

Wo liegt die Grenze zwischen Ost- und Westalpen?

Zur Frage der Verteilung biographischer Arealgrenzen im Alpenraum.

Karl Schmölzer *

Abstract

Where is the boundary between the Eastern and the Western Alps? On the distribution of the biogeographical limits of the alpine areales

The now conventional subdivision of the Alps into Eastern and Western Alps is the result of geological discoveries. This boundary known as the »Spluga line« was later adopted by the plant geographers as well. On the basis of the various examples of several animal groups such as *Acari*, *Machilidae*, *Gastropoda* and *Coleoptera* and their postglacial diffusion in the Alps, this work examines whether this division of the mountain chain into two main alpine sections is justified also from a zoogeographical point of view.

According to the distribution maps of many affine fauna and flora species (and genera) in the Alps, the eastern and western boundaries of the corresponding areales go on terraced in the whole alpine arc. This is principally due to three main factors:

1.) rock bonds (ground chemisms), 2.) climate bonds, 3.) dependence on the various events that occurred in the course of and following the last ice age (persistence on the »nunataks«, winter areales and *massifs de refuge*, postglacial return migration and areale extension). Many examples and distribution maps in part resulting from the investigations carried out by the author at high altitudes are provided. Particular attention is given to the conditions on the Brenner Pass.

1 Gliederung der Alpen in Ost- und Westalpen

Die heute übliche Gliederung der Alpen in Ost- und Westalpen geht auf Forschungsergebnisse der Geologie zurück. Die weitgehend symmetrische Zonierung im Osten (Zentralalpen, nördliche und südliche Kalkalpen, nördliche und südliche Voralpen) wird weiter westlich durch wesentlich kompliziertere Strukturen abgelöst; die Kristallzone reicht weit nach Süden bis an den Rand der Po-Ebene, und im Norden erlangen die Kalkalpen gleichfalls nicht jene flächenhafte Eigenständigkeit, die sie in den Ostalpen besitzen. Aus diesen Erkenntnissen ergab sich die vorherrschende Grenzziehung zwischen den beiden Alpenteilen; diese Grenze verläuft vom Ostende des Bodensees rheinaufwärts bis Chur, folgt dann dem Hinterrhein, soweit dieser die Nord-Süd-Richtung beibehält, und erreicht schließlich über den Splügen und Chiavenna durch das untere Bergell das Nordende des Comersees.

Diese kurz als »Splügenlinie« gekennzeichnete Grenze wurde bald von den Pflanzengeographen übernommen (z.B. von PAMPANINI 1903), nachdem der österreichische Pflanzengeograph A. KERNER schon mehr als dreißig Jahre früher (1871) Ost- und Westalpen entlang einer Verbindungslinie zwischen Isar und Etsch getrennt hatte. ENGLER (1901) hatte kurz vor PAMPANINI (1901) einen Gliederungsversuch unternommen, damit aber nur einen Teilerfolg erzielt, da er durch die Überbetonung der ostalpinen

* Dr. Karl Schmölzer, Hauptstraße 26 D5/5, A 2351 Wiener Neudorf (Österreich)

Zonierung für die Südwestalpen keine befriedigende Lösung erreichte. Erstmals berücksichtigte VIERHAPPER (1924) die Verschiedenheit der einzelnen Alpenanteile, indem er vier große Bezirke (für die Südwestalpen, Südalpen und zwei für die Nord- und Zentralalpen) voneinander trennte. Als jüngste zusammenfassende Studie zum gesamten Fragenkomplex liegt die Arbeit von MERXMÜLLER (1952) vor, die sich erstmals auf ein umfangreiches Material stützt. MERXMÜLLER untersuchte 90 Sippen (nachdem er insgesamt 350 Sippen kartiert hatte), die entweder zur Gänze oder in Teilarealen die Nordalpen bewohnen.

Er kam dabei zum Schluß, daß sich eine einzige Grenzlinie, wo immer man sie zu finden glaubt, als Trennung zweier großer Alpenanteile nicht halten läßt. Der Nord-Süd streichende Teil der Alpen kann lediglich dem Ost-West streichenden Anteil gegenübergestellt werden, wobei ein zwischengeschalteter, von ihm »penninisch-savoyischer Grenzstreifen« genannter Übergangsraum eine besondere Bedeutung als Florengrenze erhält. Schließlich soll noch eine Studie von GAMS (1960) Erwähnung finden, in der er anlässlich der Untersuchung von Pflanzengrenzen um den Brenner zur Feststellung gelangt, daß sich in diesem Gebiet Floren- und Faunenelemente verschiedener Herkunft begegnen und der Brenner als einer der bedeutendsten Kreuzwege des gesamten Alpenraumes erscheint.

Auf zoologischem Gebiet wurden vom Verfasser selbst (SCHMÖLZER, 1954) erste Ergebnisse der Beschäftigung mit der gegenständlichen Frage in Form einer kurzen Notiz bekanntgegeben.

2 Verbreitungsbilder in den Alpen und ihre Ursachen

Vergleicht man die Verbreitungsbilder einer großen Zahl nahe verwandter Arten (oder auch Gattungen) von Pflanzen und Tieren in den Alpen, wird man feststellen, daß die Ost-, bzw. Westgrenzen ihrer Areale kontinuierlich über den ganzen Alpenraum gestaffelt verlaufen. Forscht man nach den Ursachen dieser Erscheinung, zeigt sich, daß drei Faktoren dafür verantwortlich zu machen sind: 1. die Bindung an ein bestimmtes Gestein, 2. die Bindung an einen besonderen Klimacharakter und 3. die Abhängigkeit vom Geschehen während und nach der quartären Vereisung. Auf diese drei Faktoren soll im folgenden kurz eingegangen werden.

Das Muttergestein bzw. der durch die Verwitterung entstandene Boden nehmen durch ihre chemischen, physikalischen und mechanischen Eigenschaften außerordentlich tiefgreifenden Einfluß auf die Pflanzen- und Tierwelt. Zwei Folgeerscheinungen sind für unsere Fragestellung dabei besonders hervorzuheben: bereits 1910 hat Karl HOLDHAUS auf den Umstand hingewiesen, daß verschiedene Tiere eine Bindung an Böden auf festem Gestein zeigen, wogegen Standorte auf Lockersedimenten, wie Moränen, Löß oder Schotter, gemieden werden. Über die Ursache dieser auffallenden Erscheinung herrscht vielfach noch Unklarheit. Abweichende Verhältnisse bezüglich des Wasser- und Lufthaushaltes im Jahresgang scheinen für viele Formen, die zeitlebens oder wenigstens in einzelnen Stadien eng an den Boden gebunden sind, ungünstig zu sein. Dabei spielen nicht nur die rezenten Gegebenheiten, sondern auch die Verhältnisse während der großen quartären Vereisungsperioden eine maßgebliche Rolle. HOLDHAUS (1910) hat dieses Phänomen mit dem Terminus »Petrophilie« in die Wissenschaft eingeführt und zunächst Beispiele an Käfern beigebracht; heute kennt man petrophile Arten aus verschiedenen Tiergruppen, wie z.B. den Asseln, Schnecken, Schmetterlingen u.a., aber auch Wirbeltiere, wie die Salamander, sind petrophil im Sinne von Holdhaus. Ebenso hat sich die Zahl der bekannten petrophilen Käferarten in den letzten Jahrzeh-

ten stark erhöht. Eine Beeinflussung der Verbreitungsbilder einzelner Arten durch ihr petrophiles Verhalten betrifft vor allem den Alpenrand, wo einzelne Gebirgsstöcke durch breite Sedimentgürtel getrennt werden, die dann für solche Tiere eine echte Verbreitungsschranke darstellen können.

