

Zoogeographische Aspekte der Eintagsfliegenbesiedlung Deutschlands (*Insecta, Ephemeroptera*)

Herrn Professor Rainer Rupprecht
zum 65. Geburtstag gewidmet

Arne Haybach

1. Einleitung

Die heutige Verbreitung der Flora und Fauna Europas ist bekanntlich maßgeblich von den vorangegangenen Eiszeiten und Zwischeneiszeiten beeinflußt. Einer recht langen Zeit im Tertiär von annähernd 60 Millionen Jahren, in denen vereinfacht ein warm-feuchtes subtropisches Klima vorherrschte, folgten im Quartär in nur wenigen hunderttausend Jahren mehrere Eiszeiten, die durch ± flächenhafte Vergletscherung des nördlichen Europas und der Hochgebirge, partielle Vergletscherung der Mittelgebirge und Ausbildung einer tundralen Vegetation in Mitteleuropa gekennzeichnet waren. Arten, die nicht an diese klimatischen Bedingungen angepaßt waren, starben aus, oder mußten sich in klimatisch begünstigte Regionen zurückziehen. Andererseits waren Arten, die tundrale Verhältnisse tolerierten oder präferierten, in Mitteleuropa sicherlich weiter verbreitet als derzeit, und ihre jetzige Verbreitung kann folglich als postglaziale Refugialverbreitung interpretiert werden. Im Folgenden sollen die Auswirkungen der Eiszeiten auf die aktuelle Verbreitung der Eintagsfliegen Mitteleuropas dargestellt werden, wobei ich mich im Wesentlichen auf den Artenbestand Deutschlands konzentriere. Besondere Berücksichtigung soll hierbei deren anzunehmende Verbreitung während der letzten Eiszeit (Würm/Weichsel) und die postglaziale Verbreitungsgeschichte finden. Eine grundsätzliche zoogeographische Analyse der Ephemeropterfauna Europas, in der auch die Auswirkungen der Eiszeiten auf die Gattungs- und Familienstruktur diskutiert sind, gibt JACOB (1979).

2. Methodik

Da Fossilnachweise aus dem Quartär Europas nicht bekannt sind (HUBBARD, 1987), erfolgt die Interpretation der Verbreitungsgeschichte einzig auf der Grundlage einer Analyse der aktuellen Areale unter der Voraussetzung, dass sich die ökologischen Ansprüche der Arten und Gattungen im betrachteten Zeitraum von etwa 100.000 Jahren nicht grundsätzlich geändert haben (sog. Aktualitätsprinzip). Die aktuelle Verbreitung (Gesamtareale) und Ökologie der aus Deutschland bis 1998 bekannten Arten ist bereits in HAYBACH (1998) zusammengefasst. Auf diesen Daten basieren

die anschließenden Analysen. Für einige nach 1998 gemeldete Arten wurden entsprechende Daten nacherhoben. Einen aktuellen Überblick über die deutsche Fauna geben HAYBACH & MALZACHER (2002). Eine Vorbemerkung sei gestattet: Während die Artareale zumindest theoretisch zu einem bestimmten Zeitpunkt vollständig und richtig dargestellt werden können, basieren die Interpretationen dieser Verbreitungsdaten auf einer Reihe von biogeographischen Theorien und sind somit sowohl in Teilen als auch möglicherweise im Ganzen dem wissenschaftlichen Wandel unterworfen. Das zoogeographische Schrifttum, welches zur Interpretation der Verbreitungsgeschichte zu Rate gezogen wurde, ist in den nachfolgenden Kapiteln an entsprechender Stelle genannt.

3. Ergebnisse und Diskussion

Für die *Ephemeroptera* Besiedlung Deutschlands sind sowohl europäische, als auch asiatische glaziale Refugialzentren von Bedeutung. Andererseits sind in Mitteleuropa Arten tundrogenetischer Herkunft nur noch reliktiär verbreitet und stellen nun echte Glazialrelikte dar.

3.1. Europäische Zentren

Mit fortschreitender Vergletscherung und dem Rückgang der Wälder in Mitteleuropa mußten alle Arten, die wärmere oder feuchtere Klimate benötigten, in südliche Richtung zurückweichen. Entsprechend der Barrierewirkung der Pyrenäen und der Alpen war ein Rückzug in südwestliche und südliche Richtungen nur sehr bedingt möglich. Im Rheinsystem dürften beispielsweise entsprechend alle thermophilen Flüßarten mangels geeigneter Rückzugsmöglichkeiten ausgestorben sein.

