

SCIENCA REVUO de Internacia Sciencia Asocio Esperantista BEOGRAD, Jugoslavio	El Vol. 25 n-ro 1 (105) 20.02.1974.
---	---

AREOJ DE ANIMALOJ

ILIA DETERMINADO KAJ FLUKTUADO

(C. STÖP-BOWITZ, OSLO, NORVEGIO)

Ordinare oni parolas pri la disvastiĝo de animalo, aŭ pri ĝia regiono de disvastiĝo. Tiaj esprimoj ŝajnas unuavide sufiĉe klaraj. Sed la zoogeografo tamen bezonas esprimon pli ekzaktan kaj pli precize difineblan, kaj por tiu celo oni utiligas la esprimon areo.

Oni ne povas rekte diri, ke la areo de animala specio estas la tuta regiono, kie ekzempleroj de la specio estas trovitaj. Unuflanke regule okazas, ke individuo erarvagas malproksimen ekster la normala disvastiĝa regiono de la specio, al lokoj, kie ĝi ne trovas akcepteblajn vivkondiĉojn, ekz. la flamenco, Fenikoptero ruĝa roza /*Phoenicopterus ruber roseus*/, unu-du-foje observita en Norvegujo, aŭ la blankkola maraglo, Haliaeto blankkrubanda /*Haliaeetus leucoryphus*/, trovita unu fojon en Norvegujo. Aliflanke ni havas speciojn regule migrantajn, tiel ke ni devas distingi inter la vera hejmloko de la specio kaj migroregiono, kie ĝi ja aperas pli-malpli regule dum pli-malpli longa tempo, sed kie ĝi ne reproduktiĝas. Tio ĉi validas precipe por migrobirdoj, sed ankaŭ por kelkaj fiŝoj, insektoj k.t.p.. Bona ekzemplo estas la ruĝdorsa lanio, Lanio kolurio /*Lanius collurio*/.

Per tio ni atingas jenan difinon de la hejmloko de specio aŭ ĝia areo, kio estas: la regiono, kie la specio reproduktiĝas, kaj kiu estas signifa por ĝia ekzistado.

La specio kompreneble ne troviĝas ĉie en sia areo. Areo ja povas ampleksi multajn diversajn biotopojn, kaj eĉ la plej "eŭriekaj" specioj ne troviĝas en ĉiuj el ili. Diversaj specioj tre bone povas havi la saman areon, sed vivi en tute malegalaj biotopoj. "Stenoekaj" specioj fariĝas ankaŭ "stenotopaj", ili troviĝas nur en lokoj kun tute specialaj medio-faktoroj.

Kiel por la specio oni ankaŭ parolas pri la areo de subspecio, de genro, familio k.t.p..

La areon de animalo difinas multaj diversaj faktoroj, kaj tial areoj povas havi tre malegalajn grandecon, formon, limiĝon k.t.p.. La difinaj faktoroj ofte estas kombinaĵo de la kvalitoj de la animalo, kiel ekologia valento, vagkapablo, "eŭrifageco", geologia aĝo, kaj de la kvalitoj de la ĉirkaŭaĵoj, kiel temperaturo, lumo, nutraĵoferto, kvalito de la grundo, geografiaj kondiĉoj, por teraj animaloj ankaŭ la humideco de la aero, por akvaj animaloj la ĥemia konsisto de la akvo kaj ĝia enhavo de oksigeno.

Tre malgrandajn areojn ni havas kiam specio estas konata de nur unu sola loko. Ĝian konatan areon oni tiukaze devas konsideri kiel provizoran, ĉar oni devas suporti ke pluaj esploroj rezultigos novajn trov-lokojn, kiuj plivastigos la konatan areon. Sed malgrandaj areoj ne nepre estas esprimo de mankanta scio pri la disvastiĝo de la specioj. Ekzistas multaj specioj, kiuj troviĝas nur sur malgranda insulo aŭ en lago, sur montsupro aŭ en kaverno. Tiajn malgrandajn areojn pli ofte prezentas teraj kaj nesalakvaj animaloj, malpli ofte maraj specioj.

Male troviĝas specioj, genroj, familioj k.t.p. disvastiĝintaj sur la pli granda parto de la terglobo, ili estas kosmopolitoj. Kosmopolitojn oni trovas ofte inter maraj animaloj, kaj inter sesilaj formoj kiel la mitulo, Mitulo manĝebla /*Mytilus edulis*/, kaj inter bonaj naĝantoj kiel cetacoj, ekz. la blua balenoptero, Balenoptero muskola /*Balaenoptera musculus*/, B. blova /*B. physalus*/, Megaptero Novangluja /*Megaptera novaeangliae*/, makrocefalo, Fizetero kaĉaloto /*Physeter catodon*/, kaj fiŝoj, ekz. Skombroidoj, kiel ankaŭ inter plank-



Fig. 1. Hejmregiono /blanka/ kaj migroregiono /nigra/ de *Lanio kolurio*. /Laŭ Verheyen 1951, el de Lattin 1967/.