Der zweite, den Lebensbereich unmittelbar beeinflussende Faktor ist der Chemismus des Bodens. Nun ist die Abhängigkeit von Kalk oder Kristallingestein viel zu lange und zu genau bekannt, als daß in diesem Zusammenhang detailliert darauf eingegangen werden müßte; wir wollen uns vielmehr auf einzelne Besonderheiten von Verbreitungsbildern im Zusammenhang mit der Gesteinsabhängigkeit beschränken. So besitzen beispielsweise zahlreiche kalkholde Arten disjunkte Areale in den nördlichen und südlichen Kalkalpen. MERXMÜLLER (1952) und FRANZ (1962) haben dazu die Vermutung ausgesprochen, daß dieses Verbreitungsbild auf eine Zeit zurückgeht, in der Kalkgestein in weit größerer Ausdehnung, als dies heute der Fall ist, die Zentralalpen bedeckte. Mit dem Abtrag dieser Kalkdecke wurde auch ein ursprünglich einheitliches Areal in zwei große Anteile (die unter sich wieder in Teilareale zerfallen können) zerrissen. Isolierte Kleinareale im zentralalpinen Zwischengebiet, die vielfach mit lokalen Kalkvorkommen korrespondieren, erhärten diese Theorie. Auffallend ist weiters die Tatsache, daß die nördlichen und südlichen Teilareale in ihrer Ausdehnung nicht übereinstimmen müssen. Zwei Beispiele sollen diesen Arealtyp, den u.a. auch MERXMÜLLER (1952) eingehend erläutert, kennzeichnen: So findet sich der Rüsselkäfer *Otiorrhynchus foraminosus* Boh. in den Nördlichen Kalkalpen von der Petzen in den Ostkarawanken durch die ganze Alpenkette westwärts bis zum Mte. Rosa. Einzelvorkommen sind aus den Zentralalpen zwischen den Radstädter Tauern und dem Splügen bekannt. *Dichotrachelus vulpinus* Grdl., ebenfalls ein Rüsselkäfer, ist in den Nördlichen Kalkalpen vom Schneeberg bis zum Dachstein und zum östl. Toten Gebirge verbreitet, in den Südlichen Kalkalpen von der Petzen westwärts bis westlich des Gardasees, in den Zentralalpen isoliert in den Niederen Tauern, in den westlichen Zillertaler Alpen und in kleinen, scharf gegeneinander abgegrenzten Arealen westl. des Brenner (s. u.). Die Erscheinung, daß zentralalpine Reliktareale in ihrer Ost- oder Westbegrenzung mit den Arealen in den Nördlichen oder Südlichen Kalkalpen (bzw. einem von ihnen) übereinstimmen, ist bei Tieren und Pflanzen häufig zu beobachten. Ein schönes Beispiel dazu ist die Alpenweide (*Salix alpina* Scop.), die Merxmüller in seiner Arbeit zu diesem Punkt zitiert.

Hatten wir es bisher mit isolierten Kleinstarealen im Zentralalpenbereich zu tun, wird im folgenden eine Reihe von Arten herausgestellt, deren Wohnareale vorwiegend in den Zentralalpen liegen. Naheliegend ist die Annahme, daß in der Abhängigkeit vom Kristallingestein die unmittelbare Ursache dieses Verbreitungsbildes zu suchen ist. Dies ist jedoch nur zu einem Teil der Fall. Viel mehr stehen für viele Arten dieses zentralalpinen Faunenanteils besondere klimatische Ansprüche, bzw. die Verhältnisse während der quartären Vereisung, im Vordergrund. Ohne auf Einzelheiten näher einzugehen, sei nur soviel gesagt, daß jene Formen, die als eindeutige Eiszeitrelikte die höchsten Erhebungen der zentral gelegenen Gebirgsgruppen besiedeln, entweder an den Orten ihres rezenten Vorkommens auch die Eiszeiten (oder wenigstens die letzte von ihnen) überdauerten oder aber sich nach dem Rückzug des Eises, diesem folgend, in diese Extremstandorte zurückgezogen haben und an die dort herrschenden Klimaverhältnisse angepaßt sind. Andererseits stellen, wie FRANZ mehrfach (u.a. 1943, 1952, 1962) ausgeführt hat, heliophile Steppenrelikte einen nicht unbedeutenden Anteil des zentralalpinen Faunenelements; dabei handelt es sich um Arten, denen der kontinentale Klimacharakter des Alpeninnern mit seiner überdurchschnittlichen Sonnenscheindauer und seinen starken Temperaturoegensätzen entgegenkommt.

Eine Reihe von Arten mit »erweiterter zentralalpiner Verbreitung« wie dies FRANZ for-

muliert hat, zeigt, daß sich bei entsprechenden klimatischen Gegebenheiten diese Tiere sehr wohl auch auf Kalkuntergrund dauernd zu halten vermögen. und somit der Beschaffenheit des Gesteinsgrundes nur sekundäre Bedeutung zukommt.

Letztlich sollen noch, bevor Schlußfolgerungen gezogen werden, einige Verbreitungsbilder besprochen werden, die unmittelbar mit dem Verlauf der Eisgrenze während der quartären Glaziale im Zusammenhang stehen.

Es ist hier nicht der Raum, auf prinzipielle Überlegungen dazu einzugehen, wie dies mit profunder Sachkenntnis in richtungsweisender Art JANETSCHKE (1956) besorgt hat. Tatsache ist, daß der Einfluß der einzelnen Vereisungsperioden überaus komplex war. Die Anschauungen über deren Auswirkungen auf die tierische Besiedlung im glazial devastierten, bzw. periglazialen Bereich werden im übrigen da und dort eine Revision durch die neuesten Forschungsergebnisse der Quartärgeologen erfahren müssen, die zeigen konnten, daß die spät- und postglazialen Veränderungen wesentlich rascher abgelaufen sind, als man bisher angenommen hatte (FINK mdl. Mttl.). Bis jetzt viel zu wenig beachtete Aussagen von Paläoklimatologen schaffen zugleich eine neue Plattform für botanisch-zoologische Studien zur Möglichkeit einer Überdauerung und Wiederbesiedlung im Alpenraum.

Grundsätzlich bleibt unbestritten, daß ein großer Teil der Alpentäler von einem zusammenhängenden, weit ins Voralpengebiet hinausreichenden Eisstromnetz erfüllt war, dessen Höhe vom Alpeninnern gegen die Randzone hin allmählich abnahm. Lediglich im äußersten Südwesten, im Bereich der Seealpen, sowie im Osten und Südosten, im niederösterreichisch-, steirisch-julischen Bereich waren ausgedehnte Alpenrandgebiete unvergletschert. Im übrigen beschränken sich die Refugien auf meist voneinander getrennte, den Alpenrand säumende, inselartige Areale, die im Süden, von den Piemonteser- bis zu den Friauler Randbergen, zahlreicher und teils auch flächenmäßig ausgedehnter als jene entlang des nördlichen Alpenraumes in Erscheinung traten. Innerhalb dieser Randrefugien boten nur die Eisströme überragende, höchste Erhebungen Überlebensmöglichkeiten, die, wir heute auf Grund zahlreicher Untersuchungen vorwiegend schweizerischer und österreichischer Zoologen (BÄBLER 1910; FRANZ 1943, 1950, 1954; HANDSCHIN 1919; HOLDHAUS 1932, 1954; JANETSCHKE 1950, 1952, 1954, 1956; SCHMÖLZER 1952, 1962; STEINBÖCK 1939 u.v.a.) wissen, von Vertretern verschiedener Tier- und Pflanzengruppen genutzt wurden.