3.1.1. Refugialzentren an Donau, Rhône und Po

Andererseits waren die Rückzugsmöglichkeiten nach Südosten über die Donau bis an das Schwarze Meer oder über die Wolga an das Kaspische Meer nicht eingeschränkt, und entsprechende Arten konnten leicht in klimatisch günstigere Regionen abwandern (wenn nicht dort ohnehin schon vorhanden) und sich postglazial wieder nach Mitteleuropa ausbreiten. Auch nach Südwesten stand während des Würmglazials eine Rückzugsmöglichkeit für wärmeliebende Flüßarten entlang der Rhône zur Verfügung. Die Unterläufe der Donau und die der anderen großen zum Schwarzen Meer und zum Kaspischen Meer entwässernden Ströme waren glazial nachweislich von Galeriewäldern gesäumt (FRENZEL, 1967), ein Zeichen günstiger Klimate und guter Wasserverfügbarkeit. Entsprechend gilt die Donau nicht nur bei den Eintagsfliegen und anderen Invertebraten (z.B. Mollusca, Crustacea), sondern auch bei den besser untersuchten und dokumentierten Fischen als artenreichster europäischer Fluß mit Schlüsselfunktion für die postglaziale Wiederbesiedlung Mitteleuropas (BANARESCU, 1992). Das pontische Refugialzentrum war nicht nur für mitteleuropäische Arten primäres Zentrum sondern hatte darüber hinaus als sekundäres Zentrum für kaspische und sibirische Faunenelemente gleichfalls große Bedeutung. Es kann entsprechend in Übereinstimmung mit DE LATTIN (1967) als das bedeutsamste limnische Zentrum der gesamten

Westpaläarktis gelten. Das pontische und kaspische Refugium stellt so zusammen mit dem Refugium an Po und Rhône den glazialen Rückzugsraum wärmeliebender Ephemeroptera in Europa dar. Postglazial waren diese drei Teilräume temporär über für aquatische Invertebraten gangbare Wege verbunden, und Arten des pontischen Refugiums haben sich über die S-Route (Abb. 1) zur Rhône ausbreiten können, wobei der Po für Mitteleuropa eher Bedeutung als Durchgangsstraße hat. Seine Bedeutung für die Besiedlung Italiens und der Südschweiz ist ungleich höher.

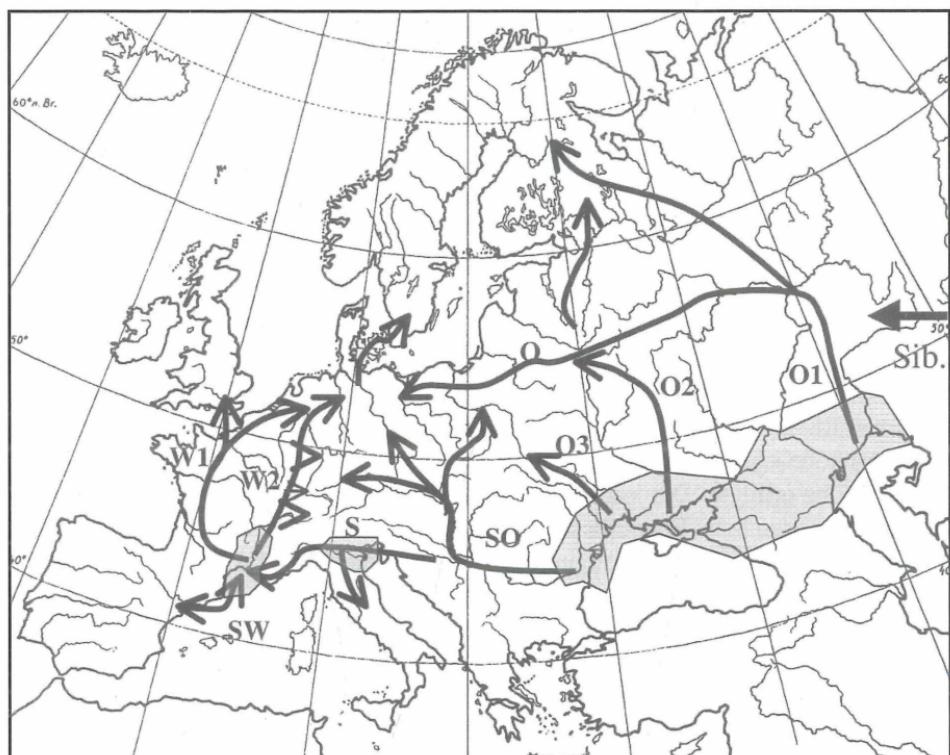


Abb. 1: Die wichtigsten Routen, auf denen potamobionte und potamophile Ephemeroptera aus ihren eiszeitlichen Refugialgebieten an Rhône, Po und Pontokaspis (grau) im Postglazial Mitteleuropa besiedelten. Weitere Erklärungen im Text, Abb. leicht schematisiert in Anlehnung an STERNBERG, 1998.

