

## ***Faunentypen (Faunenkreise) in den Hochgebirgen***

Entsprechend der grundsätzlichen Zweiteilung der Orobiome, läßt sich die Orealfauna auf einen *alpinen* Faunentyp (mit tundralen Beziehungen) bzw. *xeromontanen* Faunentyp (mit eremialen Beziehungen) aufteilen. Diese Unterscheidung basiert im Prinzip auf den unterschiedlichen Ursachen der non-arborealen Verhältnisse in den beiden Bereichen. Relevante, effektiv wirkende Faktoren sind jedoch einerseits die unterschiedliche Geomorphologie, die Substrat- und Bodenverhältnisse, andererseits aber auch die unterschiedliche Vegetation: eine mehr humide im alpinen Bereich, und eine mehr xeromorphe, wüstenähnliche im xeromontanen Bereich, und schließlich – durch das Zusammenwirken der abiotischen und biotischen Faktoren – der unterschiedliche Energiehaushalt in den beiden Orealbereichen. Alle diese Faktoren spielen auch in der antagonistischen Dynamik des Oreal gegenüber dem Arboreal eine Rolle. Darüber hinaus gibt es tiefgreifende Unterschiede zwischen den beiden Haupttypen: Alpin und Xeromontan.

### *Der alpine Faunentyp, die tundra-alpinen Zusammenhänge*

Wie erwähnt, hat sich der alpine Faunentyp unter den Bedingungen des humiden Hochgebirges entwickelt, d.h. unter solchen Umständen, die viel Ähnlichkeit mit den ökologischen Verhältnissen der zonalen Tundren aufweisen. Das hat zur Folge gehabt, daß zahlreiche alpine (s. l.) Arten sich den Umweltbedingungen der tundrenähnlichen Periglazialgebieten anpassen und sich dort während der Rückzugsphasen des Arboreals ausbreiten konnten. Diese Arten mußten dem Rückzug der letzten Vereisung entweder nach dem hohen Norden oder nach dem Hochgebirge, über die Waldgrenze folgen. Mehrere Arten konnten beide Wege wählen, und dadurch hat sich ein disjunktes, arktisch-(oder tundra-) alpines Areal herausgebildet. Als Folge dessen war dieser Faunentyp den weiträumigsten Migrationen und Arealverschiebungen während der jüngeren Vereisungen und Interglazialzeiten unterworfen, und ist rezent durch die Ausbreitung der arborealen Biome am meisten zurückgedrängt. Im Gegensatz zu den früher expansiven Arten ist ein ebenfalls bedeutender Anteil der alpinen Arten stationär geblieben. Sie gelten entweder als regional (z. B. europäisch, kaukasisch oder süd- bzw. ostsibirisch) verbreitete alpine Arten, oder sogar als stenochore alpine Endemiten, die auf bestimmte Gebirgsstöcke beschränkt geblieben sind. Ihre Geschichte hängt meistens sehr eng mit dem Refugialcharakter ("*massifs de refuge*", JEANNEL 1942) der nicht oder nur teilweise vergletscherten Gebirgsregionen zusammen. Da der alpine Faunentyp aber sowohl in der geobotanischen, wie auch in der zoogeographischen Literatur mehrfach und gründlich beschrieben worden ist, soll hier nur eine kurzgefaßte Übersicht der wichtigsten Eigenschaften und Beziehungen dieses Faunentyps gegeben werden. Die arktisch- (tundra-) alpine Disjunktion, die in einer Vielzahl von Veröffentlichungen analysiert wurde (z. B. ANDER 1949; ANT 1965; ASPÖCK 1963; HOLDHAUS 1954; HOLDHAUS & LINDROTH 1939; KULCZINSKY 1923, DE LATTIN 1957, 1967; VARGA 1975a,b, 1989c, 1995b; WALTER & STRAKA 1970; WARNECKE 1959), gilt als eine allgemeine Erscheinung in der Arealgestaltung vieler Pflanzen- und Tierarten.

Die arktisch- (tundra-) alpine Disjunktionsform des Areals zeigt bei den Schmetterlingen eine starke positive Korrelation mit der eurasiatischen bzw. holarktischen Ausdehnung des Areals. Dieser Zusammenhang beweist, daß die beiden Eigenschaften der Arealgestaltung – mindestens bei den mehr beweglichen Tiergruppen – einen gemeinsamen geschichtlichen Hintergrund haben müssen, d. h. sich auf die zonale Ausbreitungsmöglichkeit dieser Arten im Periglazialraum während der jüngeren Vereisungen (Riss und Würm; bzw. Illinois und Wisconsin) zurückführen lassen (VARGA 1975a,b). Unter den Laufkäfern (Carabidae) und Rüsselkäfern (Curculionidae) sind auch eine Anzahl arktisch-alpin verbreiteter Arten vorhanden, wovon aber relative viele auf die Tundragebiete und Hochgebirge Europas beschränkt geblieben sind (HOLDHAUS 1954; HOLDHAUS & LINDROTH 1939).

Die ausschließlich alpine (s. u.) Verbreitung hängt dagegen ebenfalls eng mit der regionalen Ausdehnung des Areals zusammen. Diese Arten bleiben in der Regel nur auf bestimmte Gebirgsregionen mit ausgedehnten alpinen Bereichen beschränkt, wie in Europa die zentralen und östlichen Pyrenäen, bestimmte Teile der Südwest- und Südalpen, die Hochgebirge der Balkanhalbinsel, usw (VARGA 2001). In Asien gelten als solche z. B. die Hochlagen des Altai- und Sajan-Gebirges, oder bestimmte Hochlagen dieser Gebirgszüge (z.B. “Tunkinsk Weißberge” im Sajan; vgl. VARGA 1989b). Die erwähnten Arten konnten die Vereisungen entweder am Rande der ausgedehnten Gebirgsvergletscherungen (wie die alpinen “Gletscherrand-Arten” und mehrere balkanische, kaukasische und südsibirische Gebirgsendemiten), oder auf den unvergletscherten Graten und Kuppen innerhalb der vergletscherten Hochregionen der Gebirge (auf den sog. “nunatak” Refugien, JANETSCHKE, 1956) überleben. Eine vorläufige Analyse der phylogenetischen Verhältnisse der alpinen Lepidopteren weist auf die sehr große geschichtliche Heterogenität dieser Gruppe hin. Hier können nur einige typische Fälle erwähnt werden:

- Es gibt extrem stark disjunkte Artenpaare mit vikarianten Arten oder Subspezies in Europa bzw. Süd- und Ostsibirien; in gewissen Fällen auch in Nordamerika, wie z. B. die Arten der *Erebia tyndarus*-Gruppe, die verwandten Arten von *Euxoa culminicola*; die Subspezies von *Parnassius phoebus*, *Euphydryas ichnaea*, *Agrotis fatidica*, *Xestia lorezi*, *X. atrata*, *X. ursa*, *Lasionycta leucocycla*, *Anarta melanopa*, usw..
- Alpine Endemismen haben sich auch von den verwandten Arborealarten entwickelt, die in den benachbarten Arborealräumen verbreitet sind (s. in Klammern), z.B. die Tagfalter: *Mellicta varia* (*M. parthenoides*), *M. asteria* (*M. aurelia*), *Euphydryas debilis* (*E. aurinia*, wo die Speziation sich noch nicht abgeschlossen zu haben scheint). Ein anderer Teil der alpinen Endemismen zeigt eine enge Verwandtschaft mit den weit verbreiteten alpinen oder tundra-alpinen Arten, was darauf hinweist, daß sie sich von den weiter verbreiteten Geschwisterarten, als Neoendemismen, abgesplittert hatten. Zahlreiche solche Arten befinden sich z. B. innerhalb der Schmetterlingsgattungen *Setina*, *Psodos*, *Gnophos*.
- Eine parallele Heterogenität läßt sich ebenfalls bei den südeuropäischen Hochgebirgsarten feststellen. Man konnte in mehreren Fällen west-östliche Disjunktionen mit vikariierenden Arten bzw. Subspezies, als atlanto- bzw. pontomediterran-oreale Faunenelemente feststellen (*Boloria graeca* ssp., *Erebia ottomana* ssp., *E. rhodopensis* / *aethiopella*, *Anaitis simpliciatata* ssp.). Die meisten

südeuropäischen Orealarten haben aber ihre nächsten Verwandten unter den sibirischen Faunenelementen (z.B.: die Artenpaare *Lycaena candens* / *hippotoe*, *Aricia montensis* / *artaxerxes*, *Coenonympha rhodopensis* / *tullia*).

- Obwohl in einigen Tagfaltergattungen die Anzahl der alpinen Arten in Europa als am höchsten gilt (*Erebia*, *Melitaeaini*), scheint dies eher nur eine Ausnahme zu sein. In vielen Gruppen ist die Diversität der alpinen Arten in den südsibirischen Hochgebirgen, oder noch mehr in den alpinen Bereichen des Himalaja-Systems am höchsten. Während aber der Artenbestand des Altaj- und Sajan-Gebirges schon seit langem erforscht wird, und auch viele gemeinsame Züge mit der europäischen Hochgebirgsfauna zeigt, galt die Fauna der alpinen-subnivalen Himalaja-Höhen bis in die jüngste Zeit als eine "terra incognita", und weder ihr Artenreichtum, noch die Zusammensetzung des Artenbestandes konnte mit "europäischen Maßstäben" gemessen werden. Als typische, artenreiche Gattungen der Schmetterlinge in den alpinen Regionen gelten im Altaj-Sajan-Gebiet: *Colias* (*Pieridae*), *Albulina*, *Plebejus*, *Agriades*, *Polyommatus* (*Lycaenidae*), *Boloria*, *Melitaea*, *Erebia* (*Nymphalidae*), *Euxoa*, *Xestia*, *Apamea* (*Noctuidae*). Diese Genera sind auch in Europa zumindest mäßig oder sogar sehr artenreich (*Erebia*) vertreten. Die xeromontanen Genera, wie *Dichagyris* (s.l.), *Chersotis*, *Rhyacia*, *Eugnorisma*, *Hadena*, *Ctenoceratoda* sind dagegen, verglichen mit den Hochgebirgen von Nord-Iran, des Tien-Shan- und Pamir-Systems, Hindukush, Karakoram usw. in einer mäßig hohen Artenzahl anzutreffen.

### *Die Orealfauna der ariden Gebirgsräume*

#### *Der xeromontane Faunentyp, die eremialen Zusammenhänge*

Der andere Grundtyp der Orobioime und der Orealfauna ist der Xeromontane. Es steht außer Zweifel, daß der konsequent griechische Terminus: "*Eremoreal*" in sprachlicher Hinsicht korrekter wäre, doch sollte von dem einigermaßen gebräuchlichen griechisch-lateinischen "Chimaera"-Terminus "*Xeromontan*" nicht abgewichen werden, weil letzterer mindestens in der ornithologischen Literatur (STEGMANN 1938; VOOUS 1960, 1963), wenn auch in einem engeren Sinn (als "*palaeomediterran-xeromontane*" ), schon als eingebürgert gilt. Es gibt Regionen, wo die alpinen und xeromontanen Bereiche voneinander ziemlich scharf getrennt sind, wie z. B. durch die sog. "Adamović-Linie" auf der Balkanhalbinsel (ADAMOVIĆ 1908; VARGA 1975a, 1995a). In anderen Fällen sind aber die gegensätzliche Gebirgsräume durch die edaphischen oder mikro- bzw. mesoklimatischen Verhältnisse mosaikartig eingekeilt, wie z. B. in den föhnbeeinflussten inneralpinen Trockengebieten oder im nördlichen Tien-Shan und Mongolischen Altai, wo die Hänge von unterschiedlicher Exposition und Höhenstufen einen gegensätzlichen Charakter haben können.