3 Arealbilder von Prä- und Interglazialrelikten

Die in der rezenten Fauna zu beobachtenden kontinuierlichen Arealgrenzen entlang des ganzen Alpenbogens lassen sich neben den vorerwähnten Faktoren z.T. direkt auf die Überwinterungsareale im Alpeninneren. bzw. auf die Möglichkeiten der postglazialen Arealausweitungen zurückführen. Die im Alpeninneren auf Nunatakkern persistierenden Arten konnten nur in einigen Fällen und auch dann nur in sehr beschränktem Maß ihre Überdauerungsareale ausdehnen. Zum größten Teil bewohnen sie heute noch kleine Wohnbezirke in extremen Höhen, und zeigen in ihrem ökologischen Verhalten, bzw. in dem ihrer Entwicklungsstadien, daß sie kaum fähig sind, diese Gebiete sowohl in horizontaler, als auch in vertikaler Richtung nennenswert auszuweiten. Karte 1 gibt die derzeit bekannten Areale einiger höchstwahrscheinlich auf diese Weise persistierender Prä- und Interglazialrelikte wieder, wobei der noch immer völlig unzureichende Stand der Explorierung hochalpiner Standorte, vorzugsweise in den Westalpen, nicht außer Betracht gelassen werden darf. Im einzelnen wäre zu den in der Karte dargestellten Arealen folgendes zu bemerken :

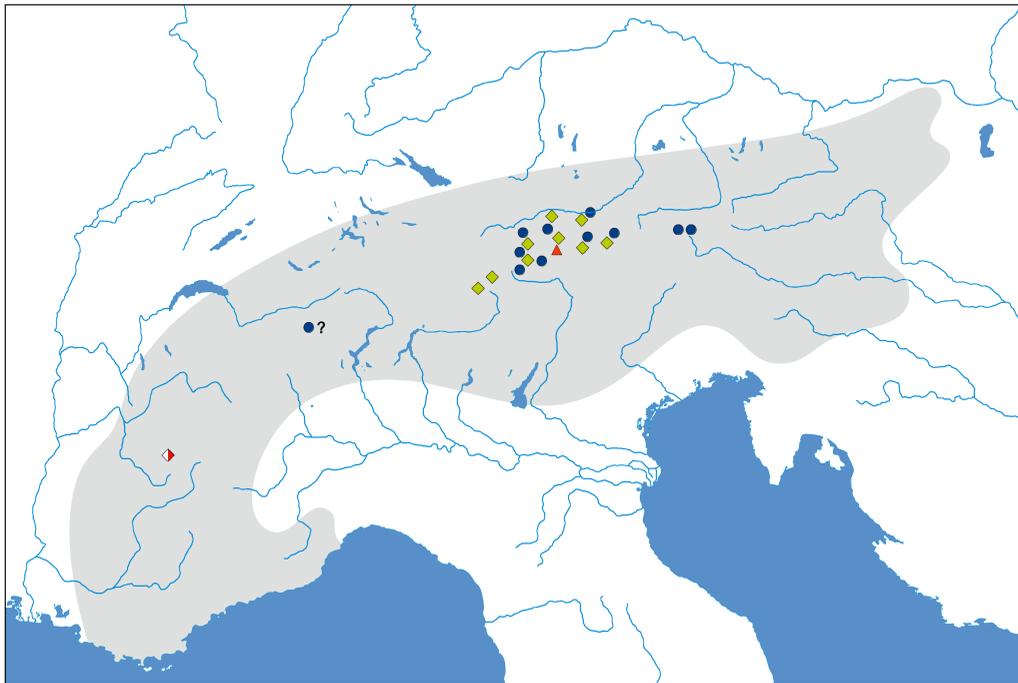


Fig. 1: Die Verbreitung einiger Prä- und Interglazialrelikte in den Zentralalpen.

- ◆ Mesoteneriffia steinböcki
- ◆ Mesoteneriffiola alpina
- Machilis fuscistylis
- ▲ Charimachilis relict
- ? Machilis fuscistylis
(nicht datierbarer Fundort / CH)

Thysanura, Machilidae: *Machilis fuscistylis* Rzl., eine Art mit sekundärem Ovipositor, ist, abgesehen von Funden in der Schweiz, zu denen mir keine Einzelheiten bekannt sind, von den westtiroler Zentralalpen in einer Bindung an eiszeitliche Nunatakker bis in die mittleren Hohen Tauern verbreitet (JANETSCHKE 1956); alle Fundplätze auf österreichischem Gebiet liegen (mit einer einzigen Ausnahme) in extremen Höhen, wo die Tiere dann, u.zw. durchwegs Weibchen, sehr häufig sind. Von den Arten mit primären Ovipositor finden sich, neben einigen in den Randrefugien lebenden Arten, fünf Spezies im inneralpiner Nunatakbereich vom Dauphiné bis in die Lechtaler Alpen. Zweifellos handelt es sich dabei um Reliktorkommen eines ursprünglich weit über die Alpen ausgedehnten Areals, wobei die Artaufspaltung auf die bereits lange bestehende Isolierung an den einzelnen Standorten hinweist. Völlig isoliert ist im Alpenraum der Fund von *Charimachilis relict* Jantsch., einer Prämachilinen-Art, deren nächste Verwandte aus Südtalien, Griechenland und aus Israel bekannt sind.

Acari, Teneriffiidae: Das Verbreitungsbild der in den Alpen lebenden Angehörigen dieser Milben-Familie gleicht weitgehend dem der vorerwähnten Springschwänze. *Mesoteneriffia steinböcki* Irk, aus den Stubaiener Alpen beschrieben, kennt man heute vom Schweizer Nationalpark im Engadin ostwärts bis in die Zillertaler Alpen, den Hohen Tauern scheint sie bereits zu fehlen. Die Fundstellen liegen ausnahmslos im Bereich eiszeitlicher Nunatakker, so daß an Hand dieser Art bereits die Frage erörtert wurde,

auf Grund der Verbreitung solcher eindeutig als Glazialrelikte erkennbarer Arten den Nunatakcharakter eines Standorts zu bestimmen (SCHMÖLZER 1957). Mit *Charimachilis relicta* vergleichbar ist das einzige bisher bekannte Vorkommen einer zweiten Teneriffiiden-Art, die JANETSCHKE am Glacier de la Bonne Pierre im Dauphiné in 2900 m Seehöhe entdecken konnte, und für die eine eigene Gattung und Art, *Mesoteneriffiola alpina* Schmölzer, geschaffen werden mußte. Die nächsten Verwandten der beiden alpinen Teneriffiiden bewohnen die Tropen und Subtropen in vermutlich weltweiter Verbreitung, da Meldungen aus verschiedenen Kontinenten innerhalb dieses breiten Gürtels vorliegen. Auch hier sind die alpinen Verhältnisse noch viel zu wenig geklärt, um endgültige Aussagen treffen zu können. Die bisherigen Feststellungen berechtigen jedenfalls zur Annahme, daß die beiden bekannten Arten etwas weiter verbreitet sind als bisher bekannt wurde, bzw. daß an ähnlichen Extremstandorten noch die eine oder andere Art als Relikt eines ursprünglich größeren alpinen Verbreitungsgebietes der Gattung festzustellen sein wird.

4 Areale postglazialer Rückwanderer

Wesentlich vielschichtiger liegen schließlich die Verhältnisse bezüglich jener Formen, die nach dem Abschmelzen der Eismassen von den Randgebieten aus eine Wiederbesiedlung des vergletschert gewesenen Areals versuchten. HOLDHAUS (1954) unterscheidet - neben den in den Massifs de refuge verbliebenen Formen - zwei Arten von postglazialen Rückwanderern in das vom Eis devastierte Gebiet: Rückwanderer auf kurze und solche auf weite Distanz. Der ersten Gruppe rechnet er jene Arten zu, die nicht nur auf den Massifs de refuge, sondern darüberhinaus im angrenzenden, devastierten Areal zu finden sind. HOLDHAUS, der auch in seinem letzten großen Werk noch der Möglichkeit einer Überdauerung auf Nunatakkern äußerst reserviert gegenübersteht, schließt aber doch diese Möglichkeit, zumindest auf den randnahen Nunatakkern, nicht aus; er glaubt, den Charakter einer Art als Rückwanderer (bzw. als Nunataküberdauerer) an der Begleitfauna erkennen zu können. Als Beispiel führt er *Trechus dolomitanus* an, der an seinen nördlichsten Fundstellen in Gesellschaft einer nahezu endemitenlosen, verarmten und vorwiegend aus weitverbreiteten Formen bestehenden Fauna lebt, im südlichen Teil seines Verbreitungsgebietes dagegen in Gemeinschaft mit zahlreichen, vorwiegend in Massifs de refuge lebenden Arten gefunden wird.

Rückwanderer auf weite Distanz im Sinne von HOLDHAUS konnten postglazial weite Teile des devastierten Alpenraums wieder erobern, soweit die klimatischen Verhältnisse ihnen dies gestatteten. Je nach dem, von welchem Gebiet aus diese Vorstöße in das Alpeninnere erfolgten, bildeten natürliche Hindernisse, wie große Flußtäler, Bergkämme und Gebiete mit z.T. noch erhaltenen, umfangreichen Eisresten jedoch unüberwindbare Schranken und bewirkten so, daß innerhalb des Verbreitungsgebietes einer Art einzelne Stellen unbesetzt blieben, bzw. daß es kaum einer Art möglich war, den gesamten Alpenbereich, oder auch nur die Ostalpen, durchgehend zu besiedeln. Diese Entwicklung soll am Beispiel der Gattung *Leptusa* (Col., Staphylinidae) aufgezeigt und durch die Verbreitungsbilder zweier Laufkäfergattungen (*Nebria* und *Trechus*) ergänzt werden (vgl. Karten 2, 3 und 4).

