© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 1—3

Zur Zoogeographie der westpalaearktischen Tipuliden III. Die Tipuliden der europäischen Tiefebenen (Diptera, Tipulidae)*)

von

BR. THEOWALD und P. OOSTERBROEK

Instituut voor Taxonomische Zoölogie (Zoölogisch Museum), Amsterdam

Einleitung

Die etwa 530 Tipuliden-Species des westpalaearktischen Gebietes sind in drei Gruppen einzuteilen: 1. mediterrane Arten, 2. boreale und montane Arten, 3. Arten der europäischen Tiefebenen.

1. Mediterrane Arten

Etwa die Hälfte der westpalaearktischen Tipuliden-Arten hat rein mediterrane Verbreitung. Wenn auch in mehreren Gattungen und Untergattungen mediterrane Arten vorkommen, ist doch nur die *Tipula*-Untergattung *Lunatipula* charakteristisch für das mediterrane Gebiet. Fast alle Taxa dieser Untergattung sind in ihrer Verbreitung auf die mediterranen Gebiete der Holarktis beschränkt (Theischinger & Theowald, 1981). Im mediterranen Raum des westpalaearktischen Gebietes zählt man 250 *Lunatipula*-Arten, die meisten mit sehr beschränkter Verbreitung, woraus hervorgeht, daß es sich hier um junge und/oder stenöke Arten handelt. Einige mediterrane Arten haben sich wahrscheinlich im warmen Atlantikum (7500—5000 v.h.) nach Mittel- und Westeuropa ausgebreitet und kommen dort heute noch an einigen isolierten Stellen als Reliktpopulationen vor: z. B. *Tipula (Lunatipula) brunneinervis* Pierre, *longidens* Strobl, *pustulata* Pierre, *selenitica* Wiedemann. Nur etwa 10 *Lunatipula*-Arten haben eine größere Verbreitung im europäischen Raum.

2. Boreale, boreo-alpine, alpine und montane Arten

Etwa ein Drittel der westpalaearktischen Tipuliden-Species findet sich nur in den Gebirgen und/oder in den borealen Gebieten Europas. Es sind die meisten *Prionocera*-Arten, die meisten Arten der *Tipula*-Untergattungen *Arctoti-*

*) I. Die Tipuliden von Nordafrika. Beaufortia 30: 179—192 (1980). — II. Die Tipuliden der Iberischen Halbinsel. Beaufortia 31: 31—50 (1981). — IV. The Tipulidae of Corsica and Sardinia. Mitt. schweiz. ent. Ges. 55: 317—332 (1982).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

pula, *Pterelachisus*, *Mediotipula* und *Vestiplex* und viele Arten von *Savtshenkia*. Manche von ihnen hatten im Eiszeitalter wohl eine größere Verbreitung in den Tundren von Mittel- und Westeuropa und kommen dort noch an einigen Stellen in Reliktpopulationen vor, z. B. *Tipula (Vestiplex) excisa* Schummel und *T. (Savtshenkia) subnodicornis* Zetterstedt. Auch hier handelt es sich um stenöke Arten, in ihrer Verbreitung beschränkt auf Gebirge und Tundren, zuweilen auch auf bestimmte Höhen oder Vegetationstypen.

3. Arten der europäischen Tiefebenen

Zu dieser Gruppe gehören etwa 85 Arten, d. h. nur etwa 15 % der westpalaearktischen Tipulidenfauna finden sich in den Tiefebenen von West- und Mitteleuropa. Fast alle westpalaearktischen Gattungen und Untergattungen sind unter ihnen vertreten. Im Gegensatz zu Gruppe 1 und 2 haben die Arten von Gruppe 3 eine viel weitere Verbreitung. Fast alle reichen von England im Westen bis Westrußland im Osten, von Südskandinavien im Norden bis Südfrankreich im Südwesten und Nordgriechenland im Südosten. Eine Anzahl ist im Norden sogar bis Mittel- und Nordfennoskandien, im Südwesten bis weit in das iberische Gebiet und im Südosten bis nach Transkaukasien oder sogar bis zum Iran verbreitet. Einige sind eurasisch. Alle kommen auch in den montanen Gebieten vor, und einige in den Gebirgen bis zu 2000 m. Die Arten von Gruppe 3 sind durchschnittlich wohl viel stärker euryök als die von Gruppe 1 und 2.

In dieser Arbeit werden jene Arten behandelt, die in den Tiefebenen von West- und Mitteleuropa vorkommen und nicht offensichtlich Relikte von mediterranen oder borealen/montanen Arten sind. Nicht berücksichtigt sind die wenigen Arten, die nur in den Tiefebenen Osteuropas vorkommen, z. B. *Tipula (Lunatipula) mellea* Schummel, und einige Arten, deren Verbreitung ungenügend bekannt ist, z. B. *Nephrotoma lamellata* (Riedel), *Tipula (Pterelachisus) pseudoirrorata* Goetghebuer und *T. (Yamatotipula) quadrivittata* Staeger. Bezüglich der Verbreitung stützen wir uns auf Mannheims in Lindner (1951—1968), Oosterbroek (1978, 1979 a—c, 1980), Savtshenko (1961, 1964, 1973), Theowald in Lindner (1973—1980), Theowald & Oosterbroek (1980, 1981, 1983), auf die dort verzeichnete Literatur und dankbar auf persönliche Mitteilungen von Frau Dr. E. Erhan-Dinca, Frau Dr. D. Simova-Tosić und den Herren Dr. E.N. Savtshenko und G. Theischinger. Funddaten des Materials in der Sammlung des Zoologischen Museums Amsterdam und des Museums Alexander Koenig Bonn sind miteinbezogen. Wir danken allen genannten Personen für Mitteilungen und Kritik, G. Theischinger insbesondere für die Korrektur des deutschen Textes.

Tabellen

Die Tipuliden der europäischen Tiefebenen sind zum Teil rein europäisch, zum Teil eurasisch (mit oder ohne Disjunktion). In den Tabellen findet sich diese Information in der Spalte ,,Asien''. In weiteren Spalten ist die Verbreitung nach Norden (Schweden), nach Südwesten (Iberische Halbinsel, hier kurz als ,,Iberien'' bezeichnet), nach Süden (Italien, Korsika und Sardinien) und nach Südosten (Ukraine, Türkei, Transkaukasien

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

und Iran) angegeben. Bei insgesamt 10 der 84 Arten sind diese Verbreitungsangaben durch einen Punkt (•) ergänzt. Dies betrifft hauptsächlich weniger gesammelte Arten, z. B. Arten, deren Larven sich in Holz entwickeln, Arten aus feuchten Moorgebieten und Spätherbstarten. Auf Grund ihrer bisher bekannten Verbreitung sind sie auch in den Gebieten zu erwarten, in deren Spalte unter ihrem Namen ein Punkt eingezeichnet ist. Auf der Balkanhalbinsel sind 11 Arten entweder nur vom Osten oder nur vom Westen bekannt. Auch dies sind größtenteils Arten, die ebenso an anderen Stellen Europas wenig gesammelt wurden. Die meisten von ihnen sind aber wohl doch auf der ganzen Balkanhalbinsel zu erwarten. In den Tabellen bedeutet:

x kommt vor
• ist nicht nachgewiesen, aber zu erwarten
d disjunkte Verbreitung in Europa und Asien
s Subspecies oder Schwesterart (mit Zahl: mehrere Subspecies)
N nur in der nördlichen Hälfte
M nur bis zur Mitte
O nur im Osten
S nur im Süden
W nur im Westen

Die einzelnen Tipuliden-Genera und die Subgenera von *Tipula* sind in den Tabellen 1—6 ohne taxonomische Wertung und ohne Autornamen in alphabetischer Reihenfolge angeführt. Weitere taxonomische und nomenklatorische Information findet sich in Tabelle 7.

Auf Grund von Übereinstimmung bezüglich ihrer Verbreitung in Südeuropa sind die Tipuliden der europäischen Tiefebenen in 6 Gruppen einzuteilen:

1. nur im iberischen Gebiet (Tabelle 1),
2. nur auf der Balkanhalbinsel (Tabelle 2),
3. nur auf der Balkanhalbinsel und in Italien (Tabelle 3),
4. auf der Balkanhalbinsel, in Italien und auf der Iberischen Halbinsel (Tabelle 4),
5. nicht in Südeuropa verbreitete Arten (Tabelle 5),
6. Arten mit abweichender Verbreitung (Tabelle 6).

