

SUOMALAISEN ELÄIN- JA KASVITIETEELLISEN SEURAN VANAMON  
ELÄINTIETEELSIÄ JULKAISUJA  
OSA 10. N:o 1.

ANNALES ZOOLOGICI SOCIETATIS ZOOLOGICÆ BOTANICÆ FENNICÆ VANAMO  
TOM. 10. N:o 1.

DIE ANEMOHYDROCHORE  
AUSBREITUNG DER INSEKTEN ALS  
ZOOGEOGRAPHISCHER FAKTOR  
MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER  
BALTISCHEN EINWANDERUNGSRICHTUNG  
ALS ANKUNFTSWEG DER FENNOSKAN-  
DISCHEN KÄFERFAUNA

ERNST PALMÉN

15 Abbildungen, 45 Karten, 28 Diagramme und 5 Tabellen im Text

Suomenkielinen selostus:

Hyönteisten anemohydrokorisesta levinnästä, erikoisesti balttilaisen levämisen  
suunnan merkityksestä Fennoskandian kovakuoriaiseläimistön  
saapumistienä

HELSINKI 1944

## VORWORT.

Die erste Anregung zu der vorliegenden Untersuchung erhielt ich durch einen Aufsatz von Dr. R. FREY, der sich mit einer der aller wichtigsten Fragen der fennoskandinischen Insektengeographie beschäftigte, nämlich derjenigen, ob und inwieweit es den Insekten möglich ist, ein solches Brackwassergebiet, wie den Finnischen Meerbusen, lebend zu überqueren und so zur Erweiterung des Verbreitungsgebietes der Arten beizutragen. Meine eigenen Untersuchungen sind zur Hauptsache im Sommer 1939 bei der zoologischen Station in Tvärminne ausgeführt und nachträglich im Sommer 1940 in Nordkarelien, 1941 auf der Karelischen Landenge und im Sommer 1942 in Aunus an der Ostküste des Laatokkasees ergänzt worden. Die experimentellen Arbeiten wurden teils im Laboratorium der zoologischen Station in Tvärminne im Sommer 1939, teils wiederum, im Herbst des gleichen Jahres, im Frühjahr 1941 und im Sommer 1943, im zoologischen Laboratorium der Universität Helsinki erledigt. Ferner gelangte ein grosser Teil der nötigen Zuchtversuche neben den wehrdienstlichen Betätigungen in den Sommern 1940 und 1942 in Nordkarelien und Aunus zur Ausführung.

Dem Vorstand der zoologischen Station in Tvärminne, Prof. Dr. A. LUTHER, stehe ich in ausserordentlich grosser Dankesschuld für die Freundlichkeit, mir dauernd mit der grössten Zuvorkommenheit einen Arbeitsplatz an der von ihm geleiteten Station zuzuweisen. Der gleiche Dank gebührt auch dem Direktor des zoologischen Instituts der Universität Helsinki, Prof. Dr. I. VÄLIKANGAS, der mit regem Interesse das Fortschreiten meiner Arbeit verfolgt hat und dem ich zahlreiche Hinweise und Ratschläge zu deren Förderung verdanke. Prof. Dr. PAAVO SUOMALAINEN bin ich dankbar, ausser für sein grosses Entgegenkommen bei der Beschaffung der Gerätschaft für meine zahlreichen Versuche, vor allem für viele Ratschlä-

HELSINKI 1944

DRUCKEREI-A.G. DER FINNISCHEN LITERATURGESELLSCHAFT

## INHALTSVERZEICHNIS.

	Seite
I Einleitung und Terminologisches .....	1
II Geschichtliches und Frägestellung .....	10
III Eigene Beobachtungen, Methodik und Material .....	21
1. Einleitendes .....	21
2. Methodik der Materialeinsammlung .....	23
3. Das Material .....	27
A. Beschreibung der Beobachtungen .....	27
a. Beobachtungen im Sommer 1939 .....	27
b. Beobachtungen im Frühling 1940 .....	32
c. Beobachtungen im Sommer 1942 .....	32
B. Materialverzeichnis .....	36
IV Mechanik und Verlauf der Insektenanschwemmungen .....	65
1. Warum muss die Entstehungsmechanik der Insektenanschwemmungen geklärt werden? .....	65
2. Der Flug der Insekten und der anemochore Transport als Voraussetzungen für die Entstehung der Insektenanschwemmungen .....	67
A. Über die vermutete Bedeutung der Wasserstandsschwankungen und der Niederschläge .....	69
B. Die Bedeutung des aktiven Insektenflugs .....	86
a. Allgemeines .....	86
b. Horizontaler Wirkungsradius des Windtransports .....	87
c. Das Auftreten der Insekten in den verschiedenen Lufschichten .....	91
d. Zeugnisse für die Bedeutung des aktiven Insektenflugs ..	94
3. Die Anschwemmung der Insekten und die Bedeutung der verschiedenen Ufertypen .....	104
4. Die sich nach stattgefunder Anschwemmung abspielenden Erscheinungen .....	109
V Über die meteorologischen Voraussetzungen und die physiologisch-ökologischen Ursachen der Insektenanschwemmungen .....	112
1. Über den Einfluss einiger meteorologischen Faktoren .....	112
A. Eine genügend hohe Temperatur als Grundvoraussetzung für das Ingangkommen des anemochoren Transports .....	112
B. Über die direkte Einwirkung der Luftdruckschwankungen ..	117
C. Ein Versuch zur Beurteilung der Rolle der Wetterfronten ..	118
2. Über die Bedeutung der sommerlichen Austrocknung der Biotope	127

### VIII E. Palmén, Anemohydrochore Ausbreitung der Insekten.

	Seite
3. Können die Insektenanschwemmungen als Zeugen stattgefunder Wanderungen gewertet werden? Die Verwendbarkeit der Phasentheorie von Uvarov .....	138
4. Rückblick .....	151
<b>VI. Experimentelle Untersuchungen zur Klärung der Voraussetzungen und Folgen des hydrochoren Transports .....</b>	<b>153</b>
1. Die Lebensdauer der Insekten in verschiedenen salzigem Wasser ..	154
A. Orientierende Versuche .....	154
a. Schwimmversuche .....	154
b. Eintauchversuche .....	156
B. Theoretisch-experimenteller Versuch zur kausalen Erklärung der Schwimm- und Eintauchversuche .....	157
2. Die Einwirkung des hydrochoren Transports auf die Fertilität der Insekten .....	170
<b>VII. Die zoogeographische Bedeutung der anemohydrochoren Verschleppung .....</b>	<b>174</b>
1. Warum kann die anemohydrochore Verschleppung wirksamer sein als der hydrochore oder der anemochore Transport allein? ..	174
2. Über die Bedeutung der baltischen Einwanderungsrichtung für die Einwanderung der Insekten nach Fennoskandien im Lichte der anemohydrochoren Verschleppung .....	178
A. Die Ankunftswege der an der Nordküste des Finnischen Meerbusens beobachteten Insektenanschwemmungen, faunistisch und meteorologisch analysiert .....	178
a. Der zur Lokalisierung des Ausgangspunktes der Verschleppung verwendete Artenbestand .....	180
b. Zur faunistisch-meteorologischen Analyse der Verschleppungswege .....	193
a. Die im Sommer 1939 beobachteten Fälle .....	194
b. Die in den Sommern 1935 und 1936 beobachteten Fälle .....	200
B. Schlüsse über die Bedeutung der anemohydrochoren Verschleppung und der baltischen Einwanderungsrichtung als Bereicher der Insektenfauna Südfinnlands .....	206
C. Einige Gedanken bezüglich der Rolle der baltischen Richtung als Einwanderungsweg der Insektenfauna des Ålands-Archipels und der Skandinavischen Halbinsel .....	224
3. Zur Bedeutung des Ostseebeckens als Ausbreitungshindernis für die Insekten .....	229
4. Andere Möglichkeiten zur Applikation der Theorie des anemohydrochoren Insektransports .....	231
5. Auf welche systematischen Insektengruppen lässt sich die Theorie der anemohydrochoren Verschleppung erstrecken? .....	235
<b>VIII. Zusammenfassung .....</b>	<b>237</b>
Literaturverzeichnis .....	249
Suomenkielinen selostus .....	260