Die Großgattung *Leptusa* Kraatz ist für solche Studien besonders geeignet, da sie nicht nur eine der artenreichsten Käfergattungen der europäischen Fauna ist, sondern auch vorwiegend hochspezialisierte Bewohner tieferer Bodenschichten beinhaltet, auf deren Schicksal die quartäre Vereisung tiefgreifenden Einfluß genommen hat. Leider konnte die von O. SCHEERPELTZ auf Grund jahrzehntelanger, intensiver Beschäftigung mit der Gattung entstandene Monographie nicht in der ursprünglich vorgesehenen Form pu-

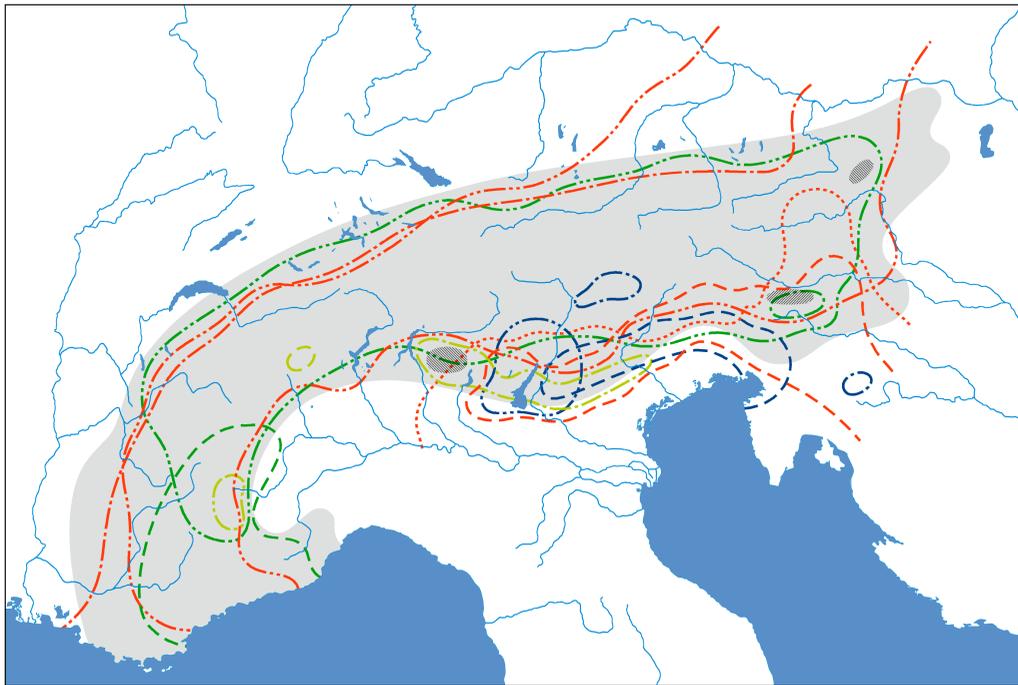


Fig. 2: Die Verbreitung einiger Untergattungen der Großgattung *Leptusa* im Alpenraum.

- | | |
|-----|------------------|
| --- | Typhlopasilia |
| --- | Tropidiopasilia |
| --- | Trichopasilia |
| --- | Pasilia |
| --- | Pisalia |
| --- | Chondropisalia |
| --- | Stictopisalia |
| --- | Synpisalia |
| ▨ | Neopisalia |
| --- | Parapisalia |
| --- | Ectinopisalia |
| ▨ | Scelopisalia |
| --- | Rhombopisalia |
| --- | Craspedopisalia |
| --- | Bothridiopisalia |

bliziert werden; 1966 erschien lediglich ein zusammenfassender Bericht über die neue Systematik der Großgattung, der einen Schlüssel der Untergattungen, sowie ein Verzeichnis aller bis dahin bekannten Arten mit Angaben zu ihrer Verbreitung enthält, die immerhin so genau sind, daß sie die Herstellung einer in den wesentlichen Punkten richtigen Verbreitungskarte der Subgenera ermöglichen.

Einige Untergattungen enthalten nun Arten, die, als Rückwanderer, auf weite Distanz im Sinne von HOLDHAUS eine weite Verbreitung im Gebiet der Alpen zeigen. Dazu gehören folgende Untergattungen: *Leptusa* s. str. mit *L. analis* Gyll. und *L. fuliginosa* Aubé; die Untergattung *Pachygluta* mit *L. ruficollis* Erichs.; *Pisalia* mit *L. globulicollis* Muls.-Rey; ferner die Untergattung *Parapisalia* mit den weitverbreiteten Arten *L. granulicauda* Epphm. und *rhaetonorica* Scheerp. und die Untergattung *Ectinopisalia*, von deren Arten *L. käufeli* Scheerp. die weiteste Verbreitung zeigt. Die Untergattung *Microposalia* enthält neben Arten mit außerordentlich eng umgrenzten Verbreitungsgebieten einige weit verbreitete

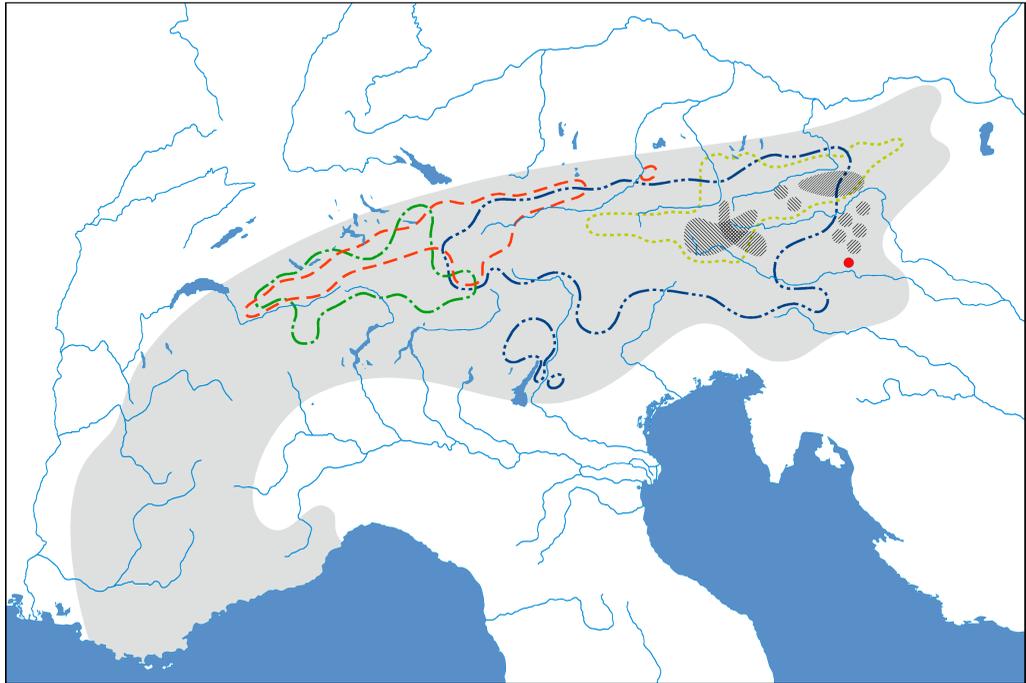


Fig. 3: Die Verbreitung einiger Arten der Gattung *Nebria* im Bereich der Alpen.

