Zur Zoogeographie der westpaläarktischen Tipuliden VI. Die Tipuliden der montanen, alpinen und borealen Gebiete (Insecta, Diptera, Tipulidae)

von

Br. Theowald & P. Oosterbroek

Einleitung

Gegenüber 84 Tipulidenarten, die für die europäischen Tiefebenen charakteristisch sind (Theowald & Oosterbroek 1983), und etwa 260—270 Arten mit vorwiegend mediterraner Verbreitung gibt es 160 Arten, die nur oder fast nur in den montanen, alpinen und/oder borealen Gebieten der Westpaläarktis vorkommen. Sie fehlen in den Tiefebenen, und wenn sie in mediterranen Gebieten vorkommen, finden sie sich dort nur in den Gebirgen. Unter ihnen gibt es rein alpine Arten, die in den Gebirgen nur oberhalb der Baumgrenze zu finden sind. Andere sind rein montan und kommen nur unterhalb der Baumgrenze vor. Wieder andere sind rein boreal und in ihrer Verbreitung auf die Tundrengebiete beschränkt. Einige Arten beschränken sich nicht auf eines dieser Habitate, sondern finden sich in den Gebirgen von der montanen bis in die alpine Zone oder kommen gleichzeitig in den Gebirgen und in den Tundren vor. In dieser Arbeit sind die montanen, alpinen und borealen Tipuliden zusammengefaßt.

Obwohl die Mehrzahl der 160 Arten eine ausschließlich westpaläarktische Verbreitung hat und zu rein westpaläarktischen Artengruppen gehört, kommen verhältnismäßig viele auch im ostpaläarktischen Raum vor oder gehören Artengruppen mit vorwiegend ostpaläarktischer Verbreitung an. Es war deshalb notwendig, auch die ostpaläarktischen Gebirgs- und Tundrenarten mit in Betracht zu ziehen. Sie sind aber nicht, wie die westpaläarktischen Arten, in Tabellen aufgeführt.

Unsere Angaben über Verbreitung und Verwandtschaftsbeziehungen der westpaläarktischen Arten stützen sich hauptsächlich auf Mannheims und Theowald in Lindner (1951—1980), die dort zitierte Literatur und die Tipulidensammlungen des Museums Alexander Koenig (Bonn) und des Zoologischen Museums Amsterdam. Die Daten der ostpaläarktischen Arten wurden durch Savtshenko (1961, 1964, 1967, 1972, 1973, 1983) zusammengefaßt. Wir danken allen Kollegen, die uns Ergebnisse ihrer Untersuchungen zur Verfügung stellten, besonders Herrn C. Dufour (Neuchâtel), Frau Dr. E. Erhan-Dincà (Bukarest), Herrn Dr. J. Martinovský (Olomouc), Herrn Dr. E.N. Savtshenko (Kiew),

Frau Dr. D. Simova-Tosić (Belgrad), Herrn Dr. B. Tjeder (Lund) und Frau A. Valý (Budapest). Herrn Dr. H. Ulrich (Bonn) danken wir herzlich für die kritische Überprüfung des deutschen Textes.

Verbreitungstabellen

Die Verbreitung der westpaläarktischen montanen, alpinen und borealen Arten ist in zwei Tabellen wiedergegeben:

Tabelle 1: Arten, die zu Artengruppen mit rein oder vorwiegend westpaläarktischer Verbreitung gehören;

Tabelle 2: Arten, die zu Artengruppen mit vorwiegend ostpaläarktischer Verbreitung gehören.

Unter den 160 westpaläarktischen Arten sind 15 ziemlich isoliert stehende, die aber auf Grund ihres Verbreitungsbildes meistens leicht in eine der beiden Gruppen eingereiht werden konnten. So zeigt z.B. die isoliert stehende Savtshenkia luridorostris (Karte 2) eine Verbreitung, die nur bei Arten aus westpaläarktischen Artengruppen vorkommt, Yamatotipula lionota (Karte 3) dagegen eine, die für Arten aus ostpaläarktischen Artengruppen charakteristisch ist.

Die Verbreitung der ausschließlich ostpaläarktischen montanen, alpinen und borealen Taxa ist nicht in Tabellen dargestellt. Es sind dies:

- 1. fünf zu westpaläarktischen Artengruppen gehörige Taxa:
- Pterelachisus tshernovskii (austriaca-Gruppe), Zentralasien; P. cinereocincta mesacantha (cinereocincta-Gruppe), Ost- und Zentralasien; Savtshenkia glaucocinerea (baltistanica-Gruppe), Ostasien; Vestiplex montana excisoides (montana-Gruppe), Ostasien; V. kamchatkana (ziemlich isoliert stehende Art, die der montana-Gruppe am nächsten steht), Ostasien;
- 2. 101 Arten, die zu ostpaläarktischen Artengruppen gehören, darunter 80 nur in Ostasien, 13 nur in Zentralasien und 8 in Ost- und Zentralasien.

In den Tabellen 1 und 2 sind die westpaläarktischen Arten nach Verwandtschaftsgruppen angeordnet, die durch Striche (—) zwischen den Zeilen gegeneinander abgesetzt sind. Unter den Verwandtschaftsgruppen sind nicht aufgeführt:

- 1. zugehörige Arten, die für die Tiefebenen charakteristisch sind (nur wenige),
- 2. zugehörige Arten aus dem mediterranen Raum (viele Lunatipula-Arten),
- 3. zugehörige Arten mit rein ostpaläarktischer Verbreitung.

Die westpaläarktischen Arten gehören zu 41 Artengruppen mit ausschließlich oder überwiegend westpaläarktischer (Tabelle 1) und 26 Artengruppen mit vorwiegend ostpaläarktischer Verbreitung (Tabelle 2).

Von allen in Betracht kommenden Arten wurde zunächst die genaue Verbreitung festgelegt. Auf Grund dieser Daten wurde die geographische Einteilung, wie in den Tabellen 1 und 2, vorgenommen. Die westmediterranen Gebirge wurden in einer Spalte zusammengefaßt, weil jedes einzelne nur wenige Gebirgsarten beherbergt. In dieser Spalte bedeutet:

- A Gebirge Nordafrikas,
- Ib Gebirge der Iberischen Halbinsel mit Ausnahme des Kantabrischen Gebirges und der Pyrenäen,
- It Gebirge der Apenninischen Halbinsel mit Ausnahme der Alpen,
- K Gebirge von Korsika,
- S Gebirge von Sardinien.

Zwischen den Spalten "Balkanhalbinsel/Süd" und "Kaukasus und Umgebung" wurde keine eigene Spalte für die Gebirge der Türkei vorgesehen. Unter den etwa 125 von dort bekannten Arten gehören nur wenige zu den Artengruppen, die in den Tabellen 1 und 2 angeführt sind; sie sind in der Spalte "Kaukasus und Umgebung" verzeichnet. Als Grenze zwischen Südfennoskandien und Nordeuropa wurde der 65. Breitengrad angenommen, die höheren Gebirge Norwegens wurden aber zu Nordeuropa gerechnet. Die Gebirge der Balkanhalbinsel sind in Karpaten, Balkanhalbinsel/West (Jugoslawien und Albanien) und Balkanhalbinsel/Süd (Griechenland und Bulgarien) aufgegliedert. Als Grenze zwischen Nordwestsibirien und Ostasien wurde der Jenissei gewählt. Da es verhältnismäßig viele Arten gibt, die in Europa und in Zentralasien (Altai, Tuva und weitere Umgebung) vorkommen, nicht aber in den mehr östlichen und nördlichen Gebieten der Ostpaläarktis, wurde diese in Zentralasien und Ostasien aufgeteilt.

In den Tabellen 3 und 4 ist die Verbreitung aller 266 paläarktischen alpinen, montanen und borealen Arten zusammengefaßt, wobei auch angegeben ist, wieviele Arten in den einzelnen Gebieten endemisch sind. In Tabelle 5 ist für jedes Teilgebiet die Faunenzusammensetzung in absoluten Zahlen und in Prozenten wiedergegeben.

Folgendes geht aus den Tabellen hervor:

1. Die paläarktischen Tipuliden der montanen, alpinen und borealen Gebiete haben größtenteils entweder eine west- oder ostpaläarktische Verbreitung.

Nach den Tabellen 3 und 4 sind 108 Arten (41 %) rein westpaläarktisch und 106 Arten (40 %) rein ostpaläarktisch. Nur 52 Arten (19 %) kommen in beiden Regionen vor.

2. In der Westpaläarktis nimmt das boreale Gebiet (Nordeuropa und Nordwestsibirien) eine Sonderstellung ein, in der Ostpaläarktis gilt dies für Zentralasien.

Die westpaläarktischen Gebirge (Tabelle 5) haben jeweils mehr als 90 % Arten, die zu westpaläarktischen Artengruppen gehören, das boreale Gebiet dagegen hat überwiegend Arten, die zu ostpaläarktischen Artengruppen gehören. Gegenüber Ostasien hat im ostpaläarktischen Raum Zentralasien eine beträchtliche Anzahl Arten, die zu westpaläarktischen Artengruppen gehören. In Tabelle 6 sind Ost- und Westpaläarktis in je zwei Teilgebiete aufgeteilt (Karte 1):

la die Gebirge der Westpaläarktis,

1b das boreale Gebiet der Westpaläarktis,

- 2a Ostasien.
- 2b Zentralasien.

Für jedes dieser Gebiete ist die Faunenzusammensetzung angegeben.

Es zeigt sich, daß das boreale Gebiet der Westpaläarktis und das zentralasiatische Gebiet gegenüber den europäischen Gebirgen und Ostasien unter den mon-

tanen, alpinen und borealen Arten verhältnismäßig wenige Arten aufweisen, die in ihrer Verbreitung auf diese Gebiete beschränkt sind (15 und 24 % endemische Arten gegenüber 80 und 63 %). Schon Savtshenko (1972) stellte Entsprechendes für das Altai-Gebiet in Zentralasien fest. Das boreale Gebiet und Zentralasien haben je etwa 50 % ihrer Arten mit Ostsibirien gemeinsam (54 und 47 %) und etwa 30 % mit den Gebirgen der Westpaläarktis (31 und 29 %).

3. Fast alle westpaläarktischen Artengruppen haben Vertreter im italo-balkanischen Raum (einschließlich der Karpaten) oder sind dort mit nächstverwandten Arten in den Tiefebenen oder in den mediterranen Gebieten vertreten (Tabelle 1). Einige dieser Arten haben überdies Verwandte im iberischen Gebiet.