## I. EINLEITUNG UND TERMINOLOGISCHES.

Es gehört zu den Grundauffassungen der modernen Biogeographie, dass die Areale einzelner Tier- oder Pflanzenarten nicht beständig und stabil sind, sondern vielmehr im vergangener Zeit und auch heute noch grossen Veränderungen unterworfen sind, Veränderungen, deren Ursachen teils in den mannigfältigsten Schwankungen der ökologischen Verhältnisse, teils in geschichtlichen Faktoren zu suchen sind, indem die Areale starker, lebensfähiger Arten in steter Zunahme begriffen sind, während sich die ökologisch schwächerer Arten fortlaufend verkleinern. Wie manche Zoogeographen hervorgehoben haben, liegt im Wesen jeder lebensfähigen Tierart ein Bestreben, ihr Areal bis zu dem Grade zu erweitern, dass es sämtliche Gebiete umfasst, innerhalb welcher die existenzökologischen Umweltbedingungen (vgl. EKMAN 1922, p. 308) das Fortleben des Bestandes ermöglichen. Theoretisch gedacht kann man dieses Bestreben als die Grundvoraussetzung der Arealerweiterung betrachten. Das Vorhandensein dieser Ausbreitungstendenz würde somit zur Eroberung neuer Gebiete, das Fehlen derselben dagegen entweder zur Beibehaltung des ursprünglichen Areals oder – wenn es sich um eine schwache, aussterbende Art handelt – zu seiner allmählichen Verkleinerung führen. Beispiele von einer vermutlich fehlenden Ausbreitungstendenz bei einer bestimmten Art finden wir in den Ausführungen von KROGERUS (1932, p. 238), der unter den Triebsandinsekten Finnlands u. A. eine Orthoptere, *Sphingonotus coeruleans* L. ssp. *cyanopterus* Charp., erwähnt, die z. B. auf den Dünen von Hankoniemi in Südfinnland so lokal auftritt, dass ihr offenbar die Ausbreitungstendenz fehlt, denn ihr zusagende Umweltbedingungen müssen doch auf weit ausgedehnteren Arealen zu finden sein. Unter vielen Forschern hat in Fennoskandien z. B. EKMAN (1922, p. 517) betont, dass die Aus-

detzte Pflanzenmasse, in ganz kleinen Portionen auf weisses Papier ausgebreitet, mit möglichst grosser Sorgfalt durchsucht. Diese Nachbesichtigung ergab, dass die Insekten in der Tat grösstenteils aus der Pflanzenmasse abgetrennt worden waren. Die Methode darf also m. E. als durchaus zweckentsprechend angesehen werden.

b. - Zur Analysierung der im seichten Uferwasser umherschwimmenden Tangmasse wurde mit einem gewöhnlichen, zum Fangen von Wasserinsekten gebräuchlichen Fangnetz eine etwa 5 l umfassende Probe dieser Tangmasse genommen, in einen Sack eingeschlossen und dann okular abgesucht. Es war die Absicht, sich wie oben des Tullgrenschen Apparats zu bedienen, allein das erwies sich als unmöglich, weil die Trocknung der Tangmasse infolge ihres hohen Feuchtigkeitsgehalts eine so lange Zeit (5 - 6 Tage) erforderte, dass ein beträchtlicher Teil der Insekten unterdessen starb. Die erzielten Werte sind natürlich in höchstem Grade ungenau, und darum mussten sie auch unberücksichtigt gelassen werden. Eine solche möglichst genau besichtigte Probe erwies jedenfalls, dass die Mengenverhältnisse der verschiedenen Insektenordnungen einander in den Land- und Wasserproben durchaus entsprachen. Eine eingehendere Berücksichtigung der Wasserproben erschien also, gegen diesen Hintergrund betrachtet, unnötig. In diesem Zusammenhang möge noch auf einen Nachteil hingewiesen werden, der in einschlägigem Falle stets an eine bestimmte Volumeneinheit gebundenen Proben anhaftet. Es ist nämlich die Menge der an das Ufer treibenden Pflanzenreste (u. a. des Blasentangs) zu verschiedenen Zeiten des Sommers bedeutenden Schwankungen unterworfen, so dass die 5 l-Proben je nach den Umständen von sehr ungleich grosser Fläche einzusammeln sind. Die Volumenproben sind also von Fall zu Fall nicht völlig miteinander vergleichbar.

Die qualitative Probeentnahme erfolgte durch einfaches Auflesen der zu Gesicht gekommenen Insekten und unter Bedienung des eingangs erwähnten Exhaustors. Ich versuchte anfangs eine möglichst weitgehende Berücksichtigung des gesamten Insektenbestandes anzustreben, wurde aber beim Anschwellen des Materials genötigt, mich bloss auf einen Teil desselben, und zwar auf die Coleopteren zu beschränken. Im allgemeinen habe ich dabei auch annähernde quantitative Vergleichszahlen, d. h. vor allem die gegenseitigen Mengenverhältnisse der verschiedenen Arten zu ermitteln versucht.

Die Zahlen der Tabelle 1, falls kleiner als 50, gründen sich auf das verwahrte Material, alle grösseren Werte wiederum gehen auf ungefähre, im gesamten Beobachtungsgebiet durchgeföhrte Schätzungen zurück und können demnach in erheblichem Masse subjektiv beeinflusst sein (kleine Arten werden leichter übersehen, usf.). Trotz ihrer Subjektivität dürfen indessen diese letzteren Werte dennoch ein einigermassen gutes Bild von den quantitativen Verhältnissen der am zahlreichsten auftretenden Arten geben können. Es schien mir nützlicher, die Reichlichkeit der verschiedenen Arten wenigstens irgendwie zu bestimmen, als sie nur auf einer oberflächlichen Erwähnung beruhen zu lassen; ich bin mir durchaus bewusst, dass die Ermittlung der quantitativen Verhältnisse bei der vorliegenden Untersuchung viel zu wünschen übrig lässt. Die qualitativen Fehler möchte ich dagegen als bedeutend geringer erachten.

### 3. DAS MATERIAL.

#### A. BESCHREIBUNG DER BEOBEAHTUNGEN.

##### a. Beobachtungen im Sommer 1939.

Die auf der Halbinsel Hankoniemi und in ihrer Umgebung im Sommer 1939 (10. V. - 22. VII. und 3. - 11. VIII.) durchgeföhrten Untersuchungen gaben an die Hand, dass die Insektenanschwemmungen viel häufigere Erscheinungen darstellen, als es die in der Literatur vorhandenen Mitteilungen scheinen liessen. Während der genannten Beobachtungszeit liessen sich nämlich 11 deutliche, getrennte Fälle von Insektenanschwemmungen feststellen, von denen jeder seinen Ausmassen nach den von FREY (1937 a) beschriebenen Fällen durchaus gleichkommt. Es würde zu weit führen, jeden einzelnen Fall für sich zu beschreiben. Ich habe mich deshalb darauf beschränkt, nur diejenigen Fälle detailliert zu behandeln, deren Material sowie die während der Beobachtungszeit herrschenden meteorologischen Verhältnisse die Vermutung gestatten, dass der Ausgangspunkt der Verschleppung tatsächlich so weit entfernt gelegen ist, dass dem stattgefundenen Transport eine unter Umständen erhebliche zoogeographische Bedeutung zugesprochen werden kann. Es lässt sich zwar einwenden, dass auch die übrigen Fälle

vom Standpunkt der Klärung der Ursachen dieser Erscheinung als wichtig zu betrachten sind, führen sie uns doch dieselbe wenigstens in mehreren Fällen gerade in ihrer Entstehungsphase vor die Augen. Das Material wäre dann aber zu einem nicht zu bewältigenden Umfang angewachsen und hätte die Gewinnung eines klaren und einheitlichen Übersichtsbildes bedeutend erschwert. Immerhin beanspruchen auch jene lokalen Fälle ein dermassen grosses Interesse, dass ich bei der späteren Besprechung der Entstehungsmechanik der Insektenanschwemmungen noch auf einige von ihnen zurückkommen werde. Die Bedeutung der grossen Anzahl der Fälle liegt vor allem darin, dass sie die Häufigkeit der Erscheinung angeben, die vielen im Laufe der Vegetationsperiode regelmässig wiederkehrenden Verschiebungen der terrestrischen Insektenfauna direkt an die Seite zu stellen ist.

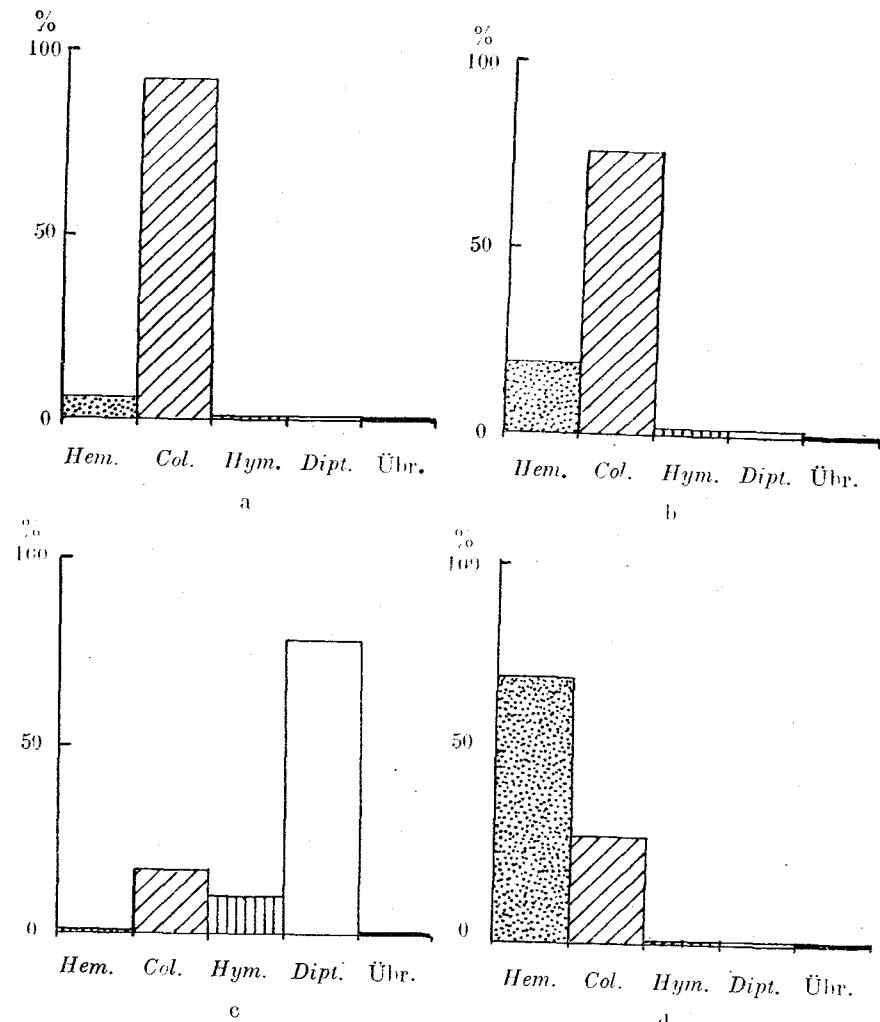
Fall 1. 12. – 13. VI. 1939.

