Entomologie heute 26 (2014): 87-109

Bekannte Zentren und neue Grenzen: Die Biogeographie der Libellen Eurasiens

Known centres and new borders: The biogeography of the odonates of Eurasia

Markus Heiser & Thomas Schmitt

Zusammenfassung: Um unsere Kenntnis über die biogeographische Strukturierung Eurasiens zu verbessern, haben wir Libellen als Untersuchungsobjekt ausgewählt, um die Lokalisierung und geographische Ausdehnung von Faunenregionen und Faunenelementen über diese ganze Region zu erarbeiten und den Übergang zwischen der Paläarktis und der Orientalis in Ostasien besser zu verstehen. Außerdem haben wir nach biogeographischen Unterschieden zwischen den flugstarken Großlibellen und den sesshafteren Kleinlibellen gesucht. Für unsere Untersuchungen erarbeiteten wir regionalisierte Artenlisten für alle 1.765 eurasischen Libellenarten für insgesamt 63 vordefinierte biogeographische Regionen. Eine geographisch verfeinerte Analyse wurde für die westliche Paläarktis durchgeführt, welche für die hier vorkommenden 162 Arten in 97 Regionen unterteilt wurde. Cluster- und Hauptkomponentenanalysen wurden zur Extraktion von Faunenregionen und Faunenelementen eingesetzt. Hierdurch konnten auf einer ersten Auflösungsebene drei große biogeographische Einheiten unterschieden werden: (1) Europa, Nordafrika, Nordasien; (2) Indien, Indochina, Südchina; (3) Nordchina, Korea, Japan. Weitere Substrukturen und eigene Faunenelemente wurden für jede dieser Gruppen nachgewiesen, wobei Südostasien den Schwerpunkt der Artenvielfalt repräsentiert. Einige biogeographische Unterschiede traten zwischen Groß- und Kleinlibellen auf; so beeinflussen die westpaläarktischen Anisopteren die Artenzusammensetzung in Nordostasien stärker als die Zygopteren; Kleinlibellen weisen zahlenmäßig mehr Inselelemente auf als Großlibellen; und sie werden stärker durch die Straße von Gibraltar isoliert, zeigen jedoch keine stärker geographisch untergliederte Struktur ihrer Faunenelemente. Aus diesen Ergebnissen lässt sich insgesamt ableiten, dass für Libellen Südostasien wohl die günstigste Region Eurasiens war, um die Kaltzeiten des Pleistozäns zu überdauern. Der Einfluss dieser Elemente nach Ostasien ist intensiver, als er meistens angenommen wurde, so dass die nördliche Grenze der Orientalis für Libellen weiter im Norden angesetzt werden muss, als dieses in den meisten Fällen postuliert wurde. Sogar ein eigenes Bioreich in China, Japan, Korea und dem Fernen Osten Russlands kann auf dieser Datenbasis diskutiert werden. Die biogeographische Struktur in der westlichen Paläarktis unterstützt viele der klassischen Annahmen für diese Region, dürfte aber auch die Existenz von extramediterranen Refugien rechtfertigen. Die Unterschiede im aktiven Flugvermögen zwischen Groß- und Kleinlibellen scheinen verantwortlich für die beobachteten biogeographischen Unterschiede zwischen diesen beiden Gruppen zu sein.

Schlüsselwörter: Großlibellen, Kleinlibellen, Faunenelemente, Faunenregionen, Bioreiche, Paläarktis, Orientalis, Ausbreitungsvermögen

Summary: To enhance our knowledge on the biogeographic structuring of Eurasia, we selected odonates as a study group to unravel the location and extension of faunal regions and elements all over this region and to better understand the transition between the Palearctic and the Oriental realm in East Asia. Furthermore, we searched for biogeographic differences between the strongly flying dragonflies and the more sedentary damselflies. For our analysis, we elaborated regionalised species

lists for all 1,765 Eurasian odonate species for a total of 63 pre-defined biogeographic regions. A more refined analysis was performed for the western Palearctic, split into 97 regions harbouring 162 species. Cluster and principal component analyses were performed to extract faunal regions and faunal elements. In general, we distinguished three major biogeographic regions: (1) Europe, North Africa, North Asia; (2) India, Indochina, South China; (3) North China, Korea, Japan. Notable substructures and independent faunal elements were detected in each of these groups, especially in Southeast Asia, representing the diversity hotspot of odonates. Some biogeographic differences exist between dragonflies and damselflies; thus, western Palearctic Anisoptera influence the species composition in Northeast Asia more than Zygoptera; damselflies have more island elements than dragonflies; and they are more strongly isolated by the Strait of Gibraltar, but do not show a more fine-grained structure of their faunal elements. Consequently, Southeast Asia apparently was the most suitable part of Eurasia for odonate survival during cold stages. The influence of these elements into East Asia is more intense than often thought so that the northern border of the Oriental realm has to be located more to the north for odonates than mostly assumed. Even an independent realm in the region of China, Japan, Korea and the Far East of Russia might be discussed. The biogeographic structure within the western Palearctic supports many of the classical assumptions for this region, but also might justify extra-mediterranean refugia. The differences in the active flight capacity between dragonflies and damselflies might be responsible for the observed biogeographic differences between these two groups.

Keywords: dragonflies, damselflies, faunal elements, faunal regions, realm, Palaearctic, Oriental region, dispersal capacity

1. Einleitung

Die klassische Biogeographie analysiert die Verbreitung von Arten, um hierdurch sich wiederholende Muster zu detektieren, welche Aussagen über generelle Muster der Arealdynamik erlauben (DE LATTIN 1967). In diesem Kontext ist es von ganz besonderem Interesse, Informationen über die geographische Lage und Ausdehnung von Faunenregionen und Faunenelementen zu erlangen. Unter Faunenregionen versteht man hierbei geographisch begrenzte Regionen, die sich durch eine hohe Ähnlichkeit der in ihnen vorkommenden Arten auszeichnen und sich von angrenzenden Bereichen durch deutliche Unterschiede in der Artenzusammensetzung abgrenzen lassen. Faunenelemente fassen Arten zusammen, die alle ein ähnliches Verbreitungsmuster aufweisen und sich somit auf ein oder mehrere Ausbreitungszentren zurückführen lassen (DE LATTIN 1967). Als Konsequenz muss sich jedes Faunenelement mindestens einer Faunenregion zuordnen lassen, jedoch sind Faunenregionen ohne eigene Faunenelemente möglich, wenn diese kein Ausbreitungszentrum enthalten, sondern lediglich eine von den Nachbarregionen deutlich und einheitlich abweichende Artenzusammensetzung aufweisen; dies ist vor allem dann zu erwarten, wenn diese Regionen durch geographische Filter (zum Beispiel Meeresstraßen, Hochgebirge) isolierte Bereiche darstellen (DENNIS et al. 1991; HEISER & SCHMITT 2010).

Ohne über die Möglichkeiten moderner statistischer Methoden zu verfügen, war DE LATTIN (1967) einer der ersten Wissenschaftler, der die paläarktische Region (also den außertropischen Teil Eurasiens inklusive Nordafrikas nördlich der Sahara) biogeographisch gliederte. Hierbei unterschied er für diesen Raum eine Vielzahl von Arealkernen und Ausbreitungszentren. Zu dieser Zeit waren jedoch die Verbreitungsmuster der Arten, vor allem im asiatischen Teil der Paläarktis, noch sehr unzureichend bekannt, so dass DE LATTIN (1967) seine biogeographische Analyse auf recht fragmentarische Kenntnisse zur Verbreitung weniger taxonomischer Gruppen basieren

musste (vor allem Säuger, Landvögel und Schmetterlinge; Libellen waren bei diesen Organismen nicht vertreten). Eine erste umfängliche biogeographische Analyse für die Libellen Eurasiens wurde von Devai (1967) vorgelegt, die jedoch noch auf einem sehr unzureichenden Datensatz fußte.

de Lattin (1949) erarbeitete auch eine detaillierte Substrukturierung für den Mittelmeerraum mit neun arborealen Unterzentren; arboreal bedeutet in diesem Zusammenhang, dass in diesen Bereichen glaziale Überdauerung von Bäumen stattfand, heißt aber nicht zwangsläufig, dass sich hier echte Wälder (also nemorale Bereiche) befanden. Ebenfalls leitete de Lattin (1967) die Entstehung der arkto-alpinen Disjunktionen in Europa ab. In Asien unterschied er zwischen einer Vielzahl von arborealen Ausbreitungszentren: das syrische und das iranische Zentrum im Westen, das turkmenische und das mongolische im Zentrum, das mandschurische, koreanische, japanische und kamtschatische im Osten sowie das yünnanische, sino-pazifische und nepalesische im Südosten. Außerdem schloss de Lattin (1967) alle diese Ausbreitungszentren in das paläarktische Bioreich ein (synonym: Realm; makrogenetische Struktur der Erde, in der Bioreich die höchste Ordnungsebene darstellt), also auch das gesamte Territorium Chinas; andere Autoren rechneten das südliche Drittel Chinas häufig zur Orientalis, welche oft auch als indomalaiisches Realm bezeichnet wird (Wallace 1876; Smith 1983; Cox 2001). Als Kompromiss zwischen diesen beiden Auffassungen schlug Müller (1980) eine Gliederung vor, bei der das Süddrittel Chinas als Übergangsgebiet zwischen Paläarktis und Orientalis angesehen wird.

In nachfolgenden Arbeiten konnten viele der von de Lattin (1967) für Europa aufgestellten Hypothesen durch klassische Untersuchungen, oft verbessert durch leistungsstarke statistische Methoden, bestätigt werden (z. B. Varga 1977; Dennis et al. 1991, 1995, 1998; Fattorini 2002, 2006; Varga & Schmitt 2008; Leprieur et al. 2009). Genetische Studien über große geographische Räume haben das biogeographische Verständnis Europas noch weiter verfeinert (Übersichtsarbeiten in Hewitt 1996, 1999, 2004; Taberlet et al. 1998; Schönswetter et al. 2005; Schmitt 2007, 2009; Schmitt & Varga 2012). Klassische wie auch molekulare Arbeiten unterstützen eine hochgradig komplexe biogeographische Strukturierung des europäischen Kontinents.

Im Gegensatz zur mittlerweile biogeographisch recht gut verstandenen westlichen Paläarktis existieren für Asien noch deutlich größere Wissenslücken. Diese Region ist zwar vergleichsweise schlechter durchforscht, aber es existieren Arbeiten über die Grenze zwischen der Paläarktis und der Orientalis, in eigentlich allen Fällen basierend auf lediglich einer recht geringen Anzahl an Arten und oftmals nur unzureichend erforschten Verbreitungen (z. B. Wallace 1876; de Lattin 1967; Udvardy 1975; Müller 1980; Smith 1983; Cox 2001; Hoffmann 2001; Fellowes 2006), und einige allgemein-biogeographische Arbeiten (z. B. Belyshev 1961; Belyshev & Haritonov 1980; Korshunov & Gorbunov 1995; Brockhaus 2007; Buckley & Jetz 2007; Roselaar et al. 2007; Schuldt et al. 2009). Als Konsequenz fehlen für Asien intensive, statistisch gut abgesicherte Untersuchungen über die Existenz und die geographische Ausdehnung von Faunenelementen und Faunenregionen weitgehend, und auch eine klare Zuordnung zu einem der beiden großen Bioreiche (Päläarktis oder Orientalis) ist meist nicht möglich; als Ausnahmen siehe die Arbeiten von Kreft & Jetz (2010) über Säuger und Holt et al. (2013) über verschiedene Vertebratengruppen. Deshalb sind großräumige Untersuchungen, vor allem für Wirbellose, besonders interessant, um die Biogeographie des gesamten eurasischen Kontinents besser verstehen zu lernen.

