

Die postglaziale Einwanderung der Tierwelt in die Schweiz

Autor(en): **Zschokke, F.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali**

Band (Jahr): **90 (1907)**

PDF erstellt am: **26.04.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-90154>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Die postglaziale Einwanderung der Tierwelt in die Schweiz

von

Prof. Dr. F. ZSCHOKKE (Basel).

Die Tierwelt der Schweiz trägt heute den Stempel der allgemein verbreiteten Fauna Mitteleuropas. Wald und Wiese, See und Teich beherbergen eine Tiergesellschaft, deren Wohnbezirk sich weit ausdehnt, und manche ihrer Vertreter führen mit Recht den Namen von Weltbürgern.

Aus diesem über weite Räume sich erstreckenden Meer einer beinahe kosmopolitischen Fauna aber, erheben sich, zerstreuten Inseln vergleichbar, engbegrenzte Bezirke kleiner Sonderfaunen. Oft handelt es um einzelne eingestreute Arten, oft aber auch um mehrere Formen, die zu einer Tiergesellschaft zusammengefügt, sich nach Herkunft, Bau und Lebensweise mehr oder weniger scharf abheben von der faunistischen Umgebung.

Solche Kolonien fristen ihr Leben gewöhnlich an Stellen von speziellen äußeren Bedingungen. Besonders begünstigen extreme Jahrestemperaturen, hohe oder tiefe, das Vorkommen dieser Fremdlinge. Aber auch die geologische Beschaffenheit und Geschichte des Ortes scheint für die Entstehung und Erhaltung der Inseln von nicht geringer Bedeutung zu sein. Es muten die fremdartigen Einsprengungen in die Tierwelt der Schweiz an, wie zurückgelassene Reste einer Vergangenheit von anderem klimatischem und geologischem Gepräge. Nach ihrer Zusammensetzung indessen, ihrem faunistischen Charakter,

gehen die heterogenen Einschlüsse in der Schweizerfauna weit auseinander.

Längst schon wandte sich die Aufmerksamkeit der Forscher und der Laien auf die nordischen und arktischen Elemente in unserer Tierwelt. Sie bevölkern die Burg der Hochalpen und den Norden Europas, um im Zwischengebiet zu fehlen, oder doch nur in vereinzelt Refugien von nordisch-glacialem Charakter, im kalten Quellwasser der deutschen Mittelgebirge, auf Dünen und in Mooren in weit auseinander gerissenen, kleinen Beständen aufzutreten.

Auf den Kämmen und an den Hängen der Alpen kehren die Schneehühner und Schneehasen Skandinaviens wieder; die lebendig gebärende Eidechse steigt auf einsam gelegene Firninseln, sie bevölkert in Zentraleuropa die Horste der Mittelgebirge und dringt, ihren Schwesterarten weit voraneilend, gegen den Nordpol vor.

Auch in dem großen Heer der landbewohnenden wirbellosen Tiere ist gewissermaßen die Erinnerung von früherem faunistischem Zusammenhang zwischen arktischem Norden und zentraleuropäischem Hochgebirge nicht erloschen. In Lappland, Skandinavien und Grönland leben die nächsten Verwandten hochalpiner Landschnecken; die Käfer des Oberengadins und des Wallis bevölkern Nordrußland und Skandinavien, und auf den Blütenkelchen der Alpenflora, auf den nordisch-alpinen Pflanzen glazialer Torfmoore und Moränen des Flachlandes, wiegen sich die Falter Nordsibiriens und der europäischen Arktis.

Neuere Beobachtungen haben das Bild faunistischer Konvergenz der weit auseinander liegenden Ländergebiete noch erweitert und vertieft. *Carl* weist auf den hochnordischen Charakter der meisten von ihm in der Schweiz gesammelten Springschwanz-Arten hin, und *Faes* fand unter den Tausendfüßern des Wallis eine Reihe sonst nur aus Norddeutschland, Schottland, Dänemark und Skandinavien bekannter Formen.

Vor allem aber brachte in jüngster Zeit das immer reger werdende Interesse an der Organismenwelt des Süßwassers, die immer sorgfältiger durchgeführte Durchsuchung von See, Teich, Fluß und Bach eine unerwartete Bereicherung unserer Kenntnisse über den Zusammenhang der Tierwelt des Nordens und der Schweiz. Was seit längerer Zeit für die Edelfische unserer Gewässer, die Forellen, Saiblinge, Felchen bekannt war, ihr nordischer Ursprung, scheint auch für die niedere aquatile Tierwelt zu gelten. Vier oder fünf Lokalitäten des uns umgebenden Süßwassers beherbergen heute noch Kolonien nordischer Tiere: die dunkle und kalte Tiefe der großen subalpinen Seebecken, die freien Wasserschichten, die dem Plankton zum Tummelplatz dienen, die mit reicher Hand durch das ganze Alpengebiet ausgestreuten Hochgebirgsseen, die das Schmelzwasser des Gletschers speist, der schäumende Gebirgsbach und die tief temperierte, unterirdische Wasserader.