Ausnahmen sind:

Mediotipula aragoniensis-Gruppe: nur Pyrenäen und Kantabrisches Gebirge; steht der siebkei-Gruppe (italo-balkanisch) sehr nahe;

Vestiplex cisalpina-Gruppe: nur Alpen; vielleicht verwandt mit ostpaläarktischen Arten;

Vestiplex franzi und Vestiplex riedeliana-Gruppe: nur Alpen; stehen der montana-, der excisa- und der strobliana-Gruppe, mit Verbreitung im italo-balkanischen Raum, nahe;

Vestiplex kamchatkana: nur Ostasien, nahe der montana-, excisa- und strobliana-Gruppe;

Savtshenkia baltistanica-Gruppe: Kaukasus; die beiden angeführten Arten gehören zu einer größeren Gruppe (pagana-Gruppe) mit Reliktarten über das ganze paläarktische und afrotropische Gebiet.

4. Von den Gebirgen der Westpaläarktis sind die Alpen am reichsten an endemischen und nicht-endemischen zu westpaläarktischen Artengruppen gehörigen Arten (Tabelle 3 und 5), d. h. an Arten, die auf die Alpen beschränkt oder weiter verbreitet sind.

Verhältnismäßig viele endemische Arten finden sich auch in den westmediterranen Gebirgen, in den Pyrenäen und dem Kantabrischen Gebirge und im Kaukasus. Eine Ausnahme bilden die Apenninen auf dem italienischen Festland, von deren 10 Gebirgsarten 7 auch aus den Alpen bekannt sind (Tabelle 1) und die restlichen 3 in den Alpen durch Schwesterarten vertreten werden. Keine endemischen Arten finden sich in den Gebirgen der Balkanhalbinsel (mit Ausnahme der Südkarpaten, die drei Endemiten zählen), in den Mittelgebirgen Eifel, Ardennen und Harz, in den Gebirgen Englands und in Südfennoskandien.

Fast alle nicht-endemischen europäischen Gebirgsarten wurden nicht nur in den Alpen, sondern auch in den benachbarten europäischen Mittelgebirgen und/oder den Karpaten (vor allem den Nordkarpaten) gefunden. In den entfernteren Gebirgen findet sich nur ein beschränkter Teil dieser Arten wieder (Tabelle 1).

Tabelle 1: Westpaläarktische Arten, gehörig zu Artengruppen mit rein oder vorwiegend westpaläarktischer Verbreitung.

	b	eb.		eb.		est	pı	÷	arz	pu						
	irg	Ö		telg		≷	/Si	Jm	/H	ıgla	ien		u			
	l g	ant		Αį		ısel	ısel	קו	neu	En	pui		irie			_ ا
		×		 		<u> </u>	lbii	ın	eni	on	ska	pa	sib		ien	Ę.
	edi	ien,		len	en	ıha	ıha	sns	\rd	e v	oui	uro	est	E.	lasi	me
	St	enä	en	tra	pat	kan	kan	ıka	1/1	irg	fen	-de	Μp.	asie	tra	.da
	Westmedit. Gebirge	Pyrenäen/Kant. Geb.	Alpen	Zentraleur. Mittelgeb.	Karpaten	Balkanhalbinsel/West	Balkanhalbinsel/Süd	Kaukasus und Umg.	Eifel/Ardennen/Harz	Gebirge von England	Südfennoskandien	Nordeuropa	Nordwestsibirien	Ostasien	Zentralasien	Nordamerika
Dolichopeza																
fuscipes	A,It,K	,	x				x									
hispanica	A,Ib		Λ.				Λ									
graeca	1,,,,					x	X									
hirsuticauda								X								
nitida			x		х						х	х				
schahriari								х								
Emodotipula																
abruzzina	It															
axeli									X		X					
barbara	Α															
elbursina								X								
kavkazina								X								
obscuriventris .		X														
saginata			X	X					х							
ukrainiana					X	X	X									
ulfstrandi												X				
Lunatipula																
affinis			X	X							X	X			X	
alpina	It		X	X					X	X	X					
<u>bu</u> llata			X	X					X							
circumdata	Tr		X		X						X	X			X	
fascingulata limitata	It		X	X	X	X	X								Ų.	
			X	X	Х				X		X	X			X	
magnicauda Mediotipula			Х	X					X							
siebkei	It	х	х	х	х	x	х		x	X	x					
caucasiensis	11	Λ	^	Λ	Λ	^	Λ	x	Λ	Λ	Λ					
aragoniensis		х						Λ								
brolemanni		X														
cataloniensis		X														
galiciensis		X														

Br. Theowald & P. Oosterbroek

Tabelle 1 (Fortsetzung 1)

	Westmedit. Gebirge	Pyrenäen/Kant. Geb.	Alpen	Zentraleur. Mittelgeb.	Karpaten	Balkanhalbinsel/West	Balkanhalbinsel/Süd	Kaukasus und Umg.	Eifel/Ardennen/Harz	Gebirge von England	Südfennoskandien	Nordeuropa	Nordwestsibirien	Ostasien	Zentralasien	Nordamerika
anatoliensis								x								
mikiana			X	X	X											
stigmatella			X	X	X	X	X	X								
fulvogrisea	A															
nitidicollis	Ib															
sarajevensis		X	X		X	X	X			X						
Nephrotoma																
moravica	6			X												
sardiniensis	S															
tenuipes Pterelachisus		X	X	X	X	X	X	Х			X			X	X	
	Ih															
gredosi kaisilai .	Ib											**			77	
plitviciensis					τ,	47	37					X		X	Х	
pseudoirrorata				v	X X	X	Х		v		v					
spathifera	It		X	X	Λ				X		Х					
trichopleura	п							x								
austriaca			x		х	х		Λ								
crassiventris			X	X	X	X										
glacialis			X	Λ	^	Λ	х									
neurotica		х	X	х	х	x	X		х							
padana		^	X	1	^	7.	1		71							
pseudocrassiventris			X				X									
pseudopruinosa .			X	Х	X		**									
irregularis			X													
osellai			X													
berteii	It															
bilobata			X													
dolomitensis			X													
mayerduerii			Х													
sautteri			X													
subglacialis			X													

Tabelle 1 (Fortsetzung 2)

	Westmedit. Gebirge	Pyrenäen/Kant. Geb.	Alpen	Zentraleur. Mittelgeb.	Karpaten	Balkanhalbinsel/West	Balkanhalbinsel/Süd	Kaukasus und Umg.	Eifel/Ardennen/Harz	Gebirge von England	Südfennoskandien	Nordeuropa	Nordwestsibirien	Ostasien	Zentralasien	Nordamerika
c. cinereocincta			х	X	Х						х					
polaruralensis .			'*	**							*	х				
luridorostris			x	х	х				х	Х	х	X		х	х	
Savtshenkia																
atlas	Α															
breviantennata	lbit															
cheethami	It	X	Х	X	X		X			X						
hartigiana	K, S															
simulans	.		Ì	X	Х											
aspromontensis	It						X									
odontostyla	Tı						X	Х								
serrulifera	It	X	X	Χ,						X						
g. gimmerthali g. pteromaculata	K		Х	X	Х			X		X	Х	X				
mattheyi	K	х														
pechlaneri		Λ	x		ĺ			х								
grisescens	•		X	х	х		х	Λ	х	х	x	х			х	
goriziensis			X	Λ	X	х	Λ		Λ	Λ	Λ	^			Λ	
tulipa			X		^	21										
villeneuvii	Ib															
boreosignata												х				
corsosignata	K															
cyrnosardensis	K,S															
nielseni			х													
sardosignata	K,S															
<u>su</u> bsignata			х	X	х			Х	X							
benesignata			Х	X	х		X	Х	X		х	X		X		
eleonorae					х											
mannheimsi			Х													
persignata												X		X	х	
subnodicornis .		X	Х	X	Х				X		Х	X			х	
postposita												X			x	

192

Tabelle 1 (Fortsetzung 3)

	Westmedit. Gebirge	Pyrenäen/Kant. Geb.	Alpen	Zentraleur. Mittelgeb.	Karpaten	Balkanhalbinsel/West	Balkanhalbinsel/Süd	Kaukasus und Umg.	Eifel/Ardennen/Harz	Gebirge von England	Südfennoskandien	Nordeuropa	Nordwestsibirien	Ostasien	Zentralasien	Nordamerika
interserta convexifrons i. invenusta i. subinvenusta baltistanica		x	x	x x	X			x			X	х	х	x x	x x x	
nivalis limbata Schummelia ahrensi butzi	K		х	X	x			x x	х	х	x	х		х	х	
zernyi zonaria Vestiplex cisalpina hemapterandra		X	x x x	x x	x x				х							
saccai	It	x	x x x		X	Х	x	x				х				
sexspinosa m. montana m. carolae m. verberneae . s. strobliana		x	X X X		x x	х	х			х		x	x		x	
s. hemiptera s. pyrenaei e. excisa e. carpatica		x	х	x	x x x	Х	x					х	х			

Tabelle 2: Westpaläarktische Arten, gehörig zu Artengruppen mit vorwiegend ostpaläarktischer Verbreitung.

	Westmedit. Gebirge	Pyrenäen/Kant. Geb.	Alpen	Zentraleur. Mittelgeb.	Karpaten	Balkanhalbinsel/West	Balkanhalbinsel/Süd	Kaukasus und Umg.	Eifel/Ardennen/Harz	Gebirge von England	Südfennoskandien	Nordeuropa	Nordwestsibirien	Ostasien	Zentralasien	Nordamerika
Angarotipula tumidecornis												Х		X		
Arctotipula aleutica												v		X		X
ciliata												X	X	X		Х
salicetorum												X	X	Λ	х	
Lindnerina																
bistilata			X							X	х	X		X		
subexcisa												X	X	X	X	
Lunatipula																
trispinosa												X	X	X	X	
pararecticornis													Х	X		
recticornis			X	X							Х					
a. lucistriata			X					x							X	
Nephrotoma								А							X	
austriaca			х													
lundbecki												X	x	X	X	X
ramulifera												X		X	X	X
Prionocera																
abscondita												X	X	X		
absentiva									X							
proxima												X	X	X	Х	
setosa												X				
subturcica												X				
tjederi				X								X	X	X	X	
lannowieg												X	X	X		
lapponica mannheimsi												X	X	X	Х	
recta												х	X			
ringdahli												X	x	х	x	
serricornis												X	X	X	X	

Br. Theowald & P. Oosterbroek

Tabelle 2 (Fortsetzung)

•	Westmedit. Gebirge	Pyrenäen/Kant. Geb.	Alpen	Zentraleur. Mittelgeb.	Karpaten	Balkanhalbinsel/West	Balkanhalbinsel/Süd	Kaukasus und Umg.	Eifel/Ardennen/Harz	Gebirge von England	Südfennoskandien	Nordeuropa	Nordwestsibirien	Ostasien	Zentralasien	Nordamerika
Pterelachisus middendorffi apicispina octomaculata pseudohortensis crassicornis hirsutipes laetibasis stackelbergiana carinifrons tristriata Vestiplex			х	x	x						x	x x x	x x x x	X X X X X X X	x x x	х
arctica												x x x x x x x	x x x x	x x x x	x x x	X

194

Tabelle 3: Arten gehörig zu westpaläarktischen Artengruppen.