Beobachtungsgebiet: Långskär, Skallotaholm, Furuskär, Skomakarskär, Brännskär und Sundholm im Schärenarchipel von Tvärminne; Klovaskär, Stor-Jussarö, Skogsharun und Östergadd im Schärenarchipel südlich von Tammisaari. – Vgl. Karte 2.

An den Süd- und Südostufern sämtlicher dieser Inseln wurden am Spülbaum grosse Insektenmengen angetroffen, die dem fraglichen Biotop zum hauptsächlichsten Teil völlig fremd waren. Dieses Triftmaterial hatte sich vor allem in den kleinen Einbuchtungen des Ufers angesammelt, während an den Felsenufern nur vereinzelte Individuen festgestellt wurden. Auch im Wasser dicht bei der Uferlinie trieben zahlreiche Insekten umher und wurden allmählich von den Wellen ans Land geschwemmt.

Im Triftmaterial fällt das starke Überwiegen der Käfer auf, deren Anteil auf etwa 90 % von der gesamten Menge geschätzt werden konnte. Der Rest entfällt zum grössten Teil auf die Hymenopteren, während die Anteile der übrigen Ordnungen relativ belanglos sind. – Eine  $0.25 \text{ m}^2$ -Probe von einem Steinufer hatte folgende Zusammensetzung:

	Exx.	%
Hemiptera	61	etwa 6
Coleoptera	872	» 92
Hymenoptera	5	unter 1
Diptera	8	» 1
Übrige zusammen	3	» 1
Insgesamt auf $0.25 \text{ m}^2$	949	



Diagr. 1. Relative Mengenverhältnisse der verschiedenen Insektenordnungen in den Anschwemmungen vom Sommer 1939. – a. 12. – 13. VI., b. 17. – 18. VI., c. 4. – 5. VII., d. 4. – 5. VIII. Hem. = Hemiptera, Col. = Coleoptera, Hym. = Hymenoptera, Dipt. = Diptera, Übr. = übrige Ordnungen zusammen. – Orig.

Diese Anschwemmung enthielt 9 Arten (alles Koleopteren), von denen auf dem Probequadrat mehr als 50 Exx. gezählt wurden (vgl. Tab. 2, S. 63). Die Zahl der toten Exemplare belief sich nur auf etwa 2 % von der Gesamtzahl der Individuen, ein Umstand,

der auf den verhältnismässig unbedeutenden Anteil der schwach chitinisierten Arten (vor allem der Dipteren) zurückzuführen ist. - Die quantitative Zusammensetzung des Artenbestandes erhellt aus Diagr. 1 a.

Fall 2. 17.-18. VI. 1939.

Beobachtungsgebiet: Långskär, Storlandet, Skallotaholm, Brännskär, Sundholm, Halsholm und Furuskär im Schärenarchipel von Tvärminne; Südufer der Halbinsel Hankoniemi zwischen dem Dorfe Tvärminne und der zoologischen Station (vgl. Karte 2).

Dieser Fall, der fast unmittelbar danach beobachtet wurde, als die letzten Individuen der vorhergehenden Anschwemmung das Ufer verlassen hatten, ähnelt sehr dem oben beschriebenen. Nur die quantitative Zusammensetzung des Triftmaterials weist geringe Unterschiede auf, indem der, allerdings auch jetzt überwiegende Anteil der Käfer etwas abgenommen hat. Gewisse wenige Hemipteren treten in verhältnismässig grosser Individuenzahl auf und bedingen einen recht beträchtlichen Anstieg des Prozentanteils dieser Gruppe. - Eine  $0.25 \text{ m}^2$ -Probe hatte folgende Zusammensetzung:

	Exx.	%
Hemiptera	302	etwa 19
Coleoptera	1 211	» 76
Hymenoptera	33	» 2
Diptera	28	» 2
Übrige zusammen	16	» 1
Insgesamt auf $0.25 \text{ m}^2$	1 590	

Diese Anschwemmung enthielt insgesamt 12 Arten (2 Hemipteren und 10 Käfer), deren Individuenzahl auf dem Probequadrat den Wert 50 überstieg (Tab. 2). Der Anteil der toten Insekten war auch in diesem Falle gering, etwa 3 % vom gesamten Material. - Quantitative Zusammensetzung des Artenbestandes in Diagr. 1 b.

Fall 3. 1.-5. VII. 1939.

Beobachtungsgebiet: Långskär, Kalvhölm, Furuskär, Halsholm, Sundholm, Brännskär und Skomakarskär im Schärenarchipel von Tvärminne; Südufer der Halbinsel Hankoniemi südlich anliegenden Inseln (vgl. Karte 2).

Die Anschwemmungspunkte waren in diesem Falle an den Südost-, Süd- und Südwestufern der Inseln gelegen. Diese Anschwemmung weicht von den vorhergehenden sehr beträchtlich durch die quantitative Zusammensetzung des Triftmaterials ab. Die absolute Zahl der Käfer hat sich zwar kaum nennenswert verändert, aber einige andere Gruppen sind jetzt dermassen individuenreich ver-

treten, dass sie durch ihre Masse den Prozentanteil der Käfer stark herabdrücken. Der Hauptanteil fällt den Chironomiden zu, deren absolute Menge auf der Flächeneinheit höher als diejenige jeder anderen Gruppe in den vorhergehenden Fällen liegt. Verhältnismässig individuenreich sind auch gewisse kleine, zu den Familien Chalcididae und Proctotrupidae gehörende Wespen zu finden. Die Hemipteren erringen sich in dieser Probe nur einen relativ geringen Anteil; das gleiche gilt auch für die übrigen Ordnungen. - Die quantitative Zusammensetzung einer  $0.25 \text{ m}^2$ -Probe:

	Exx.	%
Hemiptera	21	unter 1
Coleoptera	1 069	etwa 17
Hymenoptera	322	» 5
Diptera	etwa 5 000	» 78
Übrige zusammen	12	unter 1
Insgesamt auf $0.25 \text{ m}^2$	etwa 6 400	

Arten mit höherer Individuenzahl als 50 gab es 10, sämtlich Käfer (Tab. 2); die Dipteren sind hierbei nicht berücksichtigt.

Infolge der reichlichen Vertretung der Chironomiden ergibt sich für diese Anschwemmung ein viel höheres Sterblichkeitsprozent als für die beiden vorhergehenden. Angesichts der Tatsache, dass von den Chironomiden wohl gegen 99 % tot waren, dürfte die passive Verschleppung dieser Art an dem Teil dieser Insektengruppe als verbreitungsökologischer Faktor offenbar wohl nur wenig in Frage kommen, sobald die Tiere ins Wasser geraten. Schalten wir die Dipteren aus den Berechnungen aus, so sehen wir, dass das Sterblichkeitsprozent nicht höher als auf etwa 2 % steigt. Dadurch erscheint auch dieser Fall den beiden vorhergehenden durchaus ebenbürtig. - Quantitative Zusammensetzung des Artenbestandes in Diagr. 1 c.

Fall 4. 4.-5. VIII. 1939.

Beobachtungsgebiet wie im vorigen Falle.

In sämtlichen vorhergehenden Fällen wurden die Insektenanschwemmungen ausschliesslich an den südlichen Uferabschnitten der Inseln festgestellt. Bezuglich des vorliegenden Falles gilt aber nicht die gleiche klare Begrenzung, weil die Richtung des Windes am Beobachtungstage zeitweise stark wechselte.

Die quantitative Zusammensetzung des Artenbestandes weicht von den oben angeführten Fällen darin erheblich ab, dass der Hauptanteil diesmal den Hemipteren zufällt, welche in den verschiedenen Proben zu 60-80 % vertreten waren. An zweiter Stelle folgen die Käfer; die Vertreter der übrigen Ordnungen waren von untergeordneter Bedeutung. - Eine  $0.25 \text{ m}^2$ -Probe wies folgende Zusammensetzung auf:

	Exx.	%
Hemiptera	910	etwa 70
Coleoptera	371	» 28
Hymenoptera	3	unter 1
Diptera	7	» 1
Übrige zusammen	18	etwa 1
Insgesamt auf 0.25 m <sup>2</sup>	1 309	

Arten mit mehr als 50 Indiv. waren hier 8 vorhanden, davon 2 Hemipteren und 6 Käfer, unter denen wiederum die erstgenannten quantitativ den überwiegenden Hauptanteil einnahmen. Der Prozentanteil der toten Tiere belief sich nach meiner Schätzung auf ungefähr 5 - 10 %; die vorliegende Probe zeigte den Wert 8 %. Die beiden in ziemlich reichlicher Zahl vorhandenen Chrysomeliden schienen den Wasseraufenthalt verhältnismässig schlecht ertragen zu haben. - In qualitativer Hinsicht wird diese Anschwemmung durch eine beträchtliche Artenarmut geprägt, die sich indessen durch die Jahreszeit erklärt, ist es doch bekannt, dass sich ein grosser Teil der Hemipteren und Käfer Anfang August im flugunfähigen Larvenstadium befindet und somit kaum einem Wassertransport zugänglich ist. - Quantitative Zusammensetzung des Artenbestandes in Diagr. 1 d.