Strudelwürmer, Wassermilben, niedere Krebse und wohl auch einige Borstenwürmer vertreten in den Tiefen des Leman, des Vierwaldstätter- und Neuenburgersees den Norden und seine Tierwelt. Schon liegen einige Anzeichen vor, daß das ganze Heer der von *Penard* im Grundschlamm entdeckten typischen Tiefenrhizopoden auch nordisch weite Verbreitung besitze.

Seit den in die neueste Zeit fallenden Untersuchungen *G. Burkhardts* in der Schweiz, *Steuers* in Oesterreich, *Wesenberg-Lunds* und *Sven Ekmans* in Dänemark und im skandinavischen Norden und Gebirge kann kaum noch ein Zweifel bestehen über die enge Zusammengehörigkeit der niederen Krebse der borealen Gebiete und der Gewässer Mitteleuropas, die einst unter dem Einfluß allgemeiner Vergletscherung standen. Das drückt sich in der Faunistik und Biologie so klar aus, daß *Ekman* mit vollem Recht die arktischen Gegenden und die Hochgebirge der nördlichen temperierten Zone in eine tiergeographische Region, die boreo-subglaziale, zusammenfaßt. Besonders die unge-

zählten Mengen freischwebender Krebse unserer Seen, die einen großen Teil des Planktons darstellen, sind nach ihrer Verwandtschaft und Lebensweise nordische Geschöpfe.

Im Gletschersee der Hochalpen, dessen Eisrinde nur für kurze Dauer sich löst, spielt sich unter arktischen Bedingungen polares Tierleben ab.

Extreme äußere Verhältnisse prägen dem schäumenden Gebirgsbach einen durchaus besonderen faunistischen Charakter auf. Kosmopoliten und Ubiquisten, die in den See in reicher Menge Einzug halten, meiden das tosende und stürzende Wasser. Der Wildbach bietet einer morphologisch und biologisch angepaßten und spezialisierten Tiergesellschaft Heimat. Zu seinen Bewohnern zählen, wie dies *Steinmann* zusammenstellt, eine Reihe nordischer Tiere. An Zahl von Arten stehen in dieser Schar die Wassermilben in erster Linie; es fehlen dem überfluteten Moos unserer Gießbäche aber auch nicht boreale Krebse und Würmer. Dabei verdient Beachtung, daß in den rasch fließenden Gewässern der Mittelgebirge auch hochalpine Arten ihren Wohnsitz aufschlagen, und daß sogar einige Tiere des Nordens und zugleich der großen und dunkeln Seetiefen das bewegte Wasser der Gebirgsbäche aufsuchen.

Der unterirdische Bachlauf endlich mit seiner nordischen Temperatur ist bereit, borealen Flüchtlingen Aufnahme zu gewähren. Soweit die noch dürftigen Untersuchungen Schlüsse gestatten, leben in den Höhlengewässern die Trümmer einer nordisch-glacialen Fauna.

So hätten wir Einblick in die Tatsache gewonnen, daß in die Fauna der Schweiz sich nordische Elemente einstreuen. Sie beleben in geschlossenerem Bestande terrestrisch das Hochgebirge; sie bilden inselartige Einsprengungen im Jura und Flachland, auf Torfmooren, vorzeitlichen Moränen und alten Gletscherböden, und sie drängen sich wie Verbannte zusammen im kalten Wasser der Seetiefen, der Gletscherweiher in den Alpen und des Sturzbaches.