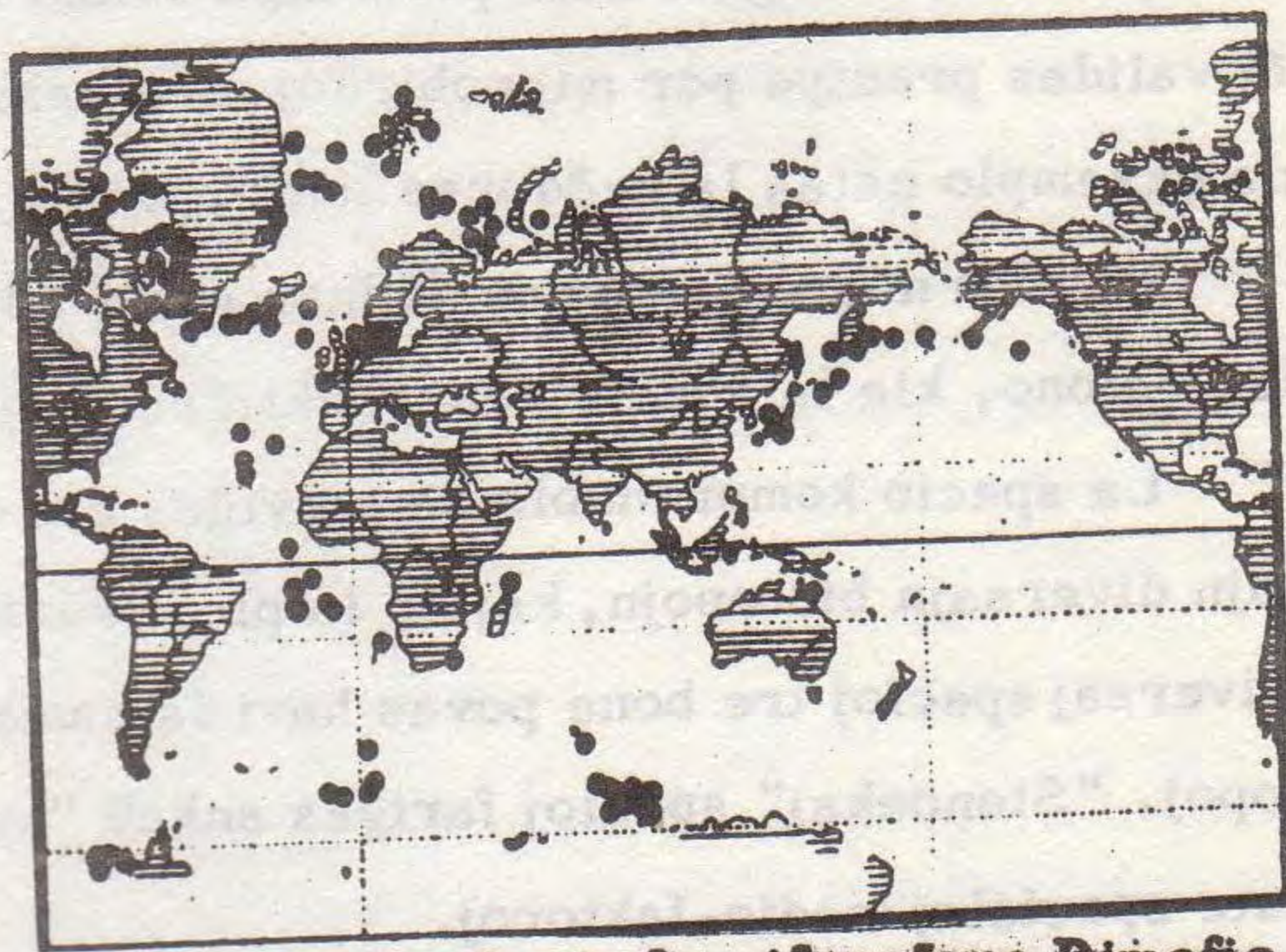


Fig. 2. La disvastiĝo de la sifonoforo *Bimafia arctica*, mara kosmopolito. /Laŭ Omland 1955/.

tonaj formoj, ekz. la vitromeduzo, Aŭrelia orela /*Aurelia aurita*/, la kopepodo Kalano Finmarka /*Calanus finmarchicus*/ aŭ la sifonoforo Dimofio arktika /*Dimophyes arctica*/ . Ili estas aŭ "eŭritermaj" aŭ malvarmakvaj formoj, kiuj en la tropikoj vivas nur en la profundaj, malvarmaj akvotavoloj.

Kosmopolitojn oni trovas ankaŭ inter teraj kaj nesalakvaj animaloj. Precipe flugantoj kiel birdoj, ekz. la pilgrima falko, Falko pilgrima /*Falco peregrinus*/ kaj insektoj, precipe lepidopteroj, ekz. Vaneso karda /*Vanessa cardui*/, aŭ Plutelo makulflugila /*Plutella maculipennis*/, aŭ facile transporteblaj animaloj kiel kelkaj protozooj, ofte havas vastegajn areojn; sed ankaŭ malpli movkapablaj animaloj ofte per intenca aŭ senintenca helpo de la homo akiris plimalpli kosmopolitan disvastiĝon, ekz. kelkaj lumbrikedoj: Ejsenio fetora /*Eisenia foetida*/, Aloloboforo griza /*Allolobophora caliginosa*/.

Inter ĉi tiuj ekstremoj ekzistas diversaj tipoj de areoj esprimantaj difinitajn kaŭzrilatojn. Litóralaj animaloj estas limigitaj al la apudborda zono, ili ne povas disvastiĝi al la profundmaraj regionoj. Speciojn, genrojn k.t.p. limigitajn al difinita geografia regiono, kiun ili karakterizas, oni nomas endemaj en la koncerna regiono. Oni parolas pri la endemaj birdspecioj de Tristan-da-Kunjo aŭ pri la endemaj lumbrikedoj de Centra Eŭropo. Multaj animaloj, maraj, teraj kaj nesalakvaj, montras ĉirkaŭteran disvastiĝon, kaj laŭ la geografia situo de la disvastiĝa zono oni distingas inter ĉirkaŭpolusaj, ĉirkaŭnordaj kaj ĉirkaŭtropikaj animaloj.



Fig. 3. La areo de la preskaŭ kosmopolita lepidoptero Plutelo makulflugila /kredeble la specio troviĝas ankaŭ en diversaj pliaj lokoj de la tropikaj kaj mezvarmaj zonoj, kie ĝi ankoraŭ ne estas konstatita/. /Laŭ de Lattin 1967/.

Kelkaj teraj kaj nesalakvaj animaloj vivas en partoj de Okcidenta Eŭropo, parte ankaŭ en Suda kaj Centra Eŭropo kaj norden ĝis Suda Skandinavio, ili havas t.n. atlantikan disvastiĝon.

La ĝis nun menciitaj tipoj de areoj estas kontinuaj, t.e. la individuoj en la areoj povas rekte aŭ nerekte interkontaktiĝi. Nur en la periferioj de tiaj areoj povas kompreneble esti ioma malkontinueco.

Aliaj animaloj, kontraŭe, povas havi klare malkontinuaĵajn areojn dividitajn en pli-malpli samrangajn, sed ne ĉiam same grandajn, regionojn, kiujn ofte apartigas grandaj distancoj. La blupigo, Cejanopigo cejana /*Cyanopica cyanea*/, havas sian ĉefan disvastiĝon en Orienta Azio, sed krome unu-du rasojn sur la Pirenea Duoninsulo. Gravaj formoj de malkontinuaĵaj areoj estas 1/ Dupolusaj areoj, konsistantaj el unu regiono sur la norda kaj unu sur la suda hemisfero, ekz. la sardin-specioj; rilate al dupolusaj maraj animaloj tamen ofte montriĝas, ke ili havas kontinuan disvastiĝon tra la profundaj malvarmaj akvotavoloj en la tropikoj. 2/ Boreal-alpaj specioj vivantaj en Norda Eŭropo, ofte ankaŭ en Norda Azio kaj Norda Ameriko, kaj krome sur la Alpoj, Pireneoj k.t.p., ekz. la karabedo *Nebrio Gyllenhal' a* /*Nebria Gyllenhalii*/. 3/ Ambaŭatlantikaj specioj troviĝas ambaŭflanke de la Atlantika Oceano, sed ne estas ĉirkaŭpolusaj, ĉar ili mankas en Azio; pluraj lumbrikedoj prezentas bonajn ekzemplojn de tia disvastiĝo, ekz. Oktolazio cejana /*Octolasion cyaneum*/. Simile troviĝas 4/ Ambaŭpacifikaj areoj, kiuj havas regionojn ambaŭflanke de la Pacifika Oceano. Fine estas menciindaj relikto-areoj, ordinare malgrandaj



Fig. 4. La disvastiĝo de la sardin-specioj. /Laŭ Økland 1955/.



Fig. 5. La eŭropa disvastiĝo de la karabedo *Nebria Gyllenhal' a*. /Laŭ Holdhaus & Lindroth, el Økland 1955/.

areo-pecoj, apartigitaj de la ĉefa areo de la specio kaj konsiderataj kiel izolitaj restaĵoj de antaŭe pli granda, kontinua areo.