- N. breonii
- N. cordicollis
- N. germari
- ... N. hellwigi
- ▨ N. atrata
- ▩ N. dejeani
- N. schusteri

Arten wie *L. alpigena* Scheerp. und *L. monticola* Scheerp., und schließlich werden auch einige Arten der Untergattung *Oligopasilia*, wie *L. alpina* Scheerp., hierhergehören. Schon die Arealgrenzen dieser Subgenera (bzw. der einzelnen Arten) zeigen deutlich die oben erwähnte kontinuierliche Staffelung quer durch den ganzen Alpenbogen. Ergänzt wird dieses Bild durch die Areale verschiedener Subgenera, denen vorzugsweise Rückwanderer auf kurze Distanz oder Arten angehören, die zumindest seit dem letzten Interglazial z. T. vielleicht sogar seit dem Ende der Tertiär, ihre Standorte kaum mehr verändert haben. Hier sind zu nennen: die Untergattung *Typhlopasilia* (mit sieben im Alpenbereich vertretenen Arten in meist eng begrenzten Arealen von den Brescianer Alpen ostwärts bis zu den Steiner Alpen); *Tropidiopasilia* (drei Arten in den Seealpen und westpiemotesischen Randgebirgen, weitere Arten in Spanien, Italien und auf dem Balkan); *Trichopasilia* (mit drei Arten in den Südalpen, einige weitere leben am Balkan bis Nordwestgriechenland); die Untergattung *Pasilia* mit einer

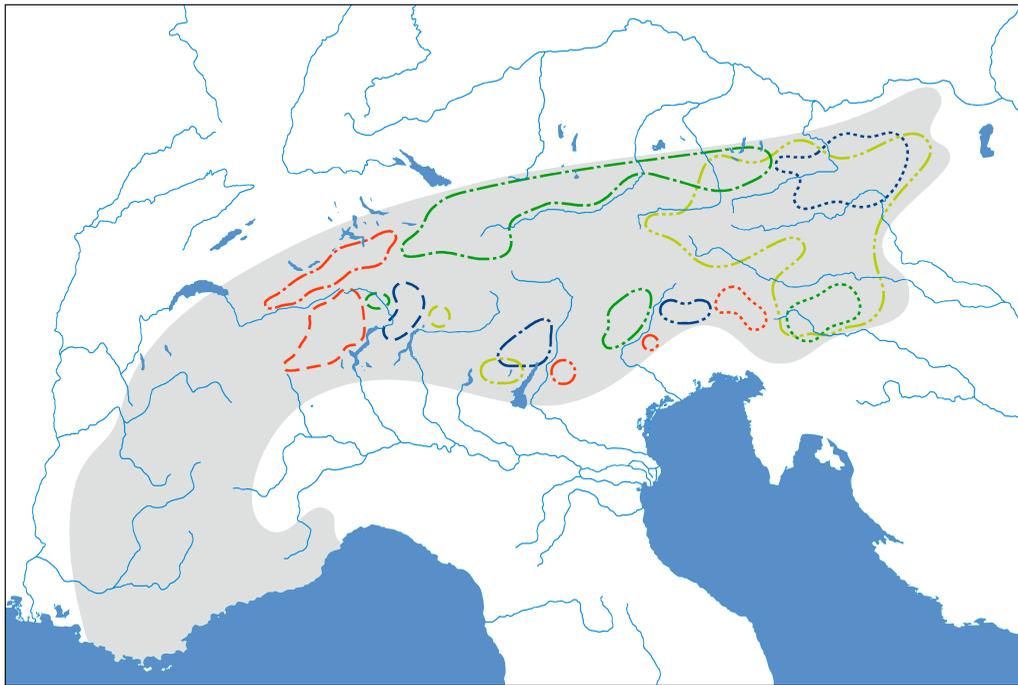


Fig. 4: Die Verbreitung einiger Arten der Gattung *Trechus* im helveto-norischen Alpengebiet.

- *T. strigipennis* - Gruppe
- *T. strasseri*
- *T. schaumii*
- *T. tenuilimbatus*
- *T. pertyi*
- *T. glacialis*
- *T. sinuatus*
- *T. bergamascus*
- *T. gracilitarsis*
- *T. pallidulus*
- *T. meschniggi*
- *T. rotundipennis* und *limacodes*
- *T. longulus*
- *T. elegans*
- *T. ovatus*

einzigsten Art (*L. nubigena* Kiesw.) im Mte. Rosa-Gebiet; *Chondropisalia* mit ebenfalls nur einer Art (*L. schaschli* Gglb.) in den Karawanken, Steiner- und Julischen Alpen; *Stictopisalia* ist mit einer Art (*L. tridentina* Scheerp.) in den Dolomiten verbreitet, diese artenreiche Untergattung reicht im übrigen außeralpin von den Pyrenäen bis in das nordwestliche Kleinasien; die Untergattung *Synpisalia* besiedelt mit zwei Arten die Venetianer- und Bergamasker-Alpen, *Neopisalia* mit ebenfalls zwei Arten die Ostkarawanken, Steiner- und Julischen Alpen; einige Arten der Untergattung *Scelopisalia* bewohnen die Nordostalpen, die Brescianer Alpen und die Nordtiroler Kalkalpen; die Untergattung *Rhombopisalia* ist auf das Adamello-Gebiet, die Brescianer- und Lessinischen Alpen beschränkt, *Craspedopisalia* mit 2 Arten auf Refugialgebiete in den südl. Westalpen, mit einer Art (*L. laevipennis* Scheerp.) auf das Korallenrefugium in den Ostalpen; schließlich bewohnen eine größere Zahl von Arten der Untergattung *Bothrydiopisalia* Massifs de refuge in den Ost- bzw. Südalpen.

Unterzieht man nun die Verbreitungsareale der einzelnen Subgenera einer vergleichenden Betrachtung, so erkennt man sehr rasch, daß diese Grenzen an verschiedenen Stellen quer zur Alpenlängserstreckung verlaufen, u.zw. ohne daß ein bestimmter Bereich besonders bevorzugt würde. Karte 2 gibt diese Verhältnisse etwas vereinfacht wieder, da nicht alle Untergattungen der Großgattung *Leptusa* berücksichtigt wurden, um die Übersichtlichkeit der Darstellung nicht zu beeinträchtigen. Zugleich zeigt sich aber deutlich die Erscheinung, daß im Nordalpenraum die Wiederbesiedlung nach dem Eisrückgang des letzten Glazials auf breiter Front erfolgte und auf diese Weise einzelne Arten von den Westalpen bis weit in die Ostalpen in wechselnder Breite in das Alpeninnere vorgedrungen sind und ein mehr oder minder zusammenhängendes Verbreitungsgebiet besitzen (z.B. gilt dies für *L. (Pisalia) globulicollis* Muls.-Rey). Offenbar hatten verschiedene Arten bereits während der alpinen und nordischen Vereisung im eisfreien Zwischengebiet die Möglichkeit gefunden, ihre Areale soweit auszudehnen, daß beim Abschmelzen des Eises die Wiederbesiedlung der nördlichen Alpenrandgebiete von vielen Stellen aus erfolgen konnte. Demgegenüber zeigt der Südalpenrand eine reiche Gliederung in zahlreiche kleinere Areale verschiedener Subgenera, wobei es sich, wie bereits erwähnt, entweder um Vorkommen handelt, die auf die Gebiete der Massifs de refuge beschränkt sind oder von Rückwanderern auf kurze Distanz nur wenig überschritten werden.

Prinzipiell gleiche Verhältnisse herrschen innerhalb der Gattungen *Nebria* und *Trechus* (Col., Carabidae); die Verbreitung einiger Arten aus diesen Gattungen ist in den Karten 3 und 4 zusammengefasst.

5 Verbreitungsareale und Grenzen im Brennergebiet

Nach dieser großräumigen Übersicht soll schließlich als Beispiel einer charakteristischen Arealgrenze im Ostalpenraum das Gebiet um den Brennerpaß herausgegriffen werden. Bereits GAMS (1960) hat aufgezeigt, daß der Brenner als symmetrischer Paß zwei gleichnamige und biologisch gleichwertige Täler (in diesem Fall das nördliche und südliche Wipptal) mit außerordentlich ähnlicher Pflanzen-, Tier und Menschenwelt mehr verbindet als trennt (siehe auch PENZ 1972). GAMS weist weiters darauf hin, daß die Zahl jener Pflanzenarten, die von Westen oder Osten her ihr Areal bis in das Brennergebiet vorschieben und dort die äußersten Vorposten erreichen, größer ist als die Zahl jener, die in nord-südlicher Richtung hier ihre Grenze erreichen. Auch das Phänomen der das Continentale Klima bevorzugenden, aus Innerasien oder Sibirien während der Eiszeiten eingewanderten Pflanzen ist am Brenner deutlich zu beobachten, wobei diese Arten z.T. noch etwas über die Brennerfurche hinaus ausstrahlen. Die hochnordischen *Taraxacum*-Arten der östlichen Brennerberge (*T. reichenbachi*, *T. bandeli*), über die HANDEL-MAZZETTI (1935) berichtete, sind ein bekanntes Beispiel dafür.