	Westmedit. Gebirge	Pyrenäen/Kant. Geb.	Alpen	Zentraleur. Mittelgeb.	Karpaten	Balkanhalbinsel/West	Balkanhalbinsel/Süd	Kaukasus und Umg.	Eifel/Ardennen/Harz	Gebirge von England	Südfennoskandien	Nordeuropa	Nordwestsibirien	Ostasien	Zentralasien	Nordamerika	Summe
Rein westpaläark- tische Arten endemisch nicht endem Arten mit Ver- breitung in der	17 9	7 9	18 30	1 21	3 25	<u>-</u>	<u> </u>	10 5	<u>-</u> 11	-	_ 7	3 5	_ 2				59 40
West- und der Ostpaläarktis Rein ostpaläarktische Arten endemisch	_	2	11	9	10	1	3	4	6	3	10	12	1	7	15	_	17
nicht endem Summe		_ 18	_ 59	<u></u>	38	_ 15	_ 19	_ 19	_ 17	_ 10	_ 17	_ 20	3	1 11	1 1 17		1 121

Tabelle 4: Arten gehörig zu ostpaläarktischen Artengruppen.

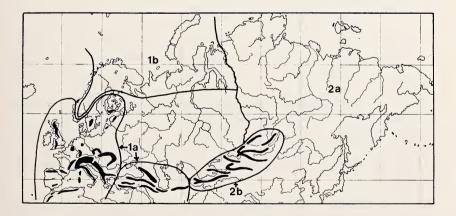
	Westmedit. Gebirge	Pyrenäen/Kant. Geb.	Alpen	Zentraleur. Mittelgeb.	Karpaten	Balkanhalbinsel/West	Balkanhalbinsel/Süd	Kaukasus und Umg.	Eifel/Ardennen/Harz	Gebirge von England	Südfennoskandien	Nordeuropa	Nordwestsibirien	Ostasien	Zentralasien	Nordamerika	Summe
Rein ostpaläark- tische Arten endemisch nicht endem Arten mit Ver- breitung in der West- und der	_	Ξ	_	=	_	_	_	=		_	_			80	13 8		93
Ostpaläarktis Rein westpaläarktische Arten	_	_	3	2	1	_	_	1	-	1	2	25	26	32	19	6	35
endemisch nicht endem Summe	- - -	<u>-</u>	1 1 5	_ 1 3	<u>-</u> 1	_	<u>-</u>	_ _ 1	1 - 1	_ _ 1		5 - 30	1 - 27	_ 120	<u>-</u>	<u>-</u>	8 1 145

Tabelle 5: Faunenzusammensetzung.

	Westmedit. Gebirge	Pyrenäen/Kant. Geb.	Alpen	Zentraleur. Mittelgeb.	Karpaten	Balkanhalbinsel/West	Balkanhalbinsel/Süd	Kaukasus und Umg.	Eifel/Ardennen/Harz	Gebirge von England	Südfennoskandien	Nordeuropa	Nordwestsibirien	Ostasien	Zentralasien	Nordamerika	Summe
Zu westpaläark- tischen Arten- gruppen gehörige Arten: endemisch,																	
absolut	17 65	7 39	18 28	1	3 8	 -	_	10 50	<u>-</u>	_	_	3 6	_	3 2	1 2	_	63 24
nicht end., absolut % Summe,	9 35	11 61		30 88	35 90	15 100	19 100	9 45	17 94	10 91	17 85	17 34	3 10	8 6	17 29		58 22
absolut % Zu ostpaläark-	26 100	18 100	1	31 91	38 98	15 100	19 100		17 94	10 91	17 85	20 40	3 10	11 8	18 31	_	121 46
tischen Arten- gruppen gehörige Arten:		ı															
endemisch, absolut	_ _	_	1 2	Ξ	_	_ _	_	_	1 6	=	_	5 10	1 3	80 61	13 22		101 38
nicht end., absolut	_ _	_	4 6	3	1 2	_	=	1 5	_	1 9	3 15	25 50	26 87	40 31	27 47	6 100	44 16
Summe, absolut	_		5 8	3	1 2	_	_	1 5	1 6	1 9	3 15	30 60	27 90	120 92		6 100	145 54

Tabelle 6: Faunenzusammensetzung von vier Teilgebieten der Paläarktis.

		pal. Arten hörige Art		-	oal. Arteng hörige Art		Summe
	endemisch	nicht endemisch	Summe	endemisch	nicht endemisch	Summe	
1a Gebirge der Westpaläarktis	91 78 %	16 14 %	107 92 %	3 2 %	7 6 %	10 8 %	117
1 b Boreales Gebiet der Westpalä- arktis	3 5 %	18 31 %	21 36 %	6 10 %	31 54 %	37 64 %	58
2a Ostasien	3 2 %	8 6 %	11 8 %	80 61 %	40 31 %	120 92 %	131
2 b Zentralasien	1 2 %	17 29 %	18 31 %	13 22 %	27 47 %	40 69 %	58



Karte 1: Die Teilgebiete der Paläarktis: das westpaläarktische Gebiet mit 1a den Gebirgen (unterteilt in die Gebirge Europas und den Kaukasus mit benachbarten Gebirgen) und 1b dem borealen Gebiet; das ostpaläarktische Gebiet mit 2a Ostasien und 2b den zentralasiatischen Gebirgen.

198

Heutige Areale

Aus den Tabellen ging hervor, daß die paläarktische Region für die montanen, alpinen und borealen Tipuliden in vier Teilgebieten aufzuteilen ist: die Westpaläarktis mit den Gebirgen und dem borealen Gebiet und die Ostpaläarktis mit Zentral- und Ostasien (Karte 1). In den Rahmen dieser Arbeit fallen nur die beiden Großareale der Westpaläarktis. Da aber in Zentralasien so viele Arten vorkommen, die zu westpaläarktischen Artengruppen gehören, soll auch dieses Gebiet mitberücksichtigt werden.

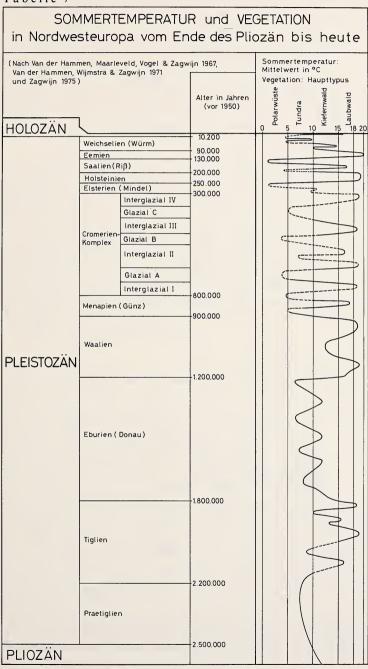
Die Tipulidenfaunen der West- und der Ostpaläarktis

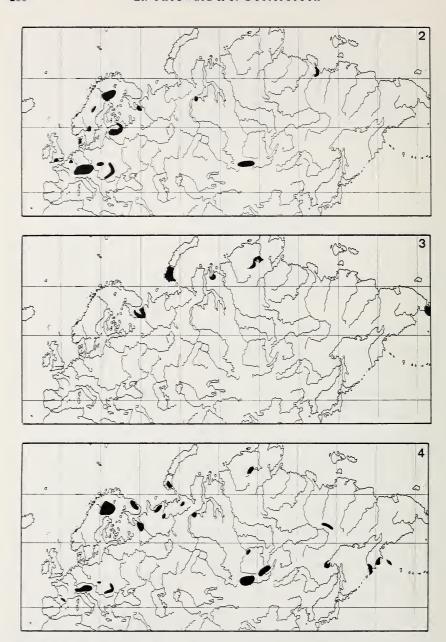
Ein Unterschied zwischen der west- und ostpaläaktischen Tipulidenfauna wurde bereits in unserer Arbeit über die Tipuliden der europäischen Tiefebene (Theowald & Oosterbroek 1983) erwähnt. Auch für die Tipuliden der montanen, alpinen und borealen Gebiete gibt es einen solchen Unterschied, wie aus den Tabellen hervorgeht. Die gesonderte Entwicklung der beiden Faunen begann wahrscheinlich erst im Pleistozän.

In der ersten Hälfte des Tertiärs hatte Eurasien eine tropische bis subtropische Vegetation von gleichmäßig über dieses Gebiet verbreiteten Arten, wie anhand von Fossilien festgestellt werden konnte. Offenbar gab es damals in diesem Gebiet auch eine ziemlich einheitliche Tipulidenfauna. Von dieser beschrieben Alexander (1931) eingehend 16 Arten aus dem Bernstein (Oligozän) und Cockerell (1921) sowie Cockerell & Haines (1921 a, 1921 b) die Flügel von 5 auf der Insel Wight fossil gefundenen Taxa, ebenfalls aus dem Oligozän. Von diesen 21 Arten gehören drei zu Gattungen, die heute nur auf der Südhemisphäre vorkommen (Megistocera, Holorusia und Macromastix), und 17 stehen Gattungen am nächsten, die heute ebenfalls auf die Südhemisphäre beschränkt sind. Nur eine, Tipula scudderiana Alexander, ähnelt Arten, die auch heute auf der Nordhemisphäre verbreitet sind, und wohl den Arten der Untergattung Tipula (Lindnering), einer Gruppe mit Reliktverbreitung im holarktischen Raum. Wahrscheinlich ist diese frühtertiäre Tipulidenfauna der Nordhemisphäre in der zweiten Hälfte des Tertiärs, als das Klima sich stark veränderte, größtenteils ausgestorben und hat sich aus ihren Resten in der zweiten Hälfte des Tertiärs und im Pleistozän eine neue, dem gemäßigten und kühleren Klima angepaßte Fauna entwickelt.

Vor allem auf Grund palynologischer Untersuchungen sind Klima und Vegetationsgeschichte der zweiten Hälfte des Tertiärs und des Pleistozäns recht gut bekannt (Lindroth 1960; Van der Hammen, Maarleveld, Vogel & Zagwijn 1967; Frenzel 1968; Van der Hammen, Wijmstra & Zagwijn 1971; Adams 1981). Am Ende des Tertiärs war der holarktische Laubwald endgültig in ein europäisches, ein ostasiatisches und ein nordamerikanisches Waldgebiet auseinandergefallen.

Tabelle 7





Karte 2: Verbreitung von *T. (Pterelachisus) luridorostris* Schummel. Karte 3: Verbreitung von *T. (Yamatotipula) lionota* Holmgren. Karte 4: Verbreitung von *T. (Savtshenkia) invenusta* Riedel (in den zentraleuropäischen Gebirgen die Unterart *subinvenusta* Slipka).

