

Käfer aus Gletschern und als Moorleichen – zur Erforschung der nacheiszeitlichen Wiederbesiedlung

Coleoptera from glaciers and as bog bodies – research on postglacial resettlement

Elisabeth Geiser

Saint-Julien-Straße 2/314, 5020 Salzburg, geiser@salzburg.co.at

Manuskript nach einem Vortrag beim Fachgespräch „Entomologische Forschung in den Alpen“ der Österreichischen Entomologischen Gesellschaft, Vorarlberger Naturschau, Dornbirn, 16. Oktober 1999.

Abstract

In the Alps and in the surrounding regions, the glacial period strongly has influenced today's distribution areas of various species. Large parts of the Alps were covered with glaciers until 18 000 years ago and therefore inhabitable. We know several methods for reconstructing the postglacial resettlement, e. g. pollen analysis, analysis of macrophytic remains and analysis of subfossil beetle remains.

Global warming causes the recession of several glaciers, so that peat from the postglacial period becomes uncovered. 4 000-year-old peat from the Unteraargletscher (Switzerland) recently was dealt with in the course of a comprehensive interdisciplinary study.

On the Pasterze Glacier (Großglockner, Hohe Tauern National Park, Austria), the largest glacier of the Eastern Alps, 8 000-year-old peat, stone pine wood and well conserved beetle remains, which were identified as *Oreina cacaliae* (SCHRANK), were found. *Oreina cacaliae* is oligophagous, so that by means of a precise pollen analysis it was able to identify the presence of *Senecio fuchsii* at that time.

These beetle remains prove, that during the postglacial period a non-vagile species was able to reach even remote places in the Alps within a few thousand years. Therefore, the theory of the "incomplete postglacial resettlement" concerning species with small distribution areas should be reconsidered critically.

Keywords

Biogeography, quaternary entomology, coleoptera analysis, Chrysomelidae, *Donacia*, *Oreina cacaliae*, postglacial resettlement, distribution behaviour.

Zusammenfassung

Die Eiszeit hat die heutigen Areale der Tier- und Pflanzenarten im Alpenraum ganz entscheidend beeinflusst. Bis vor 18.000 Jahren waren noch weite Teile der Alpen und des Alpenvorlandes mit mächtigen Gletschern bedeckt und damit unbewohnbar. Bei der Rekonstruktion der postglazialen Wiederbesiedlung kann neben den etablierten botanischen Methoden der Pollen- und Großrestanalyse auch die Käferrestanalyse wertvolle Erkenntnisse vermitteln. Durch das derzeitige Rückschmelzen vieler Alpengletscher werden Torfgerölle freigelegt, die während postglazialer Wärmeperioden in hoch gelegenen

Mooren entstanden sind. Am Unteraargletscher in der Schweiz fand eine groß angelegte interdisziplinäre Untersuchung von jüngst freigelegten Torfgeröllen statt, die 4.000 Jahre alt sind.

In 8.000 Jahre alten Torfschichten, die unter der Pasterze am Großglockner (Nationalpark Hohe Tauern) herausgeschwemmt wurden, fanden sich größere Zirbenholzstücke und auch ungewöhnlich gut erhaltene Reste des Bergblattkäfers *Oreina cacaliae* (SCHRANK). Da diese Art oligophag ist, konnten die Befunde der Pollenanalyse präzisiert werden, und die Asteraceen-Art *Senecio fuchsii* konnte indirekt nachgewiesen werden. Weiters belegt dieser Fund, dass auch eine wenig ausbreitungsfreudige Art im Postglazial innerhalb weniger Jahrtausende von ihren Refugien aus die entferntesten Höhenlagen besiedeln konnte. Die Theorie der „noch nicht abgeschlossenen postglazialen Wiederbesiedlung“ bei Arten mit rezent geringer Arealausdehnung ist daher im Einzelfall kritisch zu hinterfragen.

Die Eiszeit und ihre tiergeographischen Auswirkungen

Die Biogeographie untersucht die Areale der Tier- und Pflanzenarten, ihre Ausdehnung, ihre Dynamik und ihre Entstehung. Von den vielen Faktoren, die Ort und Ausdehnung der heutigen Areale bedingen, sind vor allem zwei ganz wesentlich. Das sind erstens die ökologischen Rahmenbedingungen, denn eine Art kann nur dort (dauerhaft) vorkommen, wo ihre ökologischen Ansprüche, vor allem die Ansprüche des jeweils empfindlichsten Entwicklungsstadiums, längerfristig erfüllt werden. Bekanntermaßen kommen aber die allermeisten Arten keineswegs überall dort vor, wo es ökologisch möglich wäre. Eine zweite we-

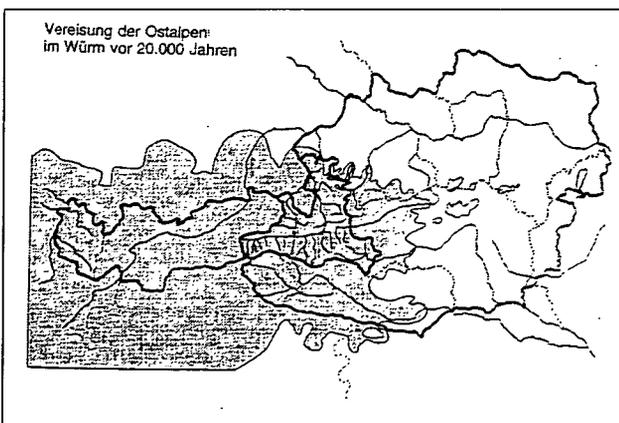


Abb. 1: Die Vergletscherung des Ostalpenraumes im Hochwürm

sentliche Ursache für Ort und Ausdehnung der heutigen Areale sind verschiedene Ereignisse in der geologischen Vergangenheit. So sind die Auswirkungen der Kontinentalverschiebung bis heute an der Verteilung der höheren Taxa auf der Landoberfläche erkennbar. Für die heutigen Areale im Alpenraum war die Eiszeit (d. h. die mehrfachen Vereisungsphasen im Quartär) das entscheidende prägende Ereignis.