Das iberische Faunengebiet ist seit Strobl (um 1900) stark besammelt worden. Die Arten der europäischen Tiefebenen zeigen dort das Einwanderer-Modell (Theowald & Oosterbroek, 1981). In den Tabellen sind unter Nordiberien die Arten aufgenommen, die in den Pyrenäen und/oder dem Kantabrischen Gebirge vorkommen, unter Iberien jene, die auch weiter im Süden heimisch sind. Letztgenannte sind wieder eingeteilt in Arten, die nur bis in die zentralen Gebirge vorkommen, und Arten, die auch im Süden der Halbinsel nachgewiesen wurden.

Das italienische Faunengebiet ist ebenfalls gut bekannt. Die Arten der europäischen Tiefebenen zeigen dort das Relikt-Modell (Theowald & Oosterbroek, 1983). Unter Norditalien sind die Arten aufgenommen, die nur in den italienischen Alpen, der Po-Ebene und in den Nordapenninen vorkommen, unter Italien die Arten, die auch südlich der Nordapenninen nachgewiesen sind. Die Tipuliden von Korsika und Sardinien sind verhältnismäßig gut bekannt. Die Tipulidenfauna dieser Inseln ist, im Gegensatz zu jener des italienischen Festlandes (excl. Alpen), überwiegend mittel- und westeuropäisch und nicht mediterran, was darauf hinweist, daß sie vielleicht im Würm, jedenfalls aber in einer der Eiszeiten, vom Festland auf die Inseln gelangt ist (Theowald, Dufour & Oosterbroek, 1983).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Die Tipulidenfauna der Balkanhalbinsel ist zum Teil gut, zum Teil ungenügend bekannt. Fast unbekannt ist die Fauna von Albanien, Bulgarien, Nordostgriechenland und der europäischen Türkei. In Griechenland wurde vor allem die Tipulidenfauna des trockenen Mittel- und Südgriechenland untersucht, weniger die des feuchteren griechischen Mazedonien. Die Tipulidenfauna von Jugoslawien (fast nur durch Simova) und von Rumänien (fast nur durch Erhan) sind viel besser bekannt. Die Tipuliden der europäischen Tiefebenen zeigen auf der Balkanhalbinsel eine homogene Verbreitung. In den Tabellen sind jene Arten, die im Westen der Halbinsel wenigstens bis in das jugoslawische Mazedonien und im Osten wenigstens bis in die Südkarpaten nachgewiesen sind, unter Balkan angeführt, alle anderen unter Nordbalkan.

Die Tipulidenfauna der Ukraine und von Transkaukasien wurde in letzter Zeit durch Savtshenko bekannt. Aus der asiatischen Türkei wurde über Tipuliden bisher wenig veröffentlicht. Auf Grund der Bearbeitung rezenter Ausbeuten mehrerer Sammler kennen wir heute aber schon über 100 Arten dieses Gebietes. Auch im Iran wurde in den letzten Jahren mehrfach gesammelt. Aus allen Ausbeuten geht hervor, daß die türkische und die iranische Tipulidenfauna nur wenige Arten enthalten, die auch in den Tiefebenen Europas vorkommen.

Heutige Areale

Die Tipuliden der europäischen Tiefebenen zeigen hauptsächlich 3 Verbreitungstypen:

Typ 1: europäische Tiefebenen und iberisches Faunengebiet,

Typ 2: europäische Tiefebenen und Balkanhalbinsel,

Typ 3: europäische Tiefebenen und Nordeuropa.

Typ 1: europäische Tiefebenen und iberisches Faunengebiet (Tabelle 1)

Insgesamt 9 Arten zeigen dieses Modell. In ihrer Verbreitung sind sie alle rein europäisch. Sie haben keine nahverwandten Species im asiatischen Gebiet und auch nicht auf der Balkanhalbinsel. Wenn sie nahe Verwandte haben, finden sich diese im iberischen Gebiet oder in West- und Mitteleuropa. Die meisten dieser Arten sind westeuropäisch, *Tipula (Savtshenkia) confusa* z. B. kommt kaum östlich des Rheins vor. Die größte Verbreitung hat *Nephrotoma flavescens*, die von Westeuropa nördlich der Schweiz bis zur Mitte der Balkanhalbinsel vorkommt. Zu dieser Gruppe sind auch drei westeuropäische *Savtshenkia*-Arten zu zählen, die zwar bis heute von der Iberischen Halbinsel noch nicht bekannt, als Spätherbstarten (im Spätherbst wurde im iberischen Gebiet nie systematisch gesammelt) dort aber zu erwarten sind (*signata*, *staegeri*, *subvafra*). Alle Arten dieses Verbreitungsmodells (die Spätherbstart *subvafra* ausgenommen) sind auch von England bekannt, *Dolichopeza albipes*, *Tipula (Savtshenkia) confusa* und *staegeri* und *Tipula (Tipula) paludosa* auch von den Färöer, *confusa* sogar von Island. Die meisten Arten kommen auch in Südschweden vor, einige sogar bis Mittelschweden. Die Verwandtschaftsbeziehungen deuten darauf, daß sie schon länger im iberischen Gebiet

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

heimisch sind. Nach der Würmeiszeit sind sie wohl von dort nach West- (und Mittel-) Europa gekommen.

Tabelle 1

	Nordafrika	Iberien	Nordiberien	Sardinien	Korsika	Italien	Norditalien	Nordbalkan	Balkan	England	Schweden	Ukraine	Türkei	Transkaukasien	Iran	Asien
Dolichopeza albipes		x	x					x		x	M					
Lunatipula cava		x	x							x	S					
Nephrotoma flavescens		x	x				x	x		x	S					
Savtshenkia confusa		x	x							x	M					
signata		•	x							x	M					
staegeri		•	x							x	S					
subvafra		•	x													
Schummelia yerburyi		x	x							x						
Tipula paludosa		x	x				x	x		x	M					

Typ 2: europäische Tiefebenen und Balkanhalbinsel (Tabellen 2, 3, 4)

Die Arten der Tabellen 2, 3 und 4 zeigen in ihrer Verbreitung keine wesentlichen Unterschiede. Alle kommen auf der Balkanhalbinsel und in Mittel- und Westeuropa vor, die Arten der jeweils nachfolgenden Tabelle sind aber durchschnittlich mehr nach Südwesten und nach Südosten verbreitet. In ihrer Verbreitung nach Norden (England, Schweden) gibt es keine deutlichen Unterschiede.

Die 25 Arten von Tabelle 2 sind auf der Balkanhalbinsel und in Mittel- und Westeuropa heimisch. Die meisten kommen auch in England und in Schweden vor, in der Ukraine reichen sie mehr oder weniger weit nach Osten, einige sogar bis zum Kaukasus oder nach Transkaukasien. Die meisten finden sich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

auch in Norditalien, etwas weniger auch in Nordiberien. Nur vom Norden der Balkanhalbinsel bekannt, aber zu dieser Artengruppe gezählt, sind *Tipula (Lunatipula) selene*, deren Larven im Mulm von *Fagus* leben (in Europa von balkanischer Herkunft), und *Tipula (Yamatotipula) pierrei* und *pruinosa*, die bis zum Kaukasus (*pierrei*) oder bis Transkaukasien (*pruinosa*) nachgewiesen sind. Diese drei Arten wurden auf der Balkanhalbinsel vielleicht übersehen. Verhältnismäßig viele dieser Arten sind eurasisch, meist mit Disjunktion, von

Tabelle 2

	Nordafrika	Iberien	Nordiberien	Sardinien	Korsika	Italien	Norditalien	Nordbalkan	Balkan	England	Schweden	Ukraine	Türkei	Transkaukasien	Iran	Asien
Beringotipula unca			x				x	x	O	x	x	x		x		d/s
Ctenophora festiva							x	x	x							
Lunatipula laetabilis							x	x	x	x	M					d
selene								x	•	x	M	x		x		
Nephrotoma aculeata			x					x	x		x	x		x		d
dorsalis			x				x	x	O	x	x	x				d
lunulicornis			x					x	x	x	S	x				d
quadristriata			x				x	x	W	x	M	x				d
scurra							x	x	x	x	M	x				x
Nigrotipula nigra							x	x	x	x	M	x		x		x
Odonatisca nodicornis			x					x	O	x	M	x				d
Pterelachisus irrorata			x				x	x	x	x	x	x				d
pabulina			x				x	x	x	x	S	x				
pseudo-variipennis			x				x	x	x	x		x				
truncorum							x	x	x	x	x	x				
varipennis							x	x	x	x	x	x				d

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Tabelle 2 (Fortsetzung)

	Nordafrika	Iberien	Nordiberien	Sardinien	Korsika	Italien	Norditalien	Nordbalkan	Balkan	England	Schweden	Ukraine	Türkei	Transkaukasien	Iran	Asien
Savtshenkia alpium			x				x	x	x	x	x					
Schummelia variicornis			x				x	x	x	x	x	x				d
Tanyptera nigricornis			x					x	W	x	x	x				d
Vestiplex hortorum							x	x	x	x	S	x				
nubeculosa ...							x	x	x	x	x	x				
Yamatotipula couckei								x	O	x	x	x				d
pierrei								x	●	x	x	x				x
pruinosa							x	x	●	x	S	x		x		d
submontium ..			x					x	x							

keiner gibt es eine Subspecies oder sehr ähnliche Schwesterart im iberischen Gebiet.

