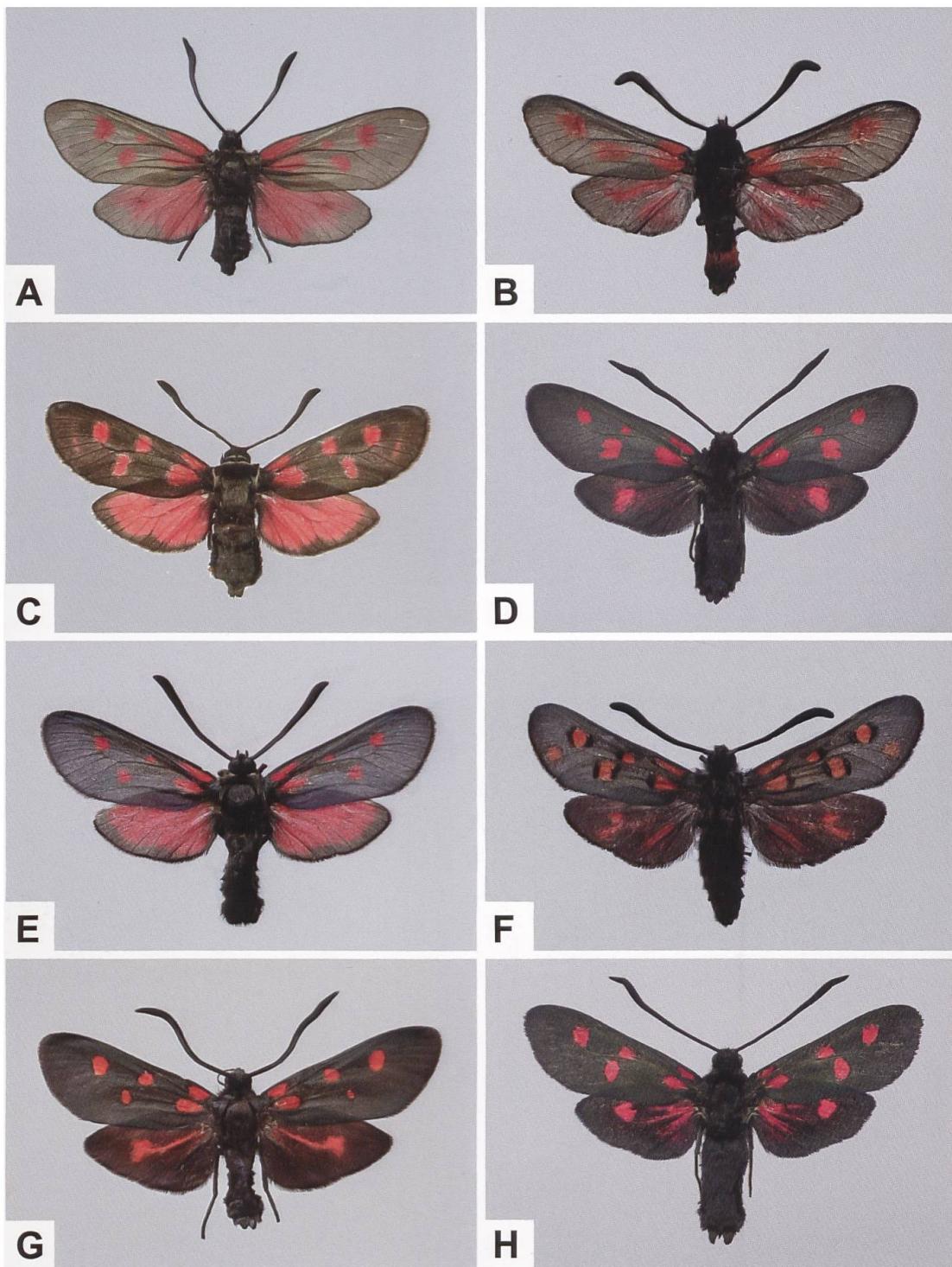


Abb. 28. Ausschnitt der Riviera di Ponente bei Ventimiglia an der Ligurischen Küste (A) sowie der Corniches de la Riviera (B: Französische Riviera; St-Jean-Cap-Ferrat. Im Vordergrund Bestand der Palisaden-Wolfsmilch (*Euphorbia characias*) (Fotos A: F. A. Locati. B: Bildautor unbekannt).