Um das Verständnis der Biogeographie ganz Eurasiens zu erhöhen, haben wir für diese Arbeit regionalisierte Listen aller Libellenarten dieser Region genutzt; die Daten und Ergebnisse hierfür sind aus Heiser & Schmitt (2013) entnommen. Um auch ein verfeinertes Bild der Biogeographie der Libellen in Europa (inklusive Maghreb und Kleinasien) zu erhalten, wurden die entsprechenden Analysen mit einem verfeinerten geographischen Raster für diesen Raum wiederholt; die hier präsentierten Daten basieren auf der Arbeit von Heiser & Schmitt (2010). Basierend auf diesen Daten sollen unterschiedliche biogeographische Hypothesen bearbeitet werden. So nehmen wir an, dass sich eine hohe Dichte an unterschiedlichen Faunenelementen im südöstlichen Asien nachweisen lässt und dass in dieser Region der Anteil an Kleinlibellen, deren aktives Ausbreitungsverhalten schwächer ausgeprägt ist als bei Großlibellen, höher ist als im restlichen Eurasien; dieses Muster würde für einen geringeren Einfluss der Eiszeiten in dieser Region als in den weiter nördlich gelegenen Bereichen sprechen. Wir vermuten außerdem einen großen biogeographischen Einfluss südostasiatischer Elemente auf Ostasien und hierdurch eine weiter nördlich verlaufende Übergangszone zwischen der Paläarktis und der Orientalis, als beispielsweise von Müller (1980) gefordert. In der westlichen Paläarktis gehen wir davon aus, dass die feineren biogeographischen Analysen zu einer Unterstützung der bisherigen Annahmen bezüglich der an warme Bedingungen angepassten Organismen führen. Aufgrund der großen Bedeutung des Ausbreitungspotenzials auf die biogeographischen Muster (vgl. Kreft & Jetz 2010) stellen wir außerdem die Hypothese auf, dass die sich weniger aktiv ausbreitenden Kleinlibellen abweichende biogeographische Muster von den ausbreitungsstarken Großlibellen zeigen; vor allem vermuten wir, dass für Kleinlibellen eine höhere Anzahl an Inselelementen nachgewiesen werden kann als für Großlibellen und dass sich auf erstere Seestraßen (wie etwa die Straße von Gibraltar) stärker als Faunengrenzen auswirken als auf letztere.

2. Material und Methoden

2.1. Studiengruppe und Studienregion

Libellen stellen eine geeignete Gruppe für eine großräumige biogeographische Untersuchung auf der eurasischen Ebene dar, da sie verschiedene hierfür geeignete Eigenschaften aufweisen (vgl. Clausnitzer et al. 2009). Zum einen ist die Anzahl der Odonaten über ganz Eurasien mit 1.765 Arten (Schorr et al. 2007) sehr geeignet für eine umfängliche statistische Analyse. Für Europa (nachstehend immer als Europa einschließlich des Maghrebs und Kleinasiens, aber ohne den europäischen Teil Russlands verstanden) ist die Artenzahl mit 162 zwar sehr viel geringer (Dijkstra & Lewington 2006), aber immer noch umfangreich genug für eine biogeographische Untersuchung dieses Raumes. Außerdem gehören Libellen zu den populärsten Insektengruppen, für die sich viele Insektensammler und Ökologen interessieren, so dass qualitativ ausreichende Arteninventare für fast alle größeren Regionen Eurasiens zusammengestellt werden können; für Europa ergibt sich sogar eine sehr solide Datenbasis. Des Weiteren gliedern sich die Odonaten in zwei große taxonomische Gruppen, die meistens größeren und kräftigeren Anisoptera (Großlibellen) mit hohem aktivem Ausbreitungspotenzial (962 Arten in Eurasien, davon 107 in Europa) und die meist zierlicheren Zygoptera (Kleinlibellen), die im Allgemeinen ein geringeres aktives Flugvermögen aufweisen (803 Arten, davon 55 in Europa). Es sei an dieser Stelle erwähnt, dass diese Einteilung grob ist und nicht in allen Fällen zutrifft. Sie kann jedoch für die Mehrzahl der Arten angewendet werden und ist somit für globale statistische Auswertungen von Nutzen. Oft werden

auch Unterschiede im Ausbreitungsverhalten der Arten von stehenden und fließenden Gewässern angenommen. Da es hierfür jedoch keine klaren Belege gibt (Hof et al. 2006), wird auf diese Unterteilung für die hier vorgestellten Auswertungen verzichtet. Für die biogeographischen Untersuchungen wurde der eurasische Kontinent zuzüglich des Maghrebs, Borneos und der Philippinen als Untersuchungsgebiet gewählt. Da über diesen Bereich keine gleichmäßige Erfassung der Libellen existiert, musste auf eine rasterbasierte Analyse verzichtet werden; für die Auswertungen wurde das Untersuchungsgebiet deshalb in insgesamt 63 geographische Einheiten unterteilt (Abb. 1 a; genauere Informationen siehe Heiser & Schmitt 2013), die nach ökologischen und orographischen Gesichtspunkten eingeteilt wurden. Eine solche, den natürlichen Gegebenheiten folgende Einteilung hat sich für biogeographische Untersuchungen in mehreren Fällen sogar als überlegen gegenüber willkürlichen Rastereinteilungen gezeigt (vgl. Heiser et al. 2014). Wenn eine solche naturräumlich begründete Unterteilung nicht möglich war, so wurden Landesgrenzen genutzt, um anderenfalls überdimensional große Regionen zu unterteilen. Da keine angemessenen Datengrundlagen für Kambodscha, Pakistan und Sumatra zusammengestellt werden konnten, wurden diese drei Bereiche von den Analysen ausgeschlossen. Für die biogeographische Aufschlüsselung der westlichen Paläarktis wurden Europa (ohne das europäische Russland), Kleinasien und der Maghreb (Marokko, Algerien und Tunesien) untersucht. Basierend auf der recht groben Aufteilung von Illies (1976), der diesen Raum auf Basis von Süßwasserorganismen in 24 Regionen einteilte, wurde durch weitere Untergliederung, bei der systematisch vorgegangen wurde, wie oben für ganz Eurasien gezeigt, eine Einteilung in insgesamt 97 biogeographische Einheiten vorgenommen (Abb. 1b; Details siehe Heiser & Schmitt 2010).

Um zu überprüfen, ob die unterschiedlichen Flächengrößen der biogeographischen Regionen einen Einfluss auf die Artenzahlen besitzen, ob also eine Arten-Flächen-Beziehung besteht (Fattorini 2006, 2007), wurde dieser Zusammenhang unter Verwendung unterschiedlicher mathematischer Funktionen (linear, power, logarithmisch, exponentiell, quadratisch) überprüft. Durch diese Analysen konnte gezeigt werden, dass es keine signifikante Zunahme der Artenzahlen mit der Flächengröße gab; lediglich die isolierten Mittelmeerinseln besaßen, bezogen auf ihre Größe, deutlich zu geringe Artenzahlen, was jedoch durch ihre Insellage zu erklären ist (Heiser et al. 2014). Die Einteilung in die gewählten Regionen darf folglich für die hier durchgeführten Analysen als geeignet angesehen werden.

2.2. Statistische Analysen

Für alle 1.765 eurasischen und 162 europäischen Arten wurden für beide Regionalisierungen für jede Art und jede biogeographische Region ihre An- oder Abwesenheit geprüft; hierfür wurden zahlreiche Artenlisten von Libellen über das gesamte Untersuchungsgebiet ausgewertet (Details siehe Heiser & Schmitt 2010, 2013). Für eine Darstellung der Verteilung des Artenreichtums wurden die Artenzahlen für die 63 eurasischen und 97 europäischen Regionen in die Karten übertragen, was (1) für alle Arten, (2) für alle Großlibellenarten und (3) für alle Kleinlibellenarten erfolgte; ebenfalls wurde das zahlenmäßige Verhältnis zwischen Groß- und Kleinlibellen dargestellt.

Zur Bestimmung der Faunenregionen und Faunenelemente wurden die 0/1-Matrizen der Arten x Regionen in Distanzmatrizen überführt. Als Ähnlichkeitsmaße wurden sowohl Jaccard wie auch β_{sim} eingesetzt. Beide Ähnlichkeitsmaße schließen die Doppelnull aus, also das Fehlen von Arten in zwei verglichenen Regionen; hierdurch werden Pseudoähnlichkeiten zwischen ar-

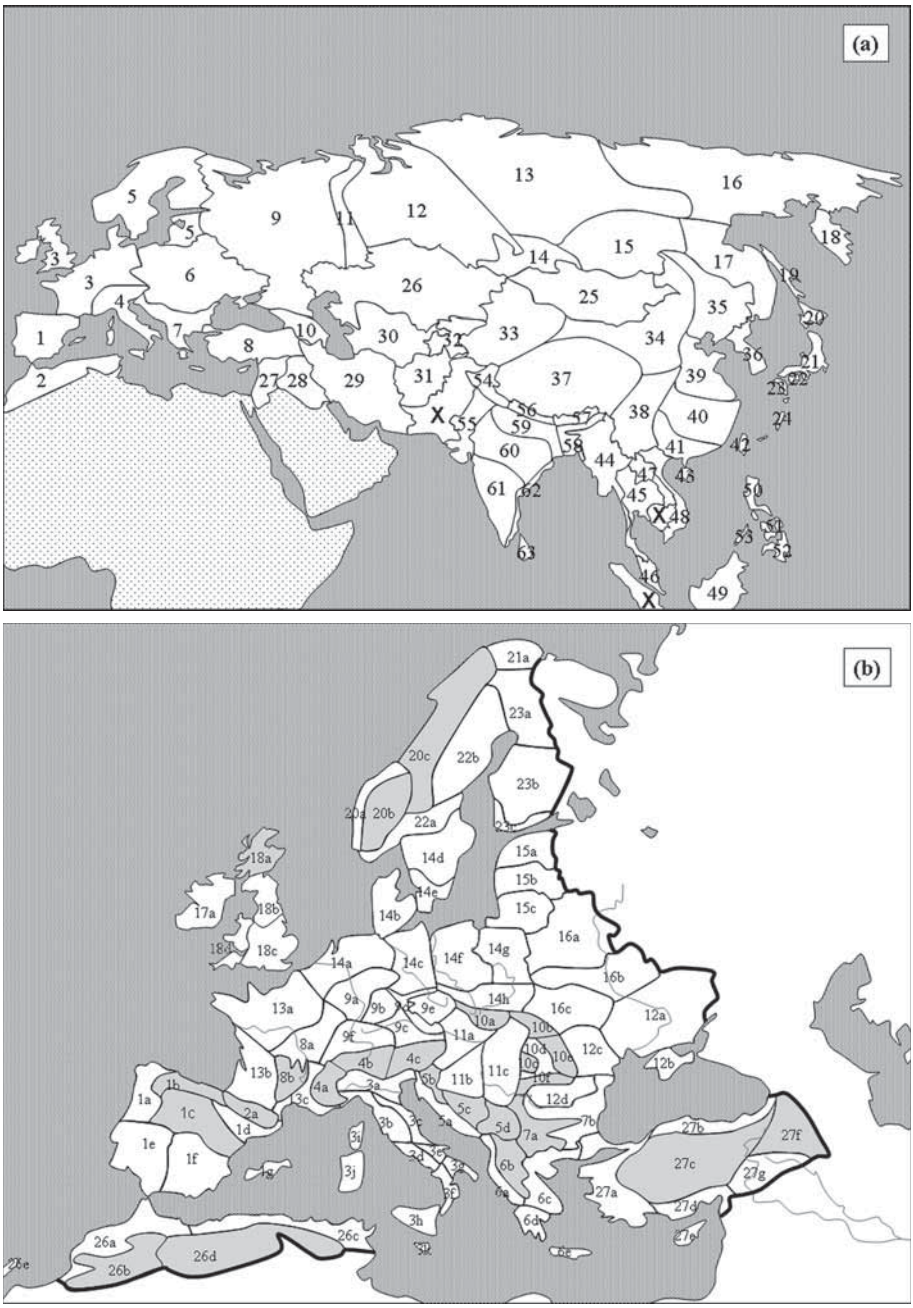

Abb. 1: Geographische Unterteilung der Untersuchungsgebiete (**a**) in Eurasien und (**b**) der westlichen Paläarktis. Gebirgsregionen sind in (b) grau eingefärbt. Abbildungen verändert nach HEISER & SCHMITT (2010, 2013).

