

Evolution in der palaearktischen Hochgebirgsfauna in der Quartärperiode

Ökologische Anpassungen Kälte und Aridität bei den Eulenfaltern

Als eine grundsätzliche Anpassung der xeromontanen Eulenfalter an die Lebensweise in den ariden Hochgebirgen gilt die terricole Lebensform der Raupe ("*cutworm*"), mit unterirdischer Ernährung, entweder als Fraß von Wurzeln und Rhizomen, oder als Verzehrung der oberirdischen Pflanzenteile in Gängen in der Nähe der Bodenoberfläche. Weitere ökophysiologische Anpassungen können wir in den Lebenszyklen der Eulenfalter der ariden Bereiche feststellen.

Unter den Arten der Familie *Noctuidae* kennt man mehrere Typen der einjährigen Lebenszyklen, welche den kalten oder ariden Perioden des Jahres angepaßt sind. Diese Anpassungen geschehen meistens in Ruheperioden (Diapause), entweder als Larve oder als Imago. Diese Formen der Lebenszyklen können wohl durch Einschaltung gewisser Ruhephasen aus einer ursprünglichen polyzyklischen Form, unter tropischen Bedingungen, abgeleitet werden, wo sich in einer langen Vegetationsperiode mehrere nacheinanderfolgende Generationen innerhalb eines Jahres entwickeln können. Durch solche Anpassungen können die Larven solche Nahrungsquellen für ihre Entwicklung nützen, die ihnen nur in einer kurzen Periode des Jahres zur Verfügung stehen. Die Ruheperioden helfen zu einem richtigen "Timing" der Nahrungsperioden, außerdem geben sie Schutz vor Dürre und Kälte. Man konnte bei den Eulenfaltern der ariden Klimabereiche mehrere Typen solcher saisonellen Lebenszyklen mit Übersommerung (*Aestivation*) der Larven bzw. Imagines in der hochsommerlichen Hitze- und Dürreperiode feststellen. Die Sommerpause der Falter hat sich z. B. als konvergente Anpassungserscheinung bei mehreren Gattungen der "Erdraupen-Eulen" (*Noctuinae*) entwickelt, z. B. in den Genera *Dichagyris* s. u., *Chersotis*, *Rhyacia*, *Noctua*, *Spaelotis* usw. Die stark entwickelten Fettkörper im Abdomen dienen als Energiequellen während und nach der Übersommerung. Solche Eulenfalter vermehren sich ganz strikt nach der *Aestivation*, wenn mit der Eiablage verbunden, auch eine Dispersionsperiode der übersommerten Imagines stattfindet.

Als Illustration dieser Ausführungen, können wir die "*capnistis*"-Artengruppe der Gattung *Chersotis* nehmen, wo man vier stenochore Endemiten kennt, in den Hochgebirgen (meist höher als 3000 m) von West- und Zentralasien (*Ch. ronkayorum*: O-Anatolien, *Ch. sterilis*: Zagros-Gebirge, *Ch. nitens*: Kopet-Dagh, *Ch. metagrapha*: Hissaro-Darwaz, Hindukush). Diese Arten haben sich an die kurze Vegetationsperiode der Hochgebirge angepaßt, sie haben keine wohlentwickelten Fettkörper. Im Gegensatz dazu haben die Geschwisterarten *Ch. capnistis* und *Ch. leucostola* große Fettkörper, die Imagines haben eine *Aestivationsperiode*, und diese Arten haben auch eine viel größere Verbreitung (VARGA & RONKAY 1996), in einem Fall sogar bis zu den Südural-Steppen und Gebirgssteppen von Peloponnesos (!): *Ch. capnistis*; oder im Tien-Shan-System bis zum Dzhungarischen Alatau: *Ch. leucostola*.

Aufgrund der Analyse einer Vielzahl von Arten sind wir zum Schluß gekommen, daß jene Xeromontanarten die Möglichkeit haben, sich "zonal" in die Richtung der Steppe-Zonobiome auszubreiten, welche entweder eine imaginale Übersommerungsperiode mit einer nachfolgenden Dispersionsphase am Ende des Sommers oder im frühen Herbst

haben, oder welche die Imaginalperiode ausschließlich in dieser Periode haben (z. B. *Euxoa basigramma*, *E. christophi*, *E. deserta*, *E. diaphora*, *E. distinguenda*, *E. fallax*, *E. foeda*, *E. hastifera*, *E. sabuletorum*, *E. segnilis*; *Agrotis bifurca*, *A. desertorum*, *A. psammocharis*, *A. ruta*, *A. trifurca*; *Chersotis elegans*, *Ch. anatolica*; *Eugnorisma chaldaicum*, *E. eminens*, *E. ignoratum*, *E. insignatum*, *E. puengeleri* usw.).