Bis vor 18.000 Jahren waren weite Teile der Ostalpen von mächtigen Gletschern bedeckt, die sich von den Zentralalpen bis weit ins Alpenvorland erstreckten (Abb. 1). Diese Gebiete Mitteleuropas, die heute von zahlreichen Arten besiedelt sind, waren damals unbewohnbar. Nur einige Nunataker ragten über das Eisstromnetz hinaus und boten Lebensraum für wenige Pflanzen- und Tierarten, die unter den damals herrschenden ökologischen Bedingungen überdauern konnten. Als Beispiel sei hier die Käferart *Trechus latibuli* JEANNEL (Carabidae) genannt (GEISER 1997a). Über 99 % aller heute diese Flächen bewohnenden Arten haben allerdings diese Vereisungsphasen in eisfreien Refugialräumen überdauert und ihre heutigen Lebensräume im Postglazial (wieder)besiedelt.

Als Evolutionsgeschwindigkeit der Insekten werden etwa 100.000 bis 500.000 Jahre für die Entstehung neuer Arten angenommen (COOPE 1986). In Relation dazu sind 18.000 Jahre ein sehr kurzer Zeitraum. Das bedeutet, dass praktisch alle heutigen Insektenarten damals bereits zur Art evolviert waren und somit die heute existierenden Arten direkt von den Auswirkungen der Eiszeit betroffen waren.

Vor etwa 2 Millionen Jahren setzten die quartären Vereisungen ein, die seither mit etwa 100.000 Jahre dauernden Zyklen (Glazial - Interglazial) stattfinden. In Mitteleuropa sind mindestens 17 Interglaziale nachgewiesen (FINK & KUKLA 1977), in denen es zum Teil wärmer war als in der Zwischeneiszeit, in der wir uns derzeit befinden. In der letzten Zwischeneiszeit, im Riß-Würm-Interglazial, hat man in der Höttinger Brekzie von Innsbruck versteinerte Blätter der Pontischen Alpenrose (*Rhododendron sordellii*) gefunden, deren nächste Verwandte heute in Spanien und am Schwarzen Meer vorkommen, also einer Pflanzenart, der es heute in Innsbruck viel zu kalt wäre.

Aber selbst ein Glazial hat nicht längere Zeit gleich bleibende Bedingungen geboten. Die großen Vereisungsphasen wurden von mehreren Interstadialen unterbrochen. Am besten untersucht sind die Klima- und Gletscherschwankungen im Würm. Die erste starke Vergletscherung setzte vor etwa 70.000 Jahren ein. Vor 55.000 Jahren und vor 32.000 Jahren war in Salzburg das Salzachtal wieder eisfrei, wie durch Holzfunde von Fichten und Wacholder aus Halldorf bei St. Johann im Pongau belegt werden konnte (SLUPETZKY 1975). Vor 35.400 Jahren war das

Gebiet der heutigen Stadt Salzburg eisfrei, im Stadtteil Mülln gab es schilfbewachsene Flachmoore, aus deren Torfschichten Schieferkohle, die später vom Gletscher des Hochwurm überfahren wurde, entstand. Die Grundmoräne dieses Gletscherhochstandes kam dadurch über der Schieferkohle zu liegen, wie man bei der Renovierung der Pfarrkirche Mülln feststellen konnte (TICHY 1980). Diese – aus geologisch-evolutiver Sicht relativ häufigen – Gletscher- und Klimaverschiebungen bedingten daher alle paar tausend Jahre größere Verschiebungen der Areale der Arten.

Häufige Arealverschiebungen im Quartär

Die Individuen einer Population breiten sich normalerweise geographisch ungerichtet aus. Ein zunehmendes Absinken der Durchschnittstemperaturen führt zu einem Aussterben der weiter nördlich vorkommenden Populationen einer Art und zu einer Begünstigung der sich nach Süden ausbreitenden Individuen: Allele, die Kälteresistenzen bedingen, werden selektiv bevorzugt. Während einer Klima-Erwärmung in einem Interstadial und - noch mehr - in einem Interglazial erfolgten nun Populationsverschiebungen in nördlicher Richtung, wiederum gekoppelt mit dem Aussterben einzelner Populationen und selektiver Bevorzugung von Allelen, die deren Träger Konkurrenzvorteile bei höheren Temperaturen gegenüber den anderen Individuen ihrer Population ermöglichten.¹ Weiters stellten die in Ost-West-Richtung verlaufenden Alpen ein massives Ausbreitungshindernis dar. Zwar gelang es zahlreichen Arten, über den Ost- oder Westalpenrand auszuweichen, aber eben nicht allen.