Grava faktoro por difino, limigo, de la areo de specio estas la ekologia valento de la specio, t.e. ĝiaj postuloj al la ĉirkaŭaĵoj; ĝi ja ne povas plivastigi sian areon ekster la regionojn, kie ĝi trovas la necesajn vivkondiĉojn. Per tio estas evidente, ke ju pli adaptiĝ-kapabla estas specio, do, ju pli eŭrieka ĝi estas, des pli grandan kaj varian areon ĝi povas okupi. Ĉi tio validas en aparta grado por la teraj animaloj pro la tre variaj vivkondiĉoj, kiujn prezentas la vivado sur la tero. Etaj animaloj vivantaj en hazardaj, portempaj flakoj kaj kutime facile transporteblaj, precipe per la vento, kiuj tial havas vastajn areojn, estas altgrade eŭritermaj, ofte ankaŭ eŭrihalinaj. Alia ekzemplo estas la Ciklopo franĝa /*Cyclops fimbriatus*/ kiu troviĝas sur Groenlando same kiel sur Cejlono, sur malaltaj regionoj same kiel sur la altmontaro /St. Bernhard/, en forte mineralhava akvo en St. Marguerite /Puy de Dôme/ kaj en la rustbrunaj riveretoj de Rügen, en kavernoj kaj en minejoj.

"Eŭrifageco", t.e. la eco ke la animalo povas utiligi multspecan nutraĵon, kutime rezultigas ankaŭ vastan areon. Karnovoroj estas malpli limigitaj en sia nutraĵelekto ol herbovoroj, ĉar animalaj histoj, de vermoj kaj insektoj ĝis vertebruloj, estas multe pli unuecaj laŭ ĥemia konsisto ol vegetaĵaj histoj. La lupo, Kaniso lupo /*Canis lupus*/, en Eŭrazio kaj Nord-Ameriko, la leopardo, Pantero leopardo /*Panthera pardus*/, trovata de Afriko ĝis Borneo, la pumo, Feliso unukolora /*Felis concolor*/, de Alasko ĝis Patagonio, aŭ la maraglo, Haliaeto blankvosta /*Haliaeetus albicillus*/, la pilgrima falko, Falko pilgrima /*Falco peregrinus*/, kaj la korako, Korvo korako /*Corvus corax*/, havas vastegajn areojn. Same havas multaj ĥiropteroj, kelkaj insektoj kaj tre multaj maraj animaloj.

Alia faktoro tre signifa estas la vagkapablo de la specio, t.e. ĝia kapablo movi sin aŭ moviĝi, aktive aŭ pasive disvastiĝi al aliaj lokoj. Altan gradon de vagkapablo oni ofte trovas ĉe maraj animaloj, kiuj do ordinare okupas vastegajn areojn, ofte ili estas kosmopolitoj. Povas temi pri fortaj naĝantoj, pri pelagaj specioj aŭ pri specioj kun pelagaj stadioj.

Teraj animaloj kun granda vagkapablo estas antaŭ ĉio flugantoj, t.e. ĥiropteroj, birdoj kaj insektoj. La pilgrima falko havas, kiel menciite, vastegan areon. Insektaj genroj kaj familioj kun kosmopolita disvastiĝo troviĝas precipe inter koleopteroj kaj lepidopteroj, kosmopolitajn speciojn oni trovas precipe inter la lepidopteroj.

Sed ankaŭ inter teraj animaloj pasiva disvastiĝo ekzistas. Kaj protozooj kaj "ripozaj" stadioj de iom pli grandaj animaloj kiel malgrandaj insektoj kaj araneoidoj

povas transportiĝi pervente - oni parolas pri "aera planktono" - aŭ alimaniere. Specio de simolio, *Simulio vindaĵa* /*Simulium vittatum*/, abunda en Islando, Okcidenta Groenlando kaj en Nord-Ameriko, kredeble atingis Islandon precipe per la vento. Eĉ pli grandaj animaloj, kiel la lumbrikedo *Ejsenio fetora* /*Eisenia foetida*/, okaze povas esti transportata per la vento, kiam seka folio, al kiu ĝi fiksiĝis, forbloviĝas, kio okazas precipe dum periodoj de milda vetero dum la vintro.

Ĉi tie aperas ankaŭ la homo kiel konsiderinda zoogeografia faktoro, kaj tre multaj specioj akiris sian nuntempan areon per intenca aŭ senintenca helpo de la homo. Al tiu punkto mi revenos poste.

Aliflanke malgranda vagkapablo ĉe iu animalo ofte rezultigas areon malvastan. Mallertaj flugantoj, kiel la specioj de la lepidopteraj familioj *Satirusedoj* /*Satyridae*/ kaj *Zigenedoj* /*Zygaenidae*/ ordinare aperas en tre limigitaj lokoj. Ne flugkapablaj birdoj kutime havas tre limigitajn areojn, se ili ne estas bonaj kurantoj kiel la struto, *Struto kamela* /*Struthio camelus*/, aŭ naĝantoj kiel la *Adélie-pingveno*, *Pigoscelo Adélie'a* /*Pygoscelis Adeliae*/ . La senflugilaj kivioj, *Apterigo* /*Apteryx*/, estas limigitaj al Nov-Zelando, *Atlantizio* /*Atlantisia*/, al unu sola insulo, *Inaccessible*, en la *Tristan-da-Kunjo*-grupo.

Pri la signifo de la geologia, de la filogeneza, aĝo de animala grupo kiel areolimitiga faktoro, regas diversaj opinioj. Hesse, same kiel Allee kaj Schmidt, atribuas al ĉi tiu faktoro decidan signifon, dum de Lattin klopodas redukti ĝian signifon. Tamen estas ja sendube, ke pli-malpli grandaĝaj animaloj povis utiligi ekz. "terpontojn", kiuj poste malaperis, kaj kiuj tial ne estis je dispono por pli junaj animaloj. Familioj kaj genroj de senvertebruloj ofte montras pli grandajn areojn, ol genroj kaj familioj de vertebruloj. La grandaj areoj, kiujn ni trovas ĉe multaj skorpiuloj kaj aliaj araneoidoj, sendube havas rilaton kun la granda aĝo de la araneoidoj. Genroj de nesalakvaj moluskoj aperintaj jam dum frua Mezozoiko aŭ eĉ pli frue, kiel *Planorbo* /*Planorbis*/, *Limneo* /*Limnaea*/, *Ancilo* /*Ancylus*/, *Uniono* /*Unio*/, montras pli grandajn areojn, ol genroj kiel *Anodonto* /*Anodonta*/, aperinta ne pli frue, ol dum Terciario. Hesse opinias, ke ĉi tiu faktoro ne estas malpli grava, ol la vagkapablo, montrante al la fakto ke lepidopteroj sendube estas pli vagkapablaj ol koleopteroj. Tamen la plimulto de koleopteraj familioj montras multe pli vastajn areojn, ol la plimulto de lepidopteraj familioj. La koleopteroj aperas multnombraj de la komenco de Mezozoiko, dum la lepidopteroj aperas ne pli frue, ol dum la mezo de Ĵuraso. Sed kiam Willis klopodas montri regulan rilaton inter vastaj areoj kaj granda filogeneza aĝo eĉ por specioj, li devas konfesi, ke la efiko de ekologiaj limoj, influo de la homo

k.t.p. ofte malklarigas la bildon. - Plie, grandaĝaj animaloj, jam formortantaj, kompreneble ofte havas tre limigitajn areojn, kiel la Limulo /*Limulus*/ laŭ la orienta bordo de Norda Ameriko kaj apud la Molukoj, kaj la Sfenodonto punkta /*Sphenodon punctatum*/ en Nov-Zelando.