#### b. Beobachtungen im Frühling 1940.

Diese Beobachtungen werden später (S. 99 - 100) behandelt.

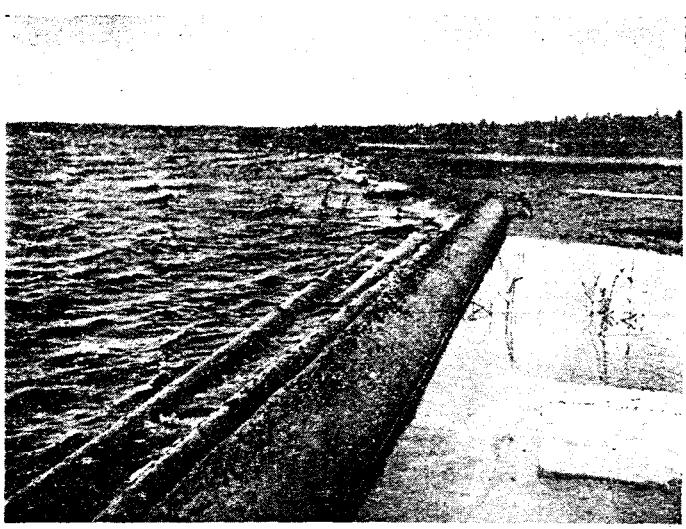
#### c. Beobachtungen im Sommer 1942.

Sämtliche Beobachtungen aus dem Sommer 1942 konzentrieren sich auf ein und denselben verhältnismässig begrenzten Uferabschnitt des Laatokkasees im südwestlichen Aunusgebiet zwischen den Dörfern Lautajoki (Gumbaritz) und Hammasjoki (Zubetz). Dieses Ufer, dessen Aussehen und Beschaffenheit ich in einem anderen Zusammenhang (ERNST PALMÉN 1944) bereits beschrieben habe, weicht seinem Typ nach ausserordentlich stark von denjenigen Ufern ab, die im Sommer 1939 den Gegenstand meiner Untersuchungen bildeten und die zuvor auch von FREY (1937 a) nebst anderen untersucht wurden. Es ist nämlich durchgehends ein sehr flaches, überschwemmungswiesenartiges Feinsandufer, an welchem sich die Schwankungen des Wasserspiegels in kennzeichnender Stärke geltend machen.

Weil sich die Beobachtungen hier durchgehends an der Seite der militärischen Tätigkeit ergeben haben, können an sie keine

solchen Genauigkeitsansprüche gestellt werden, wie auf die Beobachtungen vom Sommer 1939. In Ermanglung jeglicher Gerätschaft konnten u. a. keine quantitativen Proben nach der früher beschriebenen Methodik genommen werden. Es erscheint mir daher am angebrachtesten, die Beobachtungen hier nur ganz kurz zu schildern und auf eine eingehende Darstellung der qualitativen Zusammensetzung der angetroffenen Insektenanschwemmungen zu verzichten.

Als den wichtigsten, die Beobachtungen des Sommers 1942 betreffenden Umstand möchte ich die Tatsache ansehen, dass während der Zeit von 12. V. - 10. IX. an diesem Laatokkafer insgesamt 12 unzweideutige Insektenanschwemmungen verzeichnet werden konnten, d. h. jedenfalls so viele, dass sie als abermaliger Hinweis darauf gelten können, dass man in den Insektenanschwemmungen eine verhältnismässig häufige Erscheinung zu erblicken hat. Ich beschränke mich hier darauf, von den im fraglichen Sommer beobachteten Fällen nur einen, den hinsichtlich seines Artenreichtums an zweitletzter Stelle stehenden zu schildern. Der Fall wurde am 25. Juni beobachtet. Der ganze Uferabschnitt beiderseits der Wasserlinie war an diesem Tage fast gänzlich von Käfern bedeckt. Leider hatte ich keinen Photographierapparat bei der Hand, und als ich nach einigen Stunden wieder zu der Stelle zurückkehrte, hatte sich der grösste Teil der Insekten entweder schon in das Gelände zerstreut oder war unter dem wellenbewegten Sand vergraben worden, so dass meine Aufnahmen (Abb. 1 a - c) nur noch eine ferne Ahnung davon vermitteln können, wie die Uferlinie erst vor einigen Stunden aussah. Diese Insektenanschwemmung war von sehr wenigen Arten gebildet; die gewaltige Mehrzahl der Individuen (schätzungsweise etwa 95 %) gehörte zu *Melasoma aenea*, daneben erreichten auch einige andere Laubkäfer (u. a. *Melasoma collaris* und *M. lapponica*) einen beträchtlichen Anteil. Quantitative Proben wurden nicht genommen, aber beim Höhepunkt der Anschwemmung mochte die Menge der Insekten auf 0.25 m<sup>2</sup> nach einer von mir und zwei mir behilflichen Soldaten vorgenommenen Stichprobenberechnung etwa 24 000 betragen haben, also so viel, dass es geradezu zur Bildung von regelrechten *Melasoma*-Ablagerungen kam. Die an das Ufer getriebenen Insekten waren im allgemeinen ziemlich lebhaft und bei guter Kraft. Massen von ihnen starben aber in dem Wellengang



a



b



Abb. 1. Eine *Melasoma*-Anschwemmung am Laatokka-Ufer im Juni 1942. – a und b. Übersichtsaufnahmen; ans Land getriebene Treibhölzer stellenweise mit *Melasoma*-Individuen bedeckt. c. Nahaufnahme; rechts unten Ablagerung von *Melasoma aenea* im feuchten Ufersand. – Aufn. Verf.

und wurden entweder im Sande vergraben oder von den sich am Ufer ansammelnden Kleinwatern aufgefressen. Nach zwei Tagen liess sich am Ufer z. B. von *Melasoma aenea* keine Spur mehr gewahren, grub man aber im Sande, so entblöste sich dort ein wahres Massengrab dieser Insekten.

Ein Vergleich der obigen Zahlen mit den früher angeführten Werten TRUSHEIMS (1929) dürfte in diesem Zusammenhang nicht ohne Interesse sein. Ziehen wir in Betracht, dass der »Insektengürtel« am untersuchten Uferabschnitt des Laatokkasees durchweg etwa 1 m breit war und im ganzen eine verhältnismässig grosse Homogenität an den Tag legte, so ergeben sich durch eine einfache Überschlagsberechnung ungef. 96 000 *Melasoma aenea*-Indiv. auf 1 m<sup>2</sup>, und auf 1 km des Ufers also nicht weniger als 96 000 000 Indiv., eine in der Tat gewaltige Zahl, die sogar den hoch genug erscheinenden Wert von TRUSHEIM in den Schatten stellt.

Von den übrigen im genannten Sommer beobachteten Insektenanschwemmungen waren zwei ungefähr der oben beschriebenen ähnlich, von ihnen nur qualitativ verschieden, die übrigen dagegen

stellten ebensolche artenreichen Fälle dar, wie wir sie u. a. aus den Schilderungen FREYS kennengelernt haben. Da sie uns aber vom Standpunkt des Vorliegenden nur wenig neue Gesichtspunkte liefern, können sie hier übergegangen werden.

### B. MATERIALVERZEICHNIS.

Wegen der ungeheuren Anschwellung des Materials im Verlauf der Untersuchungen sah ich mich genötigt, nach einem Ausweg zu dessen Beschränkung zu suchen. Zwei Wege standen mir dabei zur Verfügung: erstens eine systematische Begrenzung des Materials, und zwar so, dass nur die Vertreter der Ordnung *Coleoptera* einer eingehenden Behandlung unterzogen wurden, und zweitens die ausschliessliche Berücksichtigung nur ganz bestimmter Fälle, d. h. von den im Bereich des Finnischen Meerbusens beobachteten Insektenanschwemmungen lediglich derjenigen, deren Artenbestand solche Züge aufweist, dass schon auf Grund derselben auf eine ortsfremde Herkunft der Insekten geschlossen werden kann. Wie früher bereits erwähnt worden ist, sind die in Nordkarelien und im südwestlichen Aunusgebiet gemachten Beobachtungen nicht zumindest aus diesem Grunde ausserhalb der näheren Betrachtung belassen worden. Dieser Begrenzung des Materials können zwar schwerwiegende Einwände entgegengestellt werden, allein es war m. E. die einzige Möglichkeit zur Gewinnung eines wenigstens noch einigermassen übersichtlichen Bildes, indem die Berücksichtigung des gesamten Materials leicht dazu geführt hätte, dass das Hauptgewicht der Untersuchung eben auf die Erlangung eines möglichst vollständigen Materials verlegt worden wäre und die kausalen Fragen, die doch im Hinblick auf die Beurteilung der Bedeutung des anemohydrochoren Transports der Insekten die wichtigsten sind, immer mehr hätten zurücktreten müssen. Meine Wahl ist auf die Käfer gefallen, weil sie in Finnland zur Zeit schon als relativ gründlich sowohl faunistisch als systematisch durchforscht angesehen werden müssen und weil meine Erwägungen, die sich in hohem Grade auf die jetzt bekannte Verbreitung der Käfer basieren, dadurch erheblich zuverlässiger sind als die auf Grund der Arten einer weniger erschlossenen Ordnung gezogenen Schlüsse. Ausserdem ist zu betonen, dass der beträchtliche Anteil der Käfer in den mei-

Tabelle 1. Das Material und seine Verteilung auf die verschiedenen Insektenanschwemmungen. – Nähere Erklärungen im Text.