Südlich von Oberweiden (Bezirk Gänserndorf, Niederösterreich) befinden sich die «Sandberge», welche zu den bedeutendsten Trockenrasengebieten Österreichs gehören (Abb. 30). Die Dünen- und Flugsandgebiete bestehen aus pleistozärem Flugsand, der während der letzten Kaltzeit und dem nachfolgen-



**Abb. 29. Beispiele melanistischer Unterarten aus dem Mittelmeerraum: *Zygaena cynarae valletensis* REISS, 1958 (A: Frankreich, Alpes-Maritimes, Cannes); *Z. sarpedon leuzensis* DUJARDIN, 1956 (B: Frankreich, Alpes-Maritimes, Nice); *Z. carniolica roccii* VERITY, 1920 (C: Italien, Liguria, Genova); *Z. viciae italica* CARADJA, 1895 (D: Italien, Liguria, Alta Valle Scrivia); *Z. loti wagneri* MILLIÈRE, 1885 (E: Frankreich, Alpes-Maritimes, La Turbie); *Z. rhadamanthus stygia* BURGEFF, 1914 (F: Frankreich, Alpes-Maritimes, Mt. Pacanaglia); *Z. transalpina collina* BURGEFF, 1926 (G: Italien, Latium, Monti Aurunci; NMBE) und *Z. filipendulae gigantea* ROCCHI, 1913 (H: Italien, Liguria, Alta Valle Scrivia).**



**Abb. 30. Ausschnitt der Sandberge bei Oberweiden (Niederösterreich. Foto: S. Lefnaer).**



**Abb. 31. Sand-Lotwurz (*Onosma arenaria*), ein Endemit aus dem Pannonicum (Leithagebirge, Hackelsberg. Foto: J. Weinzettl).**

den Holozän aus ausgedehnten Sand- und Kiesbänken von Flüssen wie der Donau abgelagert worden ist. Dabei entstanden Binnendünen, auf denen sich allmählich eine dichtere Vegetationsdecke bilden konnte, welche zu einer Stabilisierung der Dünen führte. Die Sandberge bestehen aus primären, artenreichen Sand-Steppenrasen und beherbergen zahlreiche floristische Kostbarkeiten wie



Abb. 32. Gross-Küchenschelle (*Pulsatilla grandis*), ein Endemit aus dem Pannnikum (Leithagebirge, Hackelsberg. Foto: J. Weinzettl).

die Sand-Lotwurz (Abb. 31), die Gross-Küchenschelle (Abb. 32), die Späte Federnelke, das Rispige Gipskraut und die Sand-Strohblume (Abb. 33).

Die Insektenfauna ist besonders reichhaltig, wobei in erster Linie seltene Wildbienen- und Grabwespenarten wie *Colletes fodiens* (GEOFFROY, 1785) oder *Bembecinus tridens* (FABRICIUS, 1781) (Abb. 34) auftreten, die auch in der Schweiz vorkommen. Die Sandberge sind ebenfalls Lebensraum von *Z. laeta* und *Z. punctum*.

## Anmerkungen

1. Das geologische Zeitalter der Erdneuzeit (Känozoikum) wurde bis vor wenigen Jahren in die beiden Abschnitte Tertiär und Quartär unterteilt. Diese Unterteilung gilt als überholt und stattdessen werden gemäss der Geologic Time Scale 2004 der International Commission on Stratigraphy (ICS) die Begriffe «Paläogen» (mit einer weiteren Unterteilung in die Abschnitte Paläozän, Eozän und Oligozän) und «Neogen» (mit einer weiteren Unterteilung in die Abschnitte Miozän, Pliozän, Pleistozän und Holozän) verwendet. Da der Begriff «Tertiär» und daraus abgeleitete Begriffe auch in der neueren Literatur weiterhin verwendet werden, wurden diese im vorhergehenden Text beibehalten.
2. Mit dem Begriff «Diluvialzeiten» ist hier wohl der erdgeschichtliche Abschnitt des Eiszeitalters bis in die jüngere Vergangenheit gemeint. Der Begriff «Diluvium» wurde später durch die Bezeichnung «Pleistozän» ersetzt (Gellert 1990: 5) und entspricht gemäss der Geologic Time Scale 2004 nun dem Zeitraum,



Abb. 33. Späte Federnelke (A: *Dianthus serotinus*; Sandberge Oberweiden), Rispiges Gipskraut (B: *Gypsophila paniculata*; Niederösterreich, Tresdorf) und Sand-Strohblume (C: *Helichrysum arenarium*; Sandberge Oberweiden. Fotos: S. Lefnaer). In Brandenburg ist *H. arenarium* die Raupennährpflanze von *Jordanita chloros* (HÜBNER, [1813]).

welcher vier grosse Kalt- und drei Warmzeiten umfasst. Der anschliessende Zeitraum, der die geologische Gegenwart seit etwa 11'000 Jahren abdeckt, wird als Holozän bezeichnet.