Die 22 Arten von Tabelle 3 haben eine ähnliche Verbreitung wie jene von Tabelle 2, kommen aber auch in Italien vor, einige überdies auf Korsika und/oder Sardinien; fast alle finden sich auch im Norden des iberischen Faunengebietes, und verhältnismäßig mehr Arten als von Tabelle 2 reichen weit nach Osten, nach Transkaukasien, der Türkei oder dem Iran. Von einer Reihe dieser Arten kennt man in Teilen ihres Verbreitungsgebietes sehr ähnliche oder Schwesterarten, was darauf hinweist, daß sie dort schon länger heimisch sind. Fast von der Hälfte jener Species kennt man eine Unterart im iberischen Gebiet. Obwohl nicht in Italien nachgewiesen, wurden *Nephrotoma analis* und *croceiventris* auf Grund ihrer Unterarten im iberischen Gebiet zu dieser Gruppe und nicht zu Gruppe 2 (Tabelle 2) gezählt. Gleiches gilt für *Tipula (Yamatotipula) marginella* auf Grund ihres Vorkommens auf Korsika. Die *Nephrotoma*-Arten *crocata*, *croceiventris*, *pratensis* und *scalaris* gehören ausnahmslos zur *crocata*-Gruppe (Oosterbroek, 1980). Von den ersten drei kennt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

man im iberischen Gebiet je ein Schwestertaxon, von *scalaris* existiert dort eine von der europäischen isolierte Population. *N. scalaris* wird deshalb auch zu dieser Gruppe gezählt und nicht zu Gruppe 4 (Tabelle 4). Verhältnismäßig weniger Arten als in Gruppe 2 haben eurasische Verbreitung.

Tabelle 3

	Nordafrika	Iberien	Nordiberien	Sardinien	Korsika	Italien	Norditalien	Nordbalkan	Balkan	England	Schweden	Ukraine	Türkei	Transkaukasien	Iran	Asien
Acutipula																
luna		s	x			x	x	x	x	x	S	x				
Ctenophora																
flaveolata			x			x	x	x	x	x	S	x				
guttata					x	x	x	x	x		M	x				
Dendrotipula																
flavolineata ...			x			x	x	x	O	x	M			x		
Lunatipula																
helvola			x		s1	s2	x	x	x	x		x	x			
livida		s1	x	s2	s2	x	x	x	x	x	S	x		s3		
lunata	s	s	x			x	x	x	x	x	x	x				x
vernalis			x		x	x	x	x	x	x	x	x				
Nephrotoma																
analis	s		x			•	x	x	x	x	S	x	x	x		d
crocata	s	s	x		x	x	x	x	x	x	S	x				x
croceiventris ..		s	x			•	x	x	x		S	x	x	x		
pratensis		s	x			x	x	x	x		S	x		x		
quadrifaria ...			x			x	x	x	x	x	S	x		x		
scalaris		(x)			x	x	x	x	x		S	x	x	x	x	d/s
Platytipula																
luteipennis			x	x	x	x	x	x	O	x	x	x				x
Savtshenkia																
obsoleta			x			x	x	x	x	x	M	x	x	x		
Tanyptera																
atrata			x			x	x	x	x	x	x	x				d
Tipula																
subcunctans ..				x	x	•	x	x	x	x	x	x		x		x

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Tabelle 3 (Fortsetzung)

	Nordafrika	Iberien	Nordiberien	Sardinien	Korsika	Italien	Norditalien	Nordbalkan	Balkan	England	Schweden	Ukraine	Türkei	Transkaukasien	Iran	Asien
Vestiplex																
scripta		s	x			x	x	x	x	x	x	x				x
Yamatotipula																
lateralis	s1	s1	x			x	x	x	x	x	x	x	x/s2	s2	s2	
marginella					x	•	x	•	•	x	M					
montium	s1	s1	x	s2	s2	s2	s2	x	•	x	M	x		x		

Die 12 Arten von Tabelle 4 haben eine ähnliche Verbreitung wie die von Tabelle 3, reichen aber im iberischen Gebiet weiter nach Süden, und verhältnismäßig mehr Arten reichen bis in die Türkei und nach Transkaukasien sowie nach Korsika und Sardinien. Wie bei den Arten von Tabelle 3 kennen wir auch bei mehreren Arten von Tabelle 4 eigene Unterarten in Teilen ihres Verbreitungsgebietes. Nur drei Arten dieser Gruppe sind eurasisch.

Die Unterschiede in der Verbreitung zwischen den Arten der Tabellen 2, 3 und 4 haben wahrscheinlich mehrere Ursachen. Einerseits sind unter diesen Arten wohl solche mit größerer und solche mit kleinerer Ausbreitungsgeschwindigkeit, Arten, die sich leichter im mediterranen Gebiet, und Arten, die sich leichter in den kühleren Gebieten Nordeuropas ausbreiten, andererseits sind unter ihnen Arten, die schon länger in Europa heimisch sind (z. B. Arten mit rein europäischer Verbreitung und Arten mit Unterarten in Teilen ihres Verbreitungsgebietes), neben Species, die wohl noch nicht so lange in Europa sind (z. B. Arten mit eurasischer Verbreitung und zu ostasiatischen Verwandtschaftsgruppen gehörend). Das Verbreitungsbild aller dieser Species ist aber in groben Umrissen gleich: Balkanhalbinsel und Tiefebenen von Mittel- und Westeuropa. Von dort nach Italien, nach dem iberischen Gebiet, nach Südosten und nach Norden zeigen sie das Einwanderer-Modell (Darlington, 1964). Je weiter man in diese Gebiete kommt, desto mehr Arten fallen aus. Dieses Einwanderer-Modell zeigt sich, ob nun Subspecies, Schwesterarten und zu erwartende Arten miteinbezogen werden oder nicht. Wenn nur die mit x angegebenen Arten berücksichtigt werden, gibt es für die drei Tabellen zusammen:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Tabelle 4

	Nordafrika	Iberien	Nordiberien	Sardinien	Korsika	Italien	Norditalien	Nordbalkan	Balkan	England	Schweden	Ukraine	Türkei	Transkaukasien	Iran	Asien
Acutipula																
fulvipennis ...		s/x	x	x	x	x	x	x	x	x	M	x	x	s2		x
maxima		x	x			x	x	x	x	x	S	x	x	s	s	
Ctenophora																
elegans		N	x			•	•	x	x							
pectinicornis ..		N	x		x	x	x	x	O	x	S					
ornata		x	x			x	x	x	x	x		x	x			
Dictenidia																
bimaculata ...		N	x		x	x	x	x	x	x	x	x		x		x
Lunatipula																
fascipennis ...		N	x		s	s	s	x	x	x	M	x		x		
peliostigma ...		x	x	s	s	x	x	x	x	x	S	x	x	x		
Nephrotoma																
cornicina		x	x	s	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x
Pterelachisus																
submarmorata		N	x		x	x	x	x	O	x	x	x				
Tipula																
oleracea	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	S	x	x			
Yamatotipula																
caesia		N	x			x	x	x	x			x	x	x		

a) Norditalien 51 Arten, Italien 26 Arten, Korsika 13 Arten, Sardinien 4 Arten;

b) Nordiberien 42 Arten, Mitteliberien 12 Arten, Südiberien 6 Arten, Nordafrika 1 Art;

c) Ukraine 50 Arten, Rußland nördlich des Kaukasus 26 Arten, Transkaukasien 12 Arten, Iran 1 Art;

d) Südschweden 52 Arten, Mittelschweden 35 Arten, Nordschweden 22 Arten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Diese Verbreitung weist darauf hin, daß die Arten von Modell 2 sich von der Balkanhalbinsel und von Mittel- und Westeuropa nach Italien, Iberien, Skandinavien und nach Südosten ausgebreitet haben. Viele haben die Würmeiszeit wohl im Balkanrefugium verbracht und sich erst nacheiszeitlich über Europa ausgebreitet. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß mehrere Arten, vor allem solche mit heutiger Verbreitung bis in die Tundren von Nordschweden, sich nicht nur im Balkanrefugium, sondern auch an geeigneten Stellen in den europäischen Tundren und der Taiga erhalten haben, z. B. im Süden von Frankreich.