Plie la akirebleco de nutraĵo povas esti decida por la areo de specio. Por "oligofagaj" aŭ "monofagaj" herbovoroj la areo devas kongrui kun la tuto aŭ almenaŭ kun parto de la areo de la nutraĵplanto.

Estas ankaŭ rilato, eĉ se ĝi ne ĉiam estas tre evidenta, inter la areo de specio kaj ĝia loko sur la pinto de la nutraĵpiramido, kaj inter vasta areo por la individuoj de specio kaj por la specio kiel tutaĵo. Granda karnovoro ofte havas pli grandan areon, ol la malpli grandaj herbovoroj, de kiuj ĝi vivas.

En multaj kazoj klimataj faktoroj ludas rolon por la determinado de areo, ekz. temperaturo, malsekeco de la aero, lumo k.t.p.. La atlantikan tipon de disvastiĝo oni kutime klarigas per tio, ke la specioj prosperas nur en regionoj kun nesevera vintro. La orientan limon de la Iksodo ricina /*Ixodes ricinus*/, kontraŭe, kredeble difinas la relativa malsekeco de la aero. Tamen ne ofte la limoj de areoj sekvas izotermojn, izohigrojn aŭ aliajn tiajn liniojn tre precize, ĉar la determinado de areo ofte rezultas el komplekso da faktoroj. Ekz. multaj insektoj toleras malaltajn temperaturojn pli bone kie la malsekeco estas malalta, ol kie ĝi estas alta. - Dupleksajn speciojn /ne genrojn kaj familiojn/ oni kredeble devas klarigi kiel rezultojn de temperaturŝanĝiĝoj post la glaciperiodoj, kaj ankaŭ rilate al la boreal-alpa areotipo oni devas supozi ke la nekontinueco ekestis kaŭze de la grandaj klimataj ŝanĝiĝoj okazintaj dum postglacia tempo, tiel, ke ilia origine kontinua areo iom post iom ŝanĝiĝis kaj fine dispeciĝis kiel regionetoj sen reciproka kontakto.

Por malgrandaj teraj animaloj tamen ne la makroklimato, sed la mikroklimato ludas decidan rolon; sed ĉi tie ni jam tuŝas kampon, kie ankoraŭ ne estas facile stariĝi klaran superrigardon.

Areo de specio disvastiĝanta povas sperti limiĝon, se ĝi kunpuŝiĝas kun parenca specio kun simila ekologia valento. Tiaj specioj, aŭ genroj, familioj k.c., kiuj ekskluzivas unu la alian kaj anstataŭas unu la alian en diversaj areoj intertuŝiĝantaj aŭ tute disaj, nomiĝas anstataŭantaj aŭ "vikariantaj" specioj k.t.p..

Pli ofte tamen certe la ecoj de la grundo aŭ pure geografiaj faktoroj estas decidaj. Multaj mediteraneaj specioj trovas la sudan limon de sia areo ĉe la norda limo de Saharo. En aliaj kazoj montoĉenoj, branĉoj de maro aŭ de riveroj aŭ aliaj tiaj barieroj limigas.

Fine ekzistas ankaŭ specioj, kies area limo estas historie difinita, t.e. la limonmetis bariero ekzistinta, sed nun malaperinta. Bonan ekzemplon prezentas la endemaj lumbrikedoj de Suda kaj Centra Eŭropo. La suda limo de ilia areo estas klare difinita per maro kaj dezerto, dum la norda limo en Eŭropo, kaj ankaŭ en Norda Ameriko, kie la lumbriked-faŭno estas sufiĉe bone konata por permesi konkludojn, montras frapantan konformecon kun la suda limo de la maksimuma etendiĝo de la glacio dum la Kvaternaro. Kio kaŭzis ke ĉi tiuj specioj ne disvastiĝis trans ĉi tiun limon dum postglacia tempo, tio daŭre restas neklara.



Fig. 6. Distribuo de la endemaj lumbrikedoj de Suda kaj Centra Eŭropo /nigra/ kaj la maksimuma etendiĝo de la kvaternara glaciego en Norda Ameriko, Eŭropo kaj Azio /enkadrigitaj kaj punktumitaj areoj/. /Laŭ Julin 1949, el Stöp-Bowitz 1969/.

Se oni volas havigi al si konkretan prezenton de zoogeografia areo, oni povas desegni ĝin sur mapon. Se la skalo de la mapo estas tre malgranda, oni povas ombrumi la aktualan regionon. Alie oni akiras pli precizan prezenton de la konata disvastiĝo de la specio desegnante punktojn respondajn al la lokoj, kie la specio estas trovita. Tute ekzakta kompreneble ankaŭ ĉi tio ne estas, la specio ja ne troviĝas ĉie en la areo, kaj la unuopaj biotopoj ne videbliĝas el la mapo. Sed ĉiukaze la mapo estas nemalhavebla helpilo en ĉia zoogeografia esplorado.

Tamen, areo neniam estas io absolute konstanta kaj neŝanĝiganta. Kontraŭe, ili ĉiam estas pli-malpli nestabilaj. Ofte ili ŝanĝiĝas, ili fluktuas, surprize rapide, kaj eĉ la plej stabilaj areoj povas grave ŝanĝiĝi en la daŭro de geologiaj tempospacoj. Ĉi tio sekve signifas, ke niaj areomapoj, eĉ la plej kompletaj, nur montras al ni la etendiĝon de la areo je donita tempopunkto. La fluktuadoj de areoj povas konsisti el kaj plivastiĝoj kaj malplivastiĝoj, ambaŭ procesoj povas esti reversiblaj, kaj tiel oni povas ekhavi iaspece "pulsantajn" areojn, kiam la limoj oscilas. Aŭ povas aperi plivastiĝo ĉe unu flanko de areo kaj samtempe regreso aliflanke, tiel, ke la tuta areo iamaniere ŝoviĝas.