3. Die aus dem Randecker Maar (Schwäbische Alb, Baden-Württemberg, Deutschland) stammenden Fossilfunde der beiden Arten «*Zygaena*» *miocaea-*

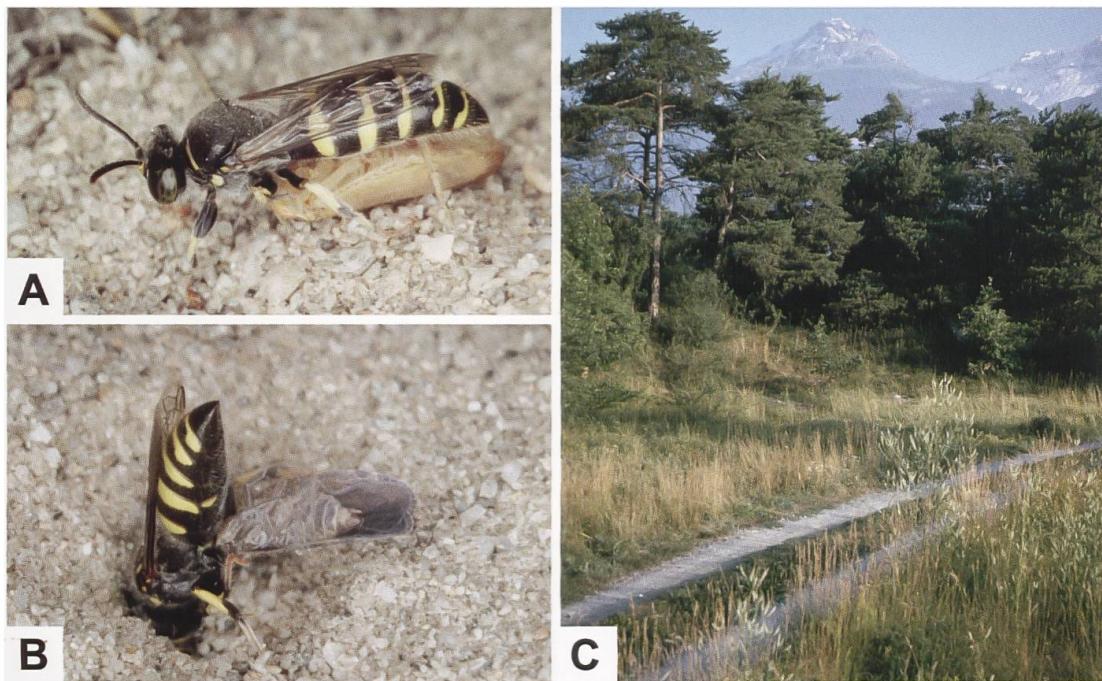


Abb. 34. *Bembeccinus tridens* (A, B) und Lebensraum im Pfynwald (C) (Fotos: A. Krebs, Albert-Krebs-Archiv ETHZ). Der im Mittelwallis zwischen Susten und Siders/Sierre gelegene Pfynwald gehört zu den grössten zusammenhängenden Föhrenwäldern des Alpenraumes.



Abb. 35. *Neurosymploca oligocenica* FERNANDEZ-RUBIO & NEL, 2000, eine fossile Art aus der Unterfamilie Zygaeninae (Céreste, Alpes-de-Haute-Provence. Muséum national d'Histoire naturelle; MNHN F R25198. Foto: G. Doitneau).

*nica* REISS, 1936 und *Zygaenites controversialis* BURGEFF, 1951 werden dem Jungtertiär (Mittel- oder Ober-Miozän) zugeordnet. Die Funde belegen damit eindeutig die Existenz voreiszeitlich verbreiteter Arten aus der Unterfamilie Zygaeninae (Reiss 1950: 97; Hofmann 1994: 196). Auch aus dem Oligozän sind eindeutige Vertreter der Zygaeninae belegt (Abb. 35).



Abb. 36. Auch ältere Werke sind nach wie vor wertvolle Informationsquellen: A: Ernst, J. J. & Engramelle, J. L. F.: «Papillons d'Europe, peints d'après Nature». B: Esper, E. J. C.: «Die Schmetterlinge in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen». C: Oberthür, C.: «Etudes d'Entomologie». D: Hübner, J.: «Geschichte europäischer Schmetterlinge» (Biodiversity Heritage Library).