Von allen nicht disjunkten eurasischen Arten von Modell 2 kennt man eigene Unterarten im iberischen Gebiet oder auf Korsika und Sardinien, oder diese Species kommen unverändert auch auf Korsika und Sardinien vor. Das bedeutet wohl, daß sie schon vor der Würmeiszeit in Europa waren. Es gibt drei Ausnahmen: *Nigrotipula nigra*, *Nephrotoma scurra* und *Tipula (Yamatotipula) pierrei*. Für diese Arten ist damit nicht auszuschließen, wenn auch

Tabelle 5

	Nordafrika	Iberien	Nordiberien	Sardinien	Korsika	Italien	Norditalien	Nordbalkan	Balkan	England	Schweden	Ukraine	Türkei	Transkaukasien	Iran	Asien
Platytipula																
autumnalis ...												x				
melanoceros ..			x							x	x					d
Prionocera																
pubescens										x	x					x
subserricornis .										x	x					x
tjederi								x			x					x
turcica										x	x					x
Pterelachisus																
pauli.....								x			M					
winthemi								x								d
Savtshenkia																
pagana.....										x	M					
Yamatotipula																
coerulescens ..										x	M					d/s

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

unwahrscheinlich, daß sie erst nacheiszeitlich aus Sibirien nach Europa gekommen sind. Die rein europäischen Arten und die Arten mit disjunkter Verbreitung in Europa und Zentralasien waren sicher schon vor dem Würm-Glazial in Europa heimisch.

Typ 3: europäische Tiefebenen und Nordeuropa (Tabelle 5)

Die 10 Arten dieser Gruppe kommen bis in den Norden von Schweden, Finnland und/oder Rußland vor. Fast alle sind in den Tiefebenen selten, nur *Tipula (Platytipula) melanoceros* und *Tipula (Savtshenkia) pagana* sind dort an geeigneten Stellen häufiger. Die meisten sind auch in Nordeuropa selten. Einige (*Prionocera tjederi*, *Tipula (Pterelachisus) pauli* und *winthemi*) sind im Südosten noch von der Tschechoslowakei bekannt, eine (*Tipula (Platytipula) melanoceros*) im Südwesten noch von den Pyrenäen. Die anderen Arten reichen nicht so weit nach Süden. In den Tiefebenen finden sich diese Arten in Hoch- und Tiefmooren oder in moorigen Wäldern. Hinsichtlich ihrer Biologie und der heutigen Verbreitung sind die Arten des Verbreitungstyps 3 wohl Relikte aus der Würmeiszeit, die sich an einigen oder mehreren geeigneten Stellen in den europäischen Tiefebenen bis heute haben halten können. Einige von ihnen zählt man wahrscheinlich besser zu den borealen und alpinen Arten.

Von den 84 Arten der europäischen Tiefebenen sind insgesamt 78 in den Modellen 1, 2 oder 3 unterzubringen. Es bleiben 6 Arten mit abweichendem Verbreitungsbild (Tabelle 6):

Tipula (Acutipula) vittata ist bekannt von Mittel- und Westeuropa, vom iberischen Gebiet, wo sie südlich bis in die zentralen Gebirge vorkommt, von Italien und vom Westen der Balkanhalbinsel. Die Schwesterart *tenuicornis* ist osteuropäisch und kommt nur im Osten von Mitteleuropa, auf der Balkanhalbinsel und in der Ukraine vor. Im Westen der Balkanhalbinsel und im Osten von Mitteleuropa kommen also beide Arten vor. Im Alpengebiet ist *vittata* unbekannt, *tenuicornis* kennt man nur von einigen Stellen in den österreichischen Alpen. Die heutige Verbreitung läßt vermuten, daß *vittata* sich vom iberischen Gebiet nach West- und Mitteleuropa und vom italienischen Gebiet bis in den Westen der Balkanhalbinsel ausgebreitet hat. Sie war damit in der Würmeiszeit sowohl im iberischen als auch im italienischen Gebiet heimisch. Die osteuropäische *tenuicornis* lebte im Würm wohl auf der Balkanhalbinsel und hat sich nacheiszeitlich nach Norden ausgebreitet, wo sie jetzt bis Kurland vorkommt.

Von *Nephrotoma appendiculata* kommt die Unterart *pertenua* sowohl im iberischen als auch im italienischen Gebiet vor, die Nominatunterart bewohnt die Balkanhalbinsel und Mittel- und Westeuropa. Letztgenannte Subspecies hat eine Verbreitung wie die Arten von Modell 2 (Tabelle 2), kommt aber auch auf Sardinien vor, was darauf schließen läßt, daß sie auch einmal in Italien heimisch war. Auf Korsika kommt die Unterart *pertenua* vor.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Tabelle 6

	Nordafrika	Iberien	Nordiberien	Sardinien	Korsika	Italien	Norditalien	Nordbalkan	Balkan	England	Schweden	Ukraine	Türkei	Transkaukasien	Iran	Asien
Acutipula																
(*tenuicornis*) . .								x	x			x				
vittata		N	x			x	x	x	W		S					
Nephrotoma																
appendiculata .	s	s	s	x	s	s	s	x	x	x	S	x	x	x		
flavipalpis	x	x	x	x	x	x	x	x	W	x	S					
guestfalica	s1	x	x	s2	x	x	x	x	W	x	S		x			
submaculosa . .	x	x	x	x	x	x	x	x		x	S					
Savtshenkia																
rufina	s/x	x	x	x	•	x	x	x	x	x	S		x	x	x	

Nephrotoma submaculosa hat eine ähnliche Verbreitung wie *pertenua*, kommt aber auch in West- und Mitteleuropa bis in den Norden der Balkanhalbinsel vor. Das Vorkommen auf Korsika und Sardinien läßt den Schluß zu, daß sie schon im Würm in Italien heimisch war, das Vorkommen in Nordafrika, daß sie im Würm auch in Iberien lebte. Europa hat sie wahrscheinlich von Iberien aus besiedelt; sie hat dort eine ähnliche Verbreitung wie die iberische *N. flavescens*.

Nephrotoma flavipalpis hat eine ähnliche Verbreitung wie *Tipula (Acutipula) vittata*, ist auch von einigen Orten an der adriatischen Küste der Balkanhalbinsel bekannt und reicht in West- und Mitteleuropa im Osten fast nur bis zum Rhein. Sie war im Würm wohl im iberischen und im italienischen Gebiet heimisch und hat sich nacheiszeitlich vom iberischen Gebiet aus nordwärts in Westeuropa, von Italien ostwärts bis in den Westen der Balkanhalbinsel ausgebreitet.

Von *Nephrotoma guestfalica* kennen wir, im Gegensatz zu den Arten von Tabelle 4, eine eigene Unterart in Nordafrika (*surcoufi* Pierre), was darauf hinweist, daß sie wahrscheinlich schon im Würm im iberischen Gebiet heimisch war. Sie kommt auch auf Korsika vor, und eine sehr ähnliche Unterart bewohnt Sardinien (*hartigiana* Oosterbroek), was bedeuten könnte, daß sie im Würm auch schon in Italien heimisch war. Sie ist nur vom Westen der Balkan-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

halbinsel bekannt, reicht dort aber südwärts bis Südgriechenland und kommt überdies noch an der Westküste der asiatischen Türkei vor. Die heutige Verbreitung läßt vermuten, daß *guestfalica* im Würm in ganz Südeuropa heimisch war und sich nacheiszeitlich von Iberien und von der Balkanhalbinsel nach West- und Mitteleuropa ausgebreitet hat.

Von *Tipula (Savtshenkia) rufina* kennt man eine primitivere Unterart auf Madeira (*maderensis* Lackschewitz), woraus hervorgeht, daß sie schon früh im iberischen Gebiet heimisch war. Das Vorkommen auf Sardinien läßt vermuten, daß sie vor der Würmeiszeit auch schon in Italien lebte. Das Vorkommen auf der Balkanhalbinsel, in der asiatischen Türkei, in Transkaukasien und im Iran macht es wahrscheinlich, daß sie auch dort schon im Würm vorkam. Innerhalb der Untergattung *Savtshenkia* steht *rufina* ziemlich isoliert, und man kann deshalb annehmen, daß sie wahrscheinlich schon ziemlich alt ist. Vor dem Würm hatte sie wohl eine Verbreitung in ganz Südeuropa, wie es auch für *guestfalica* wahrscheinlich ist. Nacheiszeitlich hat sie sich dann vom iberischen Gebiet und von der Balkanhalbinsel nach West- und Mitteleuropa ausgebreitet.