Die besondere Bedeutung der postglazialen Verbindung der drei genannten Flüsse für die Wiederbesiedlung Mitteleuropas von Südosten über die Donau und Südwesten über die Rhône konnte jüngst bei den Odonata überzeugend durch STERNBERG (1998) dargelegt werden. Die Vorkommen z.B. von *Baetis liebenauae* KEFFERMÜLLER, *Hephaugenia longicauda* (STEPHENS), *Potamanthus luteus* (LINNAEUS), *Prosopistoma pennigerum* (MÜLLER) und weiteren Arten in Donau, Po und Rhône weisen auf die hohe

Bedeutung dieser Zugstraßen und Refugialorte auch für Eintagsfliegen und wahrscheinlich generell für limnische Insekten hin. Die untere Rhône stellt ein für die postglaziale Wiederbesiedlung Mitteleuropas ungemein wichtiges Refugialzentrum dar. Seine Bedeutung war bislang aus der Literatur nicht erkennbar, auch wenn JACOB (1979) bereits auf einige Arten verweist, die er dem sibirischen Faunenkreis zuschreibt und die eine Donau-Rhein-Rhône-Verbreitung zeigen. Zahlreiche potamophile und potamobionte Arten haben zumindest während des Würmglazials auch an der unteren Rhône Zuflucht gefunden, darunter *Ecdyonurus aurantiacus* (BURMEISTER), *E. insignis* (EATON), *E. ruffii* GRANDI (= *wautieri*), *Isonychia ignota* (WALKER), *Raptobaetopus tenellus* (ALBARDA), *Serratella mesoleuca* (BRAUER), *Oligoneuriella rhenana* (IMHOFF), *Choroterpes picteti* (EATON) wahrscheinlich auch *Prosopistoma pennigerum*, *Oligoneuriella pallida* (HAGEN) und *Neoephemera maxima* JOLY um nur einige zu nennen. Von dort haben sie entlang der Route W2 (Abb. 1) entlang der Rhône die Westschweiz und Mittelfrankreich besiedelt. Burgundsche Pforte oder die Zeberner Senke stellen Querverbindungen zum Rheinsystem her und es erscheint möglich, dass wärmeliebende Arten wie *Oligoneuriella rhenana*, *Ephemeralia notata* EATON, *Heptagenia coeruleans* ROSTOCK oder *Ecdyonurus insignis* diesen Weg zum Rheinsystem genommen haben. Für *Ecdyonurus aurantiacus* halte ich dieses sogar für nachweisbar, hat er doch aktuell erst die Obermosel erreicht, wo ich ihn bei Epinal nachweisen konnte. Er fehlt indes auch in historischem Material der mittleren Mosel, Sauer, Kyll, sowie im gesamten Rheinland-Pfalz vollständig, während die Besiedlung Süd- und Ostdeutschlands aus pontischen Refugien, entlang der SO-Route, also hauptsächlich entlang Donau und Elbe erfolgte. Die letztgenannte SO-Route stellt neben der Ostrouten O (O1 bis O3) die wesentliche Wiederbesiedlungstraße für thermophile Flussarten vom pontischen und pontokaspischen Refugium nach Deutschland dar. Diesen Refugien lassen sich mit *Siphlonurus armatus* EATON, *Baetis buceratus* EATON, *B. nexus* NAVÁS (= *pentaphlebodes*), *B. liebenauae*, *B. tracheatus* KEFFERMÜLLER & MACHEL, *Procloeon pulchrum* (EATON), *Electrogena affinis* (EATON), *Heptagenia longicauda*, *Palingenia longicauda* (OLIVIER), *Ephemeralia notata*, *Serratella mesoleuca*, *Caenis macrura*, *C. robusta* EATON und *C. pseudorivulorum* KEFFERMÜLLER 14 Arten fast sicher zuordnen. Nur *Palingenia longicauda*, die larval als Habitatspezialist verfestigte Lehme für die Gänge ihrer Larven benötigt und *Siphlonurus armatus* kommen davon nicht auch am Rhône-Zentrum vor. In Abb. 3 ist die Verbreitung von *Heptagenia longicauda* als typischem Vertreter für das Donau, Po, Rhône Zentrum wiedergegeben. Die SO- und O-Routen wurden darüber hinaus auch von sibirischen Faunenelementen auf ihrem Weg nach Mittel- und Westeuropa genutzt, die südlich des Ural nach Westen vorstießen (Abb. 1, Sib., Abb. 7) und stellen somit insgesamt die wichtigsten Wanderstraßen für Potamalarten dar.