Zu diesen nordisch-glacialen Tierinseln liefern das Gegenbild faunistische Oasen von der Sonne reichlich getroffener Südhänge. An solchen Halden, denen der Wald fehlt, und die sich durch Trockenheit und Aufspeicherung der Wärme auszeichnen, herrscht in der Schweiz kein Mangel. Die heißen Berghänge des Rhonetales bis über Sitten hinauf und zum Teil diejenigen seiner Seitentäler, die reben- und wiesenreichen Halden, die den Nordrand des Genfersees begleiten, die der strahlenden Sonnenwärme ausgesetzten nach Süden gerichteten Abfälle der Juraketten von Genf bis nach Schaffhausen, südlich, südöstlich oder südwestlich sich ausbreitende Berghalden der nördlichen Voralpen mögen als wenige Beispiele genügen. An solchen Oertlichkeiten sammelt sich eine eigentümliche Tiergesellschaft in meistens scharf umschriebenen, gegen die umgebende Fauna des Waldes und der feuchten Wiese deutlich sich abgrenzenden Kolonien. Allen ihren Vertretern ist die ausgiebige Sonnenbestrahlung erstes Lebensbedürfnis; alle, sogar die Schnecken unter ihnen, können Feuchtigkeit in hohem Grade entbehren, lange dauernde Epochen von Hitze und Trockenheit ungestraft überstehen. Sie bilden Wärme liebende, xerotherme oder xerophile Einschlüsse in der allgemein verbreiteten Tierwelt der Umgebung. Die nächsten Verwandten der xerothermen Elemente unserer Fauna leben oft in weit entlegener Ferne des Südens, Südostens und Südwestens.

Das isolierte Vorkommen südlicher Cicaden und Spinnen bei Innsbruck erwähnte schon *Kerner von Marilaun*; *Brunner von Wattenwyl* fiel in der Umgebung von Wien die Gegenwart echter Steppenheuschrecken auf, und *Bugnion* fand in der Talsohle des Wallis Kolonien südlicher Insekten der verschiedensten Ordnung. In einer Wiese mitten im sonnenreichen Rebgebiet des Genfersees entdeckte *Forel* die der Riviera entstammenden Ameisen *Camponotus aethiops*, *C. lateralis* und *Plagiolepis pygmaea* in Gesellschaft einer langen Reihe von für die heißen Südhalden typischen Gliederfüßern und Weichtieren.

Eine treffliche Behandlung der Frage nach dem Vorkommen, der Zusammensetzung und der historischen Bedeutung der xerothermen Kolonien in der Schweiz verdanken wir *Stoll*. Er zählt die Tiere auf, welche trockene Wärme aufsuchen, und so ergibt sich ein gar buntes faunistisches Bild. Die Schnecken finden darin Vertretung in einer Anzahl Arten der Gattungen *Helix* und *Pupa*, alles kleinere Formen mit weißlichen oder bräunlichen Gehäusen; zu ihnen gesellen sich die Bewohner heißer Kalkfelsen, das südliche *Cyclostoma elegans* und *Buliminus detritus*. Einige Spinnen des Südens und Südwestens gehören in die xerotherme Gesellschaft; besonders ausgiebig aber nehmen an ihrer Zusammensetzung Anteil die verschiedenen Ordnungen der Insekten; die Heuschrecken mit *Mantis religiosa*, der Gottesanbeterin, um nur ein Charaktertier zu nennen, Libellen und Neuropteren, Käfer und an sonnedurchglühten Sandhalden nistende Grabwespen und Bienen und die sie begleitenden Parasiten aus dem Stamm der Hymenopteren. Auf das Auftreten südlicher Ameisen am Genfersee wurde schon hingewiesen. Die Verbreitung von Schmetterlingen des Südens und Südostens beschränkt sich nicht etwa auf das mit dem Mittelmeerbecken in offener Verbindung stehende Tessin und auf die warme Talspalte des Wallis, selbst nördlich der Alpen fliegen auf sonnigen Wiesenhängen Falter des mediterranen Gebietes. Auch die wanzenartigen Insekten und die Fliegen scheinen der xerothermen Fauna typische Bestandteile zu liefern.

So darf wohl von einer besonderen, vielfach fremdartigen Tierwelt der abschüssigen, waldlosen Südhalde gesprochen werden. Spezielle klimatische Verhältnisse, Trockenheit und intensive Besonnung, führen dort eine tierische Gesellschaft zusammen, die sich wesentlich von der Fauna des Waldes und der flachen, vom Nordwind bestrichenen Wiese unterscheidet.

In den xerothermen Kolonien herrschen im allgemeinen die Vertreter des Südens und Südwestens vor, doch

fehlen auch nicht Faunenelemente des Ostens und Nordostens.

Gewissenhafte Nachforschungen der jüngeren Zeit zeigen, daß die Schweiz aus dem Osten schon vor langen Epochen faunistischen Zuzug erhielt, und daß die Tierwelt wohl auch heute noch nicht zum Stillstand gekommen ist. Auf diesem Wege mögen einige der langsam sich verbreitenden Schnecken, wie *Helix candicans*, unser Land erreicht haben.