In groben Umrissen zeigen die Arten der europäischen Tiefebenen also in Europa 5 Arealtypen:

1. iberische Halbinsel und hauptsächlich Westeuropa (Tabelle 1: 9 Arten);
2. Balkanhalbinsel und Mittel- und Westeuropa (Tabelle 2, 3, 4 und *Nephrotoma appendiculata appendiculata*: 60 Arten);
3. Mittel-, West- und Nordeuropa (Tabelle 5: 10 Arten);
4. Iberische und Apenninische Halbinsel und hauptsächlich Westeuropa (3 Arten: *Tipula (Acutipula) vittata*, *Nephrotoma submaculosa* und *flavipalpis*);
5. Südeuropa und Mittel- und Westeuropa (2 Arten: *Nephrotoma guestfalica*, *Tipula (Savtshenkia) rufina*).

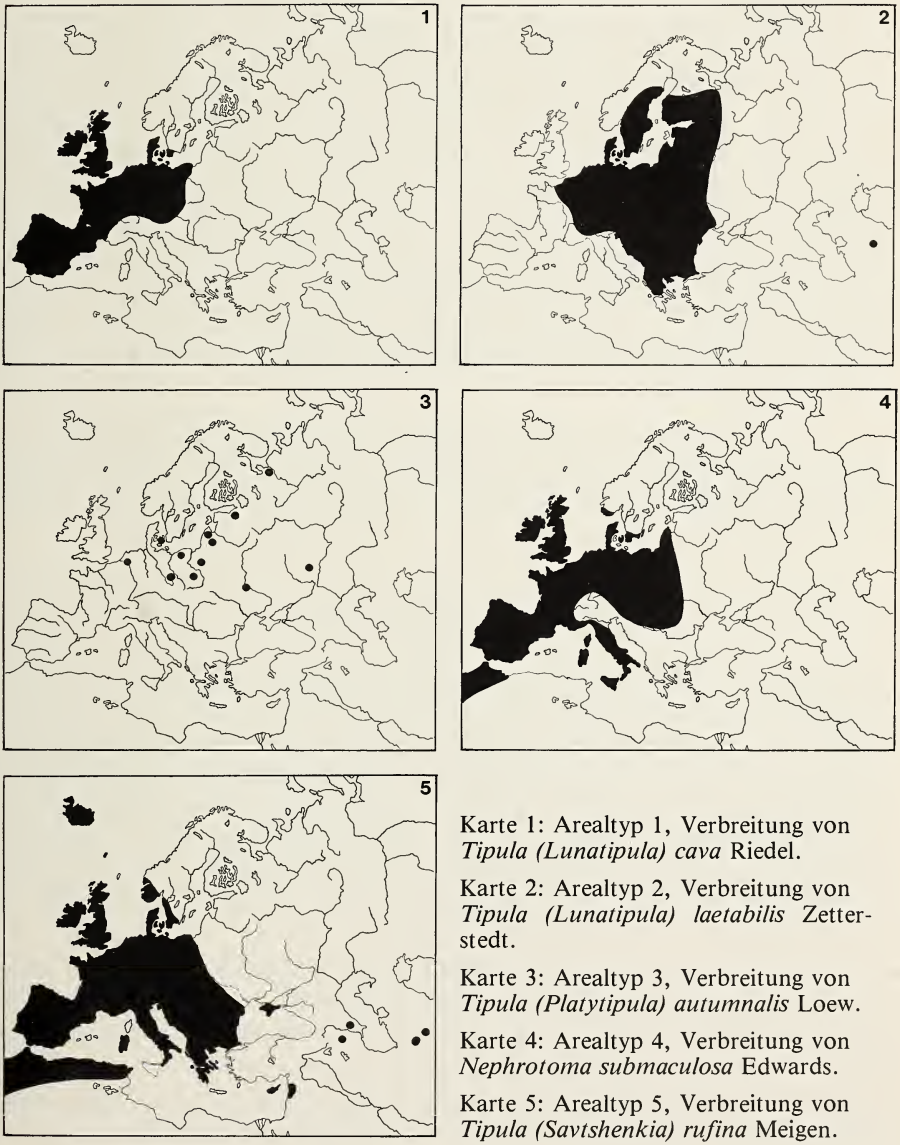
Diese 5 Arealtypen sind in den Verbreitungskarten 1—5 bildlich dargestellt.

Refugien in der Würmeiszeit

Nach De Lattin (1967) ist die europäische Insektenwelt größtenteils entweder von holomediterraner oder von sibirischer Herkunft. Die Insekten holomediterraner Herkunft haben die Würmeiszeit in den drei südlichen Refugien (Iberien, Italien, Balkanhalbinsel) verbracht und sind nacheiszeitlich von dort nach Mittel-, West- und Nordeuropa gekommen, einige nur ganz wenig weit, bis Südfrankreich und zum Norden der Balkanhalbinsel (stationärer Typ), andere bis weit nach Norden (expansiver Typ). Manche von ihnen haben sich einseitig nach Nordwesten ausgebreitet, andere einseitig nach Nordosten. Alle

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

kommen aber in allen drei südlichen Refugien vor. Die Insekten sibirischer Herkunft haben die Würmeiszeit irgendwo in Sibirien verbracht und sind nacheiszeitlich von dort nach Europa gekommen, die mehr wärmeliebenden finden sich jetzt hauptsächlich in den südlicheren Teilen Europas, die anderen in Mittel-, West- und Nordeuropa. Sie haben alle eine geschlossene eurasische Verbreitung.



Karte 1: Arealtyp 1, Verbreitung von *Tipula (Lunatipula) cava* Riedel.

Karte 2: Arealtyp 2, Verbreitung von *Tipula (Lunatipula) laetabilis* Zetterstedt.

Karte 3: Arealtyp 3, Verbreitung von *Tipula (Platytipula) autumnalis* Loew.

Karte 4: Arealtyp 4, Verbreitung von *Nephrotoma submaculosa* Edwards.

Karte 5: Arealtyp 5, Verbreitung von *Tipula (Savtshenkia) rufina* Meigen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Unter den Tipuliden ist eine holomediterrane Verbreitung sehr selten. Von den etwa 250 rein mediterranen Arten haben nur drei *Lunatipula*-Arten eine derartige Verbreitung: *bimacula* Theowald, *brunneinervis* Pierre und *engeli* Theowald. Sie haben alle ihre Verwandten im ostmediterranen Gebiet und sind wahrscheinlich erst nacheiszeitlich im warmen Atlantikum (7500—5000 v.h.) von der Balkanhalbinsel nach Iberien gekommen (Theowald & Oosterbroek, 1981). Unter den Arten der europäischen Tiefebenen gibt es nur zwei (*N. guestfalica* und *T. (S.) rufina*), die wahrscheinlich holomediterraner Herkunft sind. Auch Arten sibirischer Herkunft sind unter den Tipuliden der europäischen Tiefebenen selten. Die meisten dieser Tipuliden sind rein europäisch, oder haben eine disjunkte Verbreitung in Europa und Zentralasien. Nur 15 der 84 Species haben eine mehr oder weniger deutlich geschlossene eurasische Verbreitung. Unter diesen sind 12, zu denen es entweder eine nächstverwandte Schwesterart in Iberien gibt, oder die auf Korsika und/oder Sardinien vorkommt, oder von denen in den europäischen Tiefebenen Reliktpopulationen existieren (*Prionocera*-Arten), und die deshalb vermutlich schon im Würm in Europa heimisch waren (Theowald & Oosterbroek, 1981, 1983). Es bleiben nur drei Arten: *Nigrotipula nigra*, *Nephrotoma scurra* und *Tipula (Yamatotipula) pierrei*, die vielleicht erst nacheiszeitlich von Sibirien nach Europa gekommen sind.

Unter den Tipuliden von West- und Mitteleuropa ist deshalb holomediterrane oder sibirische Herkunft eine Ausnahme. Insgesamt 6 % (5 der 84 Arten) gehören vielleicht zu dieser Gruppe, während De Lattin (1967) z. B. für die mitteleuropäischen Tagfalter (Pfalz) auf mehr als 75 % kommt.