Bezüglich der Tierwelt liegen die Verhältnisse außerordentlich ähnlich. Die Grenze der tiefgreifenden Veränderungen in der Tierwelt der Tal- und Hügelstufe liegt weit südlich des Brennerpasses, dort, wo der orographische Begriff des Wipptales seine Südgrenze findet, nämlich bei Franzensfeste und der Ausmündung des Pustertales in das Eisacktal. Hier liegt auch die Nordgrenze des geschlossenen Weinbaues und der Edelkastanie. Die Smaragdeidechse, die Gottesanbeterin, das Große Nachtpfauenauge und der von Bozen noch weit in das Eisacktal aufsteigende Italien-Skorpion sind bis hierher noch regelmäßig anzutreffen.

Darüberhinaus trifft für Pflanzen wie für Tiere gleichermaßen zu, daß verschiedenen Arten sowohl in den Interglazialen, als auch in den warmen postglazialen Perioden die Ausweitung ihres Verbreitungsgebietes über den Brenner nach Nordtirol möglich war,

- ◆ *Aegopinella ressmanni*
- ◊ *Zenobiella umbrosa*
- *Iphigena densestriata costulata*
- ▲ *Candidula unifasciata*
- *Truncatellina claustralis*
- ◻ *Pergamasus franzi*
- *Carabus fabricii*
- ▲ *Nebria hellwigi*
- ◆ *Nebria austriaca*
- ◊ *Nebria breinii*
- *Dichotrachelus vulpinus*
- ▲ *Dichotrachelus stierlii*

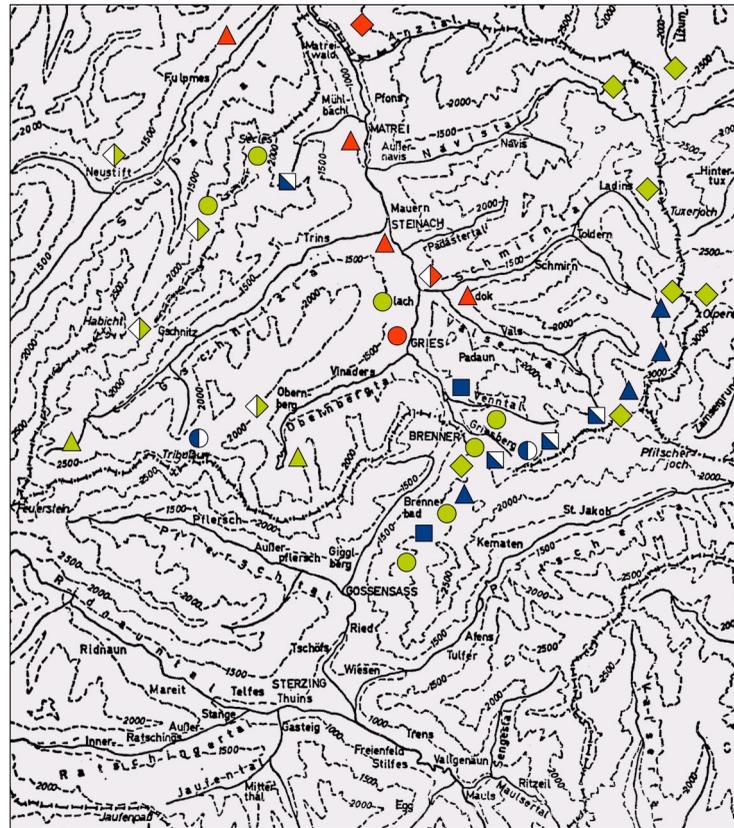


Fig. 5: Die Verbreitung tiergeographisch interessanter Arten im Brennergebiet (Tiroler Zentralalpen).

wo sich solche wärmeliebenden Arten, speziell an klimatisch günstigen Stellen, bis in die Gegenwart halten konnten. GAMS (1960) führt dazu die Hopfenbuche (*Ostrya carpinifolia*), die Mannaesche (*Fraxinus ornus*) und verschiedene krautige Pflanzen an; gleiche Feststellungen lassen sich auch bezüglich der Fauna treffen: der Netzflügler *Libelloides macaronius*, die Käfer *Asaphidion cyanicorne*, *Staphylinus rhaeticus*, *Tomoglossa luteicornis*, *Mylabris polymorpha*, *Meloe autumnalis*, *Apion aciulare*, *A. velatum* und *A. minutissimum* sowie die Schließmundschnecke *Charpentieria (Itala) itala braunii* sind nur einige, mehr oder minder wahllos herausgegriffene Beispiele dafür.

Im einzelnen erreichen folgende Arten von Osten her das Brennergebiet und finden hier die Verbreitungsgrenze (vgl. Karte 5):

***Aegopinella ressmanni* (West.):**

Die über große Teile (Österreichs, Venetien, Slowenien und Kroatien verbreitete Gehäuseschnecke (Gegitterte Glanzschnecke, Fam. Zonitidae) erreicht mit einem Fund im Silltal bei Ellbögen ihre Westgrenze. Die nächstliegenden österreichischen Funde stammen aus der Umgebung von Kaprun im Salzachtal. Im Tennen- und Flachgau ist die Art weit verbreitet, die Hauptverbreitung liegt östlich der Linie Kleinartal-Maltal und südlich des steirischen Ennstales.

***Truncatellina claustralis* (Grdl.):**

Eine Art (Helle Zylinderwindelschnecke: Vertiginidae) mit sehr zerrissenem Areal (KLEMM 1975), das von Südfrankreich durch die Südalpen bis zur Balkanhalbinsel

reicht. Die ostalpine Verbreitung reicht, von großen Lücken unterbrochen, von Donnerskirchen am Leithagebirge über den Alpenostrand südlich von Wien, und Einzel-funden im Murtal zwischen Bruck und Graz bis in das südliche Kärnten; weiter westlich kennt man die Art von der Dachstein-Südseite, vom Steinberg in Salzburg und aus dem östlichsten Teil von Nordtirol. Die westlichsten Funde liegen bei Solbad Hall und am Brennerpaß.

***Macrogastra (= Iphigena) densestriata costulata* (Grdl.):**

Die nördliche Rasse der endemisch alpinen Art (Dichtgerippte Schließmundschnecke: Clausiliidae) reicht in den Nördlichen Kalkalpen von Seefeld in Tirol bis zum Seewaldsee östlich von Golling, in den Zentralalpen vom Wipptal (Gries am Brenner) bis zum Kleinarltal, wobei sie in einige Nordtäler des Alpenhauptkammes im Bereich der Hohen Tauern weit eindringt.

***Perforatella (= Zenobiella) umbrosa* (C. Pfeiffer):**

Diese ostalpin-karpatische Art (Schattenlaubschnecke: Helicidae) ist über fast ganz Österreich verbreitet, doch wird ihr Vorkommen gegen Westen seltener. In Nordtirol besiedelt die Art das Inntal im Bereich der Nördlichen Kalkalpen bis Silz, ein isolierter Fund stammt von Landeck. In den Zentralalpen erreicht die Art bei Steinach am Brenner ihre Westgrenze.

***Carabus fabricii* Panz.:**

In den Nördlichen Kalkalpen vom Schneeberg westwärts bis zum Kaisergebirge verbreitet; zwischen Inn- und Rheintal fehlt die Art. Zentralalpin vom Wechsel und Semmering bis zum Brenner und vereinzelt noch westlich davon gefunden (Tribulaun, Nöslacher Joch). Leerräume in den Zentralalpen sind die Glockner-, Schober- und Kreuzeckgruppe, sowie große Teile der Defregger Alpen und der Sadnigg-Gruppe. In den Schweizer Alpen nördlich der Rhone-Rhein-Furche ist die Art weit verbreitet.