	Fr 1	Fr 2	Su	St 1	St 2	Pa 1	Pa 2	Pa 3	Pa 4
<i>Carabidae</i>									
* <i>Calosoma denticolle</i> Gebl.	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carabus nitens</i> L.	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Notiophilus aquaticus</i> L.	-	8	-	-	-	-	-	-	4
<i>N. pusillus</i> Waterh.	-	3	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. palustris</i> Duft.	5	-	-	2	-	8	26	-	-
<i>N. biguttatus</i> F.	1	3	-	-	-	-	9	-	-
<i>Blethisa multipunctata</i> L.	1	1	-	1	-	16	8	10	-
<i>Elaphrus uliginosus</i> F.	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. cupreus</i> Duft.	-	-	-	-	-	1	4	6	-
<i>E. riparius</i> L.	-	-	-	-	-	-	3	-	-
<i>Loricera pilicornis</i> F.	17	11	-	-	-	-	16	7	-
<i>Clivina fossor</i> L.	2	-	-	-	-	∞	>500	12	-
<i>Dyschirius unicolor</i> Motsch.	3	-	-	2	-	13	11	9	-
<i>D. globosus</i> Hbst.	2	-	-	-	-	5	2	-	-
<i>Miscodera arctica</i> Payk.	-	-	-	-	-	2	-	2	-
<i>Asaphidion pallipes</i> Duft.	-	-	-	-	-	8	2	-	-
<i>A. flavipes</i> L.	-	-	-	-	-	1	-	2	-
* <i>Bembidion striatum</i> F.	-	-	-	-	-	2	-	-	-
<i>B. pygmaeum</i> F.	-	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>B. lampros</i> Hbst.	3	-	-	-	2	-	6	2	-
<i>B. bipunctatum</i> L.	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>B. ruficollis</i> Ill.	-	-	-	-	-	6	11	8	-
<i>B. dentellum</i> Thunb.	-	-	-	-	-	5	2	2	-
<i>B. varium</i> Ol.	-	-	-	-	-	1	-	2	-
<i>B. obliquum</i> Sturm	9	11	-	4	-	>500	>500	-	-
* <i>B. semipunctatum</i> Donov.	-	-	-	-	-	4	3	6	-
<i>B. Grapaei</i> Gyll.	-	-	-	1	-	-	1	-	-
<i>B. rupestre</i> L.	-	-	-	-	-	16	5	12	-
<i>B. saxatile</i> Gyll.	-	-	-	-	-	5	4	6	-
<i>B. Schüppeli</i> Dej.	-	-	-	-	-	3	-	1	-
<i>B. gilvipes</i> Sturm	2	-	-	9	-	20	>50	14	-
* <i>B. assimile</i> Gyll.	-	-	-	-	-	-	1	9	-
<i>B. transparens</i> Gebl.	26	2	-	1	-	16	11	17	-
<i>B. minimum</i> F.	-	-	-	-	-	-	2	-	-
<i>B. humerale</i> Sturm	1	-	-	1	-	6	11	49	-
* <i>B. Genei</i> Küst. ssp. <i>Illigeri</i> Net.	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>B. quadrimaculatum</i> L.	>100	20	-	10	2	-	>500	∞	>50
<i>B. doris</i> Panz.	>100	25	-	18	-	>500	∞	∞	-
<i>B. articulatum</i> Panz.	-	-	-	-	-	2	-	2	-
* <i>B. octomaculatum</i> Goeze	-	-	-	-	-	2	-	-	-

Versuche auch bezüglich der Hymenopteren und auch eines Teiles der Dipteren gesagt werden, auch wenn bei ihnen dank ihrem besseren Flugvermögen die anemohydrochore Verschleppung eventuell gar nicht in Rechnung genommen zu werden braucht. In betreff der Ozeane erscheint es offenbar, dass sich die Möglichkeiten für die Hemipteren geringer als für die Käfer und die Hymenopteren gestalten, weil die Wasserdurchlässigkeit des Chitins bei den ersteren derart ist, dass wir genötigt sind, ausser der natürlichen Transpiration auch den osmotischen Wasserverlust zu berücksichtigen, der im Falle der Mehrzahl der Käfer und der Wespen wohl kaum in Betracht kommen dürfte (vgl. S. 165 und auch EDER 1940). Vergegenwärtigen wir uns die anemohydrochoren Verschleppungsmöglichkeiten solcher Insektengruppen, wie der Schmetterlinge, der Netzflügler sowie der kleinen und zarten Vertreter der Dipteren, so scheint es mir, dass schon ihre im Vergleich zu den Käfern, Rhynchosoten und manchen Wespen schwächere Chitinisierung die positiven Auswirkungsmöglichkeiten der Verschleppung ganz erheblich beeinträchtigt; vor allem verdient dabei die sich in der Anschwemmungsphase stark geltend machende mechanische Abnutzung erwähnt zu werden, die in ihren Auswirkungen verhängnisvoll werden kann. Ich möchte in diesem Zusammenhang noch einmal hervorheben, dass wir in bezug auf manche Insektengruppen verhältnismässig wenig an die hydrochore oder die anemohydrochore Verschleppung gebunden sind; namentlich gilt dies solehen in enormen Scharen in der Luft auftretenden Formen, wie den Simuliiden und den Chironomiden, bei denen die Individuenzahl so hoch ansteigt, dass auch der anemochore Transport allein grosse Aussichten besitzt, zum positiven Ergebnis zu führen. LINDROTH (1931, p. 527) hat auch speziell auf diesen Umstand hingewiesen. Die Käfer und die Rhynchosoten dürften es wohl kaum jemals zu so grossen Individuenzahlen bringen können, wie die erwähnten Formen, und hierin ist m. E. gerade eine der Ursachen zu erblicken, die es bedingen, dass der anemohydrochore Verschleppung speziell im Hinblick auf die Käfer und die Rhynchosoten die vielleicht grösste Bedeutung zukommen dürfte.

## VIII. ZUSAMMENFASSUNG.

Das Kernproblem der vorliegenden Untersuchung bildet die Frage nach der Bedeutung der sog. baltischen Einwanderungsrichtung, d. h. des aus den baltischen Ländern quer über den Finnischen Meerbusen gegen Finnland gerichteten Ausbreitungsstromes der Insekten. Als allgemeine Auffassung hat ja gegolten, dass die hauptsächliche Zufuhr von neuen Arten über die südöstlichen Landverbindungen Ostfennoskandiens erfolgt (HELLÉN 1928; KROGERUS 1932; VALLE 1939). Ohne den heute schon als durchaus erwiesen zu betrachtenden, ausserordentlich grossen Anteil jener Landverbindungen im geringsten unterschätzen zu wollen, bin ich indessen zu dem Ergebnis gekommen, dass ihnen wohl kaum eine alleinig entscheidende Bedeutung zugesprochen werden kann, sondern es kann eine Einwanderung von Arten verhältnismässig leicht auch eben unter Benutzung der baltischen Einwanderungsrichtung stattfinden. Die Bedeutung dieser Erkenntnis für die kausale Beurteilung der rezenten Verbreitungsverhältnisse der Insektenfauna Südfinnlands liegt darin, dass sich dieselben in betreff mehrerer Arten ohne Zuhilfenahme verwickelter Hypothesen befriedigend deuten lassen.

Den Ausgangspunkt der Untersuchungen haben die schon von FREY (1937 a) eingehend beschriebenen, an der Nordküste des Finnischen Meerbusens beobachteten Insektenanschwemmungen gebildet, die ausser durch einen überaus grossen Artenreichtum auch durch einen nicht minder beträchtlichen Individuenreichtum gekennzeichnet sind. Es werden nun weiter vier ausserordentlich auffällige Anschwemmungen aus den Schärenarchipelen von Tvärminne und Tammisaari bei der Halbinsel Hankoniemi beschrieben; der Schilderung schliesst sich ein detailliertes Materialverzeichnis mit Reichlichkeitsschätzungen der einzelnen Arten an. Als Spezialobjekt der

Untersuchung sind die Käfer gewählt worden, weil ihre Verbreitung in Finnland im allgemeinen verhältnismässig gut bekannt ist und dadurch vielleicht die besten Anhaltspunkte für eine zoogeographische Analyse darzubieten vermag. Ausser den an der Nordküste des Finnischen Meerbusens festgestellten Fällen werden auch einige in anderen Teilen Ostfennoskandiens (in Nordkarelien und im südwestlichen Aunus) gemachte Beobachtungen kurz besprochen.