Die Xeromontanfauna gilt als besonders artenreich und gleichzeitig auch reich an endemischen Arten in den ariden-semiariden Hochgebirgen von Zentral- und Innerasien. Ihre Kerngebiete können durch eine Vielzahl von Arten aus bestimmten Gattungen gekennzeichnet werden, wodurch auch die Möglichkeit der phylogenetischen Analyse gegeben ist (Beispiele von den Eulenfallern: *Euxoa*, *Dichagyris*, *Chersotis*, *Eugnorisma*,

*Xenophysa*, *Bryopolia* usw., vgl. RONKAY & VARGA 1999; VARGA 1989a, 1990, 1993, 1996a, 1998; VARGA & RONKAY 1987, 1996; VARGA & al. 1990a,b). Ein bedeutender Teil dieser Fauna läßt sich aus der, an Reliktformen besonders reichen Gebirgsfauna des monsunisch geprägten SO-Asiens ableiten. Expansive Xeromontanarten konnten in den kontinental-ariden Klimaphasen der Quartärperiode zu einer zonalen Ausbreitung in die Steppen- und Halbwüstengebiete bzw. zu Reliktvorkommen in die Trockengebiete von Mitteleuropa gelangen.

Da die xeromontanen Bereiche meistens durch aride Wüsten- oder Halbwüstengebiete umgeben sind, sind ihre offenen Ökosysteme gegenüber den ariden Zonobiomen entweder gar nicht oder nur sehr lückenhaft durch eine Waldgrenze abgeschirmt. Dieser Umstand hat zur Folge, daß die expansionsfähigen Xeromontanelemente weit in die trockene Zonobiome eindringen können, besonders wenn sie sich auch durch die Eigenschaften ihres Lebenszyklus als präadaptiert erwiesen. Die Xeromontanfauna konnte als eine wesentliche Quelle für die Genese der Fauna der eremialen, sogar in einigen Fällen auch der tundralen Räume dienen, weil die erwähnte Lage im wesentlichen während der ganzen Quartärperiode durch die Ausbreitung bzw. Rückzug der Arborealräume weniger beeinflußt wurde. Man sieht nämlich in vielen Fällen einen beinahe kontinuierlichen Übergang der xeromontanen und eremialen Verbreitungsformen, z. B. in zahlreichen Gattungen der Noctuiden, die als typisch für die weiträumigen ariden Bereiche von Zentralasien gelten.

Dementsprechend waren die Arealveränderungen und Disjunktionen während der Glazialzeiten bei den Vertretern dieses Faumentyps weniger extrem, als bei den alpinen Arten. Relativ wenige zentralasiatische Xeromontanarten konnten nach Europa eindringen, und auch sie nur während der extrem kontinentalen (*“kryoxerotischen”*) spätglazialen und ersten Postglazialphasen, noch vor der ausgedehnten postglazialen Wiederbewaldung. Die meisten Arten sind als Abkömmlinge der periglazialen Kältesteppefauna nach Europa gelangt (wie die Nagetiere der Gattungen: *Allactaga*, *Cricetulus*, *Lagurus*, *Ochotona*, usw.). Die Vertreter dieser artenreichen Mischfauna wurden durch das Verschwinden dieses Zonobioms in Europa größtenteils nach Osten zurückgedrängt. Lediglich einige Pflanzenarten und die Invertebraten von geringer Körpergröße und Raumannspruch konnten diese tiefgreifenden Veränderungen in solchen Biotopen überleben, die von der postglazialen Wiederbewaldung weitgehend verschont geblieben waren, wie die Hochlagen und felsigen Biotope im Gebirge, die Steilhänge an den Meeresküsten, die edaphischen Trockenrasen usw. Die sehr zerstreute Verbreitung der sog. *“Prälitorinarelikte”* in Nordeuropa deutet auf diese Prozesse hin.

Eine andere, geschichtlich ältere Gruppe der Xeromontanarten konnte noch am Ende der Tertiärzeit die Festlandverbindungen zwischen Kleinasien und dem europäischem Mittelmeergebiet für seine Ausbreitung nutzen. Diese Arten kommen jetzt, meist ziemlich zerstreut, in den sommertrockenen mediterranen Hochgebirgen vor (Atlas-System, Sierra Nevada, sommertrockene Hochgebirge im Inneren der Iberischen Halbinsel, südliche Balkanhalbinsel bzw. Peloponnesos, usw.). Die xeromorphe oromediterrane Vegetation (z. B. die Dornpolstervegetation *Astragalo-Acantholimetalia*) zeigt auch jetzt enge Zusammenhänge zwischen dem südlichen Teil der Balkanhalbinsel und Kleinasien.

Die weitaus ausgedehntesten und artenreichsten Xeromontanbereiche von Eurasien erstrecken sich in den mächtigen Gebirgsmassiven von Zentralasien. Die Hochlagen von Inneranatolien, des armenischen Plateaus und der transkaspischen Gebirge gehören zwar schon zu dieser überwältigender Welt, aber sie gelten lediglich als bescheidene Vorposten der riesigen Ketten des Tien-Shan und Pamir-Systems, vom Hindukush, Karakoram und Himalaya. Auch die extrem kontinentalen, hohen Massive und Hochplateaus der Mongolei, Tibet and Ladakh gehören zur Heimat des xeromontanen Faunentyps, mit den charakteristischen Großsäugern, wie dem Marco-Polo-Schaf ("Argali", *Ovis ammon*), dem Altai-Ibex (*Capra ibex altaica*) und dem Schneeleoparden (*Uncia uncia*), Geiern (*Gyps hemachalanus*, *Gypaetus barbatus*), Stein- und Schneehühnern (*Alectoris*, *Tetraogallus*), Rotschwänzen (*Phoenicurus*), mit zahlreichen flugunfähigen Geradflüglern (s. unten), Schwarzkäfern und mit Eulenfalern (meist Subfam. Noctuidae) von gras- und graswurzelfressenden Raupen