Italien hat wahrscheinlich als Refugium für die Tipuliden der europäischen Tiefebenen gar keine Rolle gespielt. Es sind keine Arten bekannt, die nur in Italien und in den europäischen Tiefebenen vorkommen. Fast alle Arten mit Verbreitung in Italien und den europäischen Tiefebenen kommen auch bis in den Süden der Balkanhalbinsel vor. Italien ist im Norden durch die Alpen für Tipuliden wohl vollständig vom übrigen Europa abgeschirmt. Nur nach Osten ist ein Austausch mit der ungarischen Tiefebene und mit der Balkanhalbinsel möglich. Nur drei Arten mit Verbreitung in Italien und den europäischen Tiefebenen sind nicht oder kaum von der Balkanhalbinsel bekannt. Sie kommen aber auch in Iberien vor und sind ihrer heutigen Verbreitung nach zu schließen wohl von Iberien nach Europa gekommen (*N. flavipalpis*, *submaculosa*, *T. (A.) vittata*).

Auch Iberien hat als Refugium für die Tipuliden der europäischen Tiefebenen nur eine unbedeutende Rolle gespielt. Insgesamt 12 der 84 Arten der europäischen Tiefebenen (14 %) sind nacheiszeitlich von Iberien nach West- und Mitteleuropa gekommen. Von den 57 Arten, die sicher schon vor der Würmeiszeit auf der Balkanhalbinsel heimisch waren, kennt man zu 11 je ein sehr ähnliches Schwestertaxon in Iberien, sie waren also wohl vor dem Würm auch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

in Iberien heimisch. Nacheiszeitlich sind von diesen 57 Arten 42 bis in den Norden von Iberien gekommen (Pyrenäen und Kantabrisches Gebirge), von diesen 42 sind 12 wenigstens bis in die zentralen Gebirge Iberiens verbreitet. Es ist anzunehmen, daß auch vor dem Würm viele Arten der Balkanhalbinsel bis in den Norden von Iberien gelangt sind, daß es aber auch damals wenigen (11) gelungen ist, sich in Iberien weiter nach Süden auszubreiten. Es ist auffallend, daß keine dieser 11 Schwestertaxa von Arten der Balkanhalbinsel sich nacheiszeitlich nach West- und Mitteleuropa ausgebreitet hat. In allen Fällen kommt dort nur das Taxon der Balkanhalbinsel vor. Von den 12 Arten, die wohl von Iberien nach den europäischen Tiefebenen gekommen sind, kennt man kein Schwestertaxon auf der Balkanhalbinsel. Ihre nächsten Verwandten sind entweder schwer erkennbar (z. B. *D. albipes*, *T. (T.) paludosa*), iberisch (z. B. *T. (L.) cava*), mediterran (z. B. *T. (S.) confusa*), oder in den montanen und alpinen Gebieten Europas heimisch (z. B. *T. (S). signata*, *staegeri*). Die unbedeutende Rolle Iberiens als Refugium für die Tipuliden der europäischen Tiefebenen ist wohl verständlich, wenn man sich vor Augen hält, daß es mit 115 Arten, von denen 55 erst nacheiszeitlich eingewandert sind (Theowald & Oosterbroek, 1981), eine arme Tipulidenfauna hat im Vergleich zur Balkanhalbinsel mit etwa 200 Arten, von denen die meisten schon vor der Würmeiszeit dort heimisch waren.

Als Refugium für die Tipuliden der europäischen Tiefebenen war nur die Balkanhalbinsel wichtig. Von den mittel- und westeuropäischen Arten sind nicht weniger als 70 % nacheiszeitlich von der Balkanhalbinsel nach Mittel- und Westeuropa gekommen.

Praeglaziale Herkunft

Die in den Tabellen verzeichneten 84 Tipuliden-Species der europäischen Tiefebenen gehören zu 19 der 25 westpalaearktischen Gattungen und Untergattungen und zu 59 Artengruppen. Von diesen 84 Arten haben 45 jeweils keine Verwandten in diesen Tiefebenen. 9 Gruppen sind mit je zwei verwandten Arten vertreten. Eine Gruppe mit drei verwandten Arten in den Tiefebenen ist die *Tipula (Pterelachisus) varipennis*-Gruppe (*pseudovariipennis*, *submarmorata*, *varipennis*). Gruppen mit vier verwandten Arten sind die *Nephrotoma dorsalis*-Gruppe (*dorsalis*, *lunulicornis*, *quadristriata*, *scurra*), die *Nephrotoma crocata*-Gruppe (*crocata*, *croceiventris*, *pratensis*, *scalaris*) und die *Ctenophora pectinicornis*-Gruppe (*elegans*, *flaveolata*, *guttata*, *pectinicornis*). Die *Tipula (Yamatotipula) lateralis*-Gruppe (*coerulescens*, *couckei*, *lateralis*, *montium*, *pierrei*, *submontium*) zählt sechs Arten in den europäischen Tiefebenen.

Keine einzige der 59 Artengruppen, zu denen die 84 Arten gehören, ist in ihrer Verbreitung auf die europäischen Tiefebenen beschränkt. In jeder dieser

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Artengruppen finden sich auch ostpalaearktische, mediterrane, alpine, boreale und/oder sogar afrikanische Arten. In den meisten Artengruppen sind diese Species sogar in der Mehrheit. Die Tipuliden der europäischen Tiefebenen sind deshalb keine monophyletische Gruppe, sondern gehören zu mehr als 59 Verwandtschaftsgruppen, also etwa der Hälfte der als monophyletisch erkannten Einheiten der palaearktischen Tipuliden. Es ist damit unmöglich, eine phylogenetische Analyse für die Darstellung der historischen Entwicklung der Tipulidenfauna der europäischen Tiefebenen heranzuziehen, ein Verfahren, das beispielsweise von Oosterbroek (1980) auf die westpalaearktischen *Nephrotoma*-Arten und von Theowald & Mannheims (1962) auf die boreoalpine *Tipula (Vestiplex) excisa*-Gruppe angewandt wurde und das sich auch für viele Artengruppen und Untergattungen des mediterranen und des boreoalpinen Bereichs eignet.

Fast alle 59 Artengruppen, zu denen die Tipuliden der europäischen Tiefebenen gehören, sind palaearktisch, einige sind holarktisch, nur zwei kommen auch im afrotropischen Gebiet vor: die *Tipula (Savtshenkia) pagana*-Gruppe und die *Tipula (Tipula) paludosa*-Gruppe. Die 19 Gattungen und Untergattungen, zu denen sie gehören, haben alle zumindest eurasische Verbreitung; sind sie nur europäisch, dann sind sie nächstverwandt mit einer Gattung oder Untergattung mit eurasischer Verbreitung.

Für *Nephrotoma* stellten Oosterbroek, Schuckard & Theowald (1976) und Oosterbroek (1980) fest, daß diese Gattung sich im Frühtertiär in Ostasien differenzierte und sich von dort mit den damals jungen sommergrünen Laubwäldern über die Erde ausbreitete. Die Weltverbreitung der Ctenophorinae (*Ctenophora*, *Dictenidia*, *Pselliophora*, *Tanyptera*) ist der von *Nephrotoma* sehr ähnlich (Boersma, 1977). Die Larven leben im Mulm von Laubbäumen, und die Ctenophorinae sind damit obligat an Laubwälder gebunden. Aufgrund von Übereinstimmung in der Verbreitung mit *Nephrotoma* und aufgrund ihrer Biologie ist anzunehmen, daß auch die Ctenophorinae sich im Frühtertiär in Ostasien differenzierten und sich mit den sommergrünen Laubwäldern über das holarktische Gebiet ausgebreitet haben. Alle Untergattungen von *Tipula* kommen in Ostasien vor oder haben dort eine nächstverwandte Untergattung. Von dort strahlen sie mehr oder weniger weit in das nearktische, orientalische und/oder westpalaearktische Gebiet aus. Nur die Untergattungen *Eumicrotipula*, *Microtipula* und *Pectinotipula* sind rein neotropisch. Es gibt aber mehrere Hinweise dafür, daß sie wahrscheinlich zu Unrecht als Untergattungen von *Tipula* geführt werden. Viele *Tipula*-Arten, vor allem der älteren Untergattungen, sind Waldbewohner und in den holarktischen sommergrünen Laubwäldern heimisch. Aufgrund der Verbreitung und des Biotops ihrer Arten ist es wahrscheinlich, daß auch viele Untergattungen von *Tipula* sich in Ostasien differenziert und von dort mit den sommergrünen Laubwäldern ausgebreitet haben. In der zweiten Hälfte des Tertiärs, im Miozän, wurden die artenreichen sommergrünen Laubwälder auch in Europa heimisch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

und mit ihnen wohl auch eine mehr oder weniger artenreiche Insekten-, in diesem Falle Tipulidenfauna.