Zwischen dem europäischen und dem ostasiatischen entwickelte sich in Westsibirien ein trockenes Steppengebiet, das in den Kaltzeiten der zweiten Hälfte des Pleistozäns (Tabelle 7) oftmals ganz durch das Wasser des stark vergrößerten Kaspischen Meeres und von Eisstauseen bedeckt war, während sich im Norden Polarwüsten und Eiskappen anschlossen. Das europäische und das ostasiatische Gebiet waren damit während längerer Zeiten im Pleistozän durch ein Gebiet getrennt, das für Tipuliden völlig ungeeignet war. Nur während kürzerer Zeiträume bestand ein Koniferen- oder Mischwaldgürtel zwischen Nordkarpaten und Baikalsee oder ein geschlossener Tundra- und Taigagürtel im Norden von Eurasien.

Es ist verständlich, daß sich unter diesen Umständen bei den sich nur langsam ausbreitenden Tipuliden eine west- und eine ostpaläarktische Fauna entwickeln konnte. Einige der neuen, an das gemäßigte Klima angepaßten Gattungen und Untergattungen haben sich wohl früh, vielleicht in der zweiten Hälfte des Tertiärs oder am Anfang des Pleistozäns, als die westsibirische Barriere noch wenig wirksam war, über das ganze paläarktische Gebiet ausbreiten können und sich später in ost- und westpaläarktische Artengruppen differenziert, z. B. Pterelachisus und Vestiplex. Anderen Gattungen und Untergattungen ist dies weniger oder nicht gelungen, und sie haben jetzt vorwiegend oder rein west- (savtshenkia, Mediotipula) oder ostpaläarktische Verbreitung (Angarotipula, Arctotipula, Bellardina, Prionocera). Von ihnen konnten nur einzelne Arten sich in das benachbarte Gebiet ausbreiten.

Die Tipulidenfauna des borealen Gebietes der Westpaläarktis (Karte 5-7)

Das boreale Gebiet der Westpaläarktis (Nordeuropa und Nordwestsibirien) zählt 58 Arten, die den hier bearbeiteten Gruppen zuzurechnen sind: 21 gehören zu westpaläarktischen Artengruppen (darunter drei Endemiten für das boreale Gebiet) und 37 zu ostpaläarktischen Artengruppen (darunter 6 Endemiten). Die wenigen endemischen Arten sind ihren Schwesterarten noch sehr ähnlich und haben sich daher wohl erst in jüngster Vergangenheit differenziert.

Im Saalien (Tabelle 7) war das ganze Tundrengebiet von Nordeurasien fast völlig vereist, und es gab nur noch im äußersten Osten von Asien einige eisfreie Tundren und alpine Gebiete. Südlich der Eisdecke gab es fast nur trockene Kältesteppen. Nach dem Saalien bestand für kürzere Zeit ein zusammenhängendes Tundrengebiet, das aber in der Eemwarmzeit wieder fast restlos verschwand. Tundrenreste fanden sich damals nur in den Gebirgen von Skandinavien, auf Nowaja Semlja und in Ostasien. Am Ende des Eemien breitete die Tundra sich wieder über ganz Nordeurasien aus, wurde aber im Weichselien erneut durch Eiskappen und trockene Kältewüsten geteilt. Es resultierten drei fast völlig isolierte Tundrengebiete: ein kleineres in Frankreich nördlich der Pyrenäen bis nach Südengland, ein größeres in Nordrußland und Nordwestsibirien zwischen dem

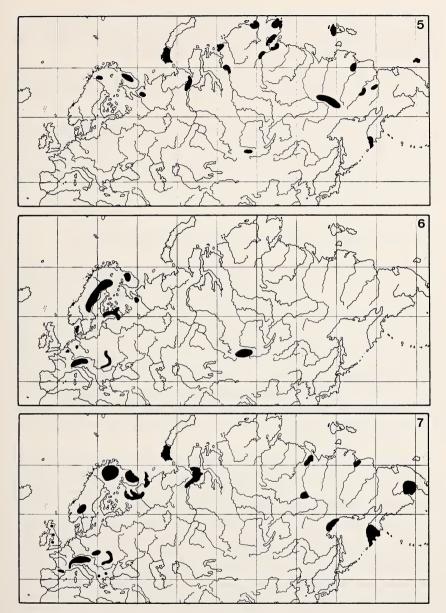
Weißen Meer und dem Jenissei, das aber durch die Eisdecke des Ural teilweise durchschnitten wurde, und ein drittes in Ostasien, östlich vom Fluß Anabar. Nach der Weichselzeit verschwand das französische Tundrengebiet, und heute bildet die Tundra in der borealen Zone Eurasiens wieder einen weitgehend geschlossenen Gürtel. Die Fläche zwischen den europäischen Gebirgen und den borealen Eiskappen war im Saalien und im Weichselien größtenteils trockene Kältesteppe, vor allem in der Weichselzeit gab es dort aber noch mehrere kleine feuchte Tundrenflächen. Die wiederholte Unterbrechung des Tundrengürtels hat bei Pflanzen die Artbildung stark gefördert (Frenzel 1968).

Da das boreale Gebiet der Westpaläarktis im Saalien bis weit nach Osten und Süden ganz vereist war, können die heutigen Tipulidenarten dieses Gebietes sich erst nach dieser Kaltzeit dort niedergelassen haben. Die mehrfachen Veränderungen in der Lage der Tundra seit dem Saalien machten es möglich, daß Arten aus den europäischen Gebirgen sich in das boreale Gebiet Europas und sogar bis in dasjenige Ostasiens ausbreiten konnten, und umgekehrt, daß ostasiatische Arten bis nach Europa vordrangen. Auf ihrem Weg im Norden Eurasiens fanden diese Arten zeitweilig einen geschlossenen Tundrengürtel vor, was ihre Ausbreitung erleichterte. Vor allem viele ostasiatische Arten sind daher bis Nordskandinavien verbreitet. Zwischen den mitteleuropäischen Gebirgen und dem borealen Gebiet gab es aber meistens nur ein Mosaik von Kältesteppen und kleinen Tundrenflächen, was die Ausbreitung nach Norden erschwerte. Deshalb sind weniger europäische Arten in das boreale Gebiet gelangt und viele von ihnen nur bis Nordskandinavien und auf die Kola-Halbinsel. Die periodischen Unterbrechungen des Tundrengebietes förderten die Artbildung, und mehrere Arten spalteten sich in Unterarten oder Schwesterarten auf, die auch heute noch geographisch getrennt sind. Ein interessantes Beispiel ist Vestiplex montana (Karte 7) mit der Nominatunterart in den mitteleuropäischen Gebirgen und in England, der Unterart verberneae in Nordeuropa und Nordwestsibirien und der Unterarte excisoides jenseits des Jenissei. Savtshenkia cinereocincta hat die Nominatunterart in den europäischen Gebirgen und überdies in Nordeuropa und Nordwestsibirien und ist jenseits des Jenissei in Ostasien mit der Unterart mesacantha vertreten. Die in den europäischen Gebirgen und in Südfennoskandien vorkommende Lunatipula recticornis ist die Schwesterart der in Nordwestsibirien und Ostasien verbreiteten pararecticornis. In den Tabellen 1 und 2 finden sich weitere Beispiele.

Auf den Karten 5-7 sind die drei häufigsten Verbreitungstypen borealer westpaläarktischer Tipuliden anhand von Beispielen dargestellt:

1. das boreale Gebiet der Westpaläarktis und Ostasien (oftmals auch Zentralasien): 31 Arten, 54 % der zugehörigen Arten, meist zu ostpaläarktischen Artengruppen gehörig; Beispiel *Prionocera lapponica* (Karte 5);

Zoogeographie westpaläarktischer Tipuliden



Karte 5: Verbreitung von Prionocera lapponica Tjeder.

Karte 6: Verbreitung von *T. (Lunatipula) limitata* Schummel.

Karte 7: Verbreitung von *T. (Vestiplex) montana* Curtis (in den zentraleuropäischen und britischen Gebirgen die Unterart *montana* Curtis; im borealen Gebiet der Westpalaearktis die Unterart *verberneae* Mannheims & Theowald; in Ostasien die Unterart *excisoides* Alexander).

- 2. das boreale Gebiet der Westpaläarktis und die Gebirge von Mitteleuropa (oftmals auch Zentralasiens): 10 Arten, 17 %, ausnahmslos zu westpaläarktischen Artengruppen gehörig; Beispiel *Lunatipula limitata* (Karte 6);
- 3. Endemiten für das boreale Gebiet der Westpaläarktis: 10 Arten oder 17 %, 4 zu west- und 6 zu ostpaläarktischen Artengruppen gehörig; Beispiel *Vestiplex montana* (Karte 7).

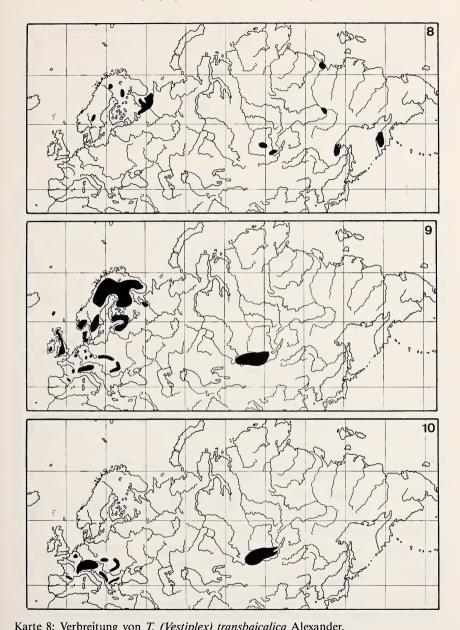
Die 7 restlichen Arten (12 %) können entweder auf einen der oben genannten Verbreitungstypen zurückgeführt werden (z. B. *Pterelachisus luridorostris*, Karte 2, eine ursprünglich westpaläarktische Gebirgsart, die sich im borealen Gebiet bis jenseits des Jenissei ausgebreitet hat; vgl. mit Karte 6), oder ihre Verbreitung ist ungenügend bekannt.

Die Tipulidenfauna der zentralasiatischen Gebirge (Karte 8-10)

Die Faunenzusammensetzung der Gebirgsarten in Zentralasien ist fast identisch mit der des borealen Gebietes der Westpaläarktis. Beide zählen 58 in Betracht kommende Arten. Das zentralasiatische Gebiet hat 18 (gegen 21) Arten, die westpaläarktischen Artengruppen angehören, darunter eine (gegen 3) endemische, und 40 (gegen 37) Arten, die ostpaläarktischen Artengruppen zuzurechnen sind, darunter 13 (gegen 6) endemische (Tabelle 6). Auch hier sind die Endemiten ihren Schwesterarten noch sehr ähnlich und haben sich demnach wohl erst in jüngster Vergangenheit differenziert. Auffallend sind die verhältnismäßig vielen Endemiten aus ostpaläarktischen Artengruppen. Nach Gorodkov (1977) ist das ostasiatische Gebiet aber viel weniger untersucht als das zentralasiatische. Es ist deshalb wahrscheinlich, daß mehrere dieser Endemiten in Zukunft auch in Ostasien gefunden werden.