Fig. 1: Geographic subdivision of the study areas (**a**) in Eurasia and (**b**) the western Palearctic. Mountain areas in (b) are shaded in grey. Figures modified after HEISER & SCHMITT (2010, 2013).

tenarmen Regionen vermieden, denn das Fehlen von Arten kann biogeographisch völlig unterschiedliche Ursachen haben; so ist beispielsweise die Libellenarmut der Sahara und der Eismeerküste völlig unterschiedlichen Ursachen geschuldet. Der Jaccard-Index berücksichtigt für seine Berechnung alle Arten, die in einer oder beiden der verglichenen Regionen vorkommen, wohingegen β_{sim} nur die auf eine der beiden Regionen beschränkten Arten für seine Berechnung einbezieht. Somit ergibt letzterer bei großen Unterschieden in den Artenzahlen oftmals biogeographisch nachvollziehbarere Resultate (vgl. Leprieur et al. 2009), weshalb dieser Index hier für die eurasischen Datensätze eingesetzt wird, Jaccard für die europäischen.

Ähnlichkeitsindices wurden auf zweierlei Weise berechnet, für die Differenzen zwischen den Arten (R-Analyse, hierdurch werden die Faunenelemente bestimmt) und zwischen den Regionen (Q-Analyse, hierdurch werden die Faunenregionen bestimmt). Diese Berechnungen wurden für (1) alle Arten, (2) die Großlibellen und (3) die Kleinlibellen durchgeführt. Mit den Daten der Q-Analyse wurden sowohl Clusteranalysen im euklidischen Raum wie auch Hauptkomponentenanalysen durchgeführt, um die Faunenregionen zu bestimmen. Für die Faunenelemente wurden basierend auf der R-Analyse Hauptkomponenten bestimmt; nur Faktoren mit einer erklärten Varianz von über 3 % (5 % für den westpaläarktischen Datensatz) wurden für die weitere Bearbeitung verwendet. Im nächsten Schritt wurden alle Arten mit einer Wertigkeit von 0,7 dem jeweiligen Faktor zugerechnet. Hierdurch wird letztendlich jeder Faktor durch eine Liste von Arten beschrieben. Im nächsten Schritt kann nun für jede Region und für jeden Faktor bestimmt werden, wie hoch der Anteil der hier vorkommenden Arten an der Gesamtliste ist. Wurden einem Faktor beispielsweise 80 Arten zugeordnet und kommen von diesen in einer Region insgesamt 40 vor, so bekommt diese einen Prozentrang für diesen Faktor von 50 %, bei 20 nachgewiesenen Arten sinkt dieser auf 25 %. Die Ergebnisse der Hauptkomponentenanalysen wurden zur Veranschaulichung in regionalisierte Karten übertragen. Details zu den Berechnungen und Darstellungen sowie den eingesetzten Programmen und Algorithmen sind Heiser & Schmitt (2010, 2013) entnommen.

3. Ergebnisse

Alle Ergebnisse beruhen auf den beiden Arbeiten von Heiser & Schmitt (2010, 2013). In der hier vorliegenden Publikation sind die Resultate dieser Arbeiten jedoch zu einem Bild Eurasiens zusammengefügt; auch bemühen wir uns, die Ergebnisse in möglichst einfacher Weise zu präsentieren, um einen möglichst weiten Leserkreis anzusprechen. Es soll an dieser Stelle auch gesagt werden, dass von uns hier bei weitem nicht alle Aspekte der Originalarbeiten wiedergegeben werden konnten. In größerer Ausführlichkeit und mit weiterführenden Auswertungen kann der Leser dieses Artikels weitere Aspekte für Eurasien in Heiser & Schmitt (2013) und für die westliche Paläarktis in Heiser & Schmitt (2010) nachschlagen.

3.1. Artenreichtum

Die Libellenartenzahlen für die eurasischen Regionen variierten zwischen 29 und 330 (durchschnittlich 120 ± 80 Standardabweichung); für die kleineren europäischen Regionen ergaben sich Werte zwischen 9 und 76 (52 ± 16 SD). Die höchsten Artenzahlen ergaben sich für das südöstliche Asien mit starker Abnahme nach Norden und Westen (Abb. 2a), was gleichermaßen für Groß- und Kleinlibellen zutraf (Abb. 2c, e); auch der Anteil an Kleinlibellen lag hier am höchsten (Abb. 2g). In Europa wurden die höchsten Artenzahlen in Mitteleuropa und den Mittelmeerküsten Kleinasiens festgestellt (Abb.

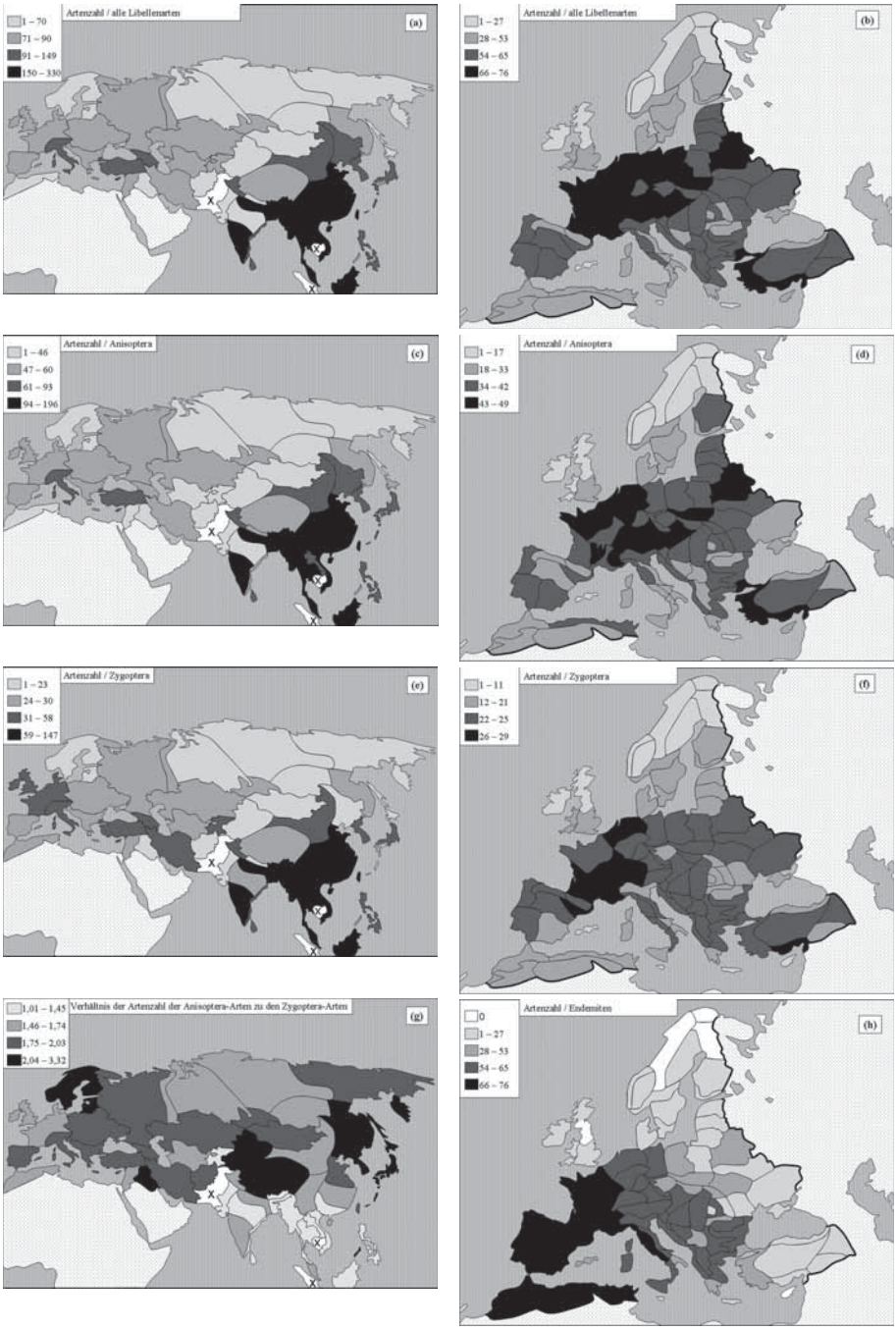

Abb. 2: Geographische Verteilung der Artenzahlen und Relation zwischen Groß- und Kleinlibellen in der Paläarktis. (**a**) Gesamtartenzahlen Libellen Eurasien; (**b**) Gesamtartenzahlen Libellen Westpaläarktis; (**c**) Gesamtartenzahlen Großlibellen Eurasien; (**d**) Gesamtartenzahlen Großlibellen Westpaläarktis; (**e**) Gesamtartenzahlen Kleinlibellen Eurasien; (**f**) Gesamtartenzahlen Kleinlibellen

2b), was auch für Groß- und Kleinlibellen alleine galt (Abb. 2d, f). Der Schwerpunkt der endemischen Arten der Westpaläarktis befand sich jedoch im Maghreb, Iberien und Frankreich (Abb. 2h).

3.2. Clusteranalysen

Die Clusteranalysen für alle eurasischen Arten, basierend auf dem β_{sim}-Ähnlichkeitsindex, differenzieren zwischen zwei Hauptgruppen (Abb. 3a, b): (1) von Europa durch das westliche und zentrale Asien bis in den Nordosten des Kontinents; (2) Süd- und Südostasien. Beide Hauptgruppen wiesen weitere Untergliederungen auf. Vor allem in der ersten unterschieden sich Nordchina, Korea und Japan sehr markant von den anderen Regionen dieser Hauptgruppe. Weitere drei Untergruppen konnten zusätzlich in beiden Hauptgruppen unterschieden werden.

Betrachtet man die Groß- und die Kleinlibellen gesondert, so entstanden sehr ähnliche Muster (Abb. 3c-f). Es ergaben sich jedoch drei bedeutende Unterschiede, die hier hervorgehoben seien: (1) Das Übergangsgebiet in Nordchina, Korea und Japan war für Großlibellen geographisch deutlich ausgedehnter als im Gesamtdatensatz und schloss auch den Fernen Osten Russlands mit ein. (2) Dieses Übergangsgebiet stand für die Kleinlibellen (anders als im Gesamtdatensatz und für die Großlibellen) der Fauna Südostasiens deutlich näher als den nördlich und westlich angrenzenden Regionen. (3) Für Kleinlibellen konnte eine deutliche Faunengrenze zwischen Iberien und dem Maghreb nachgewiesen werden, welche dort für Großlibellen nicht zu existieren schien.

3.3. Hauptkomponentenanalysen nach Regionen

Die Hauptkomponentenanalyse, basierend auf dem β_{sim}-Ähnlichkeitsmaß für ganz Eurasien, extrahierte vier Faktoren mit einer jeweiligen Varianz von über 5 % und einer kumulierten Gesamtvarianz von 88 % (Abb. 4). Basierend auf Jaccard-Ähnlichkeitsmaßen ergaben sich acht Hauptkomponenten, wobei sich die Faktoren 1, 2 und 4 der vorgenannten Analyse in je zwei weitere aufteilten. Eine Hauptkomponentenanalyse, basierend auf β_{sim} für die Großlibellen, ergab fast identische Ergebnisse wie für den Gesamtdatensatz; eine Beschränkung auf die Kleinlibellen ergab einen zusätzlichen fünften Faktor für die Philippinen.