Heute gibt es in der holarktischen Region drei Gebiete mit sommergrünen Laubwäldern: Europa, Ostasien und östliches Nordamerika. In den beiden letztgenannten Gebieten hat sich der ursprüngliche artenreiche spättertiäre Wald ziemlich gut erhalten können. In Europa findet sich jedoch heute nur noch ein artenarmer Rest dieses ursprünglichen Waldes (Walter, 1968; Van der Hammen, Wijmstra & Zagwijn, 1971). „Diese Artenarmut ist eine Folge der Eiszeiten im Pleistozän. Ein Ausweichen nach Süden wurde der Waldvegetation durch die Alpengletscher und das Mittelmeer erschwert. Die meisten Laubholzarten des auch in Europa artenreichen pliozänen Waldes starben aus oder kamen in der Postglazialzeit nicht zurück" (Walter, 1968). Wahrscheinlich ist Ähnliches mit der ursprünglichen Tipulidenfauna dieser Laubwälder geschehen. Sicher ist, daß im Vergleich zur mediterranen und zur alpinen und borealen Tipulidenfauna die der europäischen Tiefebenen, also des Gebietes der sommergrünen Laubwälder, sehr artenarm ist: nur 84 Arten gegenüber etwa 250—300 mediterranen und 150—200 borealen und alpinen Arten. Die obligat an Laubwald gebundenen Ctenophorinae zählen in Ostasien 42 Arten gegenüber nur 13 in Europa. Die gleichfalls hauptsächlich an Wälder gebundene *Nephrotoma dorsalis*-Gruppe zählt in Europa nur 7 Taxa gegenüber 26 in Ostasien und 20 in Nordamerika.

Seit dem Pliozän waren Europa und Mittel- und Ostasien mehrmals für längere Zeit voneinander isoliert durch das meist stark vergrößerte Kaspische Meer und einen Eisstausee in Westsibirien zwischen Ural und Jenissei (Lindroth, 1960; De Lattin, 1967; Adams, 1981). Deshalb konnte die immer weiter verarmende europäische Laubwaldflora und -fauna vom Osten aus kaum oder nicht bereichert werden. Dies war aber wohl die Voraussetzung für die Entwicklung einer fast rein europäischen Tipulidenfauna. Unter den Arten der europäischen Tiefebenen sind heute 60 % rein europäisch und haben 22 % eine disjunkte Verbreitung in Europa und Mittel- und Ostasien. Nur 18 % haben eine mehr oder weniger deutlich geschlossene eurasische Verbreitung. Für die mediterranen und die borealen und alpinen Arten gilt das noch mehr: unter ihnen sind etwa 80 % der Arten rein europäisch.

Im Pleistozän entwickelten sich in Europa wohl die meisten Artengruppen, die jetzt an mehr offenes Gelände angepaßt sind. Oosterbroek (1980) rechnet hierzu die *Nephrotoma flavescens*-Gruppe mit etwa 13 westpalaearktischen Arten, von ihnen 5 in den europäischen Tiefebenen, und die *Nephrotoma crocata*-Gruppe, die dort 6 Arten zählt. Aus diesen Zeiten stammen auch sicher die einander nahverwandten Arten der Untergattung *Tipula*, 3 davon in den Tiefebenen, und die Arten der *Tipula (Yamatotipula) lateralis*-Gruppe mit 6 Arten in West- und Mitteleuropa. Auch die an offenes Gelände angepaßte mediterane Untergattung *Lunatipula* hat sich sicher erst im Pleistozän in Europa in viele Arten differenziert.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

In den letzten 2 Millionen Jahren, im Pleistozän, hat die Vegetation in West- und Mitteleuropa sich 30 bis 40mal geändert, von Laubwald in Nadelwald oder von Nadelwald in Tundra und umgekehrt, und der Laubwald hat sich etwa 15mal bis weit nach dem Süden zurückziehen müssen (Van der Hammen, Wijmstra & Zagwijn, 1971). In diesen Zeiten haben sich von den Tipuliden der Laubwälder wohl nur die am meisten euryöken durchsetzen können. Auch die Umwelt der mediterranen und der alpinen und borealen Tipuliden hat sich immer wieder verändert, wenn auch offensichtlich weniger als jene der Tipuliden der europäischen Tiefebenen. Letztere mußten auswandern und fanden sich auf dem Höhepunkt der Kaltzeiten in einer großen Zahl ganz kleiner Einzelrefugien im Mittelmeergebiet (Van der Hammen, Wijmstra & Zagwijn, 1971; Frenzel, 1968). Für die mediterranen, alpinen und borealen Tipuliden wurde aber hauptsächlich nur das Verbreitungsgebiet größer oder kleiner. Wahrscheinlich haben sich auch unter ihnen in diesen Zeiten einige mehr euryöke Arten differenziert. Wir finden nämlich unter den Tipuliden der europäischen Tiefebenen einige *Lunatipula*-Arten (z. B. *cava*, *fascipennis*, *helvola*, *peliostigma*) mit Verwandten nur im mediterranen Gebiet und einige *Pterelachisus*-Arten (z. B. *irrorata*, *pabulina*, *truncorum*) mit Verwandten nur in den borealen und alpinen Gebieten Europas.

Im Gegensatz zu den ziemlich einheitlichen mediterranen, borealen und alpinen Tipulidenfaunen mit verhältnismäßig wenigen Gattungen, Untergattungen und Artengruppen, jeweils aber mit vielen Arten, findet sich in den europäischen Tiefebenen eine sehr heterogene Tipulidenfauna mit vielen Gattungen, Untergattungen und Artengruppen, die meist nur wenige Arten enthalten. Sie ist wohl zusammengesetzt aus den Resten einer ehemals reichen Laubwaldfauna (z. B. Ctenophorinae, *Dendrotipula*, *Nephrotoma dorsalis*- und *analis*-Gruppe), ergänzt mit jüngeren Arten des offenen Geländes (z. B. Untergattung *Tipula*, *Yamatotipula lateralis*-Gruppe, *Nephrotoma crocata*- und *flavescens*-Gruppe), mit Resten einer Tundrafauna in den Moorgebieten (*Prionocera* und andere Arten von Tabelle 6), mit einigen mehr euryöken *Lunatipula*-Arten aus dem mediterranen Raum und einigen euryöken *Pterelachisus*-Arten aus den alpinen und borealen Gebieten.

Tabelle 7: Artenliste. (Die mit * gekennzeichneten Arten sind in den Tabellen 1—6 nicht aufgeführt, sie sind aber im Text erwähnt.)

Dolichopezinae

Dolichopeza (*Dolichopeza*) *albipes* (Ström, 1768)

Tipulinae

Prionocera pubescens Loew, 1844
subserricornis (Zetterstedt, 1851)
tjederi Mannheims, 1952
turcica (Fabricius, 1787)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Tipula (Platytipula) autumnalis Loew, 1864
luteipennis Meigen, 1830
melanoceros Schummel, 1833
(Schummelia) variicornis Schummel, 1833
yerburyi Edwards, 1924
(Savtshenkia) alpium Bergroth, 1888
confusa Van der Wulp, 1884
obsoleta Meigen, 1818
pagana Meigen, 1818
rufina maderensis Lackschewitz, 1936*
rufina rufina Meigen, 1818
signata Staeger, 1840
staegeri Nielsen, 1922
subnodicornis Zetterstedt, 1837*
subvafra Lackschewitz, 1936
(Yamatotipula) caesia Schummel, 1833
coerulescens Lackschewitz, 1923
couckei Tonnoir, 1921
lateralis Meigen, 1818
marginella Theowald, 1980
montium Egger, 1863
pierrei Tonnoir, 1921
pruinosa Wiedemann, 1817
quadrivittata Staeger, 1840*
submontium Theowald & Oosterbroek, 1981
(Acutipula) fulvipennis De Geer, 1776
luna Westhoff, 1879
maxima Poda, 1761
tenuicornis Schummel, 1833*
vittata Meigen, 1804
(Tipula) oleracea Linnaeus, 1758
paludosa Meigen, 1830
subcunctans Alexander, 1921
(Beringotipula) unca Wiedemann, 1817
(Pterelachisus) irrorata Macquart, 1826
pabulina Meigen, 1818
pauli Mannheims, 1964
pseudoirrorata Goetghebuer, 1921*
pseudovariipennis Czizek, 1912
submarmorata Schummel, 1833
truncorum Meigen, 1830
varipennis Meigen, 1818
winthemi Lackschewitz, 1932
(Vestiplex) excisa Schummel, 1833*
hortorum Linnaeus, 1758
nubeculosa Meigen, 1804
scripta Meigen, 1830
(Lunatipula) bimacula Theowald, 1980*
brunneinervis Pierre, 1921*
cava Riedel, 1913
engeli Theowald, 1957*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

fascipennis Meigen, 1818
helvola Loew, 1873
laetabilis Zetterstedt, 1838
livida Van der Wulp, 1858
longidens Strobl, 1909 *
lunata Linnaeus, 1758
mellea Schummel, 1833 *
peliostigma Schummel, 1833
pustulata Pierre, 1920 *
selene Meigen, 1830
selenitica Meigen, 1818*
vernalis Meigen, 1804