Ein besonders anziehendes Beispiel nördlicher und östlicher Invasion aber bieten die niederen Crustaceen der stehenden Gewässer, vor allem die schwebenden und freischwimmenden Glieder des Planktons. Noch vor wenigen Jahren hielt man diese nach Bau und Lebensweise so mannigfaltigen Krebse für Weltbürger, ungeeignet irgend welchen Aufschluß zu geben über tiergeographische Probleme. Seit aber eine junge Schule von Zoologen der Schweiz und Skandinaviens nicht nur die Systematik, sondern auch die Biologie all' dieser niederen Organismen näher betrachtete, seit *Steuer* die Entomostraken der alten Donau bei Wien studierte und *Brehm* das Plankton der Seen der Ostalpen, sind gerade die im System tiefstehenden Krebse zu den beweiskräftigsten Stützen und Argumenten geworden, wenn es gilt, Zusammenhänge der Tiergeographie zwischen dem hohen Norden, dem fernen Osten und den zentraleuropäischen Alpenländern aufzudecken.

Die pelagisch in großen und kleinen Wasserbecken lebende Gattung *Diaptomus* bietet ein übersichtliches Bild west-östlicher Aufeinanderfolge der einzelnen Arten und des früheren Vormarsches der verschiedenen Formen in westlicher Richtung. Bis zur Limmat herrscht die wohl von Norden und Westen eingedrungene Art *D. laciniatus*; sie ist begleitet von *D. gracilis*, der östlich der Limmat in Gesellschaft des Rädertierchens *Asplanchna priodonta* die faunistische Führung im Süßwasserplankton übernimmt. In Steiermark aber und bei Pettau, östlich vom Bacher-

gebirge, verschwindet auch *D. gracilis* und das mit auftretende Rotator, um *D. Zachariasi*, dessen Herrschaft sich weit über Ungarn erstreckt, und *Asplanchna syrinx* den Platz zu räumen. Am Ostrand der österreichischen Alpen endlich, im Seengebiet von Lunz, findet *Diaptomus* Vertretung in der für die Karpathen typischen Form *D. tatricus*. *D. Zachariasi* und *D. tatricus* sieht *Brehm* als östliche Zuwanderer der letzten Interglacialzeit an, die sich zuerst weit nach Westen verbreiteten, später aber vor der Invasion nordischer Diaptomiden wieder nach Osten zurückwichen. *D. tatricus* speziell fand letzte Zuflucht am Ostrand der Alpen und in den Karpathen und geht heute, in einzelne Kolonien getrennt, die Wege lokaler Variation und Formenbildung.

Auf die Einwanderung der Tiere von Osten und Westen, aus Norden und Süden und auf das nicht immer friedliche Aufeinanderstoßen der verschiedenen Zuwanderer soll später noch kurz eingegangen werden. Einstweilen genüge der Ueberblick über die heutige Zusammensetzung der schweizerischen Tierwelt.

Aus der Niederung mit ihrer mitteleuropäischen Fauna von Wald und Wiese erhebt sich das ragende Hochgebirge. Es bildet die große und zusammenhängende Heimat alpiner und nordischer Tiere, die im Flachland und Mittelgebirge nur noch einzelne durch glaziale Vergangenheit und Geschichte ausgezeichnete Refugien bewohnen. Das tief temperierte Wasser der Seegründe, der Sturzbäche, der Höhlengewässer, der Schmelzwasserteiche wird belebt von stenothermen Kaltwasserbewohnern, und manche Ähnlichkeit verbindet diese glaziale Tierwelt mit der Fauna des hohen Nordens und des Gebirgs. An sonnigen und trockenen Südhängen dagegen, denen der Wald fehlt, fristet eine xerotherme Tiergesellschaft ihr Leben. Ihr genetischer Zusammenhang weist nach Süden und Südwesten, in gewissen Teilen aber auch nach Osten und Südosten.

Wie kam dieses faunistische Bild seit der letzten großen Vergletscherung zustande, unter welchen Umständen und woher hielten die heutigen Tiergesellschaften ihren Einzug in die Schweiz?