Im Saalien waren die zentralasiatischen Gebirge größtenteils vergletschert und von ausgedehnten trockenen Kältesteppen umgeben. Als Lebensraum für Tipuliden waren sie damals ungeeignet. Wahrscheinlich haben dort keine Arten die Klimabedingungen des Hochsaalien überstanden, zumal dort bislang nur montane Arten gefunden wurden, dagegen keine, die hochalpinen Bedingungen angepaßt sind. Auch in der Weichselzeit gab es eine Vergletscherung; diese war aber weniger ausgedehnt, und die Gebirge waren damals von feuchten Tundrengebieten umgeben. Nach dem Saalien war das zentralasiatische Gebirgsland wohl immer mehr oder weniger als Lebensraum für Tipuliden geeignet, und von dieser Zeit an haben sich wohl Arten aus den umliegenden Gebieten dorthin ausgebreitet.

Für diese Arbeit sind vor allem die 18 zu westpaläarktischen Artengruppen gehörenden Arten interessant, die in Europa und in den zentralasiatischen Gebirgen verbreitet sind. Nur eine davon entwickelte sich zu einer endemischen Art, *Pterelachisus tshernovskii* (Karte 10), die den europäischen Arten der *austriaca*-



Karte 8: Verbreitung von *T. (Vestiplex) transbaicalica* Alexander. Karte 9: Verbreitung von *T. (Savtshenkia) subnodicornis* Zetterstedt. Karte 10: Verbreitung der *T. (Pterelachisus) austriaca*-Gruppe (die zentraleuropäischen Arten (Tabelle 1) kommen in mehreren Gebirgen sympatrisch vor, bevorzugen dort aber jeweils verschiedene Biotope; in den zentralasiatischen Gebirgen *tshernovskii* Savtshenko).

Gruppe am nächsten verwandt und noch sehr ähnlich ist. Dies deutet darauf hin, daß die 18 Arten sich erst in jüngster Zeit von Europa bis nach Zentralasien ausgebreitet haben.

Der Gedanke liegt nahe, daß die Ausbreitung über die Gebirge der Türkei, des Iran und Afghanistans erfolgt sein könne (Karte 1). In diesen Gebieten wurde aber bisher keine der 18 Arten nachgewiesen, obwohl von dort mehr als 125 Arten bekannt geworden sind. Nur im weiter nördlich gelegenen Kaukasus finden sich drei dieser Arten. Eine Ausbreitung auf dem Weg über die genannten Gebirge ist demnach unwahrscheinlich.

Drei Arten haben möglicherweise den Weg durch die Tundren- und Taigagebiete von Nordeurasien benutzt und sich von Ostasien weiter bis nach Zentralasien ausgebreitet. Es sind dies *Pterelachisus kaisilai*, *Savtshenkia persignata* und *S. invenusta invenusta* (Karte 4). Diese Arten kommen unverändert in Nordeurasien, Ostasien und Zentralasien vor und haben ihr Schwestertaxon in den mitteleuropäischen Gebirgen. Vielleicht trifft dieser Ausbreitungstyp auch auf *Savtshenkia postposita* zu, die aber nur von etwa vier Fundorten in Nordeuropa und einem in Zentralasien bekannt ist. Die übrigen 14 Arten sind nicht von Ostasien oder nicht einmal von Nordeurasien bekannt und können diesen Ausbreitungsweg nicht benutzt haben.

Die Arten mit Verbreitung in Europa und den Gebirgen von Zentralasien sind fast ausnahmslos an Torfmoore und Nadelwälder gebunden. Nach dem Saalien reichte mehrmals für kürzere Zeit ein derartiger Vegetationsgürtel von den Nordkarpaten bis in die zentralasiatischen Gebirge. Zeitweilig dehnte sich dieser Gürtel in Europa von den Nordkarpaten bis zu den baltischen Staaten aus. Wahrscheinlich sind die übrigen 14 Arten, vielleicht auch Savtshenkia postposita, auf diesem Wege nach Zentralasien gelangt.

Auf den Karten 8—10 sind die drei häufigsten Verbreitungstypen der zentralasiatischen Arten anhand von Beispielen dargestellt:

- 1. Zentral- und Ostasien (oftmals auch das boreale Gebiet der Westpaläarktis): 26 Arten, 45 % der zugehörigen Arten, fast ausnahmslos zu ostpaläarktischen Artengruppen gehörend; Beispiel *Vestiplex transbaicalica* (Karte 8);
- 2. Zentralasien und die europäischen Gebirge (oftmals auch Nordeuropa): 11 Arten, 19 %, fast alle zu westpaläarktischen Artengruppen gehörig; Beispiel Savtshenkia subnodicornis (Karte 9);
- 3. Endemiten für Zentralasien: 14 Arten oder 24 %, fast alle zu ostpaläarktischen Artengruppen gehörig; Beispiel *Savtshenkia austriaca*-Gruppe mit *tsher-novskii* in Zentralasien (Karte 10).

Die restlichen 7 Arten (12 %) folgen entweder mit geringen Abwandlungen den beiden ersten Verbreitungstypen (vgl. Karte 2, *Pterelachisus luridorostris*, mit Karte 9), oder ihre Verbreitung ist noch ungenügend bekannt.

207

Die Tipulidenfauna der westpaläarktischen Gebirge (Karte 11-13)

Von den 117 montanen und alpinen Tipuliden der westpaläarktischen Gebirge sind 94 Arten (80 %) in ihrer Verbreitung auf diese Gebirge beschränkt, davon gehören nur 3 zu ostpaläarktischen Artengruppen. Die übrigen 23 Arten (20 %) sind weiter verbreitet und kommen auch in den borealen Gebieten der Westpaläarktis und/oder in Zentralasien vor (Tabelle 6). Im Gegensatz zu den beiden letztgenannten Gebieten haben somit die Gebirge der Westpaläarktis eine für sie charakteristische Tipulidenfauna.

Im Saalien waren diese Gebirge fast vollständig vergletschert oder mit trockenen Kältesteppen bedeckt, und vor allem während des Hochglazials dieser Zeit gab es in Mittel- und Westeuropa kaum noch Reste von unvereisten feuchteren Tundren. Auch die Iberische Halbinsel war damals wahrscheinlich fast vollständig von trockener Kältesteppe bedeckt. Nur in Nordafrika, im italo-balkanischen Gebiet und in Transkaukasien gab es noch Lebensräume, die für Tipuliden geeignet waren. Während der Weichselzeit bestanden dagegen in Mittel- und Westeuropa einige größere und mehrere kleinere Tundrengebiete, ein größeres reichte von den Pyrenäen bis nach Südengland. Die Pyrenäen und die Karpaten waren damals viel weniger vergletschert, und die Südund Ostalpen waren größtenteils eisfrei.

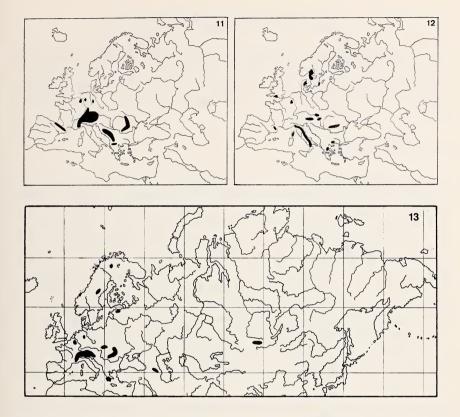
Heute gibt es eine Reihe Artengruppen und Untergattungen, die nur oder vorwiegend in den Gebirgen und borealen Gebieten der Westpaläarktis vorkommen. Dies macht es wahrscheinlich, daß in Europa auch schon vor der Saalezeit eine derartige Fauna existierte. Die stenöken Arten dieser Fauna sind im Saalien sicher ausgestorben, die euryöken haben sich wohl wenigstens zum Teil in Refugien halten können. Als Refugium kommt vor allem das italo-balkanische Gebiet in Betracht, wo jetzt fast alle Gruppen von Gebirgsarten Vertreter oder nahe Verwandte haben. Von dort haben sie sich nach dem Saalien wieder über Europa ausgebreitet. In der Weichselzeit sind wahrscheinlich wieder eine Anzahl neu differenzierter, stenöker Arten ausgestorben, während sich wieder die euryöken in geeigneten Gebieten haben halten können.

Nach dem Saalien hat das Klima in Europa sich mehrmals verändert. Es gab kältere und wärmere, trockenere und feuchtere Zeiten. Mit diesen Klimaschwankungen änderte sich auch die Hauptvegetation über größere Teile Europas. Heute bildet der sommergrüne Laub- und Mischwald die Hauptvegetation. Obwohl er an vielen Stellen durch die Landwirtschaft verdrängt wurde, ist er noch über das ganze Gebiet in Resten erhalten. Die an diese Vegetationsform gebundenen Tipuliden haben jetzt eine weite und ziemlich geschlossene Verbreitung (Theowald & Oosterbroek 1983). Mit der Ausbreitung der Viehzucht haben in den letzten Jahrhunderten die an Wiesen gebundenen Tipuliden eine weitere Verbreitung bekommen als in früheren Zeiten. Am Ende der Saale- und Weichselzeit gab es über größere Teile Europas weder Laub- und

Mischwald noch Wiesen, sondern feuchte Tundren und Schmelwasserbäche. Damals waren die an diese Vegetation gebundenen Tipuliden weit verbreitet. z. B. die Emodotipula-Arten (kalte Bäche) und die Arten der Vestiplex excisaund V. montana-Gruppe (Tundra). Sie konnten sich weit nach Norden ausbreiten, sind heute aber auf die hochalpinen Lagen der europäischen Gebirge und zum Teil auch auf die hochnordischen Tundren zurückgedrängt. Es gab auch Zeiten, zu denen der Koniferenwald weit verbreitet war. In solchen Zeiten konnten z. B. die an Nadelwald gebundenen Arten der Pterelachisus gredosi-Gruppe sich ausbreiten. Heute findet sich Nadelwald hauptsächlich noch in den Gebirgen, und die Tipuliden dieses Waldtyps sind in die Gebirge zurückgedrängt worden. Ähnliches gilt für die oligotrophen Hochmoore, wo Arten wie Savtshenkia gimmerthali, grisescens und limbata leben. Auch sie wurden größtenteils in die Gebirge zurückgedrängt. Die europäische Gebirgsfauna ist daher wenig einheitlich. Sie setzt sich aus Artengruppen zusammen, von denen jede ihren charakteristischen Biotop hat, und die nur darin übereinstimmen, daß ihre Lebensräume heute in den Gebirgen zusammengedrängt sind.

Viele Gebirgsarten konnten sich nach dem Saalien mehrmals ausbreiten und wurden auch mehrmals in voneinander isolierte Gebirge zurückgedrängt. Das hat sicher die Artbildung gefördert, und viele Gebirgsarten gehören zu Gruppen einander nahe verwandter Arten. Einige Schwesterartenpaare kommen sympatrisch vor, z. B. Mediotipula stigmatella und mikiana, Schummelia zernyi und zonaria. Solche Arten haben sich wohl schon früh differenziert und konnten sich nachträglich wieder ausbreiten. Andere Arten, z. B. die von Emodotipula (Karte 17), haben allopatrische Verbreitung. Sie haben sich wohl erst spät differenziert und sich seither nicht wieder ausgebreitet.