Insgesamt kam es durch dieses vermehrte Aussterben von Populationen und durch den ständig wechselnden Selektionsdruck auf einzelne Allele in Mitteleuropa zu einer deutlichen genetischen Verarmung im Vergleich zu der im Tertiär vorhandenen genetischen Information. Das ist ein ganz wesentlicher Faktor, der zu der deutlich geringeren Biodiversität der gemäßigten Breiten gegenüber den Tropen geführt hat. Die Klimaänderung im Quartär führte auch in den Tropen zu Arealverschiebungen, vor allem zur Arealzersplitterung. Man kennt allerdings einige Gebiete in Afrika und Südamerika, in denen man persistierende tropische Bedingungen in einem Zeitraum von 10 bis 50 Millionen Jahren begründeterweise annehmen kann.

Wir haben es daher im Alpenraum bei aller Artenfülle, die längst noch nicht vollständig erfasst, geschweige denn erforscht ist, mit einer stark reduzierten Biodiversität zu tun. Ohne Antarktis wären die

¹Am Alpennordrand fanden die Arealverschiebungen in genau entgegengesetzter Richtung statt, also bei Abkühlung nach Norden in tiefere Lagen und vice versa. Aber der Endeffekt blieb derselbe.

Alpen seit dem Miozän ein subtropisches Hochgebirge, und wir müssten uns hier mit wesentlich mehr Arten befassen!

Methoden zur Untersuchung der nacheiszeitlichen Wiederbesiedlung

Wenn man die Entstehung der Areale der alpenbewohnenden Arten untersuchen möchte, muss man zu rekonstruieren versuchen, wie die postglaziale Wiederbesiedlung verlaufen ist. In der Botanik ist für diese Fragestellung schon seit längerem die Methode der Pollenanalyse etabliert. Durch die chemischen Bedingungen in Mooren (Stichwort Moorleichen!) bleibt organische Substanz oft hervorragend erhalten.

Besonders eindrucksvolle Ergebnisse erreicht die Pollenanalyse bei windblütigen Pflanzen. Diese erzeugen große Pollenmengen, die durch den Wind in weitem Umkreis verdriftet werden. Gleichzeitig bieten diese Pollentypen bei relativ geringer Artenzahl eine einigermaßen gute optische Unterscheidungsmöglichkeit. Bei den zahlreichen Arten der insektenblütigen Pflanzen ist die Pollendetermination wesentlich schwieriger und oft sogar nur bis zur Familie oder zur Gattung möglich. Gleichzeitig werden wesentlich geringere Pollenmengen erzeugt. Der Pollen ist klebrig, er soll ja am Insektenkörper haften und nicht durch den Wind verdriftet werden. Dadurch gelangen auch viel seltener und nur geringe Pollenmengen von insektenblütigen Pflanzen in Moorablagerungen.

Der Verlauf der postglazialen Wiederbesiedlung kann für einige windblütige Baumarten (wie für die Tanne) bereits in vielen Details rekonstruiert werden (KRAL 1972). Zur postglazialen Wiederbesiedlung und zu den natürlichen Arealen der vielen insektenblütigen, vor allem der krautigen Pflanzen, kann die Pollenanalyse aber nur wenig bis gar nichts beitragen. Das gilt vor allem für Arten, die auf Trockenrasen, in steppenähnlichen Lebensräumen und überhaupt an trockenen Standorten vorkommen, da in solchen Biotopen üblicherweise kein konservierendes Moor ausgebildet wird.

Neben den Pollenkörnern liefern auch die in den Mooren ebenfalls konservierten organischen Großreste, das sind bei bis zu 50-facher Binokularvergrößerung erkennbare Bestandteile ehemaliger Lebewesen, weitere wertvolle Information. Blattstücke können an Hand der Spaltöffnungen und anderer Feinstrukturen weiter eingegrenzt und manchmal bis zur Art determiniert werden, bei Holzstücken liefert oft eine genauere Untersuchung der Leitbündel weitere nützliche Informationen.

Käferrestanalyse

Auch tierische Reste bleiben erhalten. In den Moorproben findet man immer wieder Chitinteile von In-

sekten, und darunter sind Käferreste relativ häufig. Käfer kommen in vielen Lebensräumen in hoher Individuenzahl vor. Weiters bleiben durch die starke Sklerotisierung der Käfer deren Chitinreste eher erhalten als etwa die von Fliegen oder Schmetterlingen. Durch ihre zahlreichen Merkmale am Exoskelett können Käferreste, vor allem, wenn Elytren, das Pronotum oder die Kopfkapsel erhalten geblieben sind, oft gut eingegrenzt und manchmal bis zur Art determiniert werden. Deshalb hat sich seit etwa 30 Jahren die Methode der Käferrestanalyse etabliert, die vor allem von Coope und seinen Schülern begründet und weiterentwickelt wurde (siehe z. B. COOPE 1986, ASHWORTH 1977). Die meisten Käferrestanalysen wurden mit post- und interglazialen Sedimenten und Moorproben in Südengland, Skandinavien, Norddeutschland und in Nordamerika im Randbereich des nordischen Eisschildes gemacht. Manche dieser Analysen lieferten präzisere Ergebnisse über den Klimaverlauf und die postglaziale Wiederbesiedlung als die an denselben Stellen durchgeführte Pollen- und Großrestanalyse.

Im Bereich des ehemals vergletscherten Mitteleuropas gibt es bisher nur wenige und punktuelle Käferrestuntersuchungen. Erschwerend kommt bei der Analyse hinzu, dass die Artenzahl der Käfer in Mitteleuropa etwa dreimal so hoch ist wie in England oder in den anderen Gebieten des Nordeisrandes, was die Zuordnung eines einzelnen Restes zu einer bestimmten Art zusätzlich erschwert.