Vor meinen eigenen Untersuchungen hatte sich der grösste Artenreichtum bei der von FREY im Juni 1935 bei Hankoniemi beobachteten Insektenanschwemmung ergeben; die Zahl der Coleopterenarten belief sich in ihr auf 262. Unter den vier Fällen, die ich selbst ungefähr in der gleichen Gegend beobachtet habe, steht derjenige vom 17. - 18. Juni 1939 an erster Stelle und dürfte vorläufig, was den qualitativen Reichtum des Materials anbelangt, von keinem anderen überflügelt worden sein. Die Gesamtzahl der Coleopterenarten beläuft sich in dieser Anschwemmung auf 542, also auf etwa das Doppelte der entsprechenden Zahl beim artenreichsten Fall von FREY. Einzig in den Insektenanschwemmungen der Jahre 1935, 1936 und 1939 sind die Käfer insgesamt mit nicht minder als 868 Arten vertreten, was allein schon für die bedeutenden Ausmasse des Phänomens zeugt, das noch einen besonderen Nachdruck durch die ungemein grosse Individuenzahl der Insekten in den Anschwemmungen erhält (z. B. im Sommer 1939 überschritt die Zahl der gefundenen Insekten auf 0.25 m<sup>2</sup> im Spülbaum der Steinufer regelmässig die 1 000 -Grenze). Die von mir angestellten faunistischen und auf eine meteorologische Analyse ziellenden Untersuchungen haben erwiesen, dass die Insektenanschwemmungen als das Endergebnis eines anemohydrochoren Verschleppungsvorgangs zu betrachten sind, dem als Bereicher der Insektenfauna unseres Landes unter Umständen eine ausserordentlich grosse Bedeutung zukommen kann. Nachstehend mögen die Schlussfolgerungen kurz aufgeführt werden, auf deren Grund ich zu diesem Ergebnis gekommen bin.

Unter nimmt man den Versuch, die Bedeutung der Insektenanschwemmungen von der hier geschilderten Art als ausbreitungsökologischen Faktor zu beurteilen, so muss zunächst wenigstens mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit nachgewiesen werden können, von wo her die Verschleppung stattgefunden hat. Das wird aber erst durch

eine allseitige Kenntnis der Mechanik dieses Verschleppungsvorgangs möglich. Unter Berücksichtigung unserer heutigen Kenntnisse über den hydrographischen Zustand der Ostsee und ihrer Buchten habe ich die Ansicht geäussert, dass ein hydrochorer Transport von Insekten z. B. quer über den Finnischen Meerbusen innerhalb einer so kurzen Zeit, dass sich die Tiere danach noch im lebenden Zustand befänden, sehr wenig wahrscheinlich ist, denn die Oberflächenströmungen verlaufen im Finnischen Meerbusen vorwiegend in der Längsrichtung. Mit Rücksicht auf die Strömungsrichtungen, den in den Insektenanschwemmungen festgestellten Artenbestand sowie zahlreiche andere Einzelheiten bin ich zu dem Endergebnis gelangt, dass die Insektenanschwemmungen als der Endpunkt eines hinsichtlich seiner Wirkungsweise eigenartigen Verschleppungsvorgangs zu betrachten sind, den ich hier die *a n e m o h y d r o c h o r e V e r s c h l e p p u n g* genannt habe. Die Insektenanschwemmungen entstehen m. A. n. in der Weise, dass die Insekten zuerst vom Wind über das Meer verweht werden, dort in das Wasser herabfallen und dann schliesslich hydrochor ans Land treiben. Unter Berücksichtigung unserer gegenwärtigen Kenntnisse über den Wirkungsradius des Windtransports erscheint die anemochore Verfrachtung von Insekten z. B. von der estnischen Küste bis verhältnismässig nahe an die finnische heran durchaus möglich und dürfte in Wirklichkeit wahrscheinlich auch oft stattfinden, weil sie keine exzessionellen Windstärken voraussetzt. Diese Ansicht mag keineswegs zu gewagt sein, wenn man die Ergebnisse der modernen Aeroplanktonforschung berücksichtigt, denen gemäss der Luftraum zur Sommerzeit sogar bis in recht beträchtliche Höhen einen permanenten Gehalt von Insekten aufweist; das Vorkommen der Käfer beschränkt sich dabei hauptsächlich auf eine Schicht von etwa 300 m, höchstens 600 m über dem Erdboden. Dieser letztere Umstand, also die Beschränkung der Käfer auf die erdnahen Luftsichten, liefert uns gute Anhaltspunkte für die Lokalisierung des Ausgangspunktes der Verschleppung, weil die Berücksichtigung der Windverhältnisse dabei leichter ist als in dem Falle, dass der Transport in höheren Luftsichten stattgefunden hätte.

Bei der Beurteilung eines jeden Faktors der passiven Verschleppung muss zur Gewinnung eines objektiven Bildes die Aufmerksamkeit auf seine Häufigkeit, also gewissermassen auf sein Wahrschein-

lichkeitsprozent gerichtet werden, weil ja ein allgemeines Phänomen weit grössere Aussichten hat, zu einem positiven Ergebnis zu führen, als ein solches von lediglich zufälligem Charakter. Ich habe daher versucht, diejenigen physiologisch-ökologischen Faktoren einigermassen zu beleuchten, die durch ihre Einwirkung das Zustandekommen der ersten Phase der anemohydrochoren Verschleppung, nämlich das Ingangkommen des anemochoren Transports bedingen. Ich bin dabei zu dem Ergebnis gekommen, dass als Grundvoraussetzung dafür eine genügend hohe Temperatur zu betrachten ist, deren Einwirkung sich darauf gründet, dass die Aktivität der Insekten gewöhnlich nur bei relativ hoher Temperatur so weit gesteigert ist, dass sie sich zum Fluge stimuliert fühlen. In dieser Hinsicht weicht meine Auffassung von derjenigen FREYS ab, indem er dem aktiven Flug der Insekten nur eine untergeordnete Rolle beimisst. Ich habe bestätigen können, dass das Material der Insektenanschwemmungen fast ausschliesslich flugfähige Formen umfasst hat.

Eine Analyse der zur Entstehungszeit der an der Nordküste des Finnischen Meerbusens beobachteten Insektenanschwemmungen herrschenden meteorologischen Verhältnisse hat zu dem Ergebnis geführt, dass in zahlreichen Fällen eine unverkennbare zeitliche Übereinstimmung zwischen stattgefundenen Frontdurchgängen und dem Beginn des anemochoren Insektentransports besteht. Ich habe – bis auf weiteres allerdings nur mit Reservation und zum Teil als blosse Arbeitshypothese – die Ansicht geäussert, dass den in Verbindung mit den Frontwanderungen auftretenden Faktoren, vielleicht etwa den Veränderungen der Potentialspannung oder der elektrischen Leitfähigkeit der Luft, als notwendigem Anstoss zu einem mehr als gewöhnlich zahlreichen Auffliegen der Insekten eine Bedeutung zukommen könnte. Dieser Anstoss gelangt vielleicht zur Auswirkung erst dann, wenn die Insekten aus diesem oder jenem Grunde in einen solchen Zustand versetzt worden sind, dass ihre Aktivität eine beträchtliche Steigerung erfahren hat und Voraussetzungen zu einer Fluchtreaktion vorhanden sind. Ich habe meine Auffassung bezüglich der aktivierenden Einwirkung der Wetterfronten durch Hinweise auf zahlreiche analoge Beobachtungen aus den Gebieten der Medizin und der Ornithologie begründet.

Man hat in den Insektenanschwemmungen oft ein Zeugnis von stattgefundenen Wanderungen erblicken wollen. Auf Grund der

gegenwärtigen Auffassungen über die Grundursachen der Insektenwanderungen bin ich zu dem Ergebnis gekommen, dass es sich in betreff der in den Insektenanschwemmungen sehr zahlreich aufgetretenen Arten wahrscheinlich in der Tat um Wanderungen gehandelt haben kann. Im Hinblick auf die Tatsache, dass sich, wie man in zahlreichen Fällen hat feststellen können, den Wanderzügen auch sog. sekundäre Wanderer anschliessen, habe ich die Ansicht geäussert, dass man vielleicht den Gegensatz zwischen den Wanderungen und den sonstigen Aktivitätsäusserungen bei den Insekten allzusehr pointiert hat, weil gerade das Rätsel der sekundären Wanderer uns zu der Annahme veranlasst, dass der endgültige Anstoss zu den Wanderungen in sämtlichen Fällen durchgehends bei einem gleichartigen Faktor zu suchen ist, der in entsprechender Weise auf eine grosse Artengruppe einwirkt. Dabei könnte uns gerade das Studium der in Verbindung mit den Wetterfronten auftretenden luftelektrischen Störungen neue Erklärungsmöglichkeiten liefern. Auch als endgültiger Anstoss der sog. Schwärmlüge liesse sich vielleicht ein analog wirkender Faktor denken.

Das Auftreten eines hygrophilen Artenbestandes in den Insektenanschwemmungen habe ich in engen Zusammenhang mit der regelmässig wiederkehrenden sommerlichen Austrocknung der Biotope gestellt. Die ubiquitären Hygrophilen werden im Verlauf des Sommers wenigstens einmal in eine solche Zwangslage versetzt, dass sie zur Erhaltung ihres Lebens genötigt werden, von ihrem zu trocken gewordenen Biotop zu flüchten, während für die an den Ufern grosser Wasseransammlungen lebenden Formen kein solcher Zwang besteht. Davon leitet sich m. A. n. auch der verhältnismässig grosse Anteil der ubiquitären Hygrophilen in den Insektenanschwemmungen her. Ich habe auch den Gedanken aufgeworfen, dass die Austrocknung der Biotope vielleicht an sich nicht zur Auslösung der sich im Davonfliegen äussernden Fluchtreaktion ausreicht, sondern dass es sich daneben um einen komplizierteren Faktor handeln könnte, dem dann der endgültige Anstoss zuzuschreiben wäre; als solcher könnten eventuell die vorgenannten luftelektrischen Störungen in Betracht kommen. Die Austrocknung wäre demnach nur eine Voraussetzung, bei deren Ausfall die elektrischen Strörungen nicht zur Auswirkung kämen.