Für die westliche Paläarktis extrahierte die Hauptkomponentenanalyse, basierend auf der Jaccard-Ähnlichkeitsmatrix, fünf Faktoren mit einer jeweiligen Varianz von über 5 %, die insgesamt 91 % der Gesamtvarianz erklärten (Abb. 5). Der erste Faktor wies einen starken Schwerpunkt in Mitteleuropa auf, der zweite auf der Balkanhalbinsel und in Kleinasien, der dritte in Iberien und weniger ausgeprägt dem Maghreb und Italien, der vierte im mittleren und nördlichen Fennoskandien und der fünfte auf den Britischen Inseln. Die Analyse auf

---

Westpaläarktis; (**g**) Zahlenverhältnis von Großlibellen zu Kleinlibellen in Eurasien; (**h**) Gesamtartenzahlen westpaläarktischer Endemiten in der Westpaläarktis. Abbildungen verändert nach Heiser & Schmitt (2010, 2013).

Fig. 2: Geographic distribution of species numbers and ratio dragonflies : damselflies in the Palearctic. (**a**) Total species numbers odonates Eurasia; (**b**) total species numbers odonates western Palearctic; (**c**) total species numbers dragonflies Eurasia; (**d**) total species numbers dragonflies western Palearctic; (**e**) total species numbers damselflies Eurasia; (**f**) total species numbers damselflies western Palearctic; (**g**) ratio dragonflies : damselflies in Eurasia; (**h**) total species numbers of western Palearctic endemics in the western Palearctic. Figures modified after Heiser & Schmitt (2010, 2013).

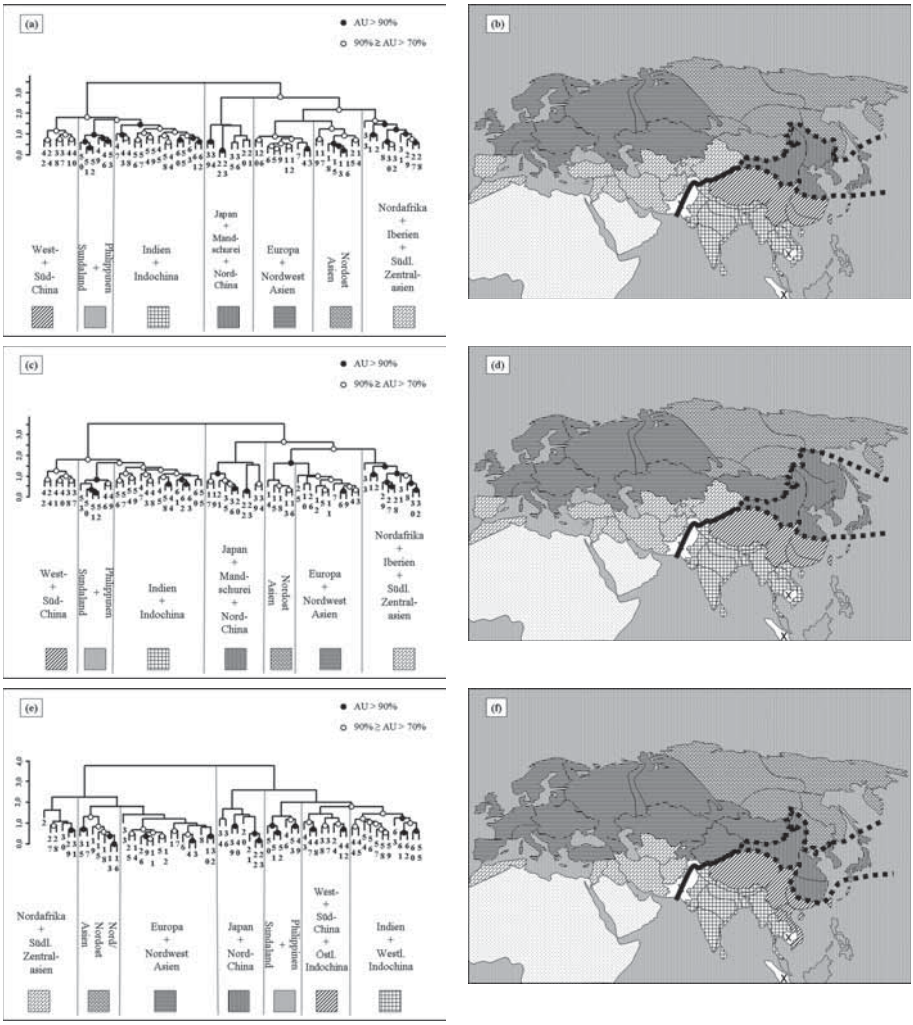

Abb. 3: Faunenregionen der Libellen Eurasiens: Average linkage Clusteranalyse euklidischer Distanzen basierend auf β_{sim}-Ähnlichkeitskoeffizienten für 63 Regionen mit *approximately unbiased bootstrap*-Werten. Die unterschiedenen biogeographischen Gruppen sind in einer Karte visualisiert. (**a**, **b**) Alle 1.765 Libellenarten; (**c**, **d**) alle 962 Großlibellenarten; (**e**, **f**) alle 803 Kleinlibellenarten. Abbildungen verändert nach HEISER & SCHMITT (2013).

Fig. 3: Faunal regions of Eurasian odonates: Average linkage cluster analysis of Euclidean distances based on β_{sim} similarity coefficients for 63 regions with approximately unbiased bootstrap values. The different biogeographic groups are visualised on maps. (**a**, **b**) All 1,765 odonate species; (**c**, **d**) all 962 dragonfly species; (**e**, **f**) all 803 damselfly species. Figures modified after HEISER & SCHMITT (2013).

Basis der Großlibellen ergab fast identische Ergebnisse, für die Kleinlibellen ergaben sich jedoch gewisse Unterschiede: Der erste Faktor besaß seinen Schwerpunkt im östlichen Mitteleuropa, der vierte Faktor schloss neben den oben genannten Regionen Fennoskandiens auch die nördlichen Teile der Britischen Inseln mit ein, und der eigenständige Faktor fünf für die Britischen Inseln entfiel.

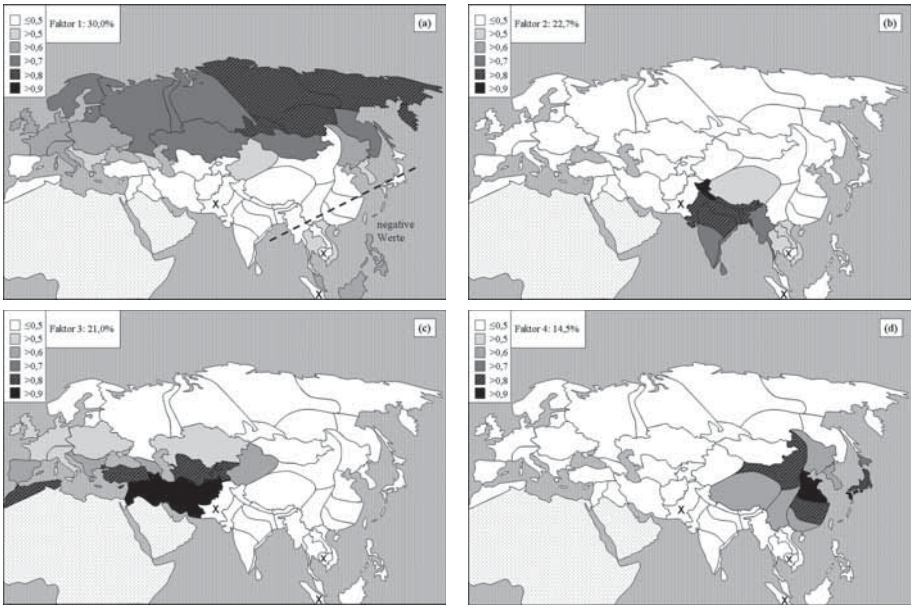

Abb. 4: Faunenregionen der Libellen Eurasiens: Hauptkomponentenanalysen der Regionen für alle 1.765 eurasischen Libellenarten mittels varimax Rotation basierend auf β_{sim}-Ähnlichkeitskoeffizienten für 63 Regionen. Faktoren mit Eigenwerten >1 und einer erklärten Varianz über 5 % wurden extrahiert. Die gestrichelte Linie in Teilabbildung (a) trennt positive Werte im Nordwesten von negativen Werten im Südosten. Abbildungen verändert nach HEISER & SCHMITT (2013).

Fig. 4: Faunal regions of Eurasian odonates: Principal components of regions for all 1,765 Eurasian odonates with varimax rotation based on β_{sim} similarity coefficients for 63 regions. Factors with eigenvalues >1 and an explained variance >5 % were extracted. The broken line in figure (a) is separating positive values in the Northwest from negative values in the Southeast. Figures modified after HEISER & SCHMITT (2013).

3.4. Hauptkomponentenanalysen nach Arten

Basierend auf dem β_{sim}-Ähnlichkeitsmaß extrahierte diese Hauptkomponentenanalyse für ganz Eurasien 13 Faktoren mit einer Varianz von jeweils über 3 % und einer kumulierten Gesamtvarianz von 75 % (Abb. 6). Den einzelnen Faktoren wurden zwischen 37 und 207 Arten zugeordnet. Die Mehrzahl dieser Faktoren war geographisch auf das südliche und südöstliche Asien beschränkt. Wurde diese Analyse auf Basis der Jaccard-Ähnlichkeitsmatrix durchgeführt, so ergaben sich nur geringfügige Veränderungen: Nur ein Faktor wurde für die Philippinen extrahiert und zwei weitere Faktoren waren in Malaysia und über die ganze Indochinaregion lokalisiert.

Eine Hauptkomponentenanalyse, basierend auf β_{sim} für die Großlibellen, extrahierte zwölf Faktoren; sie war fast identisch mit dem Gesamtdatensatz. Es wurde jedoch nur ein Faktor für die Philippinen ermittelt. Auch für die Kleinlibellen wurden zwölf Faktoren detektiert, von denen neun denjenigen der Gesamtanalyse sehr ähnlich waren, der yünnanische und der japanische Faktor entfielen und ein zusätzlicher Faktor für Sri Lanka wurde detektiert.