Die großräumige Evolution und Verbreitungsgeschichte dieses Fauentyps war, beginnend etwa mit dem oberen Miozän, durch zwei wichtige geologische Prozesse beeinflusst worden, welche in Eurasien zur Entstehung von weiträumigen offenen Landschaften geführt hatten.

1. Die jungtertiäre Ariditätskrise, welche die Ausdehnung der Paratethys radikal verringert und die Ausbreitung der sklerophyllen Buschwälder und Phrygana-ähnlichen Formationen begünstigt hatte. Vor dem Durchbruch des Aegeis, sollte die Helleno-Anatolische Platte als die Hauptbühne für die artliche Differenzierung jener Gattungen gedient haben, welche z. Z. die höchste Artendiversität in den ariden Hochgebirgen von West-Asien und im westlichen Zentralasien (Kleinasien, Transkaukasien, Iran usw.) aufweisen, wie z. B. *Agrodiaetus*, *Chazara*, *Pseudochazara*, *Hyponephele*.

2. Andere grundsätzliche Ereignisse waren mit den klimatischen und orographischen Veränderungen in Zentralasien verbunden. Während der jüngeren Tertiärzeit (obere Miozän bzw. Pliozän) hat sich die aride Zone, welche sich früher in SO-Asien, unter tropischen Bedingungen, ausgedehnt hatte, allmählich nach Nordwesten verschoben (HSÜ YEN, 1981, 1984; LI XI-WEN & al. 1984; WANG XIAN-ZENG, 1984, usw.). Dadurch veränderte sich die ursprünglich tropische-subtropische heiße Wüste in eine extrem kontinentale Kältewüste, von allen Seiten abgeschirmt durch ältere (Tienshan, Altai) bzw. sich neuerlich aufgefaltete Hochgebirge (Himalaya, Karakoram, Pamir).

Als die wichtigsten Konsequenzen dieser Veränderungen gelten die Folgenden:

- Der xeromontane Fauentyp zeigt enge biogeographische Zusammenhänge mit gewissen xerophytischen Arborealformationen im submediterranen, ponto-mediterranen Bereich, wie z. B. die Gattung *Metagnorisma*, Artengruppen von *Agrochola*, *Polymixis*, *Antitype* usw.). Südbalkanische-kleinasiatische Beziehungen und Vikarianzen konnten bei mehreren Xeromontan-Arten und xerophilen Arborealarten festgestellt werden (z. B. *Agrochola*, *Polymixis* spp., *Xylena lunifera*).
- Die ursprünglichen Gruppen der mediterranen Xeromontanfauna scheinen zwei Hauptzentren ihres Ursprungs zu haben. Die erste Gruppe ist wohl durch die weitere Differenzierung der westlich-palaearktischen Xeromontanfauna entstanden, während die andere Gruppe sich von der, sich während der jungtertiären Ariditätskrise der Xerophilisation angepaßten Mitgliedern der alten mediterranen Fauna ableiten läßt. Diese Hypothese stützt sich vor allem die grundsätzliche taxonomische Dualität der mediterranen xeromontanen Eulenfalter.
- Einen anderen Ursprung haben müssen dagegen diejenigen, größtenteils zur Subfamilie *Noctuinae* gehörigen Genera, welche eine terricole Lebensform ("cutworm") der Larven aufweisen, welche durch Anpassung an aride Bodenverhältnisse zustande gekommen ist, bzw. dadurch, daß sich der größte Teil der

pflanzlichen Biomasse in diesen Regionen unterirdisch befindet. Solche Gattungen, wie z. B. *Euxoa*, *Agrotis*, *Dichagyris*, *Chersotis*, *Rhyacia*, *Standfussiana* sind in den ariden Hochgebirgen von Zentralasien sehr artenreich vertreten. Wenn sie auch im Mittelmeerraum einige Arten haben, so gehören diese meist zu ganz verschiedenen, phylogenetisch nicht näher verwandten Artengruppen dieser artenreichen Genera, bzw. sie haben ihre Verwandtschaft nicht im Mittelmeerraum, sondern meist weit isoliert, in west-oder zentralasiatischen Gebirgsgebenden.