### *Übersicht der Xeromontanfauna: geographische Gliederung und Zusammenhänge*

Wir betrachten den alpinen und xeromontanen Faunentyp als die beiden grundsätzlichen Einheiten der Hochgebirgsfauna. Sie zeigen trotz der geschilderten Unterschiede mehrere in ihrer geographischen Verteilung parallele Züge auf. Ähnlich dem alpinen Faunentyp, ist auch der xeromontane Faunentyp transpalaearktisch bzw. – holarktisch verbreitet, manchmal auch mit peripheren Exklaven in den Hochgebirgen der tropisch-subtropischen Breiten von Asien, Afrika und Südamerika. Die Bedeutung dieses Faunentyps kann durch den Artenreichtum gewisser, praktisch ausschließlich xeromontanen, Gattungen der Heuschrecken (z.B.: *Tropidauchen*, *Saxetania*, vgl. Abb. 38, *Conophyma*, *Paraconophyma*, *Paranothrotus*, *Nocarodes*, *Nocaracris*, *Paranocaracris*, *Savalania*, *Iraniola*, *Lyrotylus*, *Kabulia* vgl. BEY-BIENKO 1948; PRAVDIN & MISHTSHENKO 1980; SHUMAKOV 1963), Käfer (z.B.: *Tenebrionidae*: *Ascelosodis*, *Bioramix*, *Gnathodes*, *Penthicus*, *Prosodes*; *Carabidae*: *Asioplatus*, *Bronislavia*, *Callisthenes*, *Chaetoleistus*, *Deroplectes*, *Loxophonus*, *Tadzhikamara* vgl. KRYZHANOVSKY 1965) und Schmetterlinge unterstrichen werden. Bei den Letzteren kennen wir typisch xeromontane Gattungen, z. B. bei den Augenfalern (*Satyridae*): *Karanasa* (AVINOFF & SWEADNER 1951), *Paralasa*, *Boeberia*, *Pseudochazara* oder bei den Eulenfalern (*Noctuidae*): *Pachyagrotis*, *Hemiexarnis*, *Ledereragrotis*, *Xenophysa*, *Bryopolia*, *Bryoxena*, *Margelana*, *Victrix*, usw. Auch eine Anzahl der in der Palaearktis weit verbreiteten Genera weist die bei weitem höchste Artenzahl im xeromontanen Bereich auf, wie z. B. die Tagfalter (*Papilionoidea*): *Parnassius*, *Colias*, *Oeneis*, *Agrodiaetus*, *Polyommatus*; die Eulenfalern (*Noctuidae*): *Euxoa*, *Dichagyris*, *Yigoga*, *Parexarnis*, *Protexarnis*, *Rhyacia*, *Chersotis*, *Eugnorisma*, *Calocestra*, *Ctenoceratoda*, vgl. Abb. 39, *Sideridis*, *Conisania*, *Polymixis*, *Dasypolia*, *Cucullia*, *Oncocnemis* usw. (HACKER 1990, 1992a,b; HACKER & RONKAY 1993a,b; RONKAY 1988, RONKAY & RONKAY 1995; RONKAY & VARGA 1990a,b; 1993a,b; VARGA 1975, 1989a, 1990, 1992a,b; VARGA & RONKAY 1987, 1991; VARGA & al 1990a,b; usw.). Als Beispiel kann noch erwähnt werden, daß die Türkei, mit ihrem weit ausgedehnten xeromontanen Gebieten fast die gleiche Artenzahl der Noctuiden (1032 spp. sind von HACKER 1990 erwähnt) besitzt, wie der gesamte europäische Artenbestand (1104 Arten sind von HARTIG &

HEINICKE 1973; 1291 Arten von FIBIGER & HACKER 1991 aufgezählt). Gute Beweise für die hohe Artenzahl der xeromontanen Noctuidae werden von HACKER (1990) angeführt.



38. *Saxetania cultricollis*, eine endemische saxobiotische Orthoptera vom Kopet-Dagh



39. *Ctenoceratoda sukharevae*, ein endemischer Vertreter einer, in 1994 als neu beschriebener zentralasiatischen xeromontanen Eulenfalter-Gattung, vom Mongol-Altai Gebirge. Die lang gekämmten Fühler sind für die Gattung charakteristisch.

Als ein grundsätzlicher Charakter der palaearktischen Xeromontanfauna gilt die *mediterrane vs. kontinentale* Zweiteilung. (Abb. 3 and 22, VARGA 1995b, Abb. 1). Die Trennung der beiden xeromontanen Komplexe ist wohl erdgeschichtlich bedingt: dadurch, daß der südliche Teil der Balkanhalbinsel, der zur Helleno-Anatolian Platte gehört, mit Kleinasien bis zum Abbruch der Ägäischen Brücke in der Quartärperiode im dauerhaften Zusammenhang stand, während die Helleno-Anatolian Platte vom Ostanatolien und von anderen Teilen des eurasiatischen Kontinents seit etwa 17

Millionen Jahre durch einen Ausläufer von Paratethys abgetrennt wurde (OOSTERBROEK & ARNTZEN 1992, RÖGL & STEININGER 1983, STEININGER & RÖGL 1984, STEININGER & al. 1985). Diese Trennung hat auch auf lange Sicht die Evolutionsprozesse in der Xeromontanfauna bestimmt, die im abschließenden Teil dieser Arbeit dargestellt sind.