Ofte oni povas observi ke kelkaj individuoj de specio aperas malproksime ekster la limoj de sia vera areo, sed ne povante koloniigi la novajn regionojn per konstanta "loĝantaro". Tiel ekz. la stepkoko, *Sirapto paradoksa* /*Syr r h a p t e s p a r a d o x u s* /, de tempo al tempo invadas Eŭropon el oriento, sed ne prosperas en la invaditaj regionoj. La karda vaneso, *Vaneso karda* /*V a n e s s a c a r d u i* /, ofte entreprenas amasmigradojn, ekz. al la Britaj Insuloj, kie ĝi ne trovas vivkondiĉojn. En aliaj kazoj invado rezultigas konstantan populacion en la nova regiono. Multfoje estas malfacile indiki ŝanĝiĝon en la ekologia situacio kiel kaŭzon de tia areoplivastiĝo. La sovaĝa kanario, *Serino serino* /*S e r i n u s s e r i n u s* /, dum la lastaj 170 jaroj plivastigadis sian areon de la regiono ĉirkaŭ la Mediteraneo norden ĝis Skandinavio, la eŭropa leporo, *Leporo eŭropa* /*L e p u s e u r o p a e u s* /, en la daŭro de 100 jaroj ŝovis la nordan limon de sia areo je longa distanco norden, kaj la turka turto, *Streptopelio dekaokto* /*S t r e p t o p e l i a d e c a o c t o* /, ĵus en la daŭro de unu-du jardekoj translokigis sian nordan limon de la Balkana Duoninsulo ĝis Skandinavio. Similajn ekzemplojn oni povus mencii ankaŭ el aliaj animalaj grupoj.

En aliaj kazoj estas pli facile indiki la kaŭzojn de tiaj areoplivastigoj. Kiam la moruo, *Gado moruo* /*G a d u s m o r h u a* /, dum nia jarcento plivastigis sian areon de fraĵado norden kaj disvastiĝis okulfrape laŭ la okcidenta, parte ankaŭ laŭ la orienta bordo de Groenlando, tio certe havas koneksecon kun plialtiĝo de la temperaturo de

la akvo. Ofte la homo iel influas kiam temas pri forigo de barieroj limigintaj la areon de animalo. La lepidoptero Litokoleto platana /*Lithocolletis platani*/, kiu vivas "monofage" sur platano /*Platanus*/, kaj kiu dum la pasinta jarcento estis ligita al la Mediteranea regiono, disvastiĝis unue al Francujo, kaj antaŭ proks. 20 jaroj ĝi atingis Frankfurton kaj Majencon; post kiam la nutroplanto estis enkonduki-ta en tiujn distriktojn, la insekto sekvis. La faktoro, kiu pli frue limigis ĝian areon, almenaŭ en Okcidenta Eŭropo, evidente estis la manko de la nutroplanto.

Por nesalakvaj kaj maraj animaloj konstruado de kanaloj ofte signifis rompon de barieroj kaj per tio eblecon por plivastigo de la areo. La estigo de interligaj kanaloj de pli frue izolitaj eŭropaj riversistemoj rezultigis, ke aro da nesalakvaj animaloj disvastiĝis en novajn riverojn, kaj la malfermo de la Suez-kanalo en la 1869. signifis la forigon de bariero, kiu apartigis la Mediteraneon de la Ruĝa Maro almenaŭ de post la lasta interglacia periodo, kredeble multe pli longe. Ĉi tio rezultigis invadon de ruĝ-maraj animaloj, precipe fiŝoj kaj krustuloj, en la Mediteraneon, kie post la lasta glaciperiodo estis granda manko de varmemaj specioj. Kurioze estas, ke oni ne povis konstati konsiderindan invadon en la kontraŭa direkto.

Dum la historia tempo la homo en ĉiam pli alta grado intence aŭ senintence helpadis animalojn rompi aŭ ĉirkaŭiri barierojn; al ĉi tio mi revenos priparolante la faktorojn, kiuj kaŭzas areofluktadojn.

Kiam temas pri korespondaj, kompare rapidaj areoregresoj, malplivastiĝoj de la areo de animala specio, oni en la plimulto de la kazoj konstatas la influon de la homo. Ĉi tie estu menciata nur ke la regreso de la rokturdo, Montikolo roka /*Monticola saxatilis*/, la krizomeledo Argopo Ahrens'a /*Argopus Ahrensi*/ kaj de kelkaj lepidopteraĵoj specioj en Centra Eŭropo ne estas kaŭzita de homa influo.

Ordinare tamen areofluktadoj, plivastiĝoj, same kiel malplivastiĝoj, efektiviĝas tra multege pli longaj tempospacoj, tiel ke ili ne estas rekte observeblaj, kaj ĉi tie grandan rolon ludas unuavice la klimataj, geografiaj kaj aliaj ŝanĝiĝoj kaŭzitaj de la glaciperiodoj. Kompreneble okazis areofluktadoj ankaŭ antaŭ la Kvaternaro, sed la materialo de fosilioj estas grandparte tro fragmenta por permesi pli detalan studon de la fenomenoj. Sed evidente estas, ke kiam malaperis la preskaŭ ĉirkaŭ-tera orienta-okcidenta marvojo de la Mezozoiko kaj la Terciario, la Tetis-marvojo, kaj establiĝis la nord-sude direktitaj kontinentblokoj de la nuntempo, tio ĉi kaŭzis esencajn ŝanĝojn de la disvastiĝaj eblecoj de la tiama animalaro.

Rilate la maran faŭnon la kvaternaraj plivastiĝoj de la glaciegoj, kiuj evidente

estis proks. samtempaj sur ambaŭ hemisferoj, kaŭzis ŝoviĝon de la areolimoj direkte al ekvatoro, kaj per tio malplivastiĝon de la tropika regiono. Dum la interglaciaj periodoj la limoj ŝoviĝis en la mala direkto, al la polusoj, ofte pli proksimen al la polusoj ol tien, kie ili hodiaŭ troviĝas. Subfosiliaj trovaĵoj montras kiel ekz. kelkaj lamenbrankuloj dum la lasta interglacia tempo vivis pli norde ol hodiaŭ. Dum la lasta glaciperiodo, kontraŭe, kelkaj tipe malvarmakvaj animaloj kiel Portlandio arktika /*Portlandia arctica*/, la groenlanda baleno, Baleno bartocetaca /*Balaena mysticetus*/, la rosmaro, Odobeno rosmaro /*Odobenus rosmarus*/, kaj la blanka urso, Urso /aŭ Talarkto/ mara /*Ursus (aŭ Thalarctos) maritimus*/, etendiĝis multe pli suden ol hodiaŭ laŭ la bordo de Eŭropo.

Dum postglacia tempo la limoj denove translokiĝis norden, ĝis ili, post malpli grandaj fluktuadoj, atingis sian nunan lokon. Dum la postglacia varma epoko, la Litorino-periodo, ekz. la ostro troviĝis norde ĝis Lofoten. La maro estas tiom kontinua regiono, ke ĉi tiuj fluktuadoj malofte estigis malkontinuecon de areoj de maraj animaloj; sed kelkaj specioj sukcesis dum varmaj periodoj disvastiĝi ĉirkaŭ la kontinent-masoj de la Atlantiko al la Pacifiko aŭ inverse; dum malpli varmaj periodoj ĉi tiuj kontaktoj ofte denove rompiĝis. Ekz. ni rigardu la haringon, Klupeo haringo /*Clupea harengus*/, kiu aperas per la subspecio haringo /*harengus*/ en la Atlantiko kaj la subspecio Pallas'a /*Pallasi*/ en la Pacifiko. Ĉi tio povis efektiviĝi, kompreneble, kaj dum postglacia kaj dum interglacia, eĉ dum antaŭglacia tempo. Ne estas facile determini la aĝon de tiaj malkontinuecoj, sed ĝenerale oni devas konsideri, ke ju pli similaj estas la nordatlantika kaj la nordpacifika vikariantoj, des malpli longa tempo pasis post la rompiĝo de la kontinueco. Cetere oni povas montri, ke ŝanĝiĝoj estigis malkontinuecojn de areoj de borealaj litoralaj animaloj en kontinuaj oceanaj regionoj; kiam oni trovas vikariantajn formojn ambaŭflanke de la norda Pacifiko, tio estas konsiderebla kiel dispeciĝinta areo pli frue kontinua tra la malprofunda suda Bering-marĉo.