3.1.2. Mediterrane Zentren

Die große Bedeutung mediterraner arborealer Refugialzentren im Vergleich zu extra-mediterranen Zentren für die postglaziale Rekolonisation Mitteleuropas kann für eini-

ge thermophile terrestrische Insektenordnungen, allen voran den Lepidoptera (DE LATIN, 1967) und den Neuroptera (ASPÖCK et. al. 1980) als gesichert angesehen werden. Für die limnischen Taxa Mitteleuropas wird bereits seit den trichopterologischen Arbeiten von MALICKY (1983ff.) bei genauer Analyse der Areale mehr und mehr klar, dass es sich bezüglich der Bedeutung mediterraner zu extramediterranen montanen Zentren für die limnische mitteleuropäische Fauna eher umgekehrt verhält.

Zunächst jedoch sollen diejenigen Arten vorgestellt werden, die sich mit hoher Wahrscheinlichkeit auf mediterrane Refugialzentren zurückführen lassen. Definitionsgemäß werden Arten, deren Areal wahrscheinlich macht, dass ihre Refugial- und Ausbreitungszentren auf einer der drei mediterranen Halbinseln gelegen sind, als atlanto-, adriato- oder pontomediterran bezeichnet. Für exakte Definitionen und weitergehende Informationen zur Feingliederung dieser Zentren vergleiche DE LATIN (1967) und das ausgezeichnete zoogeographische Glossar bei ASPÖCK et al. (1991). Kommen Arten auf allen Halbinseln und/oder gar in Nordafrika vor, wird von holomediterranen Arten gesprochen. Für Mitteleuropa kommen in allen Fällen nur expansive Arten in Betracht.

3.1.2.1. Holomediterraneis

Grundsätzlich ordne ich diejenigen Taxa holomediterranen Zentren zu, die postglazial aus verschiedenen mediterranen Zentren der Rhithral- und Potamalfauna expansiv nach Mitteleuropa vorgedrungen sind, sich hier jedoch auf wärmebegünstigte Abschnitte von Flüssen oder auf größerer Bäche beschränken, ohne in die eigentlichen Gebirgsbäche vorzudringen. In Übereinstimmung mit JACOB (1979) gehören z.B. *Choroterpes picteti* (EATON), *Ecdyonurus aurantiacus* (BURMEISTER), *E. dispar* (CURTIS), *E. insignis* (EATON), *Baetis vardarensis* IKONOMOV, *Serratella mesoleuca* (BRAUER), *Oligoneuriella rhenana* (IMHOFF) und *Caenis pusilla* NAVÁS hierher. Alle genannten Arten, vielleicht mit Ausnahme des recht euryöken *Ecdyonurus dispar*, sind in mediterranen Gefilden deutlich häufiger und finden in Mitteleuropa nur suboptimale Verhältnisse vor. Vielfach, wie im Falle von *S. mesoleuca* und *E. aurantiacus*, existieren noch ähnliche Schwesterarten in bestimmten Bereichen der Mediterraneis. Da es sich durchgehend um Unterlaufarten und Arten kleiner Flüsse handelt, sind für diese Arten die oben genannten Refugialzentren an Donau und Rhône am bedeutsamsten gewesen, und extramediterrane Refugien an den Hochgebirgen kommen für sie viel weniger in Betracht. Sie sind biologisch über ihre Substrat- und Strömungsansprüche als rhithrogen gekennzeichnet, verhalten sich in Mitteleuropa jedoch aufgrund ihrer ökologischen Ansprüche (hpts. Temperatur) tendenziell potamophil.

3.1.2.2. Atlantomediterraneis

Lediglich vier mitteleuropäische Arten - *Baetis atrebatinus* EATON, *Thraulus bellus* EATON, *Caenis luctuosa* (BURMEISTER) und *Ephemera glaucops* PICTET - können als sichere oder überwiegende atlantomediterrane Faunenelemente bezeichnet werden.