***Nebria hellwigi* Panz.:**

In den Nördlichen Kalkalpen vom Schneeberg bis zum Kaisergebirge, in den Zentralalpen von den Niederen Tauern bis zum Brennergebiet verbreitet. Dazwischen bestehen wie bei der vorigen Art einige bemerkenswerte Leerräume (Reichensteingruppe, Kreuzeckgruppe, die Berge zwischen Defreggen-, Isel- und Drautal, Kitzbühler Alpen).

***Nebria austriaca* Gglb.:**

Diese Laufkäferart ist in den Nördlichen Kalkalpen vom Schneeberg bis zum Schafberg im Salzkammergut, in das westliche Tote Gebirge und zum Dachstein verbreitet, in den Zentralalpen vom Wechsel und der Koralpe bis zur Brennerfurche.

***Dichotrachelus vulpinus* Grdl.:**

Dieser Rüsselkäfer ist in den Nördlichen Kalkalpen vom Schneeberg bis zum Dachstein und in das östliche Tote Gebirge verbreitet, in den östlichen Zentralalpen in den östlichen Niederen Tauern und auf der Gleinalm, in den westlichen Zentralalpen vom westlichen Teil der Hohen Tauern bis zum Brenner und etwas auf die Berge westlich davon übergreifend (Serleskamm, Tribulaun). In den südlichen Kalkalpen von den Ostkarawanken bis zum Mte. Grigna, aber in den Gailtaler Alpen und auf dem Hauptkamm der Karnischen Alpen fehlend. Ein bemerkenswerter rezenter Fundnachweis liegt aus dem Gebiet der Fanes vor, wo die Art 1978 am Col Becchei (2300 m) und am Heiligkreuzkofel (2400 m) gefunden wurde (Kahlen, 1987).

Vom Westen her reichen bis zur Brennerfurche folgende Arten:

***Candidula unifasciata* (Poiret):**

Die Quendel-Heideschnecke (Helicidae) zeigt westmitteleuropäische Gesamtverbreitung und erreicht im Alpengebiet zentralalpin den Brenner mit Standorten im Wipptal bei Matrei, Steinach und St. Jodok am Brenner; im Bereich des Inntals erstreckt sich das Verbreitungsgebiet bis in die Gegend von Jenbach.

***Trochoidea geyeri* (Soos):**

Die westeuropäische Zwerg-Heideschnecke dehnt ihr Verbreitungsgebiet durch das obere Inntal bis in die Gegend von Innsbruck (Igl) aus. Ein zweites, weit entferntes Verbreitungsgebiet befindet sich außerhalb des Alpenostrandes östlich von Wien im Marchfeld, im Gebiet der Leitha und um den Neusiedlersee.

***Nebria bremsii* Germ.:**

Dieser Laufkäfer ist nördlich der Rhone-Rhein-Linie von Martigny nach Osten in den nördlichen Kalkalpen bis zum Karwendelgebirge verbreitet; außerdem gibt es ein isoliertes Vorkommen im Kaisergebirge. In den Zentralalpen auf den Bergen des oberen Engadin, im Rhätikon und in der Silvretta, und in den östlichen Stubaier Alpen an die Brennerfurche reichend.

Diese Beispiele werden sich bei gründlicher Durchforschung des Alpenraumes, besonders aus dem Bestand der hochalpinen Tierarten noch wesentlich erweitern lassen. Höchstwahrscheinlich kommen aus diversen Tiergruppen, wie den Enchytraeiden, den Diplo- und Chilopoden, den Spinnentieren und verschiedenen Insektenordnungen noch zahlreiche Arten mit ähnlichen Verbreitungsbildern hinzu. Die gründliche Erforschung des Tierbestandes der mittleren und westlichen Alpentteile ist für solche Aussagen aber eine unabdingbare Voraussetzung.

6 Schlußfolgerung

Zusammenfassend läßt sich aus dem Gesagten jedoch ableiten, daß eine aus geologisch-tektonischen Gründen aufgestellte Grenzlinie zur Scheidung zweier großer Alpenanteile biogeographisch nicht haltbar ist. Das Wort MERXMÜLLERS von der »unglücklichen Begriffsbildung des pflanzengeographischen Ausdrucks 'Ostalpenraum'« und seine Ablehnung der Beziehung zwischen einer tektonischen Grenze und der rezenten Pflanzenverbreitung gilt daher auch in der Zoogeographie. Wenn man den Versuch unternimmt, biogeographisch die Alpen zu gliedern, so kommt am ehesten jene Linie dafür in Frage, die vom Genfersee rhoneaufwärts bis Martigny, weiter zum Großen St. Bernhard, von dort nach Aosta zieht und schließlich durch das Tal der Dora Baltea zum Südalpenrand bei Ivrea verläuft. Um festzustellen, wie weit im Bereich dieser Linie eine Mischzone ausgebildet ist, sind, wie schon mehrfach erwähnt, eingehende tiergeographische Untersuchungen in diesem Bereich unbedingt vorauszusetzen. Vorerst kann man wohl, analog zu MERXMÜLLER, den Nord-Süd-Zug der Alpen als »gallische Provinz« dem Ost-West streichenden Alpenanteil als »helvetonische Provinz« gegenüberstellen. Es soll aber nachdrücklich darauf hingewiesen werden, daß erst zu einem Zeitpunkt, in dem die Kenntnis der Tierwelt der westlichen und mittleren Alpentteile den derzeit in den Nordostalpen erreichten Stand erreicht haben wird, Aussagen darüber zulässig sind, wie weit solche Grenzziehungen einzelner Alpenprovinzen überhaupt sinnvoll sind und wie sie allenfalls verlaufen müssen.

Zusammenfassung

Die heute übliche Gliederung der Alpen in Ost- und Westalpen geht auf Erkenntnisse der Geologie zurück. Diese als »Splügenlinie« gekennzeichnete Grenze wurde in der Folge auch von Pflanzengeographen übernommen. In der vorliegenden Arbeit wird anhand zahlreicher Beispiele aus verschiedenen Tiergruppen, wie Milben (Acari), Felsenspringer (Machilidae), Schnecken (Gastropoda) und Käfern (Coleoptera) und deren nacheiszeitlichen Verbreitung in den Alpen, untersucht und diskutiert, inwieweit diese Scheidung zweier großer Alpenabschnitte auch tiergeographisch berechtigt ist.

Ein Vergleich der Verbreitungsbilder vieler nahe verwandter Arten (und Gattungen) von Pflanzen und Tieren in den Alpen zeigt, daß die Ost- bzw. Westgrenzen ihrer Areale kontinuierlich über den ganzen Alpenraum gestaffelt verlaufen. Dies ist hauptsächlich auf 3 Faktoren zurückzuführen:

1.) Bindung an ein bestimmtes Gestein (Chemismus des Bodens), 2.) Bindung an einen bestimmten Klimacharakter, 3.) Abhängigkeit vom Geschehen während und nach der letzten Eiszeit (Persistenz auf Nunatakkern, Überwinterungsareale und Rückzugsgebiete – Massifs de refuge, postglaziale Rückwanderung und Arealausweitung). Es werden zahlreiche Beispiele und Verbreitungsbilder verschiedener Arten gebracht, die z.T. auf langjährige eigene Untersuchungen des Verfassers im Hochgebirge zurückgehen. Insbesondere werden die Verhältnisse am Brennerpaß näher erörtert.

Die Studie kommt zum Schluß, daß aufgrund der in der rezenten Fauna zu beobachtenden kontinuierlichen Arealgrenzen entlang des ganzen Alpenbogens, die aus geologisch-tektonischer Sicht aufgestellte Scheidung zwischen Ostalpen und Westalpen auch tiergeographisch (ebenso wie pflanzengeographisch) nicht haltbar erscheint. Für eine biogeographische Gliederung der Alpen bietet sich eher eine Unterscheidung an in eine »gallische Provinz« (d.h. Nord-Süd-Zug der Alpen: mit der Nordgrenzlinie Genfer-See - Gr. St. Bernhard - Aosta - Ivrea) und eine »helveto-norische Provinz« (d.h. West-Ost streichender Alpenanteil).