Postglaziale Klimaschwankungen

Derzeit, d. h. seit 1850, schmelzen die Alpengletscher, wenn auch mit Unterbrechungen, wie eine um 1920 entstandene Moräne und andere an vielen Stellen in den Alpen zeigen. Aber die Alpengletscher waren schon mehrmals wesentlich stärker abgeschmolzen als heute. Das ist seit dem sensationellen Fund des Mannes vom Hauslabjoch auch einer breiten Öffentlichkeit bekannt geworden. An Stellen, die heute von Gletschern bedeckt sind, konnten sich im Postglazial zu verschiedenen Zeiten Moore und sogar Zirbenwälder entwickeln, die von einem anschließenden Gletschervorstoß wieder begraben wurden.

Eine umfangreiche Untersuchung wurde vor wenigen Jahren in den Schweizer Alpen am Unteraargletscher im Kanton Bern vom Institut für Geologie der Universität Bern gestartet. So hat der rückschmelzende Unteraargletscher in den letzten Jahren Torfgerölle freigegeben, deren C¹⁴-Alter ca. 4.000 Jahre beträgt. Diese Torfstücke enthielten etwa 5.000 Insektenreste. Die Käferreste wurden von Monika Jost-Stauffer im Rahmen ihrer Dissertation bearbeitet (JOST-STAUFFER 2000). Sie präparierte und bestimmte die Käferreste und sandte sie dann – familienweise – zur Überprüfung und Ergänzung der Determination

an verschiedene Käferspezialisten Mitteleuropas. Im Zuge dieses Projekts bearbeitete die Verfasserin etwa 160 Chrysomelidenreste (GEISER 1998a).

Donacien – typische Käfer in Moorproben

Von den Chrysomeliden bleiben relativ häufig Reste von Vertretern der Gattungen *Donacia* und *Plateumaris* in Moorproben erhalten. Sie leben an verschiedenen Wasser- und Sumpfpflanzen und sind – wie viele Bewohner von Kleingewässern – sehr vagil. Sie kommen in weiten Teilen Europas vor, und die verschiedenen Populationen zeigen praktisch keine morphologischen Unterschiede. Von diesen Vertretern der Unterfamilie Donaciinae findet man vor allem die Elytren, die sich recht gut eingrenzen und manchmal auch bis zur Art bestimmen lassen. Da die metallische Farbe dieser Käfer durch die Chitinfeinstruktur gebildet wird, bleibt diese Farbe auch in den fossilen Resten erhalten. Dadurch sind diese Käferreste in den Proben auffällig und leichter zu entdecken als Käferreste von stumpfer, dunkler Färbung. Eine umfangreiche Arbeit über fossile und subfossile Donacien mit Bestimmungshilfen für einzelne Elytren veröffentlichte bereits GOECKE (1943).

Auch die Chrysomelidenreste vom Unteraargletscher bestanden fast ausschließlich aus Donacien. Bei der Determination zeigte sich ebenso wie bei Untersuchungen von Käferresten aus Mooren der Oichtenriede bei Oberndorf (Salzburg, Flachgau), dass diejenigen Arten am häufigsten vertreten waren, die auch in rezenten Mooren am häufigsten vorkommen, z. B. *Plateumaris sericea* (L.), *Donacia aquatica* (L.), *Donacia impressa* PAYKULL, *Donacia vulgaris* ZSCHACH (GEISER unpubl.). Das ist ein ziemlich triviales Ergebnis. Aber wenn ein Moor in seiner Sukzession schon so weit fortgeschritten ist, dass es konservierende Bedingungen bietet, dann sind die vagilen Donacien an dieser Stelle schon längst etabliert.

Ein 8000 Jahre alter Bergblattkäfer von der Pasterze

In jüngster Zeit konnte die Verfasserin aber Käferreste aus alpinen Torfschichten untersuchen, die wesentlich interessantere Ergebnisse lieferten (GEISER 1998 b).

Der größte Gletscher der Ostalpen, die Pasterze am Großglockner, schmilzt ebenfalls seit Jahren zurück. Der Gletscherbach hat dabei Torfgerölle aus Schichten, die noch etwa 100 m weiter von der Stirn der Pasterze aufwärts unter dem Gletscher liegen, herausgeschwemmt. Diese Torfgerölle enthielten große Stücke Zirbenholz. Die C¹⁴-Datierung ergab ein Alter von ca. 8.000 Jahren. Dort, wo heute noch die Pasterze liegt, stand also vor 8.000 Jahren ein anmooriger Zirbenwald (SLUPETZKY et al. 1998). Bei der Großrestanalyse wurden mehrere metallisch glänzende Chi-

tinteile gefunden, die die Verfasserin zur weiteren Untersuchung erhielt (Abb. 2).