Die Sperrwirkung der Pyrenäen bewirkt, dass nur ein Bruchteil der zahlreichen stenöken Rhithral- und Potamalarten von der iberischen Halbinsel nach Deutschland gelangt ist. Aufgrund eustatischer Meerespiegelabsenkungen während der Glazialia hat es post- und interglazial temporäre Verbindungen nordwestlich und südöstlich der Pyrenäen gegeben. Die Expansionsrichtung ging einmal in Richtung Irland und England (*Baetis atrebatinus*) entlang der Route W1 (Abb. 1), zum anderen entlang der Route W2 und S nach Mittel- und Südosteuropa. *Thraulus bellus* (Route W2) besiedelt derzeit lediglich eine Exklave im Gemündener Maar, die er wahrscheinlich in einer Periode wärmeren Klimas (Atlantikum) erreicht hat, und dessen Areal ansonsten auf das atlantomediterrane Zentrum beschränkt ist (Abb. 4). *Ephemera glaucoptera* besiedelt in der Mediterraneis Fließgewässer, während sie in Mitteleuropa auf die Alpenrandseen und weiter v.a. auf oligotrophe Sekundärgewässer (Tagebau-restseen, Kiesgruben usw.) beschränkt ist. Sie hat sich einerseits entlang der Route W2 über Deutschland bis nach Südschweden ausgebreitet, andererseits über die Querverbindungen dieser Route den Genfer See (locus typicus) und den Rhein erreicht. Entlang der Route S ist sie wahrscheinlich sozusagen in Gegenrichtung nach Südosteuropa und in die zur Poebene entwässernden Alpenseen gelangt. Diese Art breitet sich derzeit rasch entlang der hauptsächlich an den Flüssen gelegenen Sekundärgewässern aus. *Caenis luctuosa* schließlich besiedelt weite Teile der westlichen Mediterraneis inkl. Italien und einem Großteil Mitteleuropas. Sie ist das am stärksten expansive Element und wird in der östlichen Mediterraneis und im Osten Europas durch ihre Schwesterart *C. macrura* STEPHENS ersetzt.

3.1.2.3. Adriatomediterraneis

Nur eine einzige Art - *Ecdyonurus helveticus* (EATON) - kann als überwiegend adriatomediterranes Faunenelement bezeichnet werden. Er besiedelt ganz Italien bis in planare Lagen Siziliens und Teile des westlichen Balkans (Abb. 4). Darüber hinaus ist er sporadisch aus dem östlichen Spanien gemeldet. Nach Norden dringt er expansiv in die Alpen vor, wo er stenök auf alpine und voralpine Bäche beschränkt ist. Über das Voralpenland ist er bislang nicht vorgedrungen. Eine solche Verbreitung lässt sich ökologisch gar nicht erklären. Zoogeographisch ähnelt ihr jetziges Areal dem der Weißtanne *Abies alba* vor etwa 7.000 Jahren. Diese hat das letzte Glazial vor 12-14.000 Jahren in Südtalien und dem Westbalkan überdauert (LANG 1994). Eine ähnliche Refugial- und Ausbreitungsgeschichte hat möglicherweise auch *Ecdyonurus helveticus*.

3.1.2.4. Pontomediterraneis

Für die Eintagsfliegenfauna Mitteleuropas ist nur das balkanopontomediterrane Refugium sensu ASPÖCK et al. (1991) von Bedeutung. Ungleich der Atlanto- und Adriatomediterraneis, für deren Rhithralfauna mittlerer Höhenlagen sich die Pyrenäen und Alpen als Sperriegel bemerkbar gemacht haben, hat es nach Südosteuropa entlang des Karpatenbogens eine gut gangbare Zugstraße auch für diese Arten gegeben (Abb. 2; Route K). Diese günstige geomorphologische Eigenschaft macht die zoogeographische Analyse der zugehörigen Fauna ungleich schwieriger.