Riassunto

Dove tracciare il confine fra le Alpi Orientali e le Alpi Occidentali? Considerazioni sulla distribuzione dei limiti biogeografici degli areali presenti sull'arco alpino

L'attuale suddivisione convenzionale delle Alpi in Alpi Orientali e Occidentali si basa su conoscenze geologiche. Questa linea di demarcazione, nota come «Linea dello Spluga» venne adottata in seguito anche in fitogeografia. In base a numerosi esempi tratti da diversi gruppi animali come acari, machilidi, gasteropodi e coleotteri e della loro diffusione postglaciale sull'arco alpino, nel presente lavoro viene esaminata e discussa la questione, fino a che punto questa differenziazione di due ampie sezioni alpine sia giustificata anche sul piano zoogeografico.

Da un confronto dei quadri di distribuzione di molte specie (e generi) strettamente apparentati, sia di animali come di vegetali, nelle Alpi emerge che i confini orientali e occidentali dei loro rispettivi areali proseguono continuamente scaglionati sull'intero arco alpino. Questo fenomeno è riconducibile prevalentemente a tre fattori:

1.) legame ad un determinato tipo di roccia (chimismo del terreno), 2.) legame con un dato carattere climatico, 3.) dipendenza dalle vicende intercorse durante e dopo l'ultima era glaciale (persistenza sui «nunatakker», areali di svernamento e aree di ritiro - *Massifs de refuge*, reimmigrazione postglaciale ed espansione dell'areale). Vengono riportati numerosi esempi e quadri di distribuzione di diverse specie, che si basano in gran parte sulle ricerche condotte dall'autore per molti anni in alte quote. In particolare vengono approfondite le circostanze al passo del Brennero.

Lo studio giunge alla conclusione che in base alla continuità dei limiti di areale osservabile per la fauna recente lungo tutto l'arco alpino, una suddivisione tra le Alpi Orientali e quelle Occidentali, attuata dal punto di vista geologico-tettonico, non sembra attendibile altrettanto anche per la geografia animale (né per quella vegetale). Per una differenziazione biogeografica delle Alpi appare invece più indicata una suddivisione in una «provincia gallica» (ossia tratto nord-sud delle Alpi avente come delimitazione settentrionale il Lago di Ginevra, il Gran San Bernardo, Aosta e Ivrea) e in una «provincia elveto-norica» (ossia la sezione alpina in direzione ovest-est).

Literaturverzeichnis

- BÄBLER E., 1910: Die wirbellose, terrestrische Fauna der nivalen Region. Rev. Suisse Zool., 18.
- ENGLER A., 1901: Die Pflanzenformationen und die pflanzengeograph. Gliederung der Alpenkette. Notizbl. Bot. Gart. u. Mus. Berlin, App. VII.
- FRANZ H., 1943: Die Landtierwelt der mittleren Hohen Tauern. Ein Beitrag zur tiergeographischen und -soziologischen Erforschung der Alpen. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, 107
- FRANZ H., 1950: Prä- und interglaziale Relikte in der Bodenfauna der Nordostalpen. Proc. VIII. Intern. Congr. Entom. Stockholm.
- FRANZ H., 1952: Die tiergeographischen Verhältnisse in den Schladminger Tauern. Mitt. naturw. Ver. Steiermark, LXXIX.
- FRANZ H., 1954: Die Nordostalpen im Spiegel ihrer Landtierwelt. Eine Gebietsmonographie, Band I, Allgemeiner Teil. Univ. Verlag Wagner, Innsbruck
- FRANZ H., 1962: Biogeographische Probleme im Ostalpenraum. Verb. Deutsch. Zool. Ges. Wien, 58.
- GAMS H., 1960: Pflanzengrenzen um den Brenner, Jb. Südtiroler Kulturinst., I.
- HANDEL-MAZZETTI H.v., 1935: Die *Taraxacum*-Arten nordischer Herkunft als Nunatakkerpflanzen in den Alpen. Verh. zool. bot. Ges. Wien, 85.
- HANDSCHIN E., 1919: Beiträge zur Kenntnis der wirbellosen, terrestrischen Nivalfauna der schweizerischen Hochgebirge. Lüdlin & Co., Liestal.
- HOLDHAUS K., 1910: Über die Abhängigkeit der Fauna vom Gestein. Verb. VIII. Intern. Zool. Kongr. Graz.
- HOLDHAUS K., 1932: Das Phänomen der Massifs de refuge in der Coleopterenfauna der Alpen. Ve Congr. intern. d'Entom. Paris.
- HOLDHAUS K., 1954: Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. Abh. zool. bot. Ges. Wien, 18.
- JANETSCHEK H., 1950: Die tierische Besiedlung Nordtiroler Höhlen in ihren Beziehungen zum Problem der alpinen Präglazialrelikte. Natur u. Land, 36, 5/6.
- JANETSCHEK H., 1952: Beitrag zur Kenntnis der Höhlentierwelt der Nördlichen Kalkalpen. Jb. Ver. Schutz d. Alpenpfl. u. -tiere, 17.
- JANETSCHEK H., 1954: Ein neues inneralpines Nunatakrelikt aus einer für die Alpen neuen Gattung (Ins., Thysanura). SB. Österr. Akad. Wiss. Wien. Math.-natw. Kl., Abt. I., 163.
- JANETSCHEK H., 1956: Das Problem der inneralpinen Eiszeitüberdauerung durch Tiere (Ein Beitrag zur Geschichte der Nivalfauna). Österr. Zool. Zt., VI, 3/5.
- KAHLEN M., 1987: Nachtrag zur Käferfauna Tirols. Veröff. Mus. Ferdinand., 67, Beilagebd. 3: 195.
- KERNER A.v., 1871, Die natürlichen Floren im Gelände der deutschen Alpen. In »Schaubach: Die deutschen Alpen«, 1. Teil.
- KLEMM W., 1974: Die Verbreitung der rezenten Landgehäuseschnecken in Österreich. Denkschr. Österr. Akad. Wiss. Wien, 117.
- MERXMÜLLER H., 1952: Untersuchungen zur Sipplgliederung und Arealbildung in den Alpen. Jb. Ver. Schutz d. Alpenpfl. u. -tiere, 17/18/19.
- PAMPANINI R., 1903: Essay sur la Géographie botanique des Alpes et en particulier des Alpes sudorientales. Mém. Soc. Fribourg Scienc. nat. Ser. Géol. et Geogr., 3,1.
- PENZ H., 1972: Das Wipptal. Tiroler Wirtschaftsstudien, 27.
- SCHEERPELTZ O., 1966: Die neue Systematik der Großgattung *Leptusa* Kraatz (Col., Staphylinidae). Verh. Zool. bot. Ges. Wien, 105/106.
- SCHMÖTZER K., 1952: *Mesoteneriffia steinböcki* Irk (Acari, Trombidiformes), ein Relikttier der Zentralalpengipfel. Tir. Heimatbl. 22.
- SCHMÖTZER K., 1954: Zum Problem der Abgrenzung von Ost- und Westalpen in der Zoogeographie. Der Schlern, 28.
- SCHMÖTZER K., 1957: Die Datierung eiszeitlicher Gletscherhochstände auf Grund der Verbreitung tierischer Präglazialrelikte. Natur u. Land. 43,3.

- SCHMÖLZER K., 1962: Die Kleintierwelt der Nunatakker als Zeugen einer Eiszeitüberdauerung. Ein Beitrag zum Problem der Prä- und Interglazialrelikte auf alpinen Nunatakkern. Mitt. Zool. Mus. Berlin, 38,2.
- STEINBÖCK O., 1939: Die Nuntakfauna der Venter Berge. Festschr. Zweig Mark Brandenburg d. Dtsch. Alpenvereins. Bruckmann, München.
- VIERHAPPER F., 1924: Beitrag zur Kenntnis der Flora der Schweiz nebst vergleichenden pflanzengeographischen Betrachtungen über die Schweizer und Ostalpen. Veröff. Geobot. Inst. Rübel, 1.
- WÖRNDLE A., 1938: Über die Käferfauna im Gebiete des Hechenberges bei Innsbruck. Veröff. Mus. Ferdinandeum Innsbruck, 17.
- WÖRNDLE A., 1950: Die Käfer von Nordtirol. Faunistisches Verzeichnis der aus dem Gebiet bisher bekannt gewordenen Coleopteren. Schlern-Schriften, 64.