Gattungen mit ähnlichen Adaptationserscheinungen gibt es auch bei den Orthopteren, als solcher gilt der "saxobiotic ecofaunal complex" beschrieben von BEY-BIENKO (1948; PRAVDIN & MISHTSHENKO 1980; SHUMAKOV 1963). Als Beispiele dieses Faunenkomplexes ("каменистый тип фауны") können mehrere Gattungen erwähnt werden: *Tropidauchen*, *Saxetania*, *Paranothrotres*, *Nocarodes*, *Nocaracris*, *Paranocaracris*, *Savalania*, *Iraniola*, *Kabulia*. Die Mannigfaltigkeitszentren der "saxobiotischen" Orthopteren-Gattungen befinden sich in den westlichen zentralasiatischen Hochgebirgen, wie die Gebirge Elburz, Kopet-Dagh, Hissaro-Darwaz, W Tien-Shan und Hindukush. Sie zeigen eine weitgenede Übereinstimmung mit den Artenmannigfaltigkeitszentren der obenerwähnten Eulenfaltern-Gattungen.

- Einige weitere xeromontane Genera sind ursprünglich zu den xerophytischen Buschwerk-Formationen (*Metagnorisma*, *Eugnorisma*, *Auchmis* mit den *Berberis*-Sträuchern als Futterpflanzen, *Lophoterges* mit *Loniceras*-Sträuchern als Futterpflanzen) oder zu den Dornpolsterformationen der ariden Hochgebirge (*Xenophysa*, *Copiphana*) gebunden. Ihre mediterranen und kleinasiatischen Vertreter haben in mehreren Fällen eine weitere west- oder zentralasiatische Verwandtschaft, und sie zeigen in diesen Fällen nur eine periphere Artbildung in den Gebirgen des Mittelmeerraumes. Andererseits, es gibt auch solche Gattungen von arborealem Ursprung, welche im Mittelmeergebiet während und nach der jungtertiären Ariditätskrise eine autochtone Evolution durchgemacht haben. In diesen Gruppen haben die pontomediterranen (den westlichen Teil von Kleinasien bis zum "Anatolischen Diagonal" inbegriffen) und atlantomediterranen Gebiete und auch das Maghreb eine hohe Artenmannigfaltigkeit, z.B. im Tribus *Oncocnemidini* die Genera *Calophasia*, *Omphalophana*, *Copiphana*, *Metopoceras* usw. (Subf. *Cuculliinae*) und auch einige *Xylenini*-Gattungen (*Leucochlaena*, *Aporophila*, *Antitype*, *Ammoconia*, Subgenera und Artengruppen von *Mniotype*, *Polymixis*, *Agrochola*, *Conistra* usw.). Diese letztere biogeographische Gruppe kann als Äquivalent mit dem "Paleomediterrane-Xeromontane" Faunentyp der Ornithologen (STEGMANN 1938, VOOUS 1960, 1963) und mit der Fauna des "Ur-Mittelmeergebietes" (старое Средиземноморье) der russischen biogeographischen Schule (BEY-BIENKO 1948, SHUMAKOV 1963, KRYZHANOVSKY 1965) betrachtet werden

Verbreitung und Ausbreitungsgeschichte der xeromontanen Noctuiden in der Palaearktis

In Europa und auch in den anschließenden Gebieten die meisten Xeromontanarten kommen in den sommertrockenen Hochgebirgen des Mittelmeergebietes vor. Einen noch größeren Artenreichtum findet man aber in den ariden Hochgebirgen und Hochplateaus

vom östlichen Kleinasien bis ins Zentralasien, besonders in den Hochgebirgen von Transkaspien, im Hissaro-Darwaz-System, in Tien-Shan, in den Pamirs und Hindukush, bzw. in Süd-Sibirien im Altai-Sajan-System. Es hat sich aber auch herausgestellt, daß die südost-palaearktischen Orobiome: Himalaja und die Hochgebirge von SW-China als am artenreichsten gelten (z.B. in den Genera, auch mit relikttären Arten: *Dichagyris*, *Rhyacia*, *Xestia*, *Eugraphe*, *Conisania*, *Sideridis*, *Polia*, *Oncocnemis*, *Lophoterges*), und sie sind äußerst reich auch an relikttartigen, oft mono-oder oligotypischen bzw. phylogenetisch wichtigen Gattungen (*Erebophasma*, *Estimata*, *Palaeamathes*, *Perissandria*, *Hoeneidia*, *Oligarcha*, *Sinognorisma*, *Hadulipolia*, *Haderonia*, *Tricheurois*, *Niaboma*, *Euxenistis*, *Himalistra*, *Altipolia*). Sie zeigen regelmäßig enge Beziehungen zu den Hochgebirgen von Zentralasien und Südsibirien, aber in gewissen Fällen auch zu den kontinentalen Zonobiomen: Steppe und Taiga.