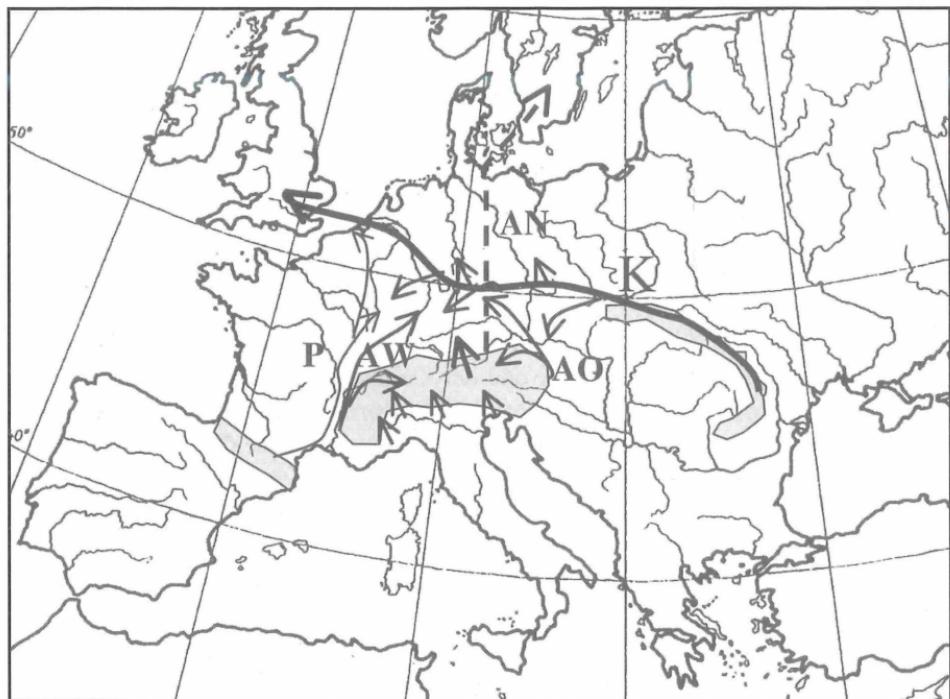


Abb. 2: Die wichtigsten Routen, auf denen rhithrobionte Ephemeroptera aus ihren eiszeitlichen Refugialgebieten an den europäischen Hochgebirgen (grau hinterlegt) im Postglazial Mitteleuropa besiedelten. Figur leicht schematisiert, weitere Erklärungen im Text.

Bei kritischer Betrachtung gibt es nur eine einzige Art des balkanopontomediterranen Zentrums, die expansiv bis nach Deutschland gelangt ist, ohne dass sie auch aus dem Bereich des Karpatenbogens bekannt wäre. Es handelt sich um *Siphlonurus croaticus* ULMER (Abb. 4), der sich hakenförmig vom Westbalkan zunächst nordöstlich an den Alpen vorbei, dann dem Donausystem nach Westen folgend ausgebreitet hat. *Metreletus balcanicus* ULMER, ein Habitspezialist, der sommertrockene Bäche der Ebene und des Berglandes bis in submontane Höhenlagen besiedelt, lässt sich ökologisch ebenfalls besser dem pontomediterranen Faunenkreis als dem karpathischen zuordnen. Er hat Mitteleuropa jedoch ausgehend vom balkanopontischen Zentrum in Bulgarien in nordwestlicher Richtung sowohl nördlich als auch südlich des Karpatenbogens vorstoßend erreicht.

Alle anderen expansiven Arten dieses Raumes sind sowohl vom Kernareal des balkanopontomediterranen Raumes, als auch von den Karpaten selbst bekannt. Für die meisten dieser Arten sind somit sowohl extramediterrane montane Refugien entlang des Karpatenbogens, als auch echte mediterrane Refugien wahrscheinlich. Ihre Vertreter werden nachfolgend charakterisiert.

3.1.3. Extramediterrane Zentren

Die Bedeutung extramediterraner Refugialzentren für die mitteleuropäische Insektenfauna ist bei Wasser- und Luft-/Bodenlebenden Taxa sehr verschieden. Die speziellen physikalischen Eigenschaften des Wassers, der Umstand, dass Grundwasser aus tieferen Schichten eine Temperatur aufweist, die etwa dem Jahresmittelwert entspricht, die Tatsache, dass Fließgewässer auch bei sehr niedrigen Lufttemperaturen selten oder nie ganz durchfrieren, bedingen, dass das Temperaturregime hier, auch an Hochgebirgsstandorten, im Vergleich zu Lufttemperaturen eher ausgeglichen, mit geringer ausfallenden Extremen ist. MALICKY (1983) spricht gar von „*extrazonal tropical biotopes from a physiological and ecological point of view*“.

Die kälteadaptierte Fauna der Bäche und der kleineren Flüsse hat somit auch während der Eiszeiten an geeigneten Stellen in Mitteleuropa überdauern können. Kriterien dafür war v.a. Verfügbarkeit fließenden Wassers, denn die Eiszeiten waren nicht nur vergleichsweise kalt, sondern v.a. auch trocken. Aus Pollenanalysen sind nun die Refugialstandorte verschiedener Baumarten entlang mikroklimatisch geschützter Bereiche der europäischen Hochgebirge gut bekannt (z.B. FRENZEL, 1968). Dies ist deshalb so wesentlich, da der Wald als Indikator für Standorte mit entsprechender Wasserverfügbarkeit und klimatischer Gunst (kein Permafrost) gelten kann, und somit diese Standorte auch für Wasserinsekten, die ansonsten nicht primär an das Arboreal gebunden sind, während der Eiszeiten interessant waren. Häufig sind aus diesen kleinen und kleinsten Waldzentren endemische Wasserinsekten bekannt und häufig stellen sie das Kernareal expansiver Arten dar. Als Beispiele mit Relevanz für die mitteleuropäische Eintagsfliegenfauna nenne ich hier den Südalpenrand und den westlichen Karpatenbogen als größere Zentren, die West- und Seetalpen, tiefe unvergletscherte Täler der nördlichen Alpen, die unvergletscherten Ostalpen, den Wienerwald, den Böhmer- und Bayerischen Wald, sowie bestimmte Bereiche der Südostkarpaten als kleinere Standorte. Darüber hinaus hat es auch entlang der Pyrenäen und der Hochgebirge der mediterranen Halbinseln qualitativ vergleichbare Standorte gegeben, die jedoch, obwohl insgesamt deutlich großflächiger, für die postglaziale Besiedlung Mitteleuropas eine geringere Rolle gespielt haben dürften.