Ueber den Zustand der Fauna in den ersten Inter-glacialzeiten liegen sichere Daten kaum vor. In dem letzten Intervall zwischen zwei großen Vereisungsperioden mögen östliche und nördliche Zuwanderer verschiedener Art in unserer Gegend sich eingefunden haben. Das gewaltige neue Anschwellen der Gletscher aber vertrieb diese Tierwelt. Die Neubesiedlung setzt ein mit dem allmäligen Rückzug der Eismassen, der zu ihrer endlichen Einschränkung auf das Hochgebirge und den Norden führte. Von dort an datiert auch die tierische Wiederbevölkerung. Sie schließt sich an die Glazialzeit an und stellt sich in ihrem Verlauf und in ihrem faunistischen und zoogeographischen Charakter als eine notwendige Folge der durch die vorausgehende allgemeine Vergletscherung geschaffenen Bedingungen dar.

Vor Anbruch der Eiszeit lebte im Norden eine arktische Fauna; die Alpen und ihre Gewässer bevölkerten alpine Tiere. Das zwischenliegende weite Gebiet mit seinen ausgedehnten Süßwasserbecken beherbergte höheren Temperaturen angepasste Geschöpfe und widerstandsfähige, eurytherme Ubiquisten. Ueber die Wasserfauna der großen praeglacialen Seen, über ihre Cypriden und Daphniden besonders, haben fossile Einschlüsse in obermiocäne Mergelablagerungen genügendes Licht verbreitet.

Die Gletscher stiegen zu Tal und die Eismauern des Nordens bewegten sich nach Süden. Sie trieben die Tierwelt aus dem Gebirge in die Niederung, aus polaren Breiten in die gemäßigte Zone Europas. Die ursprünglich getrennten Faunenelemente der Alpen und der Arktis vermengten sich, und zu der so entstehenden Mischfauna gesellten sich die eurythermen Bewohner des vom Eis freibleibenden Gebiets, soweit es ihnen glückte, unter den veränderten Bedingungen ihr Leben weiter zu fristen. Von

der Mischung schlossen sich wohl nur wenige streng hochalpine und arktische Tiere aus; sie verließen nicht die Gletscherränder und ihre eisigen Schmelzwassertümpel.

Der vom Eis freibleibende Landstreifen zwischen den Gletscherstirnen trug den Charakter der nordischen Tundra, und der Tundra entsprach auch Zusammensetzung und Gepräge der großen und kleinen Tierwelt. An Arten und Individuen dürfte kaum Mangel geherrscht haben, und besonders das tieftemperierte aber thermisch viel mehr als die Luft ausgeglichene Wasser wird eine Heimstätte für eine mannigfaltige Gesellschaft von Kaltwassertieren gewesen sein.

Die Gletscher fluteten endlich zurück nach den Kämmen der Gebirge und gegen den Pol. Ihrem Rückzug und ihren häufigen Versuchen neuer Vorstöße folgte die alpin-arktische Fauna aus der sich allmählig erwärmenden Ebene Zentraleuropas. So erhielten der arktische Norden und das Hochgebirge gemeinsame Bewohner, Abkömmlinge der glazialen Misch- und Tundrafauna. Jeder der beiden weit getrennten Bezirke aber nahm auch besondere, rein arktische oder rein hochalpine Flüchtlinge auf. In der Ebene verschwand die glaziale Tierwelt, oder fristete ein kümmerliches Dasein an einzelnen Oertlichkeiten, die ihren eiszeitlichen Charakter mehr oder weniger treu bewahrten. In den Mittelgebirgen öffneten sich für einzelne Kolonien alpin-arktischer Tiere Refugien von engbegrenztem Umfang.

Auch die eiszeitliche Tierwelt des Süßwassers floh nach Norden und stieg empor in die Gebirge, in die kleinen Hochseen, die der Gletscher speist. Sie lieferte die Elemente für das Kälte liebende und lichtscheue Plankton der großen subalpinen Seebecken und fand in denselben Wasserbehältern im Schlamm der dunkeln und kalten Tiefe eine letzte Zuflucht.

Fast am reinsten aber lebt der glaziale Faunencharakter im schäumenden Gebirgsbach weiter, der mit seinen

extremen Bedingungen die Ubiquisten ausschließt, den zersprengten Resten einer Fauna kalter Zeiten aber eine willkommene Zufluchtsstätte öffnet. Auf Grund faunistischer und biologischer Erwägungen kommt *Steinmann* geradezu zum Schluß, daß alle echten Gebirgsbachtierre, die heute der Ebene fehlen, als Glazialrelikte aufgefaßt werden müssen.

Die Bäche aber wiesen den zersprengten Eiszeittieren den Weg in die äußersten Refugien, in die Sackgassen der Quellen und der unterirdischen Wasserläufe. So entstanden die auseinandergerissenen Kolonien von *Planaria alpina*, die kleinen Gesellschaften der Bythinellen, die in den kühlen Waldquellen der Mittelgebirge isoliert die Pfade spezifischer Differenzierung wandeln.