Um Anhaltspunkte für die Beurteilung der Bedeutung und der

Wirkungsmöglichkeiten der anemohydrochoren Verschleppung zu gewinnen, habe ich eine Reihe von Versuchen ausgeführt, die den Zweck hatten, die Frage nach der Einwirkung des Wasseraufenthalts der Insekten auf ihren Allgemeinzustand und ihre Fertilität vielseitig zu beleuchten. Die Versuche erfolgten ausser in süßem Wasser auch in dem schwach salzigen Wasser des Finnischen Meerbusens und in dem stark salzigen Wasser der Nordsee und ergaben, dass ein grosser Teil der Käfer sogar noch einen fünfjährigen Aufenthalt an der Oberfläche sämtlicher genannten Wasserarten verhältnismässig gut erträgt. Auf die Rhynchoten hat das am stärksten salzige Wasser deutlich ungünstiger eingewirkt, indem der Tod oft schon nach nur einem Tage eingetreten ist; das gleiche trifft auch für manche Käfer zu. Ich habe, mich auf die Untersuchungen von HEBERDEY (1938) über die Atmung und diejenigen von EDER (1940) über die kutikuläre Transpiration der Insekten stützend, teils experimentell, teils theoretisch die Ursachen Zusammenhänge der bei den Versuchen zum Vorschein getretenen Verhältnisse zu ermitteln versucht.

Das Vermögen der terrestrischen Insektenformen, sich auch unter der Wasseroberfläche verhältnismässig lange am Leben zu erhalten, gründet sich auf die Tätigkeit der sog. physikalischen Kieme, die bei niedriger Temperatur des Wassers anscheinend während einer ziemlich geraumen Zeit als zulänglicher Vermittler des Gasaustausches zu dienen vermag. Schwimmt das Tier an der Wasseroberfläche, so ist es von seiner physikalischen Kieme vielfach völlig unbefriedigt, indem der sich unter den Flügeldecken bildende Subelytralraum die auf der Dorsalseite befindlichen Stigmenöffnungen direkt mit der umgebenden Luft verbunden. Bei solchen Formen (z. B. vom Typ der Carabiden und der Coccinelliden) fungiert der Subelytralraum unter dem Wasser als eine grosse einheitliche physikalische Kieme, deren Leistungsvermögen dasjenige der sich allein an den Stigmenöffnungen bildenden Luftblasen beträchtlich übertrifft. Diejenigen Formen (z. B. vom Typ der Canthariden), deren Subelytralraum nicht ein in sich geschlossenes Ganzes bildet, sind in weit grösserem Masse auf

die sich an den Stigmenöffnungen bildenden kleinen physikalischen Kiemen angewiesen, deren Tätigkeit sich indessen mit der Zeit als unzureichend erweist.

Die verschiedene Salzwasserfestigkeit der Insekten lässt sich mit ihrer kutikulären Transpiration in Zusammenhang bringen, und zwar so, dass Formen mit verhältnismässig hoher kutikulärer Transpiration (z. B. die Hymenopteren) in stark salzigem Wasser dem Vertrocknungstod unterliegen, während diejenigen Formen, bei denen die kutikuläre Transpiration unbedeutend ist oder fast ganzlich fehlt, viel weniger Wasser verlieren und sich daher länger am Leben zu erhalten vermögen. Ich habe diese Auffassung durch einige Versuche begründet, die u. a. erwiesen haben, dass das brackige Wasser des Finnischen Meerbusens wenigstens von manchen Insekten als Trinkwasser genossen werden kann und daher als Ersatz für den durch die Transpiration herbeigeführten Wasserverlust verwendbar ist; das Nordseewasser hinwieder erwies sich als ungeeignet.

Zahlreiche Zuchtversuche haben erwiesen, dass ein kurzer Aufenthalt im Wasser keine schädliche Einwirkung auf die Fertilität der Insekten hat, auch dann nicht, wenn es sich um Wasser mit hohem Salzgehalt handelt. Für die Versuche wurden ausschliesslich solche Individuen verwendet, die mit grosser Wahrscheinlichkeit vordem nicht kopuliert hatten. Ein Vergleich mit angestellten Kontrollversuchen mit unbehandelten Tieren ergab keine nennenswerte Herabsetzung der Nachkommenzahlen bei den Versuchstieren, wenngleich die Werte – vielleicht infolge ungünstiger Versuchsbedingungen – im grossen und ganzen verhältnismässig niedrig ausfielen.

In betreff der zoogeographischen Bedeutung der anemohydrochoren Verschleppung ist festzustellen, dass diese Art der passiven Verschleppung einerseits dem rein anemochoren und anderseits dem rein hydrochoren Transport gegenüber den ausserordentlich grossen Vorteil besitzt, dass sie nicht wie diese in so hohem Masse an den Zu-

fall gebunden ist. Es ist ja völlig vom glücklichen Zufall bedingt, ob bei der Windtrift zwei Individuen verschiedenen Geschlechts in unmittelbarer Nähe voneinander landen oder ob das gelandete Insekt ein bereits befruchtetes Weibchen ist, denn nur in solchem Falle besteht ja die Aussicht, dass der anemochore Transport wirklich zum positiven Ergebnis führt. In betreff sehr individuenreicher Arten gestaltet sich die Sache natürlich erheblich leichter, tritt aber eine Art schon im Ausgangsgebiet der anemochoren Verschleppung spärlich auf, so sind die Aussichten auf ein positives Ausbreitungsergebnis um so geringer. Bei der anemohydrochoren Verschleppung wiederum vollzieht sich gewissermassen eine Konzentration von grossen Individuenzahlen auf ein verhältnismässig eng begrenztes Gebiet, so dass auch seltnerne Arten Gelegenheit erhalten, sich im Endgebiet der Verschleppung zu vermehren. Im Vergleich zur hydrochoren Verschleppung gestaltet sich wiederum der anemohydrochore Transport vor allem dadurch vorteilhafter, weil er sich natürlich in der Anfangsphase völlig unabhängig von den Meereströmungen abspielen kann, die hingegen beim hydrochoren Transport einen nicht wenig bedeutsamen, und zwar meistens einschränkenden Faktor repräsentieren.

Die praktische Applikation der Theorie über die anemohydrochore Verschleppung ist in der vorliegenden Untersuchung vornehmlich im Hinblick auf die Bedeutung der baltischen Einwanderungsrichtung als Bereicherer der Insektenfauna Fennoskandiens durchgeführt worden, und zwar ist es dabei in erster Linie auf die Lokalisierung des Ausgangspunktes der Verschleppung des in den an der Südküste Finlands beobachteten Insektenanschwemmungen festgestellten Materials angekommen, die teils auf Grund der Artenzusammensetzung desselben, teils unter Heranziehung der während der Entstehungsphasen der betreffenden Fälle herrschenden meteorologischen Verhältnisse bewerkstelligt worden ist. Für zumindest vier Fälle aus dem Sommer 1939 hat sich mit ziemlich grosser Wahrscheinlichkeit eine anemohydrochore Verschleppung von der Südküste zur Nordküste des Finnischen Meerbusens nach-

weisen lassen, und dasselbe gilt m. A. n. auch für die früher von FREY (1937 a), ESKO SUOMALAINEN (1937) und STORÅ (1938) beobachteten Fälle. Bei meiner Beweisführung stütze ich mich auf solche Käferarten, deren rezente Verbreitung sich am Finnischen Meerbusen nicht westlicher als bis zum Flusse Kymijoki und in Südwestfinnland nicht östlicher als bis zum Schärenarchipel von Åland erstreckt, weil das von den meteorologischen Verhältnissen gelieferte Bild von der Richtung der Verschleppung dabei m. E. fast zu einem unwiderleglichen Ergebnis führt. Ich finde es sehr wahrscheinlich, dass eine derartige Verfrachtung von Insekten quer über den Finnischen Meerbusen ein keineswegs seltenes Phänomen ist, um so weniger, als sie ja, wie bereits bemerkt, keine grossen Windstärken voraussetzt, sondern sich vielmehr im Laufe des Sommers mehrmals wiederholt, wodurch sich natürlich einer immer grösseren Zahl von Arten die Gelegenheit zur Bildung einer festen Brückenposition an der Nordküste des Finnischen Meerbusens darbietet. Es ist also durchaus berechtigt, von einer baltischen Einwanderungsrichtung, gleichwertig den anderen wichtigsten Einwanderungsrichtungen der fennoskandinavischen Fauna zu sprechen.