Für die westliche Paläarktis wurden für alle 162 dort vorkommenden Libellenarten fünf Faktoren durch eine Hauptkomponentenanalyse extrahiert (Abb. 7). Der erste Faktor ist weit über diesen Raum aus-

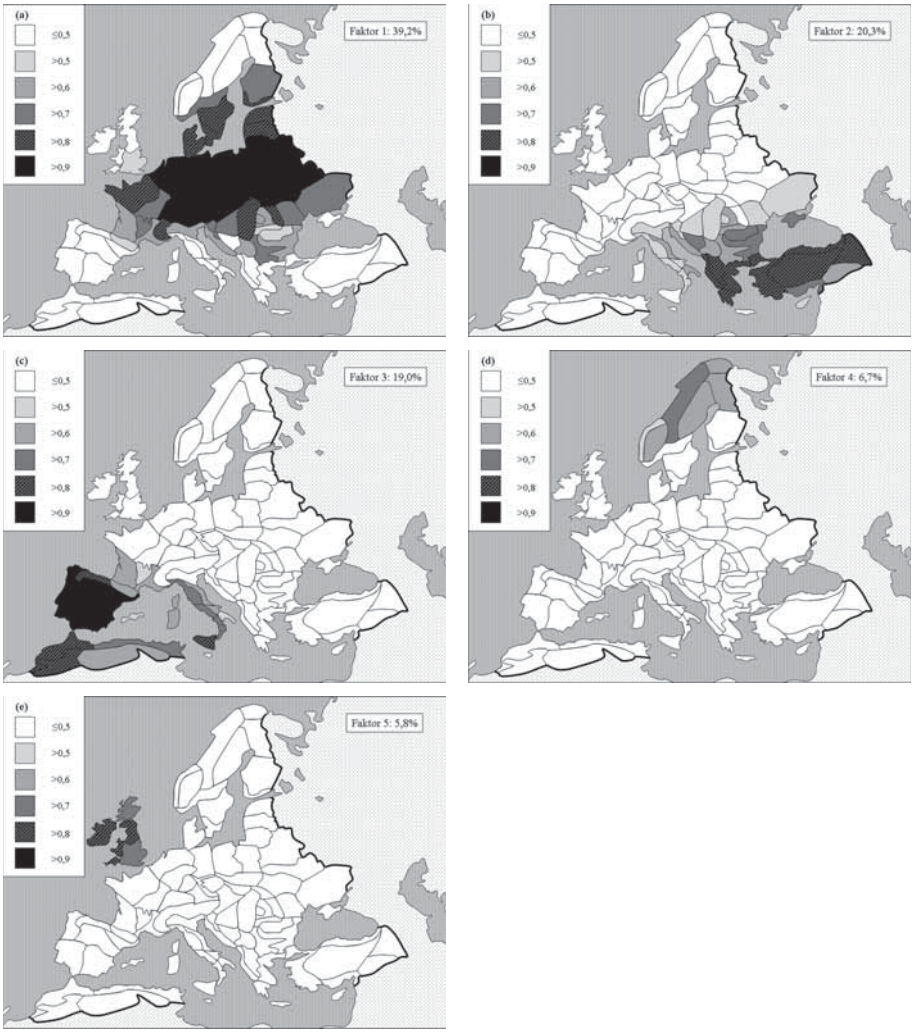

Abb. 5: Faunenregionen der Libellen der westlichen Paläarktis: Hauptkomponentenanalysen der Regionen für alle 162 westpaläarktischen Libellenarten mittels varimax-Rotation, basierend auf Jaccard-Ähnlichkeitskoeffizienten für 97 Regionen. Faktoren mit Eigenwerten >1 und einer erklärten Varianz über 5 % wurden extrahiert. Abbildungen verändert nach HEISER & SCHMITT (2010).

Fig. 5: Faunal regions of western Palearctic odonates: Principal components of regions for all 162 western Palearctic odonates with varimax rotation based on Jaccard similarity coefficients for 97 regions. Factors with eigenvalues >1 and an explained variance >5 % were extracted. Figures modified after HEISER & SCHMITT (2010).

gedehnt, besaß aber seinen Schwerpunkt in Mittel- und Südosteuropa; der zweite Faktor beschränkt sich auf Kleinasien; der dritte befand sich schwerpunktmäßig im Ostseeraum; der vierte war am stärksten in Iberien und Frankreich vertreten, stahlt aber auch deutlich in den Maghreb und nach Italien hinein aus; der fünfte war im Maghreb lokalisiert mit leichter Ausstrahlung nach Südiberien. Eine Analyse für ausschließlich die Großlibellen führte zu sehr ähnlichen Ergebnissen, jedoch ergab sich

ein zusätzlicher Faktor in Südostanatolien und die Gradienten zwischen Südiberien und Marokko waren geringer als für den Gesamtdatensatz. Ein kontrastierendes Ergebnis ergab sich für die Kleinlibellen, bei denen der Faktor 2 einen deutlichen Schwerpunkt in Iberien und Frankreich besaß und nur geringfügig in den Maghreb ausstrahlte und Faktor 4 gänzlich auf den Maghreb begrenzt war.

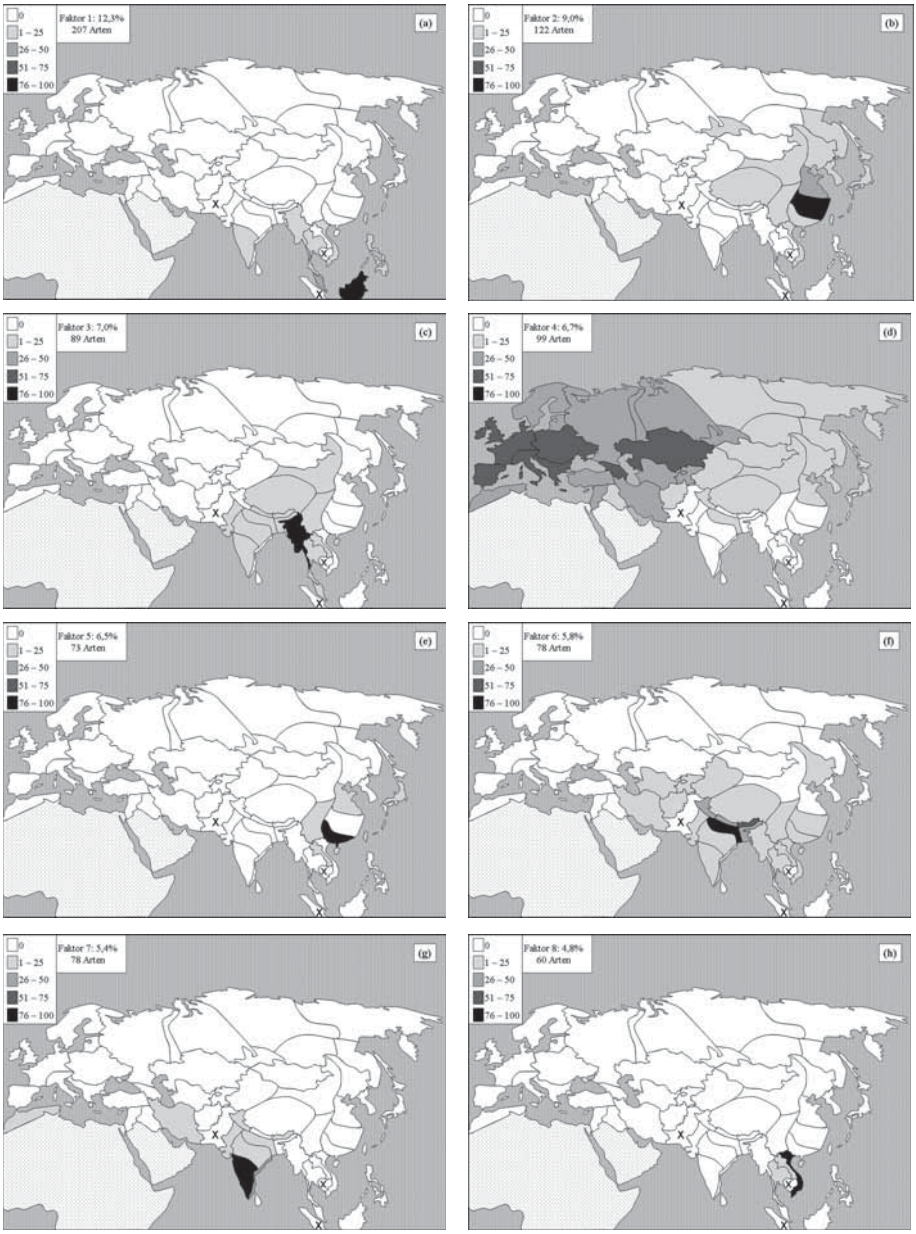

Abb. 6: Fortgesetzt und Legende auf nächster Seite.
Fig. 6: Continued and legend on next page.

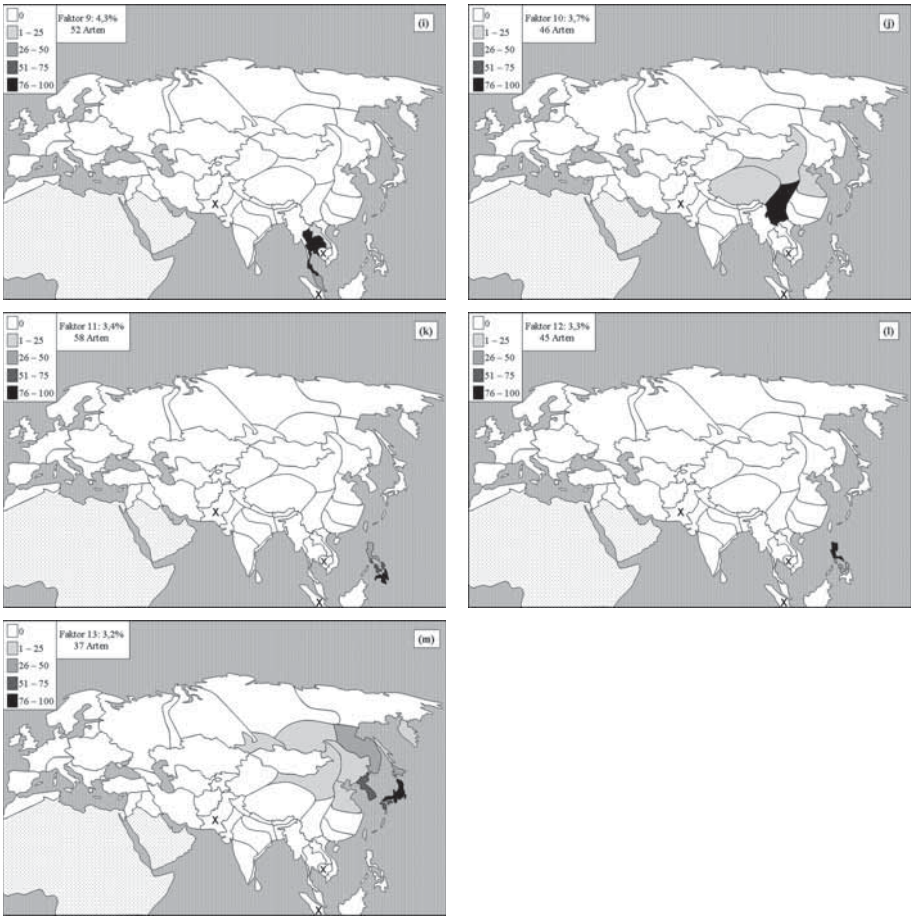

Abb. 6: Faunenelemente der Libellen Eurasiens: Hauptkomponentenanalysen der Arten für alle 1.765 eurasischen Libellenarten mittels varimax-Rotation basierend auf β_{sim}-Ähnlichkeitskoeffizienten für 63 Regionen. Faktoren mit Eigenwerten >1 und einer erklärten Varianz über 3 % wurden extrahiert. Arten mit einer Faktorladung >0,7 wurden den entsprechenden Faktoren zugeteilt und der Anteil dieser Arten für jede Region und für jeden Faktor berechnet. Abbildungen verändert nach HEISER & SCHMITT (2013).
Fig. 6: Faunal elements of Eurasian odonates: Principal components of regions for all 1,765 Eurasian odonates with varimax rotation based on β_{sim} similarity coefficients for 63 regions. Factors with eigenvalues >1 and an explained variance >3 % were extracted. Species with a factor loading >0.7 were included in each factor and the percentage of these species for each region and each factor was calculated. Figures modified after HEISER & SCHMITT (2013).