Die Determination dieser Käferreste ergab eindeutig *Oreina cacaliae* (SCHRANK) (Abb. 3). Die Vertreter der Gattung *Oreina*² kommen in den Alpen und zum Teil auch in anderen europäischen Gebirgen vor. Sie variieren sehr stark, sowohl innerhalb einer Population als auch die Populationen der verschiedenen Gebirgsregionen



Abb. 2: Einige 8000 Jahre alte Käferreste aus Torfgeröllen von der Pasterze

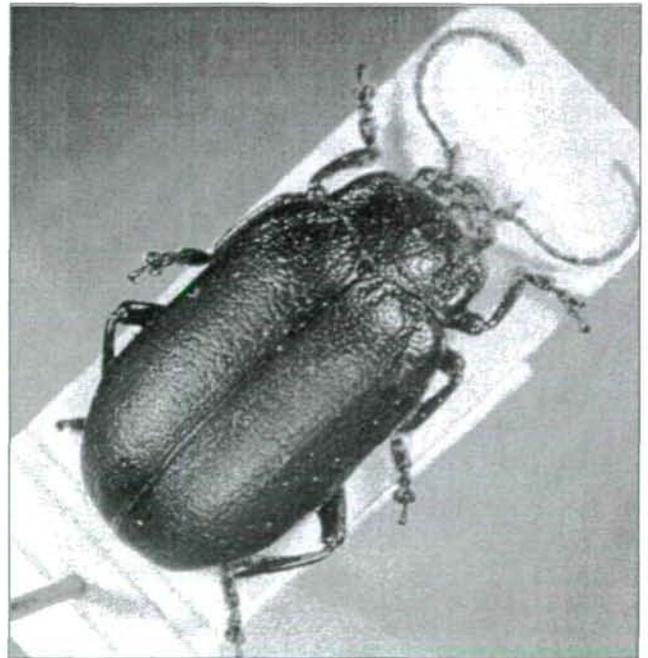


Abb. 3: *Oreina [Chrysochloa] cacaliae* (SCHRANK), rezentes Sammlungsexemplar

untereinander. Oreinen sind auch als vollständige, rezente Exemplare oft sehr schwierig und oft nur genitaliter zu determinieren. Dass diese Käferreste von der Pasterze eindeutig als *Oreina cacaliae* determiniert werden konnten, ist dem glücklichen Umstand zu verdanken, dass mehrere Elytrenteile, ein halbes Pronotum, mehrere Extremitätenteile und die Unterseite eines in den Torf gepressten Abdomens erhalten geblieben sind. So konnte man einen Käfer fast wie ein Puzzle zusammensetzen. Die Ostalpenpopulationen von *Oreina cacaliae* besitzen eine charakteristische Feinsulptur auf den Elytren, mittels derer man sie von der sehr ähnlichen *Oreina speciosis-*

²In der Literatur findet man für diese Gattung auch häufig das Synonym *Chrysochloa*.

sima (SCOPOLI) unterscheiden kann. Auch das Pronotum wies die für *Oreina cacaliae* charakteristischen Eindrücke auf.

Die Koevolution von *Oreina cacaliae* mit ihren Entwicklungspflanzen

Als Entwicklungspflanzen von *Oreina cacaliae* sind das Fuchs'sche Greiskraut (*Senecio fuchsii*³) und der Alpendost, d. h. die drei alpinen Vertreter der Gattung *Adenostyles* nachgewiesen. In der Literatur sind weitere Artangaben von Nahrungspflanzen angeführt. Das Nahrungspflanzenspektrum einer Chrysomelidae (die Pflanzenarten, die die Käfer im Versuch fressen) ist allerdings meist größer als das Spektrum der Entwicklungspflanzen (die Pflanzenarten, die eine Chrysomelidenart benötigt, um sich von Imago zu Imago zu entwickeln und eine stabile Population auszubilden). Die Problematik von Nahrungspflanzenangaben in der Literatur wird in GEISER & HERR 1996 diskutiert.

Es ist eine weit verbreitete Strategie im Pflanzenreich, sich mit chemischen Inhaltsstoffen gegen Tierfraß zur Wehr zu setzen. Die Pflanzen produzieren ungenießbare oder sogar giftige Stoffe, die sie dann in den gefährdeten Organen, z. B. in den Blättern, speichern. Kleine Tiere, die Stoffwechselwege entwickeln, um diese sekundären Pflanzenstoffe unschädlich zu machen, haben dann den Vorteil, dass sie eine von Konkurrenten (weitgehend) verschonte Nahrungsquelle exklusiv nutzen können. Für kleine Käfer wie Chrysomeliden stellt das Biomasseangebot diverser Hochstaudenarten ein ergiebiges Nahrungsangebot dar. Sie haben im Lauf der Evolution nicht nur Anpassungen entwickelt, um die Inhaltsstoffe der Pflanze unbeschadet aufnehmen zu können, sie verwenden diese Stoffe auch zur Erzeugung eigener Abwehrstoffe (PASTEELS et al. 1994). Dadurch werden sie selbst für die meisten Fressfeinde ungenießbar und haben somit von ihrer Spezialisierung einen doppelten Vorteil. Eine derartig tief greifende Stoffwechselanpassung ist aber nur mit wenigen Pflanzenarten und in langer Koevolution möglich. Deshalb kann mit Sicherheit davon ausgegangen werden, dass *Oreina cacaliae* auch bereits vor 8.000 Jahren auf *Senecio fuchsii* und *Adenostyles* als Entwicklungspflanzen angewiesen war.

Präzisierung der Pollenanalyse durch Käferrestanalyse

In den Torfproben von der Pasterze waren Asteraeenpollen vom Seneciotyp nachweisbar (SLUPETZKY et al. 1998). Bis vor kurzem konnte man viele As-

teraceen-Pollen nicht einmal bis zu Gattung eingrenzen, inzwischen ist es bei den Gattungen *Senecio* und *Adenostyles* aber möglich.