Die westliche Gruppe der Kerngebiete der stenochoren Xeromontanarten befindet sich in den mediterranen Hochgebirgen, vom Atlas und der Sierra Nevada durch Süditalien und Sizilien, die südliche Balkanhalbinsel und Kreta bis zum Plateau von Daghستان, Ostanatolien und Transkaukasien; in einigen Fällen auch bis Transkaspien (Kopet-Dagh), wie z. B. im Falle einer relikartigen Artengruppe des Subgenus *Pleonectopoda* (genus *Euxoa*): *E. nevadensis*, *E. haverkampfi*, *E. continentalis*, *E. hilaris*, *E. conifera*, *E. rjabovi*, *E. inclusa*. Der höchste Artenreichtum dieser Gruppe läßt sich aber in den Hochgebirgen des Taurus- und Antitaurus-Systems im südlichen Teil von Kleinasien und auf dem Armenischen Plateau beobachten, obwohl weniger artenreiche Kerngebiete auch auf dem Iberischen Halbinsel, oder sogar in gewissen Teilen der SW-Alpen vorzufinden sind. Einige Hochgebirge im südlichen Griechenland (z. B. Parnassos, Tymphrystos, Chelmos, Taigetos), wo auch die xerophytische Dornpolster-Vegetation eindeutige kleinasiatische Zusammenhänge aufweist, gelten als reich an stenochoren Xeromontanarten, z. B. bei gewissen flugunfähigen Heuschreckengattungen (z. B. *Oropodisma*, *Paracaloptenus* vgl. WILLEMSE, 1971, 1972, 1973, 1984).

Die östlichen Arealgrenzen der westlichen Xeromontan-Arten oder –Artengruppen befinden sich meistens entweder in Ostanatolien, in Nordiran und Transkaspien (Kopet-Dagh), in einigen Fällen aber im westlichen Tien-Shan und Hindukush, z. B. in Nuristan, oder in NW-Pakistan (*Euxoa homicida* STAUDINGER, *Dichagyris leucomelas* BRANDT, *D. afghana* BOURSIN, *D. chrysopyga* BOURSIN, *Xenophysa junctimacula* CHRISTOPH, s. VARGA 1989 b). In mehreren Gruppen sieht man eine ziemlich scharfe Trennungslinie zwischen den östlichen Ausläufern des Hindukush-Gebirges bzw. den Pamir- und Karakoram-Gebirgen, z. B. bei der Verbreitung der kleineren, “Mufflon”-ähnlichen (Archar) und den stattlichen, robusten, “Argali”-ähnlichen Wildschafen des *Ovis ammon* Artenkreises (NADLER & al. 1973). Diese Grenze hat einen klaren klimatischen Hintergrund: die östliche Grenze der äquinoctialen Regenfälle zieht sich vom westlichen Hindukush bis zum westlichen Tien-Shan-Gebirge. Östlich von dieser Linie gibt es eine andere Verteilung der Niederschläge: entweder Sommerniederschläge (aus polaren Zyklonen von der Richtung des S-sibirischen Flachlandes, z. B. im Altai-Gebirge; bzw. von ausklingenden Monsunregenfällen entlang des Indus-Tals und östlich davon), oder Aridität in der ganzen Vegetationsperiode (östliches Hochplateau von Pamir).

Nachfolgend werden die wichtigsten chorologischen Beziehungen der zentralasiatischen Xeromontanfauna zusammengefaßt.

- Man kann eine sehr hohe Artendiversität für gewisse taxonomische Gruppen in bestimmten zentralasiatischen Hochgebirgen beobachten, wie für die oben erwähnten “saxobiotischen” Orthopteren, oder für bestimmte Genera der Eulenfalter (*Euxoa*, *Rhyacia*, *Chersotis*, *Dichagyris*, *Eugnorisma*, *Spaelotis*, *Discestra*, *Ctenoceratoda*, *Dasypolia* usw.) im Hindukush, Hissaro-Darwaz und Tien-Shan (z.B.: Alai). In vielen Fällen lassen sich vikariante Artenpaare bzw. –Gruppen von diesen Gattungen in verschiedenen Teilen dieser Gebirge feststellen. Ihre wichtigsten Fälle werden im Teil über die Evolution der Xeromontanfauna besprochen.

- Man kann eine sehr enge taxonomische Verwandtschaft zwischen den allopatrischen Artenpaaren und -Gruppen gewisser *Noctuinae* und *Hadeninae* Genera feststellen, die einerseits im Tien-Shan, andererseits im Mongolischen Altai vorkommen (*Dichagyris umbrifera* vs *D. kaszabi*, *D. clara clara* vs. *D. clara gobialtaica*, *Parexarnis candida candida* vs. *P. candida* ssp., *Ctenoceratoda turpis* vs. *C. peregovitsi*). Ebenfalls sehr enge verwandtschaftliche Beziehungen lassen sich zwischen den allopatrischen Artenpaaren und -Gruppen von Zerawshan, Hissaro-Darwaz, O-Hindukush und W-Pamir feststellen (z. B. of *Euxoa hissarica* vs. *E. melanochoa*, *Bryopolia tsvetaevi hissarica* vs. *B. tsvetaevi tsvetaevi*, *Bryoxena tenuicornis* vs. *B. constricta* und *B. plantei*, usw.).
- Es gibt zahlreiche Xeromontanarten, die sich vom nordwestlichen, ariden Teil von Nepal bzw. vom westlichen Himalaja (Kashmir), Ladakh und Karakoram bis Badakhshan bzw. zum Pamir-Transalai-System antreffen lassen (*Euxoa tibetana-naumanni*-Gruppe, *Rhyacia oxytheca*, *Rh. oromys*, *Eugnorisma asad*, *Cornutifera simplex*, *Bryopolia virescens*, vgl.: VARGA 1990, VARGA, RONKAY & HACKER 1991, HACKER & RONKAY 1993, HREBLAY & RONKAY 1995).
- Die größte Anzahl der relikartigen mono- oder oligotypischen Gattungen (bzw. Subgenera) befindet sich einerseits in gewissen Teilen des Tien-Shan- (Alai-Gebirge, Bolshoi Tshimgan) und Hissaro-Darwaz-Systems (*Bryomixis lichenosa*, *Pamirorea eberti*, *Xenophysa paradoxa*), andererseits auf den Randgebieten des Tibet- (Xizang-) Plateaus (*Niaboma xena*, *Euxenistis*).