Die Tatsache, daß die heute in den Gebirgen lebenden Tipuliden sich mehrmals ausbreiten konnten und mehrmals in isolierte Gebirge zurückgedrängt wurden, ist sicher die wichtigste Ursache dafür, daß es in Europa heute so viele Gebirgsarten gibt. Die ursprüngliche Gebirgsfauna wurde aber auch auf andere Weise artenreicher. In Tabelle 1 sind 7 Lunatipula-Arten aufgeführt, deren jede zu einer anderen Artengruppe mit hauptsächlich mediterraner Verbreitung gehört. Dies deutet darauf hin, daß einige Lunatipula-Arten sich an die Gebirgsbedingungen angepaßt und sich mit weiteren Gebirgsarten über die europäischen Gebirge ausgebreitet haben. In Tabelle 2 sind 10 zu ostpaläarktischen Artengruppen gehörige Arten genannt, die jetzt in den europäischen Gebirgen vorkommen. Die meisten haben sich wohl von Ostasien durch die nördlichen Tundren- und Taigagebiete nach Nordeuropa und von dort bis in die Gebirge ausgebreitet. Für die beiden Unterarten von Lunatipula adusta (Karte 20) und für Pterelachisus laetibasis ist dies weniger wahrscheinlich. Die beiden erstgenannten Taxa haben ihre Hauptverbreitung in Zentralasien und sind weiter nördlich unbekannt. Sie sind sicher auf einem südlicheren Weg nach Europa gelangt, vielleicht sogar durch die südlichen Steppengebiete (sie sind fast mediterrane Unterarten). Pterelachisus laetibasis ist aus den europäi-



Karte 11: Verbreitung von T. (Pterelachisus) neurotica Mannheims.

Karte 12: Verbreitung von T. (Mediotipula) siebkei Zetterstedt.

Karte 13: Verbreitung von T. (Savtshenkia) benesignata Mannheims.

schen Gebirgen nur von einem Fundort in der Tschechoslowakei bekannt. Möglicherweise ist diese Art über den Nadelwaldgürtel, der sich zeitweilig von Zentralasien bis zu den Karpaten erstreckte, nach Europa gelangt.

Auf den Karten 11—13 sind die wichtigsten Verbreitungstypen der westpaläarktischen Gebirgsarten anhand von Beispielen dargestellt:

- 1. nur einer oder mehrere der europäischen Gebirgskomplexe: 94 Arten oder 80 %, fast alle zu westpaläarktischen Artengruppen gehörig; Beispiele *Pterelachisus neurotica* (Karte 11) und *Mediotipula siebkei* (Karte 12);
- 2. bis in das boreale Gebiet und/oder bis Zentralasien verbreitet: 23 Arten oder 20 %, fast alle zu westpaläarktischen Artengruppen gehörig; Beispiel Savtshenkia benesignata (Karte 13).

Disjunktionen und isolierte Vorkommen

Heute sind die montanen, alpinen und borealen Tipuliden in die Gebirge und die borealen Gebiete zurückgedrängt und weisen damit in ihrer Verbreitung verschiedenartige Disjunktionen und isolierte Vorkommen auf. Diese sind aus den Verbreitungskarten ersichtlich und sollen hier kurz zusammengefaßt werden.

Die Nord-Süd-Disjunktion

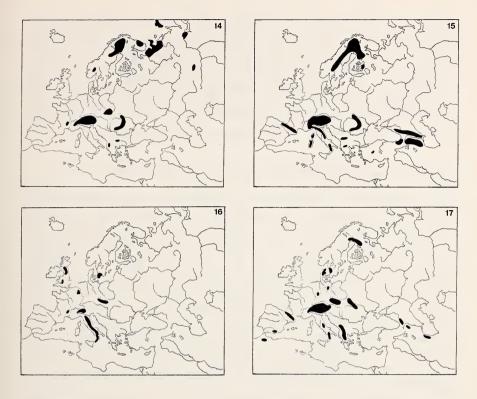
Die Arten, die gleichzeitig in den europäischen Gebirgen und in den borealen Gebieten vorkommen, zeigen mehr oder weniger deutlich eine Nord-Süd-Disjunktion, auch bekannt als arcto-alpine, boreo-alpine oder boreo-montane Verbreitung. Am deutlichsten ist diese Disjunktion bei Arten, die in den Gebirgen nur oberhalb der Baumgrenze in der hochalpinen Stufe leben, z. B. Vestiplex excisa (Karte 14) und V. montana (Karte 7). Sie ist aber auch bei Vestiplex pallidicosta deutlich (Karte 15), einer Art, die wahrscheinlich Nadelwälder bevorzugt und von der unklar ist, weshalb sie in den zentraleuropäischen Mittelgebirgen und in Eifel, Ardennen und Harz fehlt. Viel weniger deutlich ist die Nord-Süd-Disjunktion im allgemeinen bei Arten, die Hochmoore bevorzugen, z. B. Savtshenkia subnodicornis (Karte 9), S. grisescens und S. limbata. Die meisten Arten mit Nord-Süd-Disjunktion gehören zu westpaläarktischen Artengruppen; eine Ausnahme ist Lindnerina bistilata (Karte 18), die wohl aus Ostasien stammt.

Die West-Ost-Disjunktion

Eine Reihe von Arten findet sich in den europäischen und den zentralasiatischen Gebirgen und fehlt im dazwischen liegenden Gebiet. Damit ist eine West-Ost-Disjunktion gegeben. Fast alle diese Arten weisen gleichzeitig eine Nord-Süd-Disjunktion auf. Eine Ausnahme bildet beispielsweise *Vestiplex strobliana* (Karte 19), die in Nordeuropa fehlt. Die beiden Unterarten von *Lunatipula adusta* (Karte 20) ausgenommen, gehören alle Arten mit dieser Disjunktion zu westpaläarktischen Artengruppen. Diese auffallende Disjunktion wurde für *Nephrotoma*-Arten bereits erwähnt (Oosterbroek, Schuckard & Theowald 1976) und in Verbreitungskarten wiedergegeben (Oosterbroek 1978, 1979a, 1979b, 1979c) und wurde auch für eine Reihe Flachland-Tipuliden festgestellt (Theowald & Oosterbroek 1983).

Die isolierte Lage der Britischen Inseln

Die britischen Gebirge sind durch die westeuropäischen Tiefebenen und seit mindestens 6000 Jahren auch durch Wasser von den Gebirgen des europäi-



Karte 14: Verbreitung von *T. (Vestiplex) excisa* Schummel (in den Karpaten die Unterart *carpatica* Erhan & Theowald).

Karte 15: Verbreitung von *T. (Vestiplex) pallidicosta* Pierre (im Kaukasus die Unterart *pullata* Savtshenko).

Karte 16: Verbreitung von T. (Lunatipula) alpina Loew.

Karte 17: Verbreitung der westpalaearktischen *T. (Emodotipula)*-Arten (für die zugehörigen Arten siehe Tabelle 1; von der Sierra Nevada (Südspanien) sind nur Larven einer *Emodotipula*-Art bekannt).

schen Festlandes getrennt. Im Weichselien waren die Britischen Inseln größtenteils vereist, von Südengland bis zu den Pyrenäen erstreckte sich aber ein Tundrengebiet. Es ist nur wenigen Arten gelungen, sich vom Festland bis zu den britischen Gebirgen auszubreiten (Tabelle 1 und 2: insgesamt 11 Arten). Die meisten dieser Arten sind an Moosvegetation gebunden, die vom Anfang des Holozäns bis zur Entstehung der Straße von Calais in Europa weit verbreitet war. Vestiplex montana (Karte 7), die in den europäischen Gebirgen nur oberhalb der Baumgrenze vorkommt, hat sich wohl in der Weichselzeit in der westeuropäischen Tundra ausgebreitet und ist schon damals nach England

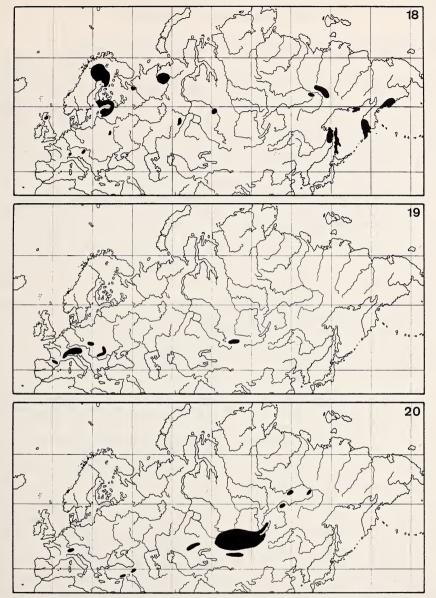
212

gelangt, wo sie sich bis heute in einigen ziemlich niedrigen Gebirgen mit rauhem Klima hat halten können. Kurz vor dem Entstehen der Straße von Calais drang der Buchenwald nach England vor. Lunatipula alpina (Karte 16) ist anscheinend an diesen Wald gebunden und hat sich vermutlich mit ihm nach England ausgebreitet. Lindnerina bistilata (Karte 18), die einzige Art aus einer ostpaläarktischen Artengruppe, ist wahrscheinlich an Nadelwälder gebunden und ist nur von einem Fundort im Norden Schottlands bekannt. Es ist unklar, auf welche Weise diese Art auf die Britischen Inseln gelangt ist.

Die isolierte Lage des Kaukasus und der umgebenden Gebirge

Unter "Kaukasus und Umgebung" sind in dieser Arbeit die folgenden Gebirgsregionen zusammengefaßt: der Kaukasus, Transkaukasien (mit Georgien, Armenien und Azerbeidian), die asiatische Türkei, Iran und Afghanistan. Die meisten der in den Tabellen 1 und 2 angeführten Arten sind nur vom Kaukasus und von Transkaukasien bekannt. In der Türkei findet sich nur der Endemit Mediotipula anatoliensis (Westtürkei), nächstverwandt mit der europäischen mikiana. Im Iran finden sich der Endemit Dolichopeza schahriari, nächstverwandt mit hirsuticauda von Kaukasus und Transkaukasien, der Endemit Emodotipula elbursina, wahrscheinlich mit kavkazina vom Kaukasus am nächsten verwandt, und Savtshenkia pechlaneri, die heute von einigen Fundorten in den Ostalpen und vom Iran bekannt ist. Die drei genannten Arten des Iran sind alle nur im Elbursgebirge gefunden worden, das an Transkaukasien grenzt. Von Afghanistan sind keine zugehörigen Arten bekannt. Unter den genannten Gebieten ist vor allem die Türkei in den letzten Jahren gut bearbeitet worden, und von diesem Gebiet sind schon mehr als 125 Arten bekannt. Iran und Afghanistan erscheinen mit 17 und 24 Arten viel ärmer an Tipuliden, sind aber sicher viel weniger besammelt worden.