Um zu zeigen, dass es in der Fauna Finnlands auch gegenwärtig Arten gibt, deren Verbreitung sich sonst kaum befriedigend erklären lassen dürfte als durch die Annahme einer baltischen Expansion, habe ich einige Verbreitungskarten von solchen Arten entworfen, deren rezente Verbreitung in Finnland sich auf die südwestlichen Teile des Landes beschränkt und deren skandinavische Nordgrenze so weit südlich verlegt ist, dass ihre Einwanderung aus der südskandinavischen Richtung (also aus Skandinavien über den Ålandsarchipel weniger wahrscheinlich erscheint. Ihre Beweiskraft wird auch dadurch nicht vermindert, dass sie vielleicht künftig auch z. B. auf der Karelischen Landenge angetroffen werden, da ihr Schwerpunkt ja auf alle Fälle im Südwesten liegt. Die gewählten Arten sind durchgehends dermassen leicht kenntlich, dass ihre Verbreitung bei uns wenigstens in ihren Hauptzügen als befriedigend geklärt angesehen werden kann. Auch ihre verhältnismässig geringe Zahl vermag den Wert dieser Beweisführung nicht

zu beeinträchtigen, weil es wahrscheinlich ist, dass sich der Hauptteil der Arten bei ihrer Einwanderung gleichzeitig sowohl der kareliischen als der baltischen Richtung bedient; und haben sich dann die beiden Ausbreitungsstämme vereinigt, so ist es natürlich unmöglich, die Einwanderungsrichtungen einwandfrei zu konstatieren. Meiner Auffassung nach ist der grösste Teil der relativ spätzeitig eingedrungenen Käfer Südfinnlands gleichzeitig oder wenigstens fast gleichzeitig aus beiden Richtungen eingewandert.

Die Einwanderungsrichtungen der Käferfauna Ålands werden im vorliegenden Zusammenhang vorläufig ganz kurz und zum Teil nur andeutungsweise erörtert. Immerhin kann aber schon jetzt gesagt werden, dass es keineswegs veranlasst ist, den Anteil der aus der baltischen Richtung eingewanderten Arten dort geringer als den möglicherweise von Skandinavien her angelangten Artenbestand einzuschätzen, weil die Oberflächenströmungen im Nordteil der Ostsee eine anemohydrochore Verschleppung aus dem Baltikum oder von der Südwestküste Finnlands nach Åland ausgesprochen begünstigen. Damit will keineswegs behauptet sein, dass nicht eine Einwanderung von neuen Arten auch aus Skandinavien möglich sei, ich bin im Gegenteil davon überzeugt, dass eine solche in Wirklichkeit auch stattfindet, ist doch eine anemochore bzw., anemohydrochore Verschleppung von Arten über die Meeresstrasse zwischen Uppland und Åland durchaus möglich. Doch scheint es mir, dass die aus der baltischen Richtung stattgefundene Einwanderung ziemlich bedeutend gewesen sein muss, indem u. a. die in den Karten 12 und 13 dargestellten Arten in Skandinavien auf der Höhe von Åland fehlen dürften.

Gewissermassen als Arbeitshypothese möge die Auffassung gelten, dass die Bedeutung der baltischen Richtung als Einwanderungsweg der Insekten nach Skandinavien recht beträchtlich sein kann. Als äusserst bezeichnendes Beispiel von einer Art, die nach Skandinavien ausschliesslich aus der baltischen Richtung eingewandert sein dürfte, habe ich *Crepidodera nigritula* (Karte 15)

erwähnt, die in Skandinavien gleichsam wie auf einer Brückeposition nur auf der Höhe von Uppland vorkommt. Es bleibt skandinavischen Untersuchungen überlassen, zu ermitteln, wie wichtig diese Einwanderungsrichtung in der Tat gewesen ist.

Ich habe kurz auch die Frage nach der Rolle des Ostseebeckens als Ausbreitungshindernis für die Insekten behandelt und bin dabei zu dem Ergebnis gekommen, dass die Ostsee in zahlreichen Fällen tatsächlich ein effektives Hindernis zu bilden scheint, dass aber anderseits durchaus der Anlass zu der Behauptung vorliegt, dass auch gewisse Arten imstande gewesen sind, dasselbe zu bewältigen. Es kommen dabei besonders solche Arten in Frage, die auf dem skandinavischen Festland fehlen, aber Inselvorkommisse z. B. auf Gotland und Öland besitzen. Die anemohydrochore Verschleppung gibt uns auch Möglichkeiten in die Hand, die Einwanderungsweise der Insektenfauna z. B. der Ostsee- und der Nordseeinseln zu erklären, denn obwohl das süsse und das brackige Wasser für einen hydrochoren Transport das geeignetste Medium darstellen, dürfte ein kurzer Aufenthalt auch im stark salzigen Wasser der Ozeane kaum so ausgesprochen nachteilig auf das schwimmende Insekt einwirken, dass es die Möglichkeit einer kurzfristigen hydrochoren Phase beim Transport ausschlösse.

Auch im Bereich seenreicher Binnenlandgebiete kann die anemohydrochore Verschleppung m. A. n. eine ansehnliche Bedeutung erlangen, weil ja die Binnenseen in durchaus analoger Weise wie die Meere als Konzentratoren des Insektenmaterials wirken können. Dieser Umstand ist von besonders grossem Belang, wenn man sich das dauernde Vordringen von neuen Insektenarten z. B. aus der Peripherie eines solchen Gebietes, wie das binnendiffische Seengebiet, gegen dessen Zentrum hin vergegenwärtigt. Auch darf nicht die wahrscheinlich recht grosse Bedeutung übergangen werden, die der anemohydrochoren Ausbreitung in sämtlichen Küstengebieten zukommen kann. Ich habe darauf hingewiesen, dass die nördlicher vorgeschoßene Lage der Nordgrenze vieler Arten im östlichen Teil des Ostseebereiches wenigstens teilweise mit ausbreitungsmechani-

schen Umständen verknüpft sein kann. Weil in den östlichen Teilen der Ostsee die südlichen, in den westlichen wiederum die nördlichen, nach Süden gehenden Ströme vorherrschen, so ist es verlockend, eine Ursache zu dem genannten Sachverhalt darin zu erblicken, dass die vom Wind in das Meer gerissenen Insekten an der Ostküste hauptsächlich nordwärts, an der Westküste wiederum südwärts getrieben werden.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung lassen sich vorzugsweise auf die Koleopteren applizieren, die hier auch recht eingehend behandelt worden sind. Meiner Ansicht nach besitzen gerade die Käfer die besten Voraussetzungen zu einer passiven Ausbreitung mittels der anemohydrochoren Verschleppung. Ganz oberflächlich sind im gleichen Zusammenhang auch die Hemipteren gestreift worden, und es hat sich ergeben, dass diese allem Anschein nach weit schlechter als die Käfer gegen die Anforderungen des hydrochoren Transports standzuhalten vermögen. Bezüglich der übrigen Insektenordnungen werden genaue Resultate nicht angeführt, doch habe ich darauf hingewiesen, dass z. B. die Chalcididen und die Proctotrupiden unter den Hymenopteren recht wohl in den Rahmen der dargestellten Theorie der passiven Verschleppung hineinpassen könnten. Die Applikation der Theorie auf die übrigen Insektengruppen erfordert indessen noch eingehende Spezialuntersuchungen.

#### LITERATURVERZEICHNIS.

- AHLQVIST, H., 1938, Bortflytning av fåglar som följd av ogynnsamt väder under våren. - *Ornis Fenn.*, 15, p. 111–117.  
—»— & PALMGREN, P., 1932, Ett försök att utröna sambandet mellan burfåglars flyttningsoro och väderleksläget. - *Ibid.*, 12, p. 44–54.  
ALFKEN, D., 1891, Erster Beitrag zur Insekten-Fauna der Nordseeinsel Juist. - *Abh. Naturw. Ver. Bremen*, 12, p. 97–130.  
ALFKEN, J. D., 1924, Die Insekten des Memmert. Zum Problem der Besiedlung einer neu entstehenden Insel. - *Ibid.*, 25, p. 358–481.  
ANONYMUS, 1847, Swarm of Ladybirds (*Coccinella*). - *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 20, p. 212–213.  
BASTMAN, HELMI, 1912, Leppätettujen joukkoesiintymisestä Tvärrminnessä. - *Luonnon Ystävä*, 16, p. 179.  
BERCIO, L., 1930, *Calosoma inquisitor*. (Diskussionsbemerkung.) - 4. Wandervers. dttsch. Entomol. in Kiel, p. 51.  
BERGMAN, G., 1941, Der Frühlingszug von *Clangula hyemalis* (L.) und *Oidemia nigra* (L.) bei Helsingfors. Eine Studie über Zugverlauf und Witterung sowie Tagesrhythmus und Flughöhe. - *Ornis Fenn.*, 18, p. 1–26.  
BERLAND, L., 1933 a, Transport involontaire d'Arthropodes par aéroplanes, et par les courandes aériens, à haute altitude. - *C. R. somm. Soc. Biogéogr.*, 84, p. 49–51.  
—»— 1933 b, Le plancton aérien. - *La Nature*, 1933, p. 564.  
—»— 1935, Premiers résultats de mes recherches en avion sur la faune et la flore atmosphériques. - *Ann. Soc. Ent. France*, 104, p. 73–96.  
BILLARD, G. & BRUYANT, G., 1905, Sur un mode particulier de locomotion certains *Stenus*. - *C. R. hebdom. et Mém. Soc. Biol. de France*, 109, p. 102–103.  
BJERKNES, J. & SOHLBERG, H., 1921, Meteorological conditions for the formulation of rain. - *Geofys. Publ.*, 2, n:o 3, p. 1–60.  
—»— 1922, Life cycles of cyclones and polar front theory of atmospheric circulation. - *Ibid.*, 3, n:o 1, p. 1–18.  
BJERKNES, V., 1921, On the dynamics of the circular vortex with application to the atmosphere and atmospheric vortex and wave motions. - *Ibid.*, 2, n:o 4, p. 1–88.