Durch den Nachweis von *Oreina cacaliae* können somit die Ergebnisse der Pollenanalyse präzisiert werden. Da man *Senecio*-Pollen, nicht aber *Adenostyles*-Pollen gefunden hat, kann man schließen, dass es sich um *Senecio fuchsii* gehandelt haben muss. Auch die übrigen Ergebnisse der Pollenanalyse deuten auf eine Hochstaudenflur-Gesellschaft mit *Senecio fuchsii* und den typischen Begleitarten hin (SLUPETZKY et al. 1998).

Verbreitung und Ausbreitungsverhalten von *Oreina cacaliae*

Der Verbreitungsschwerpunkt von *Oreina cacaliae* liegt in den Alpen, die ja bis vor 18.000 Jahren stark vergletschert waren (Abb. 4). Diese Art hat also in Refugien das Würmhochglazial und auch frühere Vereisungsphasen überstanden und ist dann rückgewandert.

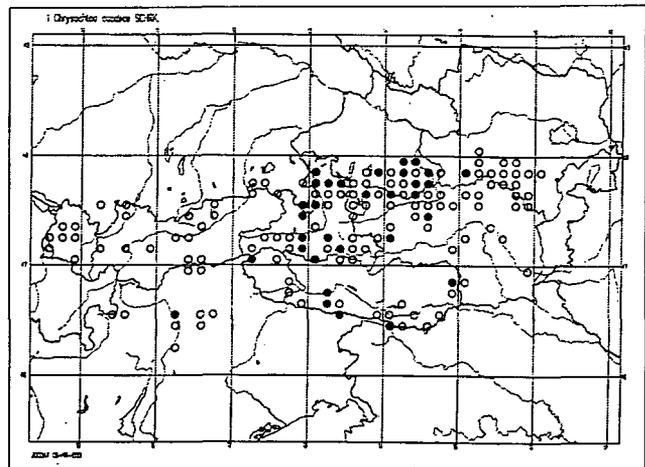


Abb. 4: Die Verbreitung von *Oreina [Chrysochloa] cacaliae* in Österreich. Kreise: Fundmeldungen bis 1980, Punkte: Fundmeldungen seit 1981. (Kartenerstellung von ZOBODAT, Linz, mit einigen Ergänzungen und Korrekturen der Verfasserin). In Tirol und Kärnten ist diese Art noch weiter verbreitet als hier angegeben)

Oreinen sind typische Gebirgstiere, sie kommen normalerweise nur über 800 m Seehöhe vor, einige Arten wie *Oreina cacaliae* und die nah verwandte *Oreina speciosissima* jedoch schon ab 600 m an Standorten mit geeignetem Lokalklima. In tieferen Lagen findet man sie – trotz intensiven Absuchens von *Senecio fuchsii*-Gesellschaften – nicht. Möglicherweise handelt es sich bei diesen „*Senecio fuchsii*“ um andere sub(?)spezifische Taxa des *Senecio nemorensis*-Komplexes mit etwas anderen Inhaltsstoffen, die bereits von *Oreina cacaliae* nicht mehr verarbeitet werden können. Diese Populationen von „*Senecio*“

³Die Probleme der Systematik und Nomenklatur sind in der Botanik um nichts geringer als in der Entomologie: je nach Autor wird dieses Taxon auch als *Senecio ovatus* (z.B. bei ADLER et al. 1994), als *Senecio nemorensis* ssp. *fuchsii* oder als *Senecio nemorensis* agg. *Senecio fuchsii* (WITTMANN et al. 1987) usw. bezeichnet. Inwieweit für *Oreina cacaliae* auch andere nah verwandte subspezifische Taxa dieses *Senecio*-Komplexes als Entwicklungspflanzen in Frage kommen, ist noch nicht untersucht.

*cio fuchsi*⁷ aus der collinen Stufe weisen beim Zerreiben der Blätter einen etwas anderen Geruch als die montanen und subalpinen Populationen auf, was auf andere sekundäre Pflanzenstoffe schließen lässt (NIKLFIELD, mündlich). Es ist anzunehmen, dass eine genaue Untersuchung der Frage, welche Taxa des *Senecio nemorensis*-Komplexes als Entwicklungspflanzen für *Oreina cacaliae* in Frage kommen, auch einiges zur Klärung der botanisch-systematischen Probleme beitragen kann.

Die Entwicklungspflanzen der Oreinen (Asteraceen und Apiaceen) sind sehr ausbreitungsfreudig, sie haben sehr effektive Mechanismen zur Samenverbreitung. Die Oreinen selbst sind allerdings wenig ausbreitungsfreudig. Sie bewegen sich nur wenig und wurden auch nur selten beim Fliegen beobachtet. Auch nach Untersuchungen in den Berner Alpen weist *Oreina cacaliae* nur einen geringen Aktionsradius auf. Die Käfer bewegen sich pro Tag durchschnittlich nur um 0,5 m weiter und innerhalb von 6 Wochen nur um wenige Meter. Von 26 Individuen, die im Mai 1988 markiert wurden, konnten 5 im August 1989 wieder gefangen werden, und zwar alle weniger als 5 Meter von der Stelle des Erstfanges entfernt (ROWELL-RAHIER 1992). Das ist eine enorm hohe Wiederfangrate für eine Insektenart, da man allein auf Grund der natürlichen Mortalität mit einem Verlust von mindestens einem Drittel der markierten Individuen in diesem Zeitraum rechnen muss.