(Odonatisca) nodicornis Meigen, 1818

(Dendrotipula) flavolineata Meigen, 1804

Nigrotipula nigra (Linnaeus, 1758)

Nephrotoma aculeata (Loew, 1871)
analis (Schummel, 1833)
appendiculata appendiculata (Pierre, 1919)
appendiculata pertenua Oosterbroek, 1978 *
cornicina (Linnaeus, 1758)
crocata (Linnaeus, 1758)
croceiventris (Strobl, 1909)
dorsalis (Fabricius, 1781)
flavescens (Linnaeus, 1758)
flavipalpis (Meigen, 1830)
guestfalica guestfalica (Westhoff, 1880)
guestfalica hartigiana Oosterbroek, 1982 *
lamellata (Riedel, 1910) *
lunulicornis (Schummel, 1833)
pratensis (Linnaeus, 1758)
quadrifaria (Meigen, 1804)
quadristriata (Schummel, 1833)
scalaris (Meigen, 1818)
scurra (Meigen, 1818)
submaculosa Edwards, 1928

Ctenophorinae

Dictenidia bimaculata (Linnaeus, 1761)

Ctenophora elegans Meigen, 1818
festiva Meigen, 1804
flaveolata (Fabricius, 1794)
guttata Meigen, 1818
ornata Meigen, 1818
pectinicornis (Linnaeus, 1758)

Tanyptera atrata (Linnaeus, 1758)
nigricornis (Meigen, 1818)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Zusammenfassung

Die Verbreitung der 84 Tipuliden-Arten, die in den europäischen Tiefebenen vorkommen, wird beschrieben und analysiert. Folgende Schlüsse werden gezogen:

Europa wurde nach der letzten Eiszeit überwiegend von der Balkanhalbinsel aus besiedelt (71 % der Arten), einige wenige Arten (14 %) wanderten von der Iberischen Halbinsel zu, während einige andere (12 %) während der Kaltzeiten offenbar die europäische Tundra und Taiga bewohnt hatten.

Die Tipulidenfauna der sommergrünen Laubwälder, die im Pliozän den größten Teil der europäischen Tiefebenen bedeckten, erfuhr im Pleistozän eine beträchtliche Verarmung ihres Artenbestandes. Andererseits wurde die Tieflandfauna ergänzt durch Zuwanderung einiger euryöker Arten aus dem Mittelmeerraum und aus den Gebirgslagen sowie durch die Entwicklung an offenes Gelände angepaßter Artengruppen.

Summary

The distribution of the 84 Tipulidae occuring in the European lowlands is presented and analyzed.

It is concluded that after the latest glacial period the majority of the species (71 %) occupied Europe from the Balkan Peninsula. Only a few species (14 %) dispersed into Europe from the Iberian Peninsula, whereas a few others (12 %) apparently inhabited the European tundra and taiga during glaciation. Italy presumedly did not contribute to the postglacial fauna of the European lowlands.

Furthermore it is concluded that the Tipulidae fauna of the deciduous forest, the original vegetation of most of the European lowlands, was much richer in preglacial times than at present, and that the European lowland fauna has been somewhat enriched by eurytopic mediterranean and mountainous species and by an ecological shift from forest towards more open environments.

Literaturverzeichnis

Adams, C.G. (1981): An outline of Tertiary palaeogeography. — In: Greenwood, P.H.: The evolving earth. — British Museum (Natural History), Cambridge University Press.

Boersma, E.A. (1977): A world check-list of the Ctenophorinae. — Versl. techn. Geg. Inst. tax. Zool. Univ. Amsterdam no. 14.

Frenzel, B. (1968): Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. — Steiner, Wiesbaden.

Hammen, T. van der, T.A. Wijmstra & W.H. Zagwijn (1971): The floral record of the late cenozoic Europe. — In: Turekian, K.K.: The late cenozoic glacial ages. — Yale University Press, New Haven & London.

Lattin, G. de (1967): Grundriß der Zoogeographie. — Fischer, Stuttgart.

Lindroth, C.H. (1960): Verbindungen und Barrieren in der zirkumpolaren Verbreitung der Insekten. — Verh. XI. int. Kongr. Ent., Wien, 1: 438—445.

Mannheims, B. (1951—1968): Tipulidae. — In: Lindner, E.: Die Fliegen der palaearktischen Region. — Schweizerbart, Stuttgart.

Oosterbroek, P. (1978): The Western Palaearctic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803, Part 1. — Beaufortia 27: 1—137.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

— (1979 a): The Western Palaearctic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803, Part 2. — Beaufortia 28: 57—111.
— (1979 b): The Western Palaearctic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803, Part 3. — Beaufortia 28: 157—203.
— (1979 c): The Western Palaearctic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803, Part 4. — Beaufortia 29: 129—197.
— (1980): The Western Palaearctic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803, Part 5. — Beaufortia 29: 311—394.
— (1982): New taxa and data of western Palaearctic *Nephrotoma*. — Ent. Ber. Amsterdam 42: 41—44.
— , R. Schuckard & Br. Theowald (1976): Die *Nephrotoma*-Verbreitung in der Welt. — Bull. zool. Mus. Univ. Amsterdam 5: 111—123.
Savtshenko, E.N. (1961): Tipulidae: Tipulinae: *Tipula* (1. Teil). — Fauna SSSR N.S. 79. — AN SSSR, Moskau & Leningrad. (Russisch.)
— (1964): Tipulidae: Tipulinae: *Tipula* (2. Teil). — Fauna SSSR N.S. 89. — AN SSSR, Moskau & Leningrad. (Russisch.)
— (1973): Tipulidae: Tipulinae (Rest) und Flabelliferinae. — Fauna SSSR N.S. 105. — AN SSSR, Moskau & Leningrad. (Russisch.)
Theischinger, G., & Br. Theowald (1981): Katalog der Untergattung *Lunatipula*, s.l. — Versl. techn. Geg. Inst. tax. Zool. Univ. Amsterdam no. 27.
Theowald, Br. (1973—1980): Tipulidae. — In: Lindner, E.: Die Fliegen der palaearktischen Region. — Schweizerbart, Stuttgart.
— (1978): Tipuliden aus Iran und Afghanistan. — Bull. zool. Mus. Univ. Amsterdam 6: 69—77.
— , C. Dufour & P. Oosterbroek (1982): The zoogeography of the western Palaearctic Tipulidae (Diptera). Part IV: the Tipulidae of Corsica and Sardinia with a note on *Dolichopeza fuscipes* Bergroth. — Mitt. schweiz. ent. Ges. 55: 317—332.
— & B. Mannheims (1962): Die Arten der *Tipula (Vestiplex) excisa*-Gruppe in der Paläarktis. — Bonn. zool. Beitr. 13: 360—402.
— & P. Oosterbroek (1980): Zur Zoogeographie der westpalaearktischen Tipuliden. I. Die Tipuliden von Nordafrika. — Beaufortia 30: 179—192.
— & — (1981): Zur Zoogeographie der westpalaearktischen Tipuliden. II. Die Tipuliden der Iberischen Halbinsel. — Beaufortia 31: 31—50.
— & — (1983): Zur Zoogeographie der westpalaearktischen Tipuliden. V. Die Tipuliden des italienischen Faunengebietes. (In Vorbereitung.)
Walter, H. (1968): Die Vegetation der Erde. — Fischer, Jena.

Anschrift der Verfasser: Dr. Theowald van Leeuwen und Dr. P. Oosterbroek, Afdeling Entomologie, Instituut voor Taxonomische Zoölogie (Zoölogisch Museum), Plantage Middenlaan 64, 1018 DH Amsterdam, Nederland.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Bonn zoological Bulletin - früher Bonner Zoologische Beiträge.

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: 34

Autor(en)/Author(s): Theowald Broeder, Oosterbroek Pjotr

Artikel/Article: Zur Zoogeographie der westpalaearktischen Tipuliden - III. Die Tipuliden der europäischen Tiefebenen (Diptera, Tipulidae) 371-394