Die Glazialzeit brachte unserer Fauna auch die nordischen Salmoniden und Trüschchen. Ihnen dienten als regelmäßig beschwommene Wanderstrassen die kalten Schmelzwasserströme. Mit der Abnahme des Wasserreichtums nahmen Forellen, Saiblinge und Felchen in unseren Gewässern ständigen Aufenthalt und nur der gewaltige Schwimmer Lachs durchmißt noch jährlich die reißender gewordenen Ströme in gesetzmäßiger, in ihren ersten Anfängen auf die Eiszeit zurückreichender Wanderung.

Das die nördlichen Meere auf weite Strecken aus süßende Schmelzwasser bot manchen marinen Tieren Gelegenheit zum Uebergang in wenig salziges Wasser und zum Vordringen in den Kontinent. Auch diese Tierwelt flutete bis in unser Land und ihre letzten Spuren leben heute zum größten Teil in der Tiefe der Gewässer weiter, als Turbellarien und Cytheriden von marin-nordischem Anstrich.

Nicht nur das Vorkommen und die geographische Verbreitung läßt einen Teil unserer Fauna als Ueberrest einer glazialnordischen Tierbevölkerung deuten, biologische Erscheinungen erlauben denselben Schluß. Sie erklären sich ungezwungen durch die Annahme arktischen Ursprungs

gewisser Elemente der umgebenden Tierwelt. So weist die heute noch manchen Tieren anhaftende Fähigkeit winterlicher Fortpflanzung und Laichablage auf die Zeiten ausgedehnter Vergletscherung zurück; die Lichtscheu des tierischen Planktons findet Deutung als eine sekundäre Eigenschaft, erworben durch die Gewohnheit, die kalten d. h. tiefen und dunkeln Wasserschichten aufzusuchen. Degenerationserscheinungen im wärmeren Wasser, Veränderungen in der Vermehrungsweise und im jährlich sich abspielenden Cyclus, Verlust der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung und Bildung von Lokalrassen gehören zu den biologischen Erscheinungen, welche die tiergeographischen Schlüsse über den Zusammenhang der niederen Crustaceenfauna des Nordens und der alpinen und subalpinen Region mächtig unterstützen.

So erklärt sich die Einsprengung arktisch-hochalpiner Tierinseln in die Fauna Mitteleuropas und besonders der Schweiz verhältnismäßig leicht, als eine notwendige tiergeographische und biologische Folge der Gletscherzeit.

Schwieriger mag die Beantwortung der Frage nach der historischen Bedeutung der xerothermen Kolonien trockener Südhänge erscheinen.

Doch schwinden auch hier die Schwierigkeiten vor dem Gewicht der Funde, die darauf hinweisen, daß während des Rückgangs der Gletscher auf die Zeit der nordischen Tundra eine Epoche der Steppen mit trockenem, kontinentalem, wärmerem Klima folgte. In der postglacialen Säugetierwelt, vom Schweizersbild und im Kesslerloch bei Thayingen, die *Rütimeyer*, *Studer*, *Nuesch*, *Hescheler* u. a. untersuchten, liegen die Reste sowohl hochnordischer Geschöpfe, wie typischer, subarktischer Steppenbewohner, deren Existenz an waldlose, weite Flächen gebunden war. Dabei bleibt die noch offene Frage für uns einstweilen ohne Bedeutung, ob die Periode von Tundra und Steppe sich zeitlich scharf voneinander absetzte, oder ob die beiden verschiedenen Formationen wenigstens zeitweise nebeneinander

bestunden. Der Tierwelt der Tundra entstammen die Knochentrümmer von Eisfuchs und Schneehase, von Lemming und Mammut, von Renntier und Schneehuhn; die Steppe bevölkerten Ziesel und Hamster, Pferd und Wildesel.

Nehring nimmt an, daß die Versteppung der Tundren nach der Haupteiszeit sich vollzog. Die charakteristische Tier- und Pflanzenwelt der Steppen soll sich, nach dem genannten Autor, zwischen der zweiten und dritten oder letzten großen Vereisung aus dem Osten nach Mitteleuropa bewegt haben. Sie überdauerte mit vielfacher Einschränkung die Glazialperiode, hielt sich nach dem Abschluß derselben noch längere Zeit und flutete dann, unter Zurücklassung von Relikten, ostwärts zurück. In diese Zeit würde wohl auch das von *Brehm* nachgewiesene Vordringen von Planktontieren in die subalpinen Wasserbecken in der Richtung von Osten nach Westen fallen.