Auch die Biologie der Oreinen deutet darauf hin, dass diese Gattung wenig ausbreitungsfreudig ist. Oreinen sind ovovivipar, aus den auf die Entwicklungspflanze abgelegten Eiern schlüpft unmittelbar nach der Eiablage die Käferlarve. Die Larven verlassen Entwicklungspflanzen normalerweise nicht, sie wechseln höchstens zum unmittelbar benachbarten Pflanzenindividuum der gleichen Art über. Durch ihre Abwehrstoffe haben sowohl Larven als auch Imagines kaum Feinde.

Genauer ist die Frage der Ausbreitungsfähigkeit von *Oreina*-Arten allerdings noch nicht untersucht. Die oft sehr unterschiedliche Färbung verschiedener alpiner Populationen ist auch ein Indiz dafür, dass die Ausbreitungsfähigkeit – im Vergleich zu vielen anderen Insektenarten – relativ gering ist.

Es soll hier nicht unerwähnt bleiben, dass es noch eine andere Interpretationsmöglichkeit für den Nachweis von *Oreina cacaliae* in jenem Zirbenwald am Pasterzenstandort gibt. Theoretisch könnten die mindestens 3 Individuen, die als Käferreste erhalten geblieben sind, auch bei einem ihrer seltenen Flüge von einem Windstoß erfasst und in die Höhe gerissen worden sein. Auf diese Weise könnten die Käfer auch in dieses sehr hoch gelegene Moor gelangt sein, ohne in der unmittelbaren Umgebung eine Population etabliert zu haben. Das wäre bei diesen doch ziemlich schwerfälligen Käfern aber sehr unwahrscheinlich. Es

kann also mit hoher Sicherheit davon ausgegangen werden, dass die *Oreina*-Individuen direkt aus dem Zirbenwald unter der Pasterze stammen.

Zur Problematik der „noch nicht abgeschlossenen postglazialen Wiederbesiedlung“

Auf Grund verschiedener Ergebnisse der interdisziplinären Quartärforschung ist heute bekannt, dass es im Alpenraum im Postglazial mehrfach Wärmeperioden, d. h. mehrere hundert bis 1.000 Jahre dauernde Phasen mit höheren Jahresmitteltemperaturen als heute, gegeben hat. Auch die Funde von Torfgeröllen, die nun von den Gletschern freigegeben werden, belegen ja, dass die Gletscher schon zu Zeiten dieser Torfbildung wesentlich weiter zurückgeschmolzen gewesen sein mussten und das Klima an diesen Örtlichkeiten so günstig war, dass sich Hochmoore und stellenweise sogar Zirbenwälder bilden konnten. Von den insgesamt (mindestens) 11 nachgewiesenen Wärmeperioden (SLUPETZKY et al. 1998) hat die längste von etwa 9.000 bis 8.000 b. p. gedauert. In dieser Zeit konnte sich der anmoorige Zirbenwald am Pasterzenstandort etablieren, der ja auch eine entsprechende Zeit für seine Sukzession benötigt hat. Die ausbreitungsfreudigen Hochstauden der Asteraceen eroberten diesen Standort sicher relativ bald. Aber auch einer wenig ausbreitungsfreudigen Art wie *Oreina cacaliae* gelang es in diesem Zeitraum, an diesen Ort vorzudringen.

Auf Grund dieser Befunde kann man annehmen, dass die postglaziale Wiederbesiedlung der Alpen – auch mit wenig ausbreitungsfreudigen Arten – schon vor 8.000 Jahren weitgehend abgeschlossen war. Vagile Arten konnten ein Gebiet wie Europa innerhalb weniger hundert Jahre besiedeln (siehe auch GEISER 1997 b).

Prinzipiell ist eine Besiedlung eines Gebietes natürlich nie „abgeschlossen“. In einem Zeitraum von 10.000 Jahren, die das Postglazial definitionsgemäß inzwischen andauert, kommt es immer wieder zu Neuansiedlungen von Arten aus entfernten Gebieten, und zwar auch ohne anthropogene Einflüsse. Andere Arten, die noch deutlich weniger ausbreitungsfreudig sind als *Oreina cacaliae*, kommen wahrscheinlich auch in weiteren mehreren tausend Jahren nicht wesentlich weiter.

Auch, wenn es bisher erst wenige Käfererrestanalysen aus dem Alpenraum gibt, so ist dennoch jedes Ergebnis ein wertvoller Mosaikstein für ein noch zu erstellendes Gesamtbild. Die Zwischenergebnisse sind bereits dazu geeignet, die bisherigen Hypothesen als überprüfbar erscheinen zu lassen.

Danksagung

Frau Monika Jost-Stauffer, Dissertantin am geologischen Institut der Universität Bern, verdanke ich die Übersendung der Donacienreste vom Unteraargletscher, die hervorragend aufbereitet und präpariert

waren. Herr Univ.-Prof. Dr. Heinz Slupetzky, Institut für Geographie der Universität Salzburg, vermittelte die Käferreste von der Pasterze und die fotografischen Aufnahmen. Diese Käferreste entdeckte Herr Prof. Dr. Robert Krisai, Institut für Botanik der Universität Salzburg, bei der Großrestanalyse und überließ sie mir zur weiteren Untersuchung. Diesen beiden Herren und den Chrysomelidenspezialisten Dr. Walter Steinhausen, München, und Dr. Horst Kippenberg, Herzogenaurach/Bayern, danke ich weiters für wichtige Hinweise und anregende Diskussionen. Herrn Univ.-Prof. Dr. Harald Niklfeld, Institut für Botanik der Universität Wien, danke ich für wertvolle Informationen zur Systematik und Chorologie von *Senecio fuchsii*.