Die xeromontanen Lebensräume und auch ihre Fauna haben vielseitige Beziehungen zu den anderen offenen, non-arborealen Lebensräumen. Als besonders vielfältig gelten die Zusammenhänge der zentralasiatischen Xeromontanfauna mit der Fauna des Eremials. Viele Beispiele können aus den Hadeninae-Gattungen *Hadula*, *Cardiestra*, *Discestra*, *Thargelia*, *Odontelia* erwähnt werden (VARGA & RONKAY 1989, 1991). In den vorwiegend xeromontanen Gattungen gibt es auch einige expansive Arten, welche in den Wüstengebieten eine weite Verbreitung haben, wie z. B. *Dichagyris imperator*, nahe verwandt mit dem xeromontanen *D. melanura-grisescens*-Artenkomplex und verbreitet von Süd-Spanien durch Nord-Afrika bis zu den Wüsten der Arabischen Halbinsel. *Euxoa fallax* gilt als eine weit verbreitete Wüstenart vom Transkaspien bis in die südliche Mongolei (Dzhungarische und Transaltai-Gobi Wüsten), sie ist mit den Xeromontan-Arten *E. praestigiosa* (Zaghros, Barm-i-Firuz: Iran) und *E. cespitis* (Hindukush) am nächsten verwandt. Einige Arten vom xeromontanen Ursprung kommen sogar in den europäischen Dünengebieten vor, wie *Euxoa c. cursoria* und *Agrotis r. ripae*. Sie haben auch xeromontane Geschwistertaxa, wie *E. currens* in Zentralasien (bis Nord-Amerika (als *E. currens wirima*) und *A. scruposa* im östlichen Kleinasien; eine Art aus der letzteren Verwandtschaft (*A. desertorum*) kommt auch in der südrussischen-südsibirischen Steppen- und Halbwüstenzone vor. *Cardepiia helix* ist in den SO-europäischen Halbwüsten verbreitet, *C. dardistana* kommt aber nur in den Gebirgs-Halbwüsten am oberen Lauf von Indus, in der Nähe von Gilgit vor. Es gibt in den Genera *Cardiestra*, *Hadula*, *Saragossa* ebenfalls weit verbreitete Eremialarten und stenochore Spezies in den ariden Gebirgen von Zentralasien.

Aufgrund der vergleichenden Analyse der Steppenfauna kann man den Schluß ziehen, daß die Xeromontanfauna als eine (aber wohl *nicht die einzige!*) der wichtigen Quellen

des Artenbestandes der palaearktischen Steppenfauna gilt. Einige Arten des Subgenus *Agrodiaetus* der Gattung *Polyommatus* (*Lycaenidae*, z.B. *P. damon*, *P. damone*, *P. coelestinus*) sind auf den Steppengebieten von Ost-Europa und Süd-Sibirien weit verbreitet, die weitaus größte Anzahl der Arten ist jedoch auf einige Gebirgsgegenden von Ost-Anatolien, West- und Nord-Iran begrenzt. Auch unter den Arten der Noctuidae-Gattungen *Euxoa*, *Dichagyris*, *Eugnorisma* und *Metagnorisma* befinden sich z. B. einige sehr weit verbreitete Steppenarten, welche sich manchmal auch in das mehr warmtrockene Arboreal ausbreiten konnten, wie *Euxoa aquilina*, *E. temera*, *E. distinguenda*, *E. hastifera*, *Metagnorisma depunctum*, *M. ponticum*). Wieder andere Arten sind in den Steppengebieten von Südost-Europa und Süd-Sibirien bis Kasachstan verbreitet (z.B. *Euxoa christophi*, *E. deserta*, *Dichagyris valesiaca*, *D. squalorum*, *D. squalidior*, *Eugnorisma chaldaicum*, *E. insignatum*, usw.). Der größte Teil des Artenbestandes dieser Gattungen, der mehrere Hunderte von Arten beträgt, beschränkt sich aber auch in diesen Gattungen auf die ariden Gebirge von Zentralasien. Die ökophysiologischen Gründe dieser Zusammenhänge werden wir im Teil über die Evolution der palaearktischen Xeromontanfauna näher betrachten.

In gewissen Fällen können auch Zusammenhänge zwischen der Xeromontanfauna und der tundralen Fauna festgestellt werden, besonders im extrem kalt-kontinentalen Bereich von Zentralasien und in Ostsibirien, bzw. in Nord-Amerika. Sie wurden in der Regel durch den Beringia-Korridor vermittelt. Die Gebirgstundren ("Goltsy") des Pazifischen Gebirgssystems in Ost- und Nordost-Sibirien dienten als "Trittsteine" ("stepping-stones") der Ausbreitung nach Norden. Besonders zwei Gattungen der Tagschmetterlinge, *Colias* and *Oeneis*, die in diesen Gebieten artenreich vertreten sind, liefern uns mehrere Beispiele für solche xeromontane-tundra-alpine Beziehungen. Mehrere Arten dieser Genera (z.B. *Colias tyche*, *C. melinos*, *C. mongola*, *C. hecla sulitelma*; *Oeneis norna*, *Oe. jutta*, *Oe. tarpeia*, *Oe. mongolica*, *Oe. sculda*, *Oe. melissa*, *Oe. bore*) kommen in den Hochgebirgen von Süd-Sibirien bzw. der nördlichen Mongolei vor. Andererseits konnten Subspezies von *C. hecla*, *Oe. norna*, *Oe. jutta*, *Oe. melissa*, *Oe. bore* ausgedehnte Gebiete der eurosibirischen und nordamerikanischen Tundra-Zone bevölkern. Trotz dieses riesigen Areals, kommen sie in den europäischen Hochgebirgen nicht vor. Ihre Ausbreitung wurde in diese Richtung während den jüngeren Glazialzeiten wohl durch den westsibirischen-kaspischen Eisstausee verhindert. Die Wichtigkeit dieser Barriere konnte auch dadurch nachgewiesen werden, daß zwei, mit den zentralasiatischen nahe verwandte Arten dieser Gattungen, *Colias phicomone* und *Oeneis glacialis*, weder eine asiatische, noch eine tundrale Verbreitung haben, sondern auf die europäischen Hochgebirge beschränkt geblieben sind. Auch die Ausbreitungsgeschichte des holarktisch verbreiteten, polytypischen Alpenweißlings *Synchlœ callidice*, der in der Nearktis vikariante Geschwisterarten hat (*S. occidentalis*, *S. nelsoni*, *S. protodice* and *S. orientalis*), kann aufgrund des Verbreitungsmusters und der subspezifischen Gliederung als ähnlich betrachtet werden (vgl. DESCIMON 1986; MANI 1968; GEIGER & SHAPIRO 1992; SHAPIRO 1989).