Wie dem auch sein möge, die subfossilen Funde und die Daten der Phytogeographie deuten darauf hin, daß zwischen den Schluß der Vereisung und Tundrabildung und die Jetztzeit mit ihren Wäldern sich eine Periode der weiten, baumlosen Fluren, der Steppen, einschob. Es herrschte ein „xerothermes“ Klima im Sinne *Briquets*, kontinental, trocken und warm.

Ohne weiteres erhebt sich nun die Frage, die *Stoll* in seiner Abhandlung „Ueber xerothermische Relikten in der Schweizer Fauna der Wirbellosen“ prüft, ob die wärmeliebenden Tierkolonien der waldlosen Südhänge nicht etwa letzte Ueberreste einer früher weiter verbreiteten Fauna seien. So erhalten die xerophilen Tierinseln erhöhtes Interesse. Sie sind vielleicht Trümmer einer zur Zeit des warmen, trockenen Steppenklimas eingewanderten Welt von Organismen. Die Temperatur fiel, Wald überzog allmählig die Steppe, und mit ihm hielt auch die Waldfauna ihren siegreichen Einzug. Die Wärme und Trockenheit liebende Tierwelt unterlag; nur an Oertlichkeiten mit xerothermen Bedingungen, an den wasserarmen Südhängen

des Juras, an den Rebenhügeln des Genfersees, in der heißen Talfurche des Wallis, hielt sie Stand in weit auseinander gesprengten Beständen.

Wie früher die kalte und feuchte Tundra ihre Relikte in der Schweizer Fauna zurückließ, im Hochgebirge und im eisigen Wasser, so nun auch die trockene, warme Steppe.

Gestützt auf seine sorgfältigen Untersuchungen kommt *Stoll* zum Schluß, daß „keine zoogeographischen Daten vorliegen, die gegen die Existenz einer besonderen, xerothermischen Klimaperiode sprechen, wohl aber eine Reihe von Tatsachen, die eine solche höchst wahrscheinlich machen“. Dafür spricht der Fund der fossilen Steppenfauna am Schweizersbild, die Gegenwart blühender Kolonien südlicher Tierformen im Wallis und am Genfersee, das regelmäßige Auftreten xerophiler Tiergesellschaften von südlichem Habitus an thermisch besonders ausgezeichneten Lokalitäten, an Süd- und Südwesthalden der Schweiz. Für viele dieser Tiere wäre eine Einwanderung unter den heutigen klimatischen Verhältnissen an ihre jetzigen, isolierten Standorte ausgeschlossen.

Die von ihren südlichen Stammesgenossen weit getrennte xerotherme Tiergesellschaft des Wallis muß in vergangenen Zeiten größerer Trockenheit und Wärme den Weg längs des Genfersees durch das Tor von St. Maurice gefunden haben. Längst aber ist die xerotherme Brücke, die einst Wallis mit Südfrankreich verband, zusammengestürzt. Als ein letzter Zwischenpfeiler erhebt sich etwa noch der trockene Wiesenhügel am Genfersee, auf dem *Forel* die südlichen Formen von Ameisen fand. Die abgetrennte Kolonie im Wallis aber fand Zeit, den Weg der Varietätenbildung zu beschreiten.

Für einen großen Teil der xerothermen Zuwanderer mag die weite Pforte am Lemman, zwischen Jura und Alpen, das Eingangstor gebildet haben. Der dort einflutende Tierstrom läßt sich vom Genfersee bis zum Rheintal verfolgen.

Aber auch der Osten sandte, wie gezeigt wurde, zur Zeit der Versteppung Sendlinge für Festland und Wasser westwärts. Vielleicht wählten manche der Ankömmlinge gleichzeitig die Straße aus Nordosten und aus Südwesten.

Die Zunahme der Feuchtigkeit und die Abnahme der Wärme, neue klimatische Schwankungen also, riefen einer allmählichen Ausdehnung gewaltiger Wälder. Damit entschied sich das Schicksal, der Rückgang und teilweise Untergang der xerothermen Tierwelt, und öffneten sich auf allen Seiten weit die Tore zum Einzug der mitteleuropäisch-zentralasiatischen Waldfauna. Sie beherrscht heute die Schweiz. Ihr gehört, mit Ausnahme weniger abgeschnittener Relikteninseln früherer Faunen, die Hochebene und der Jura; sie versuchte auch zu verschiedener Zeit und an verschiedenem Ort mit wechselndem Glück in das Hochgebirge vorzudringen.