Über die Vermittlung von Frau Univ.-Prof. Dr. Elisabeth Kirchner, Institut für Mineralogie der Universität Salzburg, fertigte Herr Mag. Johann Burgstaller die fotografischen Aufnahmen an, was gerade bei diesen kleinen, gewölbten und stark metallisch glänzenden Objekten kein leichtes Unterfangen war. Herr DI Michael Malicky stellte mir die Verbreitungskarte (Abb. 4) aus der biogeographischen Datenbank ZOBODAT (Biozentrum Linz) zur Verfügung. Auch ihnen sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

Literatur

- ADLER, W., K. OSWALD & R. FISCHER, 1994: Exkursionsflora von Österreich. – Verlag E. Ulmer, 1180 pp.
- ASHWORTH, A.C., 1977: A late Wisconsinian Coleopterous assemblage from southern Ontario and its environmental significance. – Canadian Journal of Earth Science, 14:1625-1634.
- COOPE, G.R., 1986: Coleoptera Analysis. – In: BERGLUND, B.E. (ed.): Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology. John Wiley & Sons (Chichester-New York), 703-713.
- FINK, J. & G. KUKLA, 1977: Pleistocene Climates in Central Europe. At least 17 Interglacials after the Olduvai Event. – Quaternary Research (New York, London), 7:363-371.
- GEISER, E., 1997a: Neue oder sehr seltene Käfer aus Salzburg (Insecta, Coleoptera). – Mitteilungen aus dem Haus der Natur (Salzburg), 13:67-70.
- GEISER, E., 1997b: Das Vorkommen der Wespenspinne *Argiope bruennichi* (SCOPOLI) (Chelicerata, Araneidae) in

- Salzburg – Zur Arealausweitung einer wärmeliebenden Art. – Entomologisches Nachrichtenblatt, Wien, 4(2-4):1-7.
- GEISER, E., 1998a: Chrysomelidenreste aus dem Unteraargletscher, Schweiz. – Abschlußbericht der Determination von Donaciinen-Resten für die Dissertation von Monika Jost-Stauffer: Insektenreste in interstadialen und holozänen Torfen der Schweiz. Geologisches Institut der Universität Bern.
- GEISER, E., 1998b: 8000 Jahre alte Reste des Bergblattkäfers *Oreina cacaliae* (SCHRANK) von der Pasterze. – Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Nationalpark Hohe Tauern, 4:41-46.
- GEISER, E. & C. HERR, 1996: Ein Beitrag zur Kenntnis der Nahrungspflanzen von *Lochmaea capreae* (L.) (Coleoptera: Chrysomelidae). – Koleopterologische Rundschau, 66:219-222.
- GOECKE, H., 1943: Monographie der Schilfkäfer II. – Nova Acta Leopoldina N.F., 12:339-380.
- JOST-STAUFFER, M., 2000: A Holocene fossil coleopteran (beetle) assemblage from the Central Swiss Alps: Climate and ecology. – Eclogae geol. Helv., 93:481-490.
- KRAL, F., 1972: Grundlagen zur Entstehung der Waldgesellschaften im Ostalpenraum. – Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 85:173-186.
- PASTEELS, J., M. ROWELL-RAHIER, J. BRAEKMAN & D. DALOZE, 1994: Chemical defence of adult leaf beetles updated. – In: JOLVET, P., M. COX & E. PETITPIERRE (eds.): Novel aspects of the biology of Chrysomelidae, 289-301.
- ROWELL-RAHIER, M., 1992: Genetic structure of leaf-beetle populations: microgeographic and sexual differentiation in *Oreina cacaliae* and *Oreina speciosissima*. – Entomologia experimentalis et applicata, 65:247-257.
- SLUPETZKY, H., 1975: Erste Radiokarbondatierung in Quartärablagerungen im Pongau im Bereich des Inneralpinen Salzachgletschers (Vorbericht). – Anzeiger der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, 1975 (10):154-160.
- SLUPETZKY, H., R. KRISAI & G.K. LIEB, 1998: Hinweise auf kleinere Gletscherstände der Pasterze (Nationalpark Hohe Tauern, Kärnten) im Postglazial. Ergebnisse von ¹⁴C-Datierungen und Pollenanalysen. – Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Nationalpark Hohe Tauern, 4:225-240.
- TICHY, G. 1980: Ein interstadiales Kohlevorkommen aus dem Frühwürm. – Zeitschrift für Gletscherkunde und Glazialgeologie (Innsbruck), 6:107-110.
- WITTMANN, H., A. SIEBENBRUNNER, P. PILSL & P. HEISELMAYER, 1987: Verbreitungsatlas der Salzburger Gefäßpflanzen. – Sauteria, Salzburg, 2:403 pp.

ÖEG-Fachgespräch

am Samstag, dem 16. Oktober 2004, 10⁰⁰-17⁰⁰ Uhr

Universität Graz, Institut für Zoologie, Universitätsplatz 2, 8010 Graz (Hörsaal 02.11)

„Die Honigbiene und andere soziale Insekten“

Örtliche Organisation: Univ.-Prof. Dr. Karl Crailsheim

Tel.: 0316 / 380-5616, Fax: 0316 / 380-9875, E-Mail: karl.crailsheim@kfunigraz.ac.at