4. Diskussion

4.1. Evolutionsbiologische und klimageschichtliche Einflüsse auf die biogeographischen Muster der Libellen

Die Verbreitung der Libellenarten zeigt ein typisches biogeographisches Muster, bei dem die höchsten Artenzahlen in den tropischen Regionen Eurasiens anzutreffen sind (vgl. WASSCHER & BOS 2000; KALKMAN et al. 2008), vor allem in den Regenwaldregionen des südlichsten Chinas, Indochinas und Borneos, welche den Indo-Burma- und den Sundaland-Hotspot repräsentieren. Dieses Ergebnis unterstreicht die Hypothese einer

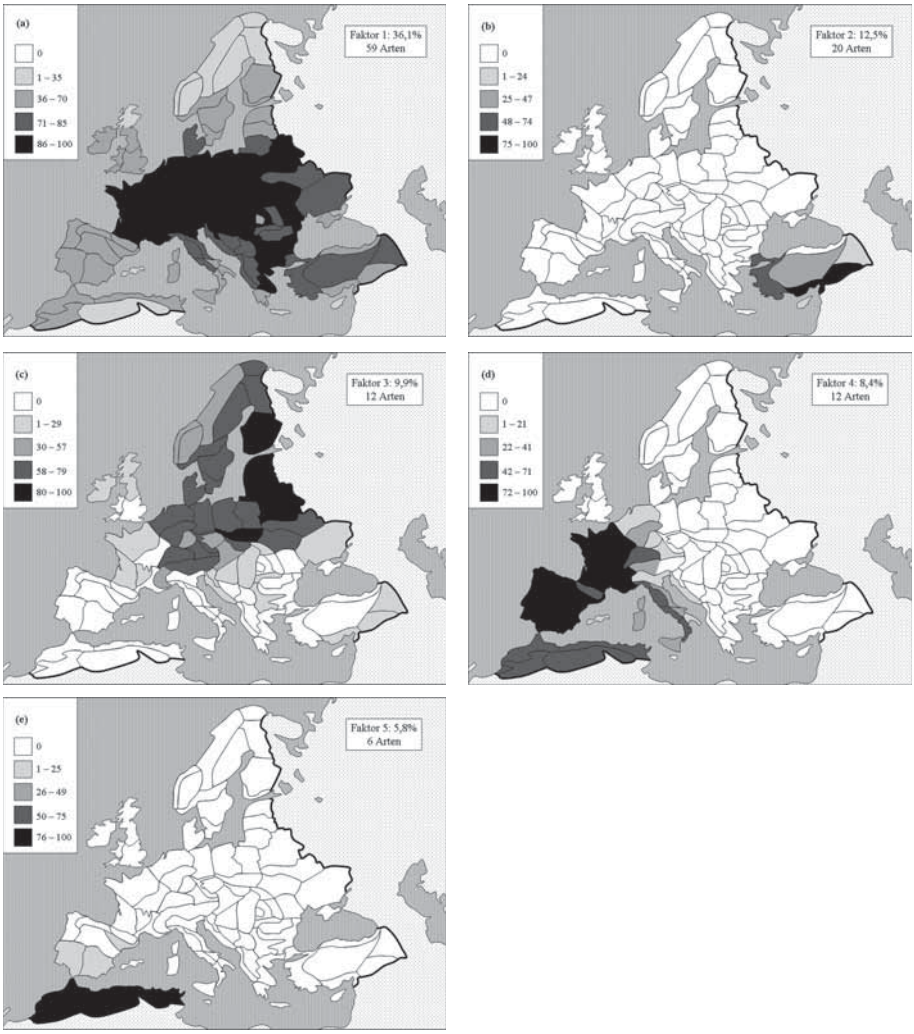

Abb. 7: Faunenelemente der Libellen der westlichen Paläarktis: Hauptkomponentenanalysen der Arten für alle 162 westpaläarktischen Libellenarten mittels varimax-Rotation basierend auf Jaccard-Ähnlichkeitskoeffizienten für 97 Regionen. Faktoren mit Eigenwerten >1 und einer erklärten Varianz über 5 % wurden extrahiert. Arten mit einer Faktorladung >0,7 wurden den entsprechenden Faktoren zugeteilt und der Anteil dieser Arten für jede Region und für jeden Faktor berechnet. Abbildungen verändert nach Heiser & Schmitt (2010).

Fig. 7: Faunal elements of western Palearctic odonates: Principal components of regions for all 162 western Palearctic odonates with varimax rotation based on Jaccard similarity coefficients for 97 regions. Factors with eigenvalues >1 and an explained variance >5 % were extracted. Species with a factor loading >0.7 were included in each factor and the percentage of these species for each region and each factor was calculated. Figures modified after Heiser & Schmitt (2010).

primären Waldherkunft der Libellen (PAULSON 2006). Ähnliche Muster wurden auch für Amphibien und Landvögel gefunden, welche ebenfalls ihre höchsten Artenzahlen in dieser Region aufweisen (DING et al. 2006; BUCKLEY & JETZ 2007); auch eine Arbeit über Laufkäfer des außertropischen Eurasiens hat die höchsten Artenzahlen im südöstlichen China lokalisiert (SCHULDT et al. 2009). Die südostasiatische Region mit der höchsten Artendiversität weist auch ein stärker geographisch untergliedertes Muster von Faunenelementen auf, wobei sich die einzelnen Arealkerne nicht überlappen, womit sie die Hypothese eines biogeographischen Hotspots für Libellen in den südostasiatischen Regenwaldgebieten unterstützen (CLAUSNITZER et al. 2009).

Die geographische Anhäufung von Arten und Faunenelementen in Südostasien, sowohl bei Libellen als auch bei anderen Artengruppen, kann durch mehrere Faktoren, die sich gegenseitig nicht ausschließen, begünstigt worden sein: (1) Die gesamte Region weist eine vielfältige Orographie auf, die eine parallele allopatrische Differenzierung in benachbarten Gebieten fördert, was zur Evolution zahlreicher Arten mit vergleichsweise kleinräumigen Verbreitungsgebieten führen kann (VAN TOL & GASSMANN 2007). (2) Südostasien war sehr viel moderater von den klimatischen Veränderungen der pleistozänen Vereisungsphasen betroffen als die meisten anderen Regionen Eurasiens (SODHI et al. 2004; WURSTER et al. 2010). Deshalb ist es wahrscheinlich, dass so gut wie alle Libellenarten hier im Bereich ihrer heutigen Verbreitungsgebiete auch die glazialen Phasen überdauern konnten. (3) Südostasien befindet sich in den feuchten Tropen mit einer sehr günstigen Wasser-Energie-Bilanz (HAWKINS et al. 2003) und weist somit für die Erhaltung einer hohen Libellenartenzahl günstige Bedingungen auf (KIEL et al. 2008). Dies wird auch unterstützt durch den hohen Anteil an Kleinlibellen an der Gesamtartenzahl in Indochina und Borneo, was allgemein als Indikator für günstige Umweltbedingungen für Libellen angesehen wird (MAY 1991).

Diese Feststellungen stehen in gewissem Gegensatz zu den Postulaten von GATHORNE-HARDY et al. (2002), welche die eiszeitlichen Rückzugsgebiete für Termiten tropischer Wälder ausschließlich im Bereich Sundalands vermuteten und nicht in Indochina, wofür die zahlreichen Faunenelemente bei Libellen jedoch gute Evidenzen liefern. Folglich ist das pleistozäne Verbreitungsmuster von Regenwäldern wahrscheinlich durch disjunkte Regenwaldrefugien über weite Bereiche Südostasiens geprägt gewesen und somit dem für Südamerika von MÜLLER (1970) postulierten Muster strukturell recht ähnlich.

4.2. Die Übergangszone zwischen Paläarktis und Orientalis: Ein unabhängiges Bioreich?

Alle unsere Analysen weisen Nordchina, Korea und Japan einheitlich als Übergangszone zwischen der Paläarktis und der Orientalis aus. Die Hauptkomponentenanalysen schließen sogar Bereiche des westlichen und südlichen Chinas in diese Zone mit ein. Der Ferne Osten Russlands fällt für Großlibellen ebenfalls in diesen Bereich. Somit weichen unsere Ergebnisse für Libellen deutlich von den Postulaten DE LATTINS (1967) ab, der die Faunenelemente Südchinas und Nepals dem paläarktischen Faunenkreis zuordnete, ebenso von MÜLLER (1980), der nur das südliche Drittel Chinas als Übergangszone zwischen diesen beiden Bioreichen auswies. Unsere Ergebnisse zeigen somit einen stärkeren Einfluss orientalischer Elemente in Ostasien.

Die geographische Ausdehnung der Übergangszone, welche durch Haupkomponentenanalysen ermittelt wurde, ähnelt sehr derjenigen, die FELLOWES (2006) für Ameisengenera nachweisen konnte. Die von uns ermittelte Nordgrenze der Übergangszone

stimmt sehr gut mit der von Hoffmann (2001) und Kreft & Jetz (2010) auf Basis von Säugetier-Verbreitungsmustern postulierten Nordgrenze der Orientalis überein; diese Autoren wiesen jedoch kein Übergangsgebiet zwischen diesen beiden Bioreichen aus. Schon vor über 50 Jahren postulierte Belyshev (1961) für Libellen die Grenze zwischen Paläarktis und Orientalis im Bereich, in dem wir die nördliche Grenze der Übergangszone annehmen. Jedoch wies er keine Übergangszone aus, sondern zählte den Bereich südlich dieser Grenze gänzlich zur Orientalis.

In einer Studie, die auf Verbreitungsdaten von Amphibien, Vögeln und Säugern basiert, postulierten Holt et al. (2013) sogar ein zusätzliches unabhängiges Bioreich im Bereich von China und Japan, welches sie sino-japanische Region nannten. Betrachtet man die geographische Verteilung der Faunenelemente der Libellen, so sind acht unstrittig der Orientalis zuzuordnen, aber nur ein einziges der Paläarktis. Die verbleibenden vier Faunenelemente werden in der Hauptkomponentenanalyse alle dem Übergangsgebiet zugeordnet; in den Clusteranalysen gilt dies nur für das japanische Element, die drei südchinesischen Elemente müssen in dieser Analyse als Teil der Orientalis angesehen werden. In jedem Fall unterstreichen diese Daten die biogeographische Eigenständigkeit Ostasiens, die auch dessen Klassifizierung als eigenes Bioreich rechtfertigen könnte, wie von Holt et al. (2013) vorgeschlagen. In Anlehnung an die Terminologie de Lattins (1967) würden wir jedoch, in diesem Fall, den Terminus sino-mandschurische Region für dieses zusätzliche Bioreich vorschlagen.

4.3. Die Biogeographie der Libellen der westlichen Paläarktis

Die Verbreitung der Libellenarten in der westlichen Paläarktis folgt einem typischen biogeographischen Muster, bei dem die höchsten Artenzahlen nicht in den mediterranen Glazialrefugien auftreten, sondern in Mitteleuropa als Konsequenz einer Mischung unterschiedlicher Elemente mit diversen biogeographischen Ursprüngen und Verbreitungsgeschichten (de Lattin 1967; Dennis et al. 1991, 1995; Hagemeier & Blair 1997; Baquero & Telleria 2001; Araújo et al. 2008). Ein vergleichbares Muster mit den höchsten Artenzahlen im und um den Alpenbereich herum, also in einem Bereich außergewöhnlicher biotischer und orographischer Diversität, wurde auch für Tagfalter festgestellt (Dennis et al. 1991).

Die Abnahme der Artenzahlen von Mitteleuropa in nördlicher Richtung zu den ehemals vergletscherten Bereichen ist viel stärker ausgeprägt als in Richtung der im Süden gelegenen Glazialrefugien im Mittelmeerraum. Hier weisen jedoch die östlicheren Bereiche (mit ihren vielfältigen biogeographischen Verbindungen zu angrenzenden Regionen) deutlich höhere Artenzahlen auf als die westlichen (mit ihrer geographisch peripheren Position). Eine solche Abnahme der Artenzahlen in Richtung des Mittelmeerraumes ist jedoch bei weitem nicht in allen Gruppen festzustellen, und beispielsweise bei Gefäßpflanzen (Meusel et al. 1965), Süßwasserfischen (Reyjol et al. 2007) und Spinnen (Ysnel et al. 2008) befinden sich die westpaläarktischen Artendiversitätszentren in der Mittelmeerregion, also in einer der wichtigen eiszeitlichen Refugialregionen.