Man konnte als Regelmäßigkeit in mehreren Fällen feststellen, daß die phylogenetisch mehr "altertümlichen" (*plesiomorphen*) Arten an die Orobiome der monsunisch geprägten Gebiete gebunden sind, während ein Teil der abgeleiteten Taxa in den ariden Hochgebirgen, und wieder eine andere Gruppe dieser Taxa in den kontinentalen Zonobiomen der Paläarktis (oder Holarktis) verbreitet sind. Diese Erscheinung war aber schon von gewissen Vogelgruppen bekannt. KOSLOWA (1966) hat in der Familie *Prunellidae* (*Passeriformes*, Sperlingsvögel) festgestellt, daß die am ursprünglichsten geltenden Taxa dieser Gruppe auf die monsunischen Wälder von West-China beschränkt sind. Einige Arten konnten sich in die Gebirgstaiga ausbreiten (z. B. *Prunella atrogularis*, *P. montanella*), während andere Arten die xeromontanen Bereiche bewohnen (*P. ocularis* in Transkaukasien und Iran, *P. fulvescens* vom Transkaukasien zu Transbaikalien, *P. koslowi* in den extrem kalt-kontinentalen Hochplateaus der Mongolei und Tibets). Die Arten der verwandten Gattung (oder Subgenus) *Laiscopus* konnten auch alpine Höhen bevölkern, wie *P.(L.) collaris* fast alle paläarktischen Hochgebirge und *P.(L.) himalayanus* das Transhimalaya-Pamir Gebiet.

Wir konnten im Falle einer Gruppe nächstverwandter, wohl monophyletischer Genera feststellen (*Trichoridia*, *Blepharosis*, *Bryoxena*, *Bryopolia*, VARGA, RONKAY & HACKER 1990), daß sie sich vom monsunischen SO-Asien allmählich nach Zentralasien ausbreiten konnten, wo auch eine sekundäre Welle der Artbildung in den Gattungen *Bryopolia* und *Bryoxena* stattgefunden ist. Dem "erfolgreichen" Ausbreitungsvorgang folgte also eine Radiation im neuen Lebensraum. Aufgrund der Analyse dieser und ähnlicher Fälle, haben wir die folgende mögliche Erklärung dieser Ausbreitungs- und Evolutionsprozesse vorgeschlagen. Wir nehmen an, daß mehrere phylogenetisch "basale" Gruppen der Eulenfalter sich, zusammen mit mehreren phylogenetisch alten Gruppen der Blütenpflanzen (*Angiospermae*), in der östlichen Gondwana entwickelt haben. Sie konnten sich nach der Kollision der ersten gondwanischen Plattenteile zu Südostasien (z. B. südliche Teile von Tibet, sowie einige Teile von Südchina) nach Norden ausbreiten (LI JI-JUN & al., 1981; HSÜ YEN, 1981; LI XING-XUE & YAO ZHAO-QI, 1981; LIU DONG-SHENG & DING MENG-LIN, 1984; SHARMA, 1984, usw.). Die Prozesse der nachfolgenden Ausbreitung wurden durch die folgenden Faunen-Filter-Korridore gesteuert (vgl. Karte 8).

1. Der "Rhododendron-corridor", der auch für mehrere immergrüne Pflanzen als relevant gilt, welche für den Unterwuchs der sibirischen Taiga (hauptsächlich für die S-sibirische Gebirgstaiga) typisch sind (z. B. *Vaccinium*, *Empetrum*, *Rhododendron* incl.