Por la nesalakva faŭno estas multe pli malfacile sekvi la klimatajn fluktuadojn. Ĝia vivregiono konsistas el multego da malgrandaj pecoj, riveretoj, riveroj, lagoj kaj lagetoj, ĉie ĉirkaŭataj de efikaj barieroj kiel tero kaj sala akvo. En Eŭropo ne ekzistas kontakto inter la nord-, centr- kaj sud-eŭropaj riversistemoj, tiel ke la ŝanĝiĝoj de la klimato devis altgrade rezultigi preskaŭekstermadon de la nesalakva faŭno dum ĉiu glaciperiodo. Similaj estis la cirkonstancoj ankaŭ en Okcidenta kaj Centra Azio, parte ankaŭ en Orienta Azio, kaj ankaŭ en Okcidenta Nord-Ameriko, okcidente de la Rokaj Montoj. Sed en Meza Nord-Ameriko, kun la nord-sude direktita

riversistemo de Misisipo, la cirkonstancoj estas tute aliaj. Ĉi tie la nesalakvaj organismoj multe pli facile laŭ la riveroj povis fuĝi antaŭ la avancanta glacifronto. La rekonkerado de regionoj dum la postglacia tempo, kontraŭe, sukcesis pli facile, ĉar la degelanta glacirando formis glaci-digitajn lagojn, kiuj donis transversajn kontaktojn, laŭ kiuj la organismoj povis disvastiĝi. En Okcidenta Palearktiko la malvarmstenoterma aŭ eŭriterma nesalakva faŭno trovis eblecojn travivi precipe en la Pontika regiono ĉirkaŭ la Nigra Maro. Simila glaciepoka rifuĝejo por nesalakva faŭno evidente ekzistis ankaŭ en la Amur-regiono.

Aparta rezultaĵo de ĉi tiuj plejstocenaj fluktuadoj estas la estiĝo de glaci-reliktoj. Temas pri salakvaj aŭ miksakvaj formoj, kiuj pro la fluktuadoj de la glacio kaj pro leviĝoj de la tero konekse kun ili, bariĝis en regionoj, kiuj iom post iom fariĝis nesalaj, kaj kiuj poste sukcesis vivi en nesala akvo, dum la samaj aŭ proksime parencaj formoj troviĝas en la maro ekstere de la baraĵoj, kiel ekz. la krustuloj *Mizido /Mysis/* kaj *Pontoporejo /Pontoporeia/*, aŭ la fokedo *Foko hareta /Phoca hispida/*. I.a. Broch opinias ke ĉi tiuj formoj dum la tempo de la Joldio-maro vivis laŭ la norvega bordo, kaj enfermiĝis diversloke, *Mizido okula /Mysis oculata/* ekz. en la lago *Mjøsa*, kie ĝi evoluigis la specion aŭ variaĵon *relikta /relictata/*, dum *Pontoporejo afina /Pontoporeia affinis/* tenis sin neŝanĝita. La vidpunktoj poste iom modifiĝis, kaj de Lattin referas la opinion, ke ĉi tiuj formoj origine estis arktike-maraj miksakvaj formoj, aŭ eŭrihalinaj formoj kiel *Foko /Phoca/*, kiuj enfermiĝis en vasta glaci-digita lago-okcident-siberia jam multe pli frue, kaj de tie poste antaŭenŝovis sin ĝis Skandinavio tra la Onego-regiono, kaj ankaŭ suden ĝis la Kaspia Maro.

La tera faŭno havas vivregionon multe pli kontinuan ol tiu de la nesalakva faŭno, sed ne tiom, kiom la mara regiono, kaj la barieroj por la areoflukuadoj de la organismoj sekve estas malpli efikaj, ol tiuj de la nesalakva faŭno, sed pli efikaj, ol tiuj de la mara faŭno. Tamen, ankaŭ la barieroj multe ŝanĝiĝadis dum la tempo. La kvaternaraj glaciigoj prezentas klaran ekzemplan pri tio. Multaj ankaŭ opinias, ke ekestis interligoj inter ter-masoj, aŭ tiaj interligoj rompiĝis, kaj oni klarigas tion ĉi per teorioj pri ter-pontoj, ŝoviĝoj de kontinentoj k.t.p.. Aliaj opinias, kiel de Lattin, ke la distribuo de tero kaj maro restis grandparte senŝanĝa dum la tuta Kenozoiko, kaj ke la hodiaŭaj areo-malkontinuaĵoj nur prezentas la restaĵojn de pli frua, granda, kontinua areo. Ĉi tie ni tamen limigu nin al la kvaternaraj areoflukuadoj, kies kaŭzoj estas relative bone konataj.

La avancado de la glacio dum ĉiu unuopa glaciperiodo rezultigis ke la animaloj, kiuj ne tute simple formortis, plivastigis sian areon direkte al ekvatoro. Ankaŭ en regiono proksime al la glacirando la malpliboniĝo de la klimato estis tiom grava, ke la ĝistiamaj loĝantoj ne plu povis vivi tie. Kun la avanco de la glacio venis ankaŭ pli alta malsekeco de la aero kaj malaltiĝo de la mara akvonivelo, ĉar tiom da akvo ligiĝis en la glacimasoj. Ĉi tio rezultigis ke malprofundaj partoj de la marfundo sekiĝis, ekz. la Bering-markolo, la Brita Kanalo kaj aliaj lokoj, kio donis al teraj animaloj novajn eblecojn por plivastigi siajn areojn.

La glaciperiodoj do grandparte kaŭzis malplivastiĝojn de areoj, kaj formiĝis ekvatora zono de rifuĝejoj ĉirkaŭ la terglobo. Sed aldone sendube troviĝis ankaŭ malpli grandaj rifuĝejoj en favoraj lokoj ekster ĉi tiu zono, ekz. laŭ la norda kaj okcidenta bordoj de Norvegujo, eble ĉirkaŭ la tuta Norvega Maro kaj la Norda Atlantiko, kie kelkaj rezistkapablaj organismoj povis vivi. - Ĉiufoje kiam la glacio regresis, la organismoj trovis okazon sekvi ĝin kaj tiel replivastigi siajn areojn. Aliflanke kelkaj teraj interligoj denove rompiĝis kiam la glacio degelis kaj la maro plialtiĝis. Cetere la glacirando ne restis senmova dum la tuta glaciperiodo, estis malpli gravaj regresoj / "interstadioj" / kaj avancoj, sendube kun korespondaj areofluktadoj por la organismoj.