Die Verbreitung der westpaläarktischen Endemiten unter den Libellen weist ein völlig anderes Muster auf, mit einem Schwerpunkt in Iberien und generell hohen Werten im westlichen Mittelmeerraum einschließlich des Maghrebs und Italiens. Deutlich niedrigere Werte werden im östlichen Mittelmeerraum erreicht, und die Raten liegen sogar in Anatolien noch niedriger als in den Küstenregionen der Balkanhalbinsel. Dies unterstreicht die starke biogeographische Eigenständigkeit der Westmediterraneis. Generell unterstreichen

unsere Daten die Existenz eines atlantomediterranen Faunenelements für Libellen mit einer starken biogeographischen Übereinstimmung zwischen Iberien und dem Maghreb, ein in vielen taxonomischen Gruppen wiederholtes Muster (de Lattin 1949; Dennis et al. 1995, Taberlet et al. 1998; Hewitt 1999; Schmitt 2007). Eine genauere Betrachtung dieser Region zeigt jedoch, dass von den 18 Arten, die diesem Faunenelement zugeordnet sind, zwölf einen klaren Verbreitungsschwerpunkt in Iberien aufweisen, sechs im Maghreb. Dies ist in Übereinstimmung mit vielen Untersuchungen auf der intraspezifischen Ebene, die deutliche Differenzierungen auf diesem Niveau über die Straße von Gibraltar aufweisen und somit eine stärkere Trennung beider Bereiche andeuten, als dies rein auf Basis der Artenzusammensetzungen zu vermuten wäre (Schmitt 2007).

Auch das pontomediterrane Faunenelement (Balkanhalbinsel, Anatolien bis nach Palästina) findet eine gute Unterstützung in den hier analysierten Libellendaten, wenngleich nicht so eindeutig wie im Fall des atlantomediterranen. Vor allem die Anzahl der Endemiten in dieser Region ist deutlich geringer, was auf den ersten Blick paradox erscheint, da die Küstenregionen der Balkanhalbinsel und Anatoliens wichtige Glazialrefugien darstellten. Jedoch schließt das weit verbreitete mitteleuropäische Faunenelement weitgehend auch die Regionen des Karpatenbeckens und der Balkanhalbinsel mit ein. Eine Vielzahl der insgesamt 59 Libellenarten dieses Elements dürften jedoch vom pontomediterran-expansiven Arealtyp sein (vgl. de Lattin 1967), sich also postglazial aus Refugien aus der Balkanhalbinsel nach Mitteleuropa ausgebreitet haben, ein biogeographisches Muster, das auch häufig durch phylogeographische Studien bestätigt werden konnte (Taberlet et al. 1998; Hewitt 1999; Schmitt 2007) und somit die geringere biogeographische Eigenständigkeit der Balkanhalbinsel und Anatoliens auf Grund stärkeren vergleichsweise rezenten Austauschs mit Nachbarregionen erklärt.

Für das adriatomediterrane Faunenelement (also die italienische Halbinsel) finden sich nur schwache Evidenzen bei den Libellen. In Italien gibt es lediglich zwei endemische Libellenarten, und die meisten hier vorkommenden Arten sind auch in Iberien oder auf der Balkanhalbinsel anzutreffen. Somit scheint Italien als alleiniges Glazialrefugium für Libellenarten nur eine sehr untergeordnete Rolle eingenommen zu haben, was an seiner im Vergleich mit den beiden anderen großen Mittelmeerhalbinseln geringen geographischen Ausdehnung liegen könnte. Ein ähnliches Bild von wenigen italienischen Endemiten ergibt sich beispielsweise auch für Tagfalter (Dennis et al. 1995; Tolman & Lewington 1998) und unterstützt damit diese Annahme.

Hervorstechend ist auch die geographisch ausgedehnte Faunenregion in Mittel- und Osteuropa. Diese Faunenregion ist wahrscheinlich als Ergebnis der Vermischung unterschiedlicher Faunenelemente in diesem Bereich zu verstehen, an erster Stelle des weit verbreiteten Elements (häufig wohl auch mit balkanischer Abstammung) und des boreo-montanen Elements (also Arten mit Vorkommen im borealen Bereich und in höheren Lagen im Süden). Ein sehr ähnliches Muster findet sich auch bei Tagfaltern (Dennis et al. 1991). Da viele dieser Arten weite transpaläarktische Verbreitungen aufweisen (Dijkstra & Lewington 2006), wurden sie von den „alten" Biogeographen oft als sogenannte sibirische Faunenelemente angesehen, also als Arten, die ihre glazialen Rückzugsgebiete im östlichen Asien besaßen und Europa erst als Folge ihrer postglazialen Arealausdehnung erreichten (de Lattin 1964). Neuere Untersuchungen belegen jedoch, dass zahlreicher dieser Arten auch in so genannten extramediterranen Rückzugsgebieten nördlich der klassischen mediterranen Glazialrefugien Kaltphasen überdauert haben können (Steward & Lis-

ter 2001; Provan & Bennet 2008; Schmitt & Varga 2012). Überdauerung in solchen Extramediterranrefugien ist ein wahrscheinliches Szenario für viele der boreo-montanen Arten, könnte aber auch für etliche der heute in Europa weit verbreiteten Arten zutreffen. Weitere Studien, vor allem innerartliche genetische Untersuchungen, sind zukünftig zur genaueren Klärung dieses Sachverhalts für unterschiedliche Libellenarten erforderlich.

4.4. Einfluss des aktiven Ausbreitungspotentials auf die biogeographischen Muster der Libellen

Weder auf der gesamten eurasischen noch auf der westpaläarktischen Ebene zeigen die weniger flugaktiven Kleinlibellen bei unserer räumlichen Auflösung eine kleinräumigere Strukturierung als die Großlibellen. Es ist jedoch unbekannt, ob dies auch bei einer feineren räumlichen Auflösung so festgestellt werden würde. Es konnte jedoch für beide Gruppen gezeigt werden, dass die meisten Arten weitgehend stationär in ihren Ausbreitungszentren in Südostasien verblieben und trotz ihrer hohen potenziellen Ausbreitungsfähigkeit nicht in benachbarte Gebiete expandierten. Auch für die Westpaläarktis ergibt sich ein ähnliches Bild: Viele Arten verbleiben scheinbar stationär im Bereich der ehemaligen Mediterranrefugien; interessanterweise ist dieses stationäre Verhalten bei den flugstärkeren Großlibellen sogar stärker ausgebildet als bei den scheinbar flugschwachen Kleinlibellen. Die Fähigkeit, aktiv große Strecken zu fliegen, scheint also in diesem Zusammenhang keinen Einfluss auf die Ausbreitung der Arten zu besitzen. Die Hypothese, dass die meist nur kurzen in aktivem Flug zurückgelegten Strecken der Kleinlibellen zur zahlreicheren Ausbildung von Inselfaunenelementen führen würden, konnte nur in wenigen Fällen bestätigt werden, so durch ein zusätzliches Element für Kleinlibellen auf Sri Lanka und ein zweites Element auf den Philippinen. Eine intensive Untersuchung der Inselbiogeographie der Libellen der Westmediterraneis (Heiser et al. 2014) konnte einen deutlichen Unterschied zwischen Groß- und Kleinlibellen nur für das kleine und isolierte Malta nachweisen, nicht jedoch für die Balearen, Korsika, Sardinien und Sizilien. Möglicherweise spielt für die Ausbreitung von Kleinlibellen, anders als bei den flugaktiven Großlibellen, auch die passive Verdriftung eine wesentliche Rolle, die ihre geringere aktive Flugstärke in vielen Fällen kompensieren könnte. An dieser Stelle sei jedoch auch erwähnt, dass bei Säugern die flugfähigen Arten deutlich weniger Inselelemente ausgebildet haben als die nicht flugfähigen Arten (Kreft & Jetz 2010).

Ebenfalls sollte angenommen werden, dass Meeresstraßen für die weniger flugaktiven Kleinlibellen eine stärkere Barriere darstellen als für die Großlibellen. Diese Annahme wird klar durch die Situation im Bereich der Straße von Gibraltar (an der engsten Stelle nur 14 km breit) unterstützt. In diesem Bereich findet sich nur ein vergleichsweise geringer Faunenschnitt für Großlibellen, wohingegen die Kleinlibellenfaunen sich sehr ausgeprägt zwischen Marokko und Südiberien unterscheiden. Gegen diese Annahme spricht jedoch, dass die britische Faunenregion nur für die Großlibellen, nicht jedoch für Kleinlibellen nachgewiesen werden konnte, dass diese Inselgruppe also nur für die flugstarken Anisopteren eine einheitlich verarmte Fauna aufweist, nicht jedoch für die weniger flugaktiven Zygopteren. Dieser scheinbare Widerspruch könnte zwei Gründe haben. Zum einen könnten viele Kleinlibellen die Britischen Inseln schon so früh im Postglazial erreicht haben, dass der Ärmelkanal noch nicht überflutet war; zum anderen könnten viele Kleinlibellen auch später als Luftplankton nach Britannien gelangt sein. Im letzteren Fall müsste man sich jedoch fragen, warum dies nicht für den Bereich der Straße von Gibraltar zutrifft, was eventuell mit hierfür ungünstigen lokalen

Windsystemen begründet werden könnte, die eine Verfrachtung zwischen beiden Kontinenten weitgehend unterbinden.

Hohes Ausbreitungsvermögen sollte sich außerdem in den großen biogeographischen Mustern widerspiegeln. Folgerichtig konnten wir feststellen, dass das transpaläarktische Faunenelement, mit vermutlich westpaläarktischem Ursprung, für Großlibellen weiter in Ostasien verbreitet ist als für Kleinlibellen. Bei letzteren ist der biogeographische Einfluss in Ostasien stärker aus dem geographisch näher gelegenen Südostasien geprägt.

Danksagung

Wir danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft für das MARKUS HEISER im Rahmen des Graduiertenkollegs „Verbesserung von Normsetzung und Normanwendung im integrierten Umweltschutz durch rechts- und naturwissenschaftliche Kooperation" gewährte Stipendium. MATTI MÄMÄLÄINEN, ELENA MALIKOVA und MARTIN SCHORR unterstützen uns mit Literatur. QIUPING LIU (Sinologie der Universität Trier) half beim Übersetzen chinesischer Quellen, NATHALIE LEIBOLD bei Übersetzungen aus dem Russischen.

Literatur

ARAÚJO, M.B., NOGUÉS-BRAVO, D., DINIZ-FILHO, J.A.F., HAYWOOD, A.M., VALDES, P.J., & RAHBEK, C. (2008): Quarternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. Ecography 31: 8-15.

BAQUERO, R.A., & TELLERIA, J.L. (2001): Species richness, rarity and endemicity of European mammals: a biogeographical approach. Biodiversity and Conversation 10: 29-44.

BELYSHEV, B.F. (1961): The boundary of Palearctic Asia on base of the distribution of the Odonata. Annales Zoologici 19: 437-453.

BELYSHEV, B.F., & HARITONOV, A.Y. (1980): On the reason for a sharpe curve in the western boundary of the ranges of some eastern dragonfly species in the north of western Siberia. Odonatologica 9: 317-319.

BROCKHAUS, T. (2007): Bildet der Jenissei eine pleistozän entstandene Faunengrenze? Eine Diskussion am Beispiel der paläarktischen Libellenfauna (Odonata). Entomologica Romanica 12: 41-59.

BUCKLEY, L.B., & JETZ, W. (2007): Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. Proceedings of the Royal Society B 274: 1167-1173.