Ledum), und als wichtiger Ausbreitungsweg für die Taiga-Vögel (z.B. *Ficedula*-, *Phylloscopus*-Arten, *Luscinia calliope*, *Tarsiger cyanurus*, *Dumeticola thoracica* usw.) und –Schmetterlinge (*Geometridae*: *Dysstroma*, *Chlorochlysta*; *Noctuidae*: mehrere Artengruppen der Gattung *Xestia*: *Pachnobia*, *Anomogyna*; *Polia*, *Lasionycta*, Artengruppen von *Apamea*, usw.) gedient hatte. Es scheint ganz typisch zu sein, daß es mehrere stenochore Arten gibt, welche nur in der südsibirischen Gebirgstaiga vorkommen (z. B. *Polia vesperugo*, *P. vespertilio*, *P. malchani*, *Lasionycta hospita*, *L. alpicola*, *L. buraetica*, *Apamea altijuga*), während andere verwandte Arten eine weite, transpalaearktische oder sogar holarktische Verbreitung erreichen konnten (z.B. *Polia trimaculosa*, *P. bombycina*, *P. purpurissata*, *Lasionycta leucocycla*, *L. skraelingia*, *Apamea rubrireana*, *A. zeta* usw.). Die Ergebnisse über die Wichtigkeit eines Refugiums in der Region von Beringia (KONONENKO & al., 1989; LAFONTAINE & WOOD, 1988; MIKKOLA & al, 1991) widerlegen nicht, sondern nur ergänzen diese Ausführungen. Die südsibirischen Gebirgstaiga und Hochgebirgstundren können als Primärzentren der Differenzierung der boreo-holarktischen Taiga-und Tundra-Fauna betrachtet werden, während die eisfreien Gebiete von Beringia eher als Refugia und Ausbreitungszentren während den jüngeren Glazialphasen und der Postglazialzeit wirksam sein konnten.

2. Der “xeromontane” Korridor erstreckte sich von den semiariden Teilen des Himalaya einerseits in die Richtung zum Karakoram, Pamir und Transalai, oder sogar weiter, nach den Hochbergen von Hissaro-Darwaz, Zerawshan, W-Tien-Shan and O-Hindukush, andererseits durch Ost-Turkestan in die Richtung des östlichen Tien-Shan- und Altai-Sajan-Systems. Die Überwindung dieses Korridors hat als Folge die Radiation einer artenreichen kontinentalen Xeromontanfauna gehabt. Als Ergebnis einer grundsätzlichen Bifurkation nach Westen bzw. Osten, in die Gebiete mit unterschiedlichem Klimacharakter (vgl. die Evolution in der Gattung *Xenophysa*), ist eine grundsätzliche Gliederung der palaearktischen Xeromontanfauna zustande gekommen. Eine Gruppe der Gattungen blieb eher für die zentralasiatischen Hochgebirge als charakteristisch, mit einer Vielzahl der stenochoren Arten in Hissaro-Darwaz, in Hindukush und Tien-Shan, wie die Tagschmetterlinge *Parnassius* (Abb. 40-43), *Karanasa*, *Paralasa* und Subgenera der Bläulinge *Polyommatus*, wie auch mehrere, oft oligotypische Gattungen der *Noctuidae*, z.B. *Hypsophila*, *Ferghana*, *Bryomixis*, *Pamirorea* usw. Die andere Gruppe sollte auch einen xeromontanen Ursprung haben, sie haben sich jedoch viel mehr in die Richtung des holarktischen Arboreals ausgebreitet, wie die Eulenfalter der mehr boreal und (sub-) arktisch (holarktisch) verbreitete Gattungen, wie z.B. *Xestia* subg. *Pachnobia*, *Anomogyna*, *Schoeyenia*; *Trichosilia*, *Lasionycta*, *Anarta*, *Calocestra*, der *Oncocnemis-Sympistis*-Komplex (LAFONTAINE & KONONENKO 1986, 1988; LAFONTAINE, & al.1987).



40. Der größte Apollofalter von Zentralasien: *Parnassius charltonius*, Männchen, saugend auf *Androsace* sp. Er hat eine weite Verbreitung vom westlichen Tien-Shan durch Hindukush und Karakoram bis Kaschmir und Ladakh.



41. Das Weibchen von *Parnassius charltonius* saugt auf *Tanacetum dolychophyllum*



42. Ein Apollofalter von Hindukush: *Parnassius actius*, ein schöner Bewohner der Geröllfelder der höchsten Lagen oberhalb 3000 m



43. Der kleinste Apollofalter des Gebietes: *Parnassius simo*, der auf trockenen, windigen Flächen des DeosaiPlazteaus lebt. Hier saugt er auf *Androsace muscosa*

Die als Schlußfolgerung veröffentlichte Verbreitungskarte (Karte 8) stellt alle diese Ausbreitungs- und Evolutionsprozesse hier zusammenfassend dar. Sie müßte darauf hinweisen, daß der xeromontane Faumentyp in der Genese der heutigen Tierwelt von Eurasien eine bestimmende Rolle gespielt hat. Die zoologischen Forschungsreisen in den zentralasiatischen Hochgebirgen haben mir also nicht nur entscheidende Erlebnisse geboten, sondern auch Schlüsse zum Verständnis der Faunengeschichte unseres Kontinents, und dadurch für gewisse Ereignisse in der jüngeren Geschichte der Biosphäre gegeben.