Im Kaukasus und in den Gebirgen Transkaukasiens sind insgesamt 16 Gebirgsarten festgestellt worden. Eine, Lunatipula adusta lucistriata (Karte 20), stammt aus der Ostpaläarktis, die übrigen gehören zu westpaläarktischen Artengruppen. Unter diesen sind 7 Endemiten und haben 8 in den europäischen Gebirgen eine weitere Verbreitung. Die verhältnismäßig vielen Endemiten deuten darauf hin, daß ein Faunenaustausch mit den europäischen Gebirgen schwierig ist. Daraus, daß nur verhältnismäßig wenige europäische Gebirgsarten bis zum Kaukasus und nach Transkaukasien gelangt sind, kann man schließen, daß auch in früheren Zeiten nur ein geringer Austausch stattgefunden hat. Da die meisten dieser Arten im Kaukasus vorkommen, weniger in Transkaukasien und noch weniger in der Türkei und im Iran, muß man annehmen, daß die Einwanderung nicht von der Balkanhalbinsel über die Gebirge der Türkei, sondern nördlich des Schwarzen Meeres durch den Süden Rußlands erfolgt ist. Wir fanden diesen nördlichen Ausbreitungsweg auch für die Tipuliden der europäischen Tiefebenen (Theowald & Oosterbroek 1983).



Karte 18: Verbreitung von *T. (Lindnerina) bistilata* Lundström (in der Westpaläarktis die typische Unterart; in Magadan die Unterart *rectangularis* Savtshenko; im übrigen Ostasien die Unterart *lundstroemiana* Alexander

Karte 19: Verbreitung von *T. (Vestiplex) strobliana* Mannheims (in den Pyrenäen die Unterart *pyrenaei* Theowald; in den Karpaten die Unterart *hemiptera* Mannheims; in den zentralasiatischen Gebirgen wahrscheinlich die Nominatunterart, die auch von den Alpen und den Gebirgen der Tschechoslowakei bekannt ist).

Karte 20: Verbreitung von T. (Lunatipula) adusta Savtshenko (in Mongolei und Kleinasien die Unterart lucistriata Mannheims & Savtshenko).

214

Die isolierte Lage der Pyrenäen und des Kantabrischen Gebirges

Die Pyrenäen und das Kantabrische Gebirge liegen nicht weit von den Alpen entfernt. Ihre Entfernung von den französischen Meer-Alpen beträgt entlang der Küste kaum 50 km, und durch die Cevennen sind sie fast mit den Alpen verbunden. Im Weichselien waren sie nur teilweise vereist und gab es sicher geeignete Stellen für Gebirgs-Tipuliden; überdies erstreckten sich damals von den Pyrenäen nach Norden und bis zu den Alpen feuchte Tundrengebiete. Es muß deshalb überraschen, daß nur verhältnismäßig wenige Arten, die in den Alpen heimisch sind, auch in den Pyrenäen vorkommen.

Unter den 18 Gebirgsarten der Pyrenäen und des Kantabrischen Gebirges sind zwei Hochgebirgsarten: Vestiplex montana (Karte 7), die unverändert in den Pyrenäen und den Alpen vorkommt, und V. strobliana (Karte 19) mit der Nominatunterart in den Alpen und der Unterart pyrenaei in den Pyrenäen. Diese beiden Arten haben sich wohl in der Weichselzeit über die westeuropäischen Tundren bis zu den Pyrenäen ausgebreitet. Alle übrigen Arten sind an Moosvegetation oder an Nadelwälder gebunden. Unter ihnen sind einige Endemiten: Emodotipula obscuriventris (Karte 17), die vier Arten der Mediotipula aragoniensis-Gruppe und Savtshenkia mattheyi. Die zuletzt genannte Art steht gimmerthali sehr nahe und ist ihr auch sehr ähnlich. Sie hat sich wohl erst nach dem Weichselien differenziert. Auch die vier Arten der Mediotipula aragoniensis-Gruppe sind einander sehr ähnlich und kommen zum Teil allopatrisch vor. Nur aragoniensis hat eine weitere Verbreitung und ist heute von mehreren Stellen in den Pyrenäen bekannt. Die Aufteilung in vier Arten ist wohl erst nach dem Weichselien erfolgt. Die Gruppe steht siebkei (Karte 11) sehr nahe, und diese Art war demnach schon vor der Weichselzeit in den Pyrenäen heimisch. Die Emodotipula-Arten (Karte 17) kommen allopatrisch vor und haben sich demnach wohl erst in jüngster Vergangenheit differenziert. Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Arten dieser Gruppe wurden noch nicht untersucht, und die Beschreibungen der meisten Arten sind noch im Druck. Es ist deshalb unklar, mit welcher Art obscuriventris am nächsten verwandt ist. Die übrigen 10 Arten kommen unverändert in den Alpen und in den Pyrenäen vor. Sie haben sich also wohl erst in jüngerer Zeit von den Alpen in die Pyrenäen ausgebreitet. Die Tipulidenfauna des dazwischen liegenden Gebietes (Cevennen mit angrenzenden montanen Gebieten) ist fast völlig unbekannt. Es gibt dort sicher viele Stellen, die für das Vorkommen der 10 Arten geeignet sind, weshalb nicht auszuschließen ist, daß diese Arten über Alpen, Cevennen und Pyrenäen eine fast geschlossene Verbreitung haben.

Die Gebirgsfauna der Pyrenäen und des Kantabrischen Gebirges entstand demnach größtenteils nach dem Weichselien und ausnahmslos nach dem Saalien. Ähnliches wurde auch für die dort und in Nordspanien vorkommenden Flachlandarten festgestellt (Theowald & Oosterbroek 1983). Die Feststellung (Theowald & Oosterbroek 1981), daß die Tipulidenfauna der Iberischen Hal-

binsel zu mehr als 90 % aus spätpleistozänen und holozänen Einwanderern besteht, stimmt damit überein.

Weitere Disjunktionen und isolierte Vorkommen

Wie bei Gebirgsarten zu erwarten, gibt es noch eine Reihe weiterer Disjunktionen und isolierter Vorkommen. Die meisten stammen aus jüngerer Zeit und haben noch nicht oder kaum zu Endemismen geführt. Eine Ausnahme bilden die isolierten Gebirge im westmediterranen Raum, wo vor allem im Atlas-Gebirge, in den Gebirgen der Iberischen Halbinsel (außer den Pyrenäen) und in den Gebirgen von Korsika und Sardinien noch mehrere endemische Arten vorkommen. Diese sind teils jung, teils Relikte aus einer älteren Fauna, die sicher schon vor der Saalezeit dort vorkam (Theowald & Oosterbroek 1980, 1981; Theowald, Dufour & Oosterbroek 1982).

Tabelle 8: Artenliste. Die einzelnen Tipuliden-Genera und die Subgenera von *Tipula* sind in den Tabellen 1–2 ohne taxonomische Wertung und ohne Autornamen in alphabetischer Reihenfolge angeführt. Weitere taxonomische und nomenklatorische Information findet sich in dieser Liste. Die mit * gekennzeichneten Arten sind in den Tabellen 1–2 nicht aufgeführt, sie sind aber im Text erwähnt.

Dolichopezinae

Dolichopeza fuscipes Bergroth, 1889 graeca Mannheims, 1954 hirsuticauda Savtshenko, 1968 hispanica Mannheims, 1951 nitida Mik, 1869 schahriari Theowald, 1978

Tipulinae

Prionocera abscondita Lackschewitz, 1933
absentiva Mannheims, 1951
lackschewitzi Mannheims, 1952
lapponica Tjeder, 1948
mannheimsi Savtshenko, 1983
proxima Lackschewitz, 1933
recta Tjeder, 1948
ringdahli Tjeder, 1948
serricornis (Zetterstedt, 1840)
setosa Tjeder, 1948
subturciaca Savtshenko, 1983
tjederi Mannheims, 1952

Tipula (Schummelia) ahrensi Savtshenko, 1957 butzi Edwards, 1928 zernyi Mannheims, 1952 zonaria Goetghebuer, 1921 (Savtshenkia) aspromontensis Theowald, 1973
atlas Pierre, 1924
baltistanica Alexander, 1935
benesignata Mannheims, 1954
boreosignata Tjeder, 1969
breviantennata Lackschewitz, 1933
cheethami Edwards, 1924
convexifrons Holmgren, 1883
corsosignata Theowald, Dufour & Oosterbroek, 1982
cyrnosardensis Theowald, Dufour & Oosterbroek, 1982
eleonorae Theischinger, 1978
gimmerthali gimmerthali Lackschewitz, 1925

glaucocinerea Lundström, 1915 *
goriziensis Strobl, 1893
grisescens Zetterstedt, 1838
hartigiana Theowald, Dufour & Oosterbroek, 1982
invenusta invenusta Riedel, 1919
subinvenusta Slipka, 1950

1982

pteromaculata Theowald, Dufour & Oosterbroek,

interserta Riedel, 1913 limbata Zetterstedt, 1838 mannheimsi Theowald, 1973 mattheyi Dufour, 1984 nielseni Mannheims & Theowald, 1959 nivalis Savtshenko, 1961 odontostyla Savtshenko, 1961 pechlaneri Mannheims & Theowald, 1959 persignata Alexander, 1945 postposita Riedel, 1919 sardosignata Mannheims & Theowald, 1959 serrulifera Alexander, 1961 simulans Savtshenko, 1966 subnodicornis Zetterstedt, 1837 subsignata Lackschewitz, 1933 tulipa Dufour, 1984 villeneuvii Strobl, 1909 (Mediotipula) anatoliensis Theowald, 1978

aragoniensis Theowald, 1978
brolemanni Pierre, 1921
cataloniensis Theowald, 1978
caucasiensis Theowald, 1978
fulvogrisea Pierre, 1924
galiciensis Theowald, 1978
mikiana Bergroth, 1888
nitidicollis Strobl, 1909
sarajevensis Strobl, 1900
siebkei Zetterstedt, 1852
stigmatella Schummel, 1833

(Emodotipula) abruzzina Tjeder (in litt.)

axeli Tjeder (in litt.)

barbara Tjeder (in litt.)

elbursina Tjeder (in litt.)