Aber noch nicht sind diese neuesten und jüngsten Tierströme zum Stillstand gelangt, noch ist die Besiedlungsbewegung in Fluß, und die Ankömmlinge von Westen und Osten, von Norden und Süden haben noch nicht alle das ganze Territorium erobert. Eine allgemeine, gleichmäßige Mischfauna ist noch nicht entstanden. Besonders langsam sich bewegende, flügellose Festlandbewohner, Schnecken, Spinnen, Tausendfüßer befinden sich noch auf dem Vormarsch.

Vom Mittelmeer her schickt der Süden seine Sendboten in das offenliegende Tessin. Mediterrane Eidechsen, Schlangen und Frösche, begleitet von südlichen Mollusken, von Skolopendern, Skorpionen und Insekten der Mittelmeergegenden prägen der Tessiner Tierwelt einen fast xerothermen Charakterzug auf.

Die Waldschnecke *Tachea sylvatica* sucht von Westen kommend die Aarelinie zu überschreiten, *Helix zonata* steht im Bergell an ihrer Ostgrenze, während *H. rhaetica* und *H. obvia* umgekehrt auf ihrer Reise nach Westen den Osteingang der Schweiz, die Malserheide, Martinsbruck

und Tarasp erreicht haben, und *Campylaea ichthyomma* ihre Vorposten bis nach Churwalden vorschob.

Ueber die Pässe Graubündens und Wallis, sofern sie nicht Firn und Eis ungangbar machen, über die Schwelle der Maloja, den tiefen Sattel des Ofenpaß, die alte Völkerstraße des Simplon, über den St. Bernhard und Col Ferret, ziehen, wie *Faes*, *Rothenbühler* und *Carl* zeigen, in stetem, langsamem Zug Tausendfüßer des Südens und Südostens.

Eine faunistische Grenzlinie, die in den Alpen Graubündens die landbewohnenden Zuwanderer von Osten von der westlichen Tierwelt trennt, hat in klarer Weise *Carl* festgestellt. Er stützt sich dabei auf das Vorkommen der wenig beweglichen und von klimatischen Bedingungen in hohem Grade abhängigen Diplopoden, einer Gruppe der Tausendfüßer. Als Wall zwischen westnördlichen und ostsüdlichen Vertretern der genannten Abteilung erheben sich die Bergketten, welche das Inntal im Nordwesten begrenzen. Jenseits dieser Linie, zwischen Albula und Tödi, am Oberrhein und in seinen Seitentälern, liegt eine Uebergangszone. In ihr mischen sich die Diplopoden aus dem Westen und Norden mit den äußersten Vorposten aus Norditalien und Südostösterreich.

Der Schluß, den die Verteilung der Tausendfüßer im bündnerischen Hochgebirge erlaubt, nämlich auf die Existenz einer faunistischen Scheidelinie zwischen Inn und Rhein, findet seine Stütze im geographischen Verhalten anderer Landbewohner, der Schmetterlinge und Heuschrecken. Die von Osten her vorgeschobenen Posten dieser verschiedenen Tiergruppen stehen im Engadin und auf der Lenzerheide im Herzen Graubündens. Manche der östlichen Zuwanderer haben den Schweizerboden nicht erreicht. So lebt der einzige Landbutegel Europas, *Xerobdella lecomtei*, in Steiermark und Niederösterreich, auf den kahlen Felsenplateaus des Karsts, in den karnischen und julischen Alpen und im Gebirgssystem der Karawanken. Er fehlt dem Hochgebirge von Tirol, der Schweiz und von Frankreich.

Dies mag umso auffallender erscheinen, als der Egel seine Blutnahrung bei einem im ganzen Alpengebiet weit verbreiteten Wirt, dem schwarzen Bergsalamander holt.

Nicht immer fällt es leicht, die Ueberreste der alten xerothermen Steppenfauna von den neueren Einwanderern zu unterscheiden. Es wird noch mannigfacher faunistischer und systematischer Arbeit bedürfen, um die Ufer der verschiedenen Tierströme abzugrenzen, die seit dem Rückgang der Gletscher durch die Schweiz fluteten. Die post-glaciale Besiedlungsgeschichte unseres Landes deckt sich mit der Geschichte seiner geologischen und klimatischen Verhältnisse. Diesen allgemeinen Satz im Einzelnen zu prüfen und zu stützen, bildet eine schöne Aufgabe für die Zukunft. Sie mag vor allem auch gewidmet sein, der jungen Generation schweizerischer Zoologen, die heute hoffnungsfreudig rings um uns aufwächst.