Da die Arten des Rhithrals in aller Regel litho- und rheobiont sind, haben solche montanen Refugien naturgemäß bereits die wesentlichen ökologischen Ansprüche der Bachfauna befriedigt. Aussterben oder Überleben und ggf. Artaufspaltung einzelner Taxa hingen entsprechend hauptsächlich vom Grad der Kälteempfindlichkeit der Arten und von der Größe bzw. der Zerplitterung der besiedelten Areale ab. Euryöke expansive Arten haben verschiedene mediterrane und extramediterrane Gebirge besiedeln können und sind nun **holomediterran und holomontan** verbreitet.

Da stark expansive und auch phylogenetisch ältere Taxa der europäischen Rhithralfauna der Eintagsfliegen in entsprechenden Habitaten Europas weit verbreitet sind, kann die Trennung dieser Arten gegenüber den rein mediterranen Faunenelementen nur eine provisorische, tendenzielle sein.

Die Refugien der holomediterranen Faunenelemente (s. dort) sowie ähnliche Refugien in und an den mediterranen und extramediterranen Gebirgen sind wahrscheinlich Refugial-, Artbildungs- und Ausbreitungszentren zahlreicher heute holomontan verbreiteter Arten gewesen. Deren expansivere Arten haben sich häufig postglazial in den europäischen Mittelgebirgsraum ausgebreitet. Hier erreichen sie zumeist dessen Nordrand, nur selten wird auch Großbritannien besiedelt (Abb. 2, Alpenrouten AW, AN etc. und Route K). Zu ihnen zähle ich *Baetis alpinus* (PICTET), *B. melanonyx* (PICTET), *B. lutheri* MÜLLER-LIEBENAU, *Epeorus alpicola* (EATON), *Rhithrogena beskidensis* ALBA-TERCEDOR & SOWA, *R. germanica* EATON, *R. landai* SOWA & SOLDÁN, *R. loyolaea* NAVÁS, *R. savoiensis* ALBA-TERCEDOR & SOWA, *R. semicolorata* (CURTIS) und *R. hercynia* LANDA. Letztgenannte Art, die von Böhmen über die Mittelgebirge bis zum Hohen Venn verbreitet ist, hat sehr ähnliche, dringend revisionsbedürftige Schwesternarten an Nordalpen und in Italien. Alle holomontanen Arten sind rhithrobiont, alle Arten besiedeln Mitteleuropa polyzentrisch, viele ihrer Vertreter besitzen derzeit eine starke Tendenz zur Artaufspaltung aufgrund der oft weit voneinander isolierten eiszeitlichen Refugialgebiete an diversen europäischen Gebirgen.

Montane Zentren an Alpen und Karpaten

Die Regionen mit der größten Artenvielfalt in der grundsätzlich kaltstenothenmeren, litho- und rheobionten Gattung *Rhithrogena* liegen im Bereich der europäischen Hochgebirge, namentlich der Alpen und Karpaten (Abb. 5). Sowohl die mediterranen Gebirge, als auch die mitteleuropäischen Mittelgebirge sind deutlich artenärmer. In das nordeuropäische Tiefland dringen nur einzelne Arten vor (Abb. 2, Routen AN u. K), Fennoskandien wird postglazial nur von einer expansiven Art im äußersten Süden erreicht. Die Areale der aus Deutschland bekannten Arten sind entsprechend unterschiedlich. So ist z.B. innerhalb der sog. *semiticolorata*-Verwandtschaft *Rhithrogena germanica* EATON am stärksten expansiv und erreicht nördlich Südschweden und England, *R. semicolorata* (CURTIS) erreicht immerhin England. *R. picteti* (SOWA) dringt von den Westalpen kommend in nordöstlicher Richtung über die Mittelgebirge etwa bis zum Ostrand des Erzgebirges vor (Abb. 2, Route AW), wo sie mit der karpatogenen *R. iridina* (KOLENATI) (Abb. 2, Route K) vikariert. Beide Arten dringen nördlich nur bis zum Rande der Mittelgebirgsschwelle vor. Arten wie *R. carpatoalpina* KŁONOWSKA ET AL. besiedeln Alpen und Karpaten, während z.B. *R. taurisca* BAUERNFEIND nur aus einem kleinen Areal im Osten der Alpen bekannt ist (Abb. 2 AO schwach expansiv). Arten außerhalb der *semiticolorata*-Verwandtschaft verhalten sich ähnlich mit insgesamt geringerer Tendenz zur Ausbreitung jenseits der genannten Hochgebirge, die jeweils eine stattliche Zahl an Endemiten beherbergen.