Bei den Eulenfaltern haben wir gute Gründe, einen xeromontanen Ursprung bei den im arktischen Bereich verbreiteten Gattungen *Anarta* und *Sympistis* anzunehmen. Erstere gehört in die *Hadula-Calocestra* Verwandtschaft, wo die meisten Arten entweder xeromontan (ein großer Teil von *Calocestra* und einige *Hadula*) oder eremisch (der größte Teil von *Hadula*) sind. Letztere Gattung läßt sich von der holarktischen,

xeromontan-eremischen *Oncocnemis* kaum trennen, und hat wohl einen nordamerikanisch-xeromontanen Ursprung.

Als am gründlichsten untersuchtes Beispiel kennen wir die taxonomische Gliederung und die Ausbreitungsgeschichte der Artengruppe der Gebirgsschafe *Ovis ammon-nivalis* (HEPTNER 1966, NADLER & al. 1973). Hier sieht man einen Artenkreis vom palaearktischen Ursprung, mit einer typischen Gliederung im west- bzw. zentralasiatischen xeromontanen Bereich, und mit einer Ausbreitung nach Norden durch die Gebirgstundren von Ostsibirien, verbunden mit einer weiteren Differenzierung in den tundralen Gebieten und Hochgebirgen der Nearktis. Diese Zusammenhänge können als Beweise für die Bedeutung der xeromontanen Fauna für die Evolution der holarktischen tundralen Fauna betrachtet werden.

Man kann noch erwähnen, daß in Ausnahmefällen gewisse ausbreitungsfähige Arten von xeromontanem Ursprung sogar Kulturfolger und landwirtschaftliche Schädlinge werden können, wie einige *Euxoa*-Arten, sowohl in Eurasien (*E. temera*, *E. aquilina*, *E. ochrogaster*), wie auch in Nord-Amerika (*E. /Chorizagrotis/ auxiliaris*, *E. messor*), oder Arten der Gattungen *Agrotis* und *Caloestra* in Eurasien, *Schinia* in Nord-Amerika, usw.

*Taxonomische und phylogenetische Aspekte der Biodiversität im xeromontanen Bereich.*

*Geographische Variabilität und Artbildung bei den xeromontanen Eulenfaltern (Noctuidae)*

Wir haben die taxonomischen Verhältnisse und die Verbreitung der Arten in mehreren Genera der palaearktischen Noctuiden (*Euxoa*, *Dichagyris*, *Chersotis*, *Rhyacia*, *Eugnorisma*, *Xestia*, *Conisania*, *Sideridis*, *Apamea*, *Polymixis*, usw.) untersucht, und auch eine größere Anzahl neuer Arten von Turkmenistan bis Pakistan und die Mongolei beschrieben (z.B. VARGA 1990, 1996; VARGA & GYULAI 1999; VARGA & RONKAY 1987, 1994; VARGA & al. 1990, RONKAY & VARGA; 1989, 1993; RONKAY & al. 1995, 1998). Dadurch konnte festgestellt werden, daß man in den artenreichen Gattungen regelmäßig sowohl weitverbreitete polytypische Arten mit allopatrischen Subspezies, wie auch allopatrische Paare oder Gruppen nächstverwandter Arten finden kann, die sehr ähnliche Regelmäßigkeiten in ihrer Verbreitung zeigen. So konnte man die artenreichen Gattungen auf mehrere solche monophyletische Artengruppen aufteilen, die einen beinahe identischen "Grundplan" der sklerotisierten Teile der Genitalien aufweisen, wo die homologen Teile als "Variationen auf ein gemeinsames Thema" aufzufassen sind. Durch die Analyse dieses reichen taxonomischen Datenmaterials haben wir sowohl mehrere Typen der geographischen Variabilität innerhalb der polytypischen Arten, wie auch des geographischen Musters der allopatrischen Verbreitung der monophyletischen Artengruppen unter den palaearktischen xeromontanen Noctuiden (*sensu* VARGA 1996) bestimmt.

- Es gibt polytypische Arten mit einem parallelen Polymorphismus der Farbe bzw. Zeichnung in den verschiedenen Populationen (z. B. *Dichagyris terminicincta*, *Eugnorisma insignatum*). Die relative Häufigkeit der parallelen Färbungs- oder Zeichnungsvarianten kann in den geographisch getrennten Populationen

unterschiedlich werden (z. B. die einfarbigen bzw. gemusterten “huebneroiden” Parallelförmigkeiten in vielen *Euxoa*-Arten, *D. terminicincta* f. *phaeotaenia* & f. *capnista*; *E. insignatum* f. *pallescens*, f. *insignatum* & f. *leuconeurum*), jedoch ohne eine klare subspezifische Differenzierung.

Ein gekoppelter Polymorphismus und eine parallele taxonomische Differenzierung lassen sich in dem polytypischen Artkomplex *Euxoa lidia* beobachten, der oft auf mehrere allopatrische Arten aufgeteilt wird (z. B. FIBIGER 1996). Wir konnten jedoch nachweisen, daß die einfarbige bzw. gemusterte Varietät sogar bei einem einzigen Exemplar als Fall eines somatischen Mosaicismus vorkommen kann, als wir diese Erscheinung bei einem sehr seltenen beiderseitigen Pseudointersex von *E. lidia adumbrata* gefunden haben.

Diese Fälle können als verschiedene Stufen der Differenzierung einer polytypischen Art zu einem aus allopatrischen Arten bestehenden Artenkreis aufgefaßt werden.