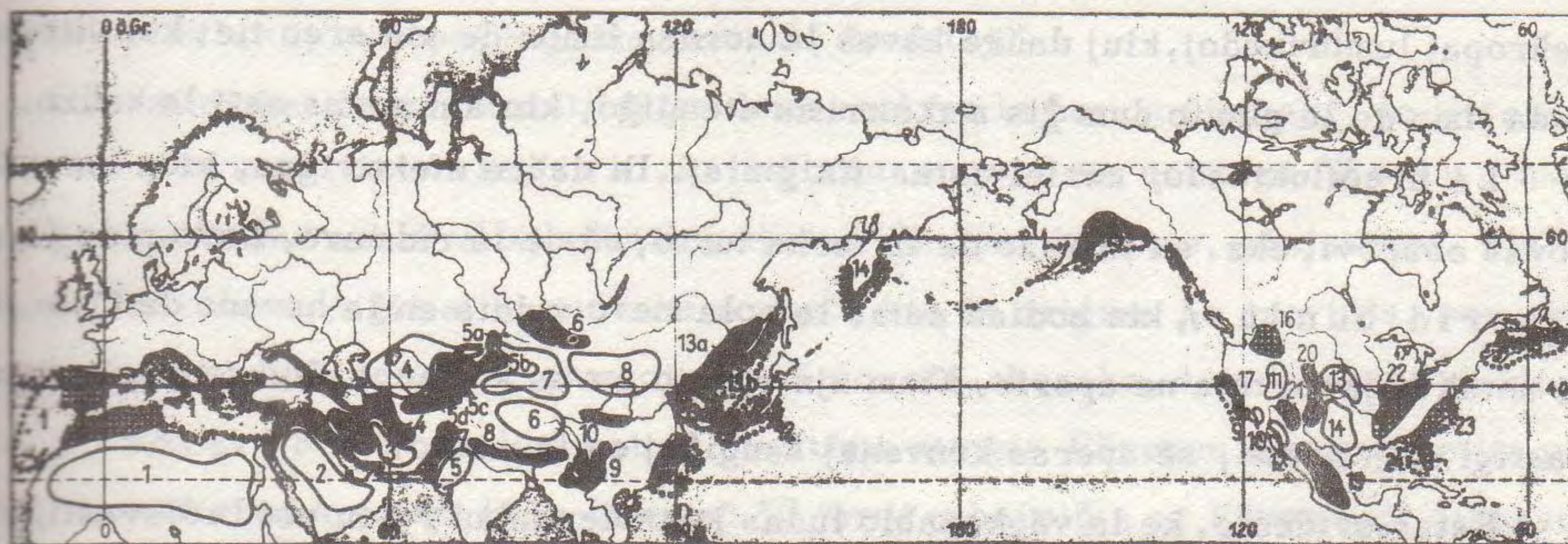


Fig. 7. La ekvatora zono de rifuĝejoj. /Laŭ de Lattin 1967/.

Plej bone konataj estas tiuj ĉi fenomenoj dum la postglacia tempo, kiam la biocenozoj el siaj rifuĝejoj disvastiĝis en la regionojn, kiuj iom post iom liberiĝis de la glacio. Samtempe la marnivelo altiĝis rompante la Bering-terponton, izolante Britujon k.t.p., sed multloke leviĝis ankaŭ la tersurfaco liberiĝinta de la premo de la glacio.

Ankaŭ la regreso de la glacio ne okazis egalrapide, estis pluraj provizoraj reavancetoj, kiuj rezultigis ĉiamajn areofluktadojn. Plej frapa estas eble la postgla-

cia varma periodo, kiam la meza temperaturo estis 3° pli alta ol hodiaŭ, kaj kiam ekz. la apro, *Sus scrofa*, plivastigis sian areon ĝis Norvegujo.

Kelkaj specioj, kiuj postulas relative malvarman klimaton, spertis dispartiĝon de sia areo, ĉar kelkaj populacioj sekvis la glacieron norden, dum aliaj restis sur la Alpoj aŭ aliaj montaroj pli sude; tiel la plej multaj kazoj de la t.n. boreal-alpa areo-tipo trovas sian klarigon.

Kompreneble ankaŭ dum postglacia tempo okazis areoregresoj, i.a. fine de la postglacia varma periodo, kaj en ŝirmitaj lokoj ankaŭ ĉi tiuj regresoj postlasis reliktpopulaciojn. "Kserotermreliktoj" de ĉi tiu tipo troviĝas sur "varmo-insuloj" multloke en Centra Eŭropo, ekz. en la Rejn-valo, dum la norda limo de la specio cetere povas situi multe pli sude, en la Mediteranea regiono. Ankaŭ en Skandinavio estas trovitaj tiaj reliktoj el pli varmaj periodoj. Ekzistas plie tipo de siberiaj koniferarbaraj reliktoj, specioj, kiuj dum la boreala tempo el Siberio kune kun la konifera arbaro penetris ĝis la Atlantiko, kaj kiuj dum la posta pli varma tempo repuŝiĝis ĉar ili estis adaptitaj al pli kontinenta klimato, sed postlasis reliktpopulaciojn en la koniferaj arbaroj en la montaroj de Okcidenta kaj Centra Eŭropo.

Ne ĉiuj areoj estas same ekspansiaj. Kelkaj specioj ankoraŭ tute ne disvastiĝis tiom, kiom la eblecoj ŝajnas permesi, aliaj estas "stacionaraj", kiel tiuj el la mez-eŭropaj lumbrikedoj, kiuj daŭre havas la nordan limon de sia areo tie, kie situis la suda limo de la glacio dum ĝia maksimuma etendiĝo, kio ajn povas esti la kaŭzo.

La areofluktadoj neniel estas finiĝintaj. Ili daŭre efektiviĝas, kion oni rekte povas observi, ekz. en la kazo de la turka turto, aŭ de la ridmevo, *Larus ridibundus*, kiu hodiaŭ estas la sola mevo vidata en la haveno de Oslo, kie ĝi antaŭ 40 jaroj tute ne aperis. Kiam ajn specio povas komenci plivastigi aŭ malplivastigi sian areon, se aperas konvenaj ŝanĝiĝoj en la medio.