CLAUSNITZER, V., KALKMAN, V.J., RAM, M., COLLEN, B., BAILLIE, J.E.M., BEDJANIC, M., DARWALL, W.R.T., DIJKSTRA, K.-D.B., DOW, R., HAWKING, J., KARUBE, H., MALIKOVA, E., PAULSON, D., SCHÜTTE, K., SUHLING, F., VILLANUEVA, R.J., VON ELLENRIED, N., & WILSON, K. (2009): Odonata enter the biodiversity crisis debate: the first global assessment of an insect group. Biological Conservation 142: 1864-1869.

COX, C.B. (2001): The biogeographic regions considered. Journal of Biogeography 28: 511-523.

DE LATTIN, G. (1949): Beiträge zur Zoogeographie des Mittelmeergebietes. Verhandlungen der deutschen Zoologischen Gesellschaft, Kiel: 143-151.

DE LATTIN, G. (1964): Die Verbreitung des sibirischen Faunenelements in der Westpaläarktis. Natur und Museum 94: 104-125.

DE LATTIN, G. (1967): Grundriss der Zoogeographie. Gustav Fischer Verlag; Jena.

DENNIS, R.L.H., WILLIAMS, W.R., & SHREEVE, T.G. (1991): A multivariate approach to the determination of faunal structures among European butterfly species (Lepidoptera: Rhopalocera). Zoological Journal of the Linnean Society 101: 1-49.

DENNIS, R.L.H., SHREEVE, T.G., & WILLIAMS, W.R. (1995): Taxonomic differentiation in species richness gradients among European butterflies (Papilionoidea, Hesperioidea): contribution of macroevolutionary dynamics. Ecography 18: 27-40.

DENNIS, R.L.H., WILLIAMS, W.R., & SHREEVE, T.G. (1998): Faunal structures among European butterflies: evolutionary implications of bias for geography, endemism and taxonomic affiliations. Ecography 21: 181-203.

DEVAI, G. (1976): A szitakötok (Odonata) magyarországi elöfordulási adatainak elemzése. An analysis of the faunistic records of dragonflies

(Odonata) in Hungary. Acta Biologica Debrecina 13, Supplement 1: 9-92.

Dijkstra, K.D.B., & Lewington, R. (2006): Field Guide to the Dragonflies of Britain and Europe. British Wildlife Publishing.

Ding, T.-S., Yuan, H.-W., Geng, S., Koh, C.-N., & Lee, P.-F. (2006) Macro-scale bird species richness patterns of the East Asian mainland and islands: energy, area and isolation. Journal of Biogeography 33: 683-693.

Fattorini, S. (2002): Biogeography of the tenebrionid beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) on the Aegean Islands (Greece). Journal of Biogeography 29: 49-67.

Fattorini, S. (2006): Detecting biodiversity hotspots by species area relationships: a case study of Mediterranean beetles. Conservation Biology 20: 1169-1180.

Fattorini, S. (2007): To fit or not to fit? Poorly fitting procedure produces inconsistent results when a species-area relationship is used to locate hotspots. Biodiversity and Conservation 16: 2531-2538.

Fellowes, J.R. (2006): Ant (Hymenoptera: Formicidae) genera in southern China: observations on the Oriental-Palaearctic boundary. Myrmecologische Nachrichten 8: 239-249.

Gathorne-Hardy, F.J., Yaukani, S., Davies, R.G., Eggleton, P., & Jones, D.T. (2002): Quaternary rainforest refugia in south-east Asia: using termites (Isoptera) as indicators. Biological Journal of the Linnean Society 75: 453-466.

Hagemeier, W.J.M., & Blair, M.J. (1997): The EBCC atlas of European breeding birds. Their distribution and abundance. T. & A.D. Poyser; London.

Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guégan, J.-F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E., & Turner, J.R.G. (2003): Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. Ecology 84: 3105-3117.

Heiser, M., & Schmitt, T. (2010): Do different dispersal capacities influence the biogeography of the western Palearctic dragonflies (Odonata)? Biological Journal of the Linnean Society 99: 177-195.

Heiser, M., & Schmitt, T. (2013): Tracking the boundary between the Palaearctic and the Oriental region: New insights from dragonflies and damselflies (Odonata). Journal of Biogeography 40: 2047-2058.

Heiser, M., Dapporto, L., & Schmitt, T. (2014): Coupling impoverishment analyses and partitioning of beta diversity allows a comprehensive description of Odonata biogeography in the Western Mediterranean. Organisms, Diversity and Evolution. 14: 2013-214

Hewitt, G.M. (1996): Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. Biological Journal of the Linnean Society 58: 247-276.

Hewitt, G.M. (1999): Post-glacial re-colonization of European biota. Biological Journal of the Linnean Society 68: 87-112.

Hewitt, G.M. (2004): The structure of biodiversity – insights from molecular phylogeography. Frontiers in Zoology 1: 4.

Hof, C., Brändle, M., & Brandl, R. (2006): Lentic odonates have larger and more northern ranges than lotic species. Journal of Biogeography 33: 63-70.

Hoffmann, R.S. (2001): The southern boundary of the Palaearctic realm in China and adjacent countries. Acta Zoologica Sinica 47: 121-131.

Holt, B.G., Lessard, J.-P., Borregaard, M.K., Fritz, S.A., Araújo, M.B., Dimitrov, D., Fabre, P.-H., Graham, C.H., Graves, G.R., Jønsson, K.A., Nogués-Bravo, D., Wang, Z., Whittaker, R.J., Fjeldså, J., & Rahbek, C. (2013): An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. Science 339: 74-78.

Illies, J. (1976) Limnofauna Europaea. Gustav Fischer Verlag; Stuttgart.

Kalkman, V.J., Clausnitzer, V., Dijkstra, K.-D.B., Orr, A.G., Paulson, D.R., & van Tol, J. (2008) Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. Hydrobiologia 595: 351-363.

Keil, P., Simova, I., & Hawkins, B.A. (2008): Water-energy and the geographical species richness pattern of European and North African dragonflies (Odonata). Insect Conservation and Diversity 1: 142-150.

Korshunov, J., & Gorbunov, P. (1995): Dnevnye babotschki asiatskoij tschasti Roussii. Spravotschnik; Jekaterinburg.

Kreft, H., & Jetz, W. (2010): A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. Journal of Biogeography 37: 2029-2053.

Leprieur, F., Olden, J.D., Lek, S., & Brosse, S. (2009): Contrasting patterns and mechanisms of spatial turnover for native and exotic freshwater fish in Europe. Journal of Biogeography 36: 1899-1912.

May, M.L. (1991): Thermal adaptations of dragonflies, revisited. Advances in Odonatology 5: 71-88.

Meusel, H., Jäger, E., & Weinert, E. (Hrsg., 1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora – Karten. Band I. Verlag Gustav Fischer, Jena.

Müller, P. (1970): Vertebratenfaunen brasilianischer Inseln als Indikatoren für glaziale und postglaziale Vegetationsfluktuationen. Abhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Würzburg, 97-107.

Müller, P. (1980): Biogeographie. UTB. Verlag Eugen Ulmer; Stuttgart.

Paulson, D. (2006): The importance of forests to Neotropical dragonflies. Pp. 79-102 in: Rivera, A.C. (ed.): Forests and dragonflies. Pensoft Publishers; Sofia.

Provan, J., & Bennett, K.D. (2008): Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. Trends in Ecology and Evolution 23: 564-571.

Reyjol, Y., Hugueny, B., Pont, D., Bianco, P.G., Beier, U., Caiola, N., Casals, F., Cowx, I., Economou, A., Ferreira, T., Haidvogl, G., Noble, R., de Sostoa, A., Vigneron, T., & Virbickas, T. (2007): Patterns in species richness and endemism of European freshwater fish. Global Ecology and Biogeography 16: 65-75.

Roselaar, C.S., Sluys, R., Aliabadian, M., & Mekenkamp, P.G.M. (2007): Geographic patterns in the distribution of Palaearctic songbirds. Journal of Ornithology 148: 271-280.

Schmitt, T. (2007): Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. Frontiers in Zoology 4: 11.

Schmitt, T. (2009): Biogeographical and evolutionary importance of the European high mountain systems. Frontiers in Zoology 6: 9.

Schmitt, T., & Varga, Z. (2012): Extra-Mediterranean refugia: the rule and not the exception? Frontiers in Zoology 9: 22.

Schönswetter, P., Stehlik, I., Holderegger, R., & Tribsch, A. (2005): Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. Molecular Ecology 14: 3547-3555.

Schorr, M., Lindeboom, M., & Paulson, D. (2007): World list of Odonata. URL: http://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/world-odonata-list/ (accessed 10 October 2013).

Schuldt, A., Wang, Z., Zhou, H., & Assmann, T. (2009): Integrating highly diverse invertebrates into broad-scale analyses of cross-taxon congruence across the Palaearctic. Ecography 32: 1019-1030.

Smith, C.H. (1983): A system of world mammal faunal regions. I. Logical and statistical derivation of the regions. Journal of Biogeography 10: 455-466.

Sodhi, N.S., Koh, L.P., Brook, B.W., & Ng, P.K.L. (2004): Southeast Asian biodiversity: an impending disaster. Trends in Ecology and Evolution 19: 654-660.

Steward, J.R., & Lister, A.M. (2001): Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. Trends in Ecology and Evolution 16: 608-613.

Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A.-G., & Cosson, J.-F. (1998): Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. Molecular Ecology 7: 453-464.

Tolman, T., & Lewington, R. (1998): Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas. Franckh-Kosmos Verlag; Stuttgart.

Udvardy, M.D.F. (1975): A classification of the biogeographical provinces of the world. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. IUCN Occasional Paper 18. Morges, Switzerland.

van Tol, J., & Gassmann, D. (2007): Zoogeography of freshwater invertebrates of Southeast Asia, with special reference to Odonata. Pp. 45-91 in: Renema, W. (ed.): Biogeography, time and place: distributions, barriers and islands. Springer; Dordrecht.

Varga, Z. (1977): Das Prinzip der arealanalytischen Methode in der Zoogeographie und die Faunenelement-Einteilung der europäischen Tagschmetterlinge (Lepidoptera: Diurna). Acta Biologica Debrecina 14: 223-285.

Varga, Z., & Schmitt, T. (2008): Types of oreal and oreotundral disjunction in the western Palaearctic. Biological Journal of the Linnean Society 93: 415-430.

Wallace, A.R. (1876): The geographical distribution of animals, Vol. 2. MacMillan and Co.; London.

Wasscher, M.T., & Bos, F.G. (2000): The European dragonflies: notes on a checklist and on species diversity. Odonatologica 29: 31-43.

Wurster, C.M., Bird, M.I., Bull, I.D., Creed, F., Bryant, C., Dungait, J.A.J., & Paz, V. (2010): Forest contraction in north equatorial Southeast Asia during the Last Glacial Period. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 107: 15508-15511.

Ysnel, F., Petillon, J., Gerard, E., & Canard, A. (2008): Assessing the conservation value of the spider fauna across the West Palearctic area. Journal of Arachnology 36: 457-463.

Dr. Markus Heiser
Biogeographie, Fachbereich VI,
Universität Trier, Universitätsring 15,
D-54296 Trier
E-Mail: markus.heiser@t-online.de

Prof. Dr. Thomas Schmitt
Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut
Eberswalder Straße 90
D-15374 Müncheberg
E-Mail: thomas.schmitt@senckenberg.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Entomologie heute

Jahr/Year: 2014

Band/Volume: 26

Autor(en)/Author(s): Heiser Markus, Schmitt Thomas

Artikel/Article: Bekannte Zentren und neue Grenzen: Die Biogeographie der Libellen Eurasiens. Known centres and new borders: The biogeography of the odonates of Eurasia 87-109