kavkazina Tieder (in litt.) obscuriventris Strobl, 1900 saginata Bergroth, 1891 ukraniana Tjeder (in litt.) ulfstrandi Tjeder (in litt.) (Angarotipula) tumidecornis Lundström, 1907 (Yamatotipula) fendleri Mannheims, 1963 freyana Lackschewitz, 1936 lionota Holmgren, 1883 moesta Riedel, 1912 (Arctotipula) aleutica Alexander, 1923 ciliata Lundström, 1915 salicetorum Siebke, 1851 (Pterelachisus) apicispina Alexander, 1933 austriaca (Pokorny, 1887) berteii Rondani, 1842 bilobata (Pokorny, 1887) carinifrons Holmgren, 1883 cinereocincta cinereocincta Lundström, 1907 mesacantha Alexander, 1933 * crassicornis Zetterstedt, 1838

crassiventris Riedel, 1913 dolomitensis Theowald, 1980 glacialis (Pokorny, 1887) gredosi Theowald, 1980 hirsutipes Lackschewitz, 1934 irregularis (Pokorny, 1887) kaisilai Mannheims, 1954 laetibasis Alexander, 1933 luridorostris Schummel, 1833 mayerduerii Egger, 1863 middendorffi Lackschewitz, 1936 neurotica Mannheims, 1966 octomaculata Savtshenko, 1964 osellai Theowald, 1980 padana Dufour, 1981 plitviciensis Simova, 1962 polaruralensis Theowald, 1980 pseudocrassiventris Theowald, 1980 pseudohortensis Lackschewitz, 1932 pseudoirrorata Goetghebuer, 1921 pseudopruinosa Strobl, 1895 sautteri Doufour, 1982 spathifera Mannheims, 1953 stackelbergiana Lackschewitz, 1936 subglacialis Theowald, 1980 trichopleura Savtshenko, 1964 tristriata Lundström, 1915 tshernovskii Savtshenko, 1954

(Vestiplex) arctica Curtis, 1835 cisalpina Riedel, 1913 exisa carpatica Erhan & Theowald, 1961 exisa Schummel, 1833

Br. Theowald & P. Oosterbroek

franzi Mannheims, 1950 hemapterandra Bezzi, 1924 kamchatkana Alexander, 1933 * laccata Lundström & Frey, 1916 montana carolae Dufour, 1984 excisoides Alexander, 1933 * montana Curtis, 1834 verberneae Mannheims & Theowald, 1959 pallidicosta pallidicosta Pierre, 1924 pullata Savtshenko, 1960 riedeliana Mannheims, 1953 saccai Mannheims, 1950 sexspinosa Strobl, 1898 strobliana hemiptera Mannheims, 1953 pyrenaei Theowald, 1968 strobliana Mannheims, 1966 tchukchi Alexander, 1933 transbaicalica Alexander, 1933 (Lunatipula) adusta adusta Savtshenko, 1954 lucistriata Mannheims & Savtshenko, 1967 affinis Schummel, 1833 alpina Loew, 1873 bullata Loew, 1873

circumdata Siebke, 1863 fascingulata Mannheims, 1966 limitata Schummel, 1833 magnicauda Strobl, 1894 pararecticornis Savtshenko & Theischinger, 1978

recticornis Schummel, 1833 trispinosa Lundström, 1907

(Lindnerina) bistilata Lundström, 1907 subexcisa Lundström, 1907

Nephrotoma austriaca (Mannheims & Theowald, 1959) lundbecki (Nielsen, 1907) moravica Martinovský, 1971 ramulifera Tjeder, 1955 sardiniensis Oosterbroek, 1978 tenuipes (Riedel, 1910)

Zusammenfassung

Die Verbreitung der 160 Tipuliden-Arten, die in den Gebirgen und den borealen Gebieten der Westpaläarktis vorkommen, wird beschrieben und analysiert. Folgende Schlüsse können gezogen werden:

Die europäischen Gebirge haben eine charakteristische westpaläarktische Tipulidenfauna, das boreale Gebiet der Westpaläarktis dagegen eine vorwiegend ostpaläarktische. In den zentralasiatischen Gebirgen kommen verhältnismäßig viele westpaläarktische Gebirgs-Tipuliden vor.

Eine Reihe Gebirgsarten hat die starke Vereisung der Saalezeit im italo-balkanischen Refugium überdauert und sich danach wieder über Europa ausgebreitet. Die Klimaschwankungen und damit zusammenhängende Veränderungen der Vegetation, die sich seit dem Saalien bis heute abspielten, haben das Areal abwechselnd vergrößert und eingeschränkt. Bei Einschränkungen des Areals wurden die Arten in isolierte Gebirge zurückgedrängt, wodurch die Artbildung gefördert wurde. Nach der Weichselzeit konnten nur relativ wenige Arten sich bis in die borealen Gebiete Europas ausbreiten.

Nach der Eemwarmzeit, vom Beginn des Weichselglazials an, breiteten sich ostpaläarktische Arten über die nordeurasiatischen Tundren- und Taiga-Gebiete allmählich bis in den Norden der Westpaläarktis aus. Im Hochweichselien wurde das geschlossene Tundrengebiet durch Eiskappen aufgeteilt, was die Artbildung förderte.

Die westpaläarktischen Arten, die heute in den zentralasiatischen Gebirgen vorkommen, haben dieses Gebiet nicht über die Gebirge von Türkei, Iran und Afghanistan erreicht, sondern über einen Gürtel von Nadelwäldern und Hochmooren, der sich zeit-

weilig von Osteuropa bis nach Zentralasien erstreckte.

Eine bekannte Disjunktion ist die Nord-Süd- oder boreo-alpine Disjunktion. Auffälliger ist aber die West-Ost-Disjunktion zwischen der europäischen und der zentralasiatischen Gebirgsfauna.

Summary

The distribution of the 160 Tipulidae occurring in the mountains and the boreal region of the western Palaearctic is presented and analysed.

The European mountains possess a Tipulidae fauna which mainly belongs to western Palaearctic species groups, whereas the fauna of the boreal region is mainly of eastern Palaearctic origin. Furthermore, the mountains of central Asia possess quite a number of European mountain species. It is concluded that most of the mountain species survived the severe Saale glaciation in the Italo-Balkanian refugium. In connection with changes in climate and vegetation the distribution areas increased and reduced several times from the Saale glaciation up till now. Reduction of the area led to survival in isolated mountain complexes which has stimulated speciation.

After the rather warm Eemien, at the beginning of the Weichsel glaciation, eastern Palaearctic species could increase their areas westward across tundra and taiga, up to the boreal region of the western Palaearctic. In the coldest times of the Weichsel glaciation speciation occurred by the fragmentation of the Eurasiatic tundra by icecaps.

After the Weichsel glaciation only a few central European species increased their areas northward to the boreal region of the western Palaearctic. A number of European mountain species became distributed in the central Asiatic mountains, most probably by way of a zone of coniferous forests and peat-moors which was in existence postglacially between eastern Europe and central Asia.

Well known is the north-south or boreo-alpine disjunction. Among Palaearctic Tipulidae there is also a very distinct and interesting west-east disjunction.

Literaturverzeichnis

- Adams, C.G. (1981): An outline of Tertiary palaeogeography. In: Greenwood, H.P.: The evolving earth. British Museum (Natural History), Cambridge University Press.
- Alexander, C.P. (1931): Crane-flies of the Baltic Amber. Bernst.-Forschn. 2: 1-135.
- Cockerell, T.D.A. (1921): Oligocene Insects from Gurnet Bay, Isle of Wight. Ann. Mag. nat. Hist. (9) 7: 453—480.
- & F.H. Haines (1921a): Fossil Tipulidae from the Oligocene of the Isle of Wight.
 Entomologist 54: 81-84.
- & (1921 b): idem. Entomologist 54: 109-112.

- Frenzel, B. (1968): Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. - Steiner, Wiesbaden.
- Gorodkov, K.B. (1977): The present status and observations concerning faunistic research on the Diptera in USSR. - In: Gorodkov, K.B. (Ed.): Systematics and Evolution of Diptera (Russisch). — AN SSSR, Leningrad.
- Hammen, T. van der, G.C. Maarleveld, J.C. Vogel & W.H. Zagwijn (1967): Stratigraphy, climatic succession and radiocarbon dating of the last glacial in the Netherlands. — Geol. Mijnb. 45: 79.
- -, T.A. Wijmstra & W.H. Zagwijn (1971): The floral record of the late cenozoic Europe. — In: Turekian, K.K. (Ed.): The late cenozoic glacial ages. — Yale University Press, New Haven & London.
- Lindroth, C.H. (1960): Verbindungen und Barrieren in der zirkumpolaren Verbreitung der Insekten. — Verh. XI. int. 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.
- (1979a): idem, Part 2. Beaufortia 28: 57-511.
- (1979b): idem, Part 3. Beaufortia 28: 157-203.
 (1979c): idem, Part 4. Beaufortia 29: 129-197.
- -, P., R. Schuckard & Br. Theowald (1976): Die Nephrotoma-Verbreitung in der Welt. — Bull. zool. Mus. Univ. Amsterdam 5: 111-123.
- Savtshenko, E.N. (1961): Tipulidae (3. Teil). Fauna SSSR N.S.79. AN SSSR, Moskau & Leningrad (Russisch).
- (1964): Tipulidae (4. Teil). Fauna SSSR N.S.89. AN SSSR, Moskau & Leningrad (Russisch).
- (1967): Review of the crane-flies of the Tuva. Annls zool. Warsz. 25: 317—365 (Russisch).
- (1972): A review of crane-flies of Altai Mountains. Ent. Obozr. 51: 74-95 (Rus-
- (1973): Tipulidae (5. Teil). Fauna SSSR N.S.105. AN SSSR, Moskau & Leningrad (Russisch).
- (1983): Tipulidae (1. und 2. Teil). Fauna SSSR N.S.127. AN SSSR, Moskau & Leningrad (Russisch).
- Theowald, Br. (1973-1980): Tipulidae. In: Lindner, E.: Die Fliegen der palaearktischen Region. - Schweizerbart, Stuttgart.
- & P. Oosterbroek (1980): Zur Zoogeographie der westpalaearktischen Tipuliden. I Die Tipuliden von Nordafrika. — Beaufortia 30: 179—192.
- & (1981): idem. II Die Tipuliden der iberischen Halbinsel. Beaufortia 31: 31 - 50.
- -, C. Dufour & (1982): idem. IV The Tipulidae of Corsica and Sardinia with a note on Dolichopeza fuscipes Bergroth. — Mitt. schweiz. ent. Ges. 55: 317-332.
- & (1983): idem. III Die Tipuliden der europäischen Tiefebenen. Bonn. zool. Beitr. 34: 371—394.
- & (1984): idem. V Die italienischen Tipuliden. Fragm. ent. 17:245—291.
- Zagwijn, W.H. (1975): Variation in climate as shown by Pollen analysis, especially in the lower Pleistocene of Europe. — In: Wright, A.E., & F. Mosely (Eds): Ice ages: ancient and modern. — Seelhouse Press, Liverpool.

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: <u>Bonn zoological Bulletin - früher Bonner Zoologische</u> <u>Beiträge.</u>

Jahr/Year: 1985

Band/Volume: 36

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

Artikel/Article: Zur Zoogeographie der westpaläarktischen Tipuliden - VI. Die Tipuliden der montanen, alpinen und borealen Gebiete (Insecta, Diptera, Tipulidae) 185-220