Estas evidente, ke la vagkapablo ludas konsiderindan rolon por la disvastiĝo de la specioj. Flugantaj animaloj povas aktive disvastigi sin laŭ vojoj baritaj por aliaj. La lepidoptero *Anozio eripo* /*Anozia erippus*/ antaŭ iom pli ol 100 jaroj en relative mallonga tempo disvastiĝis de Ameriko trans Nov-Gvineo al Indonezio kaj Aŭstralio, kaj samtempe en la alia direkto trans la Atlantiko al la Acoroj. Kiam tera interligo estas mallongdaŭra, nur specioj kapablaj relative rapide disvastiĝi sukcesas transiri. Dum la postglacia interligo ekzistis, Britujon atingis nur 13 el la 22 specioj de amfibioj kaj rampuloj de la najbara kontinento, dum nur 5 specioj atingis Irlandon, kiu izoliĝis pli frue. Oni devas ankaŭ distingi inter potenciala kaj efektiva vagkapablo. La karda papilio, *Vaneso karda* /*Vanessa cardui*/, kiel menci-

ite, disvastiĝis sur vastega regiono, dum ĝia parenco *V. vulkana* /*V. vulcanica*/, kiu estas same kapablafluganto, restas sur la Kanariaj Insuloj, malofte ekzemple-ro flugas al la afrika kontinento. Ankaŭ kurantaj animaloj povas disvastiĝi longdistance kaj rapide. Ilustran ekzemplon prezentas la disvastiĝo de la kapreolo en Norvegujo dum la 1864-1940. Multaj teraj animaloj disvastiĝas transnaĝante ne tro larĝajn branĉojn de maro. La leporo, *Leporo timema* /*Lepus timidus*/, tamen malvolonte iras en la akvon, kaj tial mankas sur tre multaj norvegaj insuloj, kien la homoj ne importis ĝin.

Nesalakvaj animaloj ofte disvastiĝas pasive per riveroj kaj riveretoj, maraj animaloj per maraj kurentoj, kiuj estas la plej grava rimedo por areoplivastigo por marfundaj animaloj kun pelagaj stadioj. Insektoj kaj aliaj malgrandaj animaloj povas disvastiĝi pasive ankaŭ per vento, tian "aer-planktonon" mi jam menciis. Parazitoj kaj komensaloj disvastiĝas precipe per siaj mastro-animaloj.

Fine kelkajn vortojn pri la rolo de la homo por la areofluktadoj de animaloj. Kaj rekte kaj nerekte la homo ŝanĝis la areojn de multaj specioj. Multaj animaloj devis toleri malvastigon de sia areo, kelkaj komplete ekstermiĝis, dum aliaj ricevis novajn eblecojn de disvastiĝo aŭ rekte estas helpitaj transiri absolutajn barierojn. Ĉie, kie la homo ekloĝis, la originaj natur-cirkonstancoj estas anstataŭigitaj per kulturinfluitaj biotopoj kaj ofte radikale ŝanĝitaj.

Parazitoj kaj bestoj malutilaj en domoj sekvis la homon ĉie, ekz. la lit-cimo, *Cimo lita* /*Cimex lectularius*/, kaj la bruna rato, *Rato norvega* /*Rattus norvegicus*/ . Sed ankaŭ aliaj animaloj disvastiĝas per la homo, senintence. Multaj lumbrikedoj disvastiĝis al la suda hemisfero, kie ili origine ne troviĝis, per tero sur la radikoj de kunportitaj plantoj. La Kolorado-skarabo, *Leptinotarso deklinia* /*Leptinotarsa decemlineata*/, multfoje atingis Eŭropon kiel neatentita pasaĝero el Usono, kaj post kiam ĝi antaŭ 50 jaroj enhejmiĝis en Eŭropo, ĝi disvastiĝis tra grandaj partoj de la kontinento, spite al ĉio, kion oni faris por kontraŭbatali ĝin. La preskaŭ same malbonfama "vilmana krabo", *Erioĥejro ĥina* /*Eriochelys sinensis*/, sendube ankaŭ venis per ŝipoj el Orienta Azio al Eŭropo, kie ĉi tiu "eŭrihalina" specio ne renkontis malfacilaĵojn por sia disvastiĝo.

En aliaj kazoj la homoj intence helpis animalon por disvastiĝi. Tio ne ĉiam estis same sukcesa. Jam dum antikva tempo oni transportis nesalakvajn fiŝojn al lagoj, kiujn ili mem ne atingis, kaj tion oni daŭre faras. Temas precipe pri karpedoj kaj salmedoj, sed okazis ankaŭ ke oni metis ezokon, *Ezoko luĉo* /*Esox lucius*/, en truto-lagojn kiel venĝon. Ne tre feliĉa estis la enkonduko de la kuniklo, *Oriktolago*

kuniklo /*Oryctolagus cuniculus*/, en Aŭstralio kaj Nov-Zelando, kie ĝi, dank' al la manko de naturaj predantoj, fariĝis vera plago. Alia ekzemplo estas la enkonduko de la fibero, Ondatro zibeta /*Ondatra zibethica*/, al Eŭropo. Al Jamajko oni enkondukis la mungoton, Herpesto mungoto /*Herpestes mungo*/, el Hindujo, por kontraŭbatali la rat-plagon. Komence tio bone sukcesis, sed iom post iom la mungoto komencis ataki aliajn bestojn, sovaĝajn kaj domajn, kaj fariĝis mem granda plago. Pli feliĉa estis la enkonduko de la giganta bufo, Bufo mara /*Bufo marinus*/, al Fuerto-Riko, por kontraŭbatali iujn skarabojn, kies larvoj difektas la suker-kanojn.

En aliaj kazoj la homo, intence aŭ senintence, malvastigis la areon de animalo, aŭ tute ekstermis ĝin. Jam la maorioj ekstermis la moa-birdojn, Dinornitedoj /*Dinornithidae*/, en Nov-Zelando. Aliaj konataj ekzemploj de kompleta ekstermo estas la Didedoj /*Dididae*/ sur la Maskarenoj, la migrokolombo, Ektopisto migra /*Ectopistes migratoria*/, en Ameriko, la granda aŭko, Aŭko senflugila /*Alca impennis*/, kaj la uro, Bovo primitiva /*Bos primigenius*/, en Eŭropo. Multfoje feliĉe tamen okazis intervenoj, tiel ke la specio, almenaŭ provizore, estas savita. Tiel okazis ekz. pri la rampulo Sfenodonto punkta /*Sphenodon punctatum*/ en Nov-Zelando, la gigant-lumbrikoj, Megaskolido /*Megascolides*/, kaj kelkaj aliaj animaloj en Aŭstralio, la eŭropa bizono, Bizono bonazo /*Bison bonasus*/, kiu nur en zoologiaj ĝardenoj travivis la unuan mondmiliton, kaj poste estis reelmetata, i. a. en Białowieża, kie ĝi ŝajnas prosperi, kaj pri la amerika bizono, Bizono bizono /*Bison bison*/, kiu pli frue vivis kiel grandegaj gregoj tra grandaj partoj de Norda Ameriko, sed de kiu post la amasmurdado en la 1870-aj jaroj restis nur malpli ol 1000 ekzempleroj. Dank' al protektado en rezervejoj ĝi nun denove plimultiĝis.

Kiam pli kaj pli kulturinfluitaj biotopoj okupas ĉiam pli grandajn partojn de la tersurfaco, ni sendube spertos novajn ekzemplojn de tiaj katastrofoj, kaj dume fariĝas ĉiam malpli facile studadi la disvastiĝon de la specioj tia, kia ĝi estis antaŭ ol la homo komencis subigi al si la teron.

Bibliografio

Lattin, G. de, 1967. Grundriss der Zoogeographie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Okland, F., 1955. Generell Dyregeografi. H. Aschehoug & Co., Oslo.

Vidu cetere la liston de literaturo en la supre citita verko de G. de Lattin.