- Es gibt polytypische Arten mit einer peripheren Subspezies-Bildung am westlichen Rand des Areals, z. B. *Euxoa heringi*, *Chersotis capnistis*, *Rhyacia nyctimerides*. Diese Arten sind in den west- und zentralasiatischen ariden Hochgebirgen weit verbreitet. Ihre westlichen Populationen sind jedoch im südlichen Teil der Balkanhalbinsel oder auf dem Hochgebirge von Kreta als eine Folge des Durchbruchs der Aegeischen Landbrücke geographisch getrennt und subspezifisch differenziert.
- Die stenochoren Geschwisterarten mancher in Zentralasien weit verbreiteten Xeromontan-Arten sind ebenfalls durch eine periphere Isolation in den west- und zentralasiatischen Hochgebirgen entstanden. Die Verbreitung dieser Arten ist auf einige Hochgebirge von Afghanistan oder NO-Iran beschränkt, während die andere Art eine viel größere Verbreitung besitzt, oft sogar auch auf den zonalen Steppen von Südsibirien und Südrußland vorkommt, z. B. *Eugnorisma atrabaelbops* vs. *E. eminens*, *E. conformis* vs. *E. insignatum* (vgl.: VARGA & al. 1990a, Abb. 73, 75); *Chersotis eberti* vs. *Ch. elegans* (see: DUFAY & VARGA 1995, VARGA 1996, Abb. 7), *Ch. kouros* vs. *Ch. juvenis* (die Erstgenannten sind immer die stenochoren und die Nachstehenden die weit verbreiteten Arten). Diese Artenpaare können als fortgeschrittenere Fälle des vorigen Typs der Speziation aufgefaßt werden.
- Zahlreich sind jene polytypische Arten, welche schon eine fortgeschrittene geographische Differenzierung haben, sogar mit gewisser Differenzierung in den Genitalien, z. B. *Euxoa homicida*, *Dichagyris griseascens*, *D. leucomelas*. In diesen Arten sind die Populationen von Kleinasien und W-Iran taxonomisch klar von jenen getrennt, welche von Transkaspien bis Zentralasien vorkommen (Kopet-dagh, Hindukush and Tien-Shan Gebirge usw.). In anderen Fällen kommt je eine allopatrische Subspezies in Iran und Transkaspien bzw. in Zentralasien vor (Hissar-Darwaz Gebirge, Hindukush Gebirge, Tien-Shan Gebirge), z. B. *Euxoa aneucta*, *E. sigmata*, *Dichagyris humilis*, *Rhyacia subdecora*, *Xenophysa junctimacula*, usw. (VARGA 1989b, 1996).
- Die geographisch vikarianten Geschwister-Artenpaare oder –Artengruppen sind auch durch eine allopatrische Differenzierung entstanden, z. B. *Dichagyris cataleipa* - *D. psammochroa* - *D. afghana* - *D. apochora*; *Hemiexarnis berezskii* - *H. juguma*; *Chersotis binaloudi* - *Ch. antigrapha* - *Chersotis argyllographa*; *Chersotis vicina* -

*Ch. petermarci*; *Chersotis andereggii* - *Ch. acutangula* - *Ch. juncta*; *Chersotis sarhada* – *Ch. delear* - *Ch. lukhtanovi*; *Rhyacia diplogramma* - *Rh. oromys* (MIKKOLA & al. 1987, VARGA 1993, 1998; VARGA & GYULAI 2000). Auch diese allopatrischen Geschwisterarten können als Elemente eines Artenkreises (*superspecies*) betrachtet werden.

- In weiteren Fällen kennt man Geschwister-Artenpaare oder –Gruppen, die schon aus z. T. synpatrischen Taxa bestehen, die durch eine frühere geographische Isolation und die darauf folgende Ausbreitung bzw. sekundäre Überlappung der Areale entstanden sind, z. B. *Chersotis ocellina* - *Ch. alpestris* - *Ch. oreina* - *Ch. stridula* - *Ch. transiens*; *Chersotis hahni* - *Ch. curvispina*; *Rhyacia subdecora* - *Rh. scythropa* - *Rh. gabori* - *Rh. evartianae* - *Rh. oxytheca* (Abb. 5); *Bryopolia virescens* - *B. tsvetaevi* - *B. chamaeleon* - *B. chrysospora* (VARGA & al. 1990b, Abb. x); *Bryopolia monotona* – *B. thomasi* – *B. ronkayorum*.
- Artengruppen sind auch durch allopatrische Differenzierung und durch eine zusätzliche Veränderung des Lebenszyklus entstanden. Wir haben einen solchen Fall ausführlich analysiert (vgl. im nächsten Teil), wobei vier streng allopatrische, stenochore Hochgebirgsarten sich einem weiter verbreiteten, jedoch allopatrischen Artenpaar gegenüberstellen lassen. In den letzteren hängt die erhöhte Ausbreitungsfähigkeit mit einer adaptiven Veränderung, mit der Fähigkeit der Aestivation bzw. der nachfolgenden stärkeren Dispersion zusammen (*Chersotis capnistis*-Artengruppe, VARGA & RONKAY 1996). Eine mehr ausführliche Übersicht dieser Lebenszyklen-Veränderungen wird im folgenden Teil gegeben.

Alle diese, von uns auch in Details untersuchten Fälle der taxonomischen Gliederung bzw. der Verbreitung von polytypischen Arten und nächstverwandten Artengruppen beweisen eindeutig, daß – mindestens bei diesen Tiergruppen – die wichtigste Möglichkeit der Artbildung der allopatrische Fall, also durch eine geographische Isolation, war. Dieser Schluß ist freilich gar nicht überraschend, weil die Hochgebirge, als kontinentale Inseln, die mannigfaltigsten Möglichkeiten der geographischen Isolationen bieten. Die vorwiegend auf morphologische Beweise gegründeten Untersuchungen sprechen aber auch in den meisten Fällen für eine relative junge Artbildung, mindestens bei den allopatrischen Geschwistertaxa.