Recht gut sind auch die Verhältnisse derjenigen Arten bekannt, die entlang der Karpaten und von Ausnahmen abgesehen auch vom Balkan gemeldet sind. Ihnen ist die nordwestliche Ausbreitungsrichtung ausgehend von den Karpaten über die Mittelgebirge gemeinsam (Abb. 2; Route K). Stark expansive Taxa wie *Ecdyonurus torrentis* KIMMINS erreichen dabei Großbritannien, während z.B. *E. submontanus* LANDA (Abb.

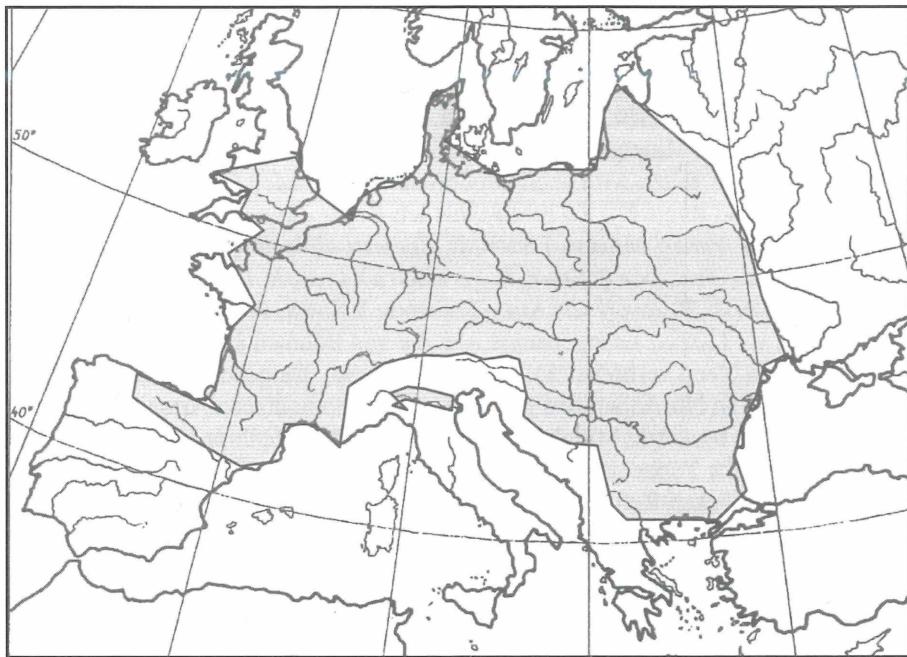


Abb. 3: Areal von *Heptagenia longicauda* (STEPHENS), einer potamobionten Art mit glazialen Refugien an Donau, Po und Rhône.

4) westlich bis Luxembourg geht, *E. subalpinus* Klapálek nordwestlich gerade den Rhein überschritten hat und *E. carpathicus* Sowa im Balkan fehlend, nach Nordwesten nur schwach expansiv bis in das Erzgebirge vorgedrungen ist. Neben genannten Arten sind auch noch *Electrogena ujhelyii* (Sowa) und *Torleya major* (Klapálek) ähnlich verbreitet. Keine dieser Arten gilt jedoch als kaltsteno-therm, und auch echte mediterrane Zentren kommen in Betracht. *Ecdyonurus macani* Thomas & Sowa hatte ähnlich den Donau-Rhône Arten der Flussfauna wohl zwei Refugien im Balkan/Karpatenraum und auch an den Pyrenäen und hat entsprechend Mitteleuropa von beiden Seiten über die gesamten Mittelgebirge besiedelt (Abb. 2; Routen K und P).

Insgesamt 30 Arten (26%) der deutschen Fauna können extramediterranen montanen Refugien an Alpen und Karpaten zugeordnet werden, während sich insgesamt 18 Arten (16%) einem (holo-) mediterranen Zentrum zuweisen lassen. Obwohl eine Zuordnung, wie besprochen nicht immer sicher getroffen werden kann, unterstreicht das hier festgestellte Verhältnis von 30: 18 (= 1,67:1) die besondere Bedeutung extramediterraner Refugialzentren gegenüber den mediterranen Zentren für die Eintagsfliegenfauna Mitteleuropas. Bedenkt man, dass 8 weitere Arten (7%) sowohl mediterrane als auch extramediterrane Zentren besiedelten, aber Mitteleuropa sicher hauptsächlich aus letzteren wiederbesiedelt wurde, ist deren Bedeutung sogar eher noch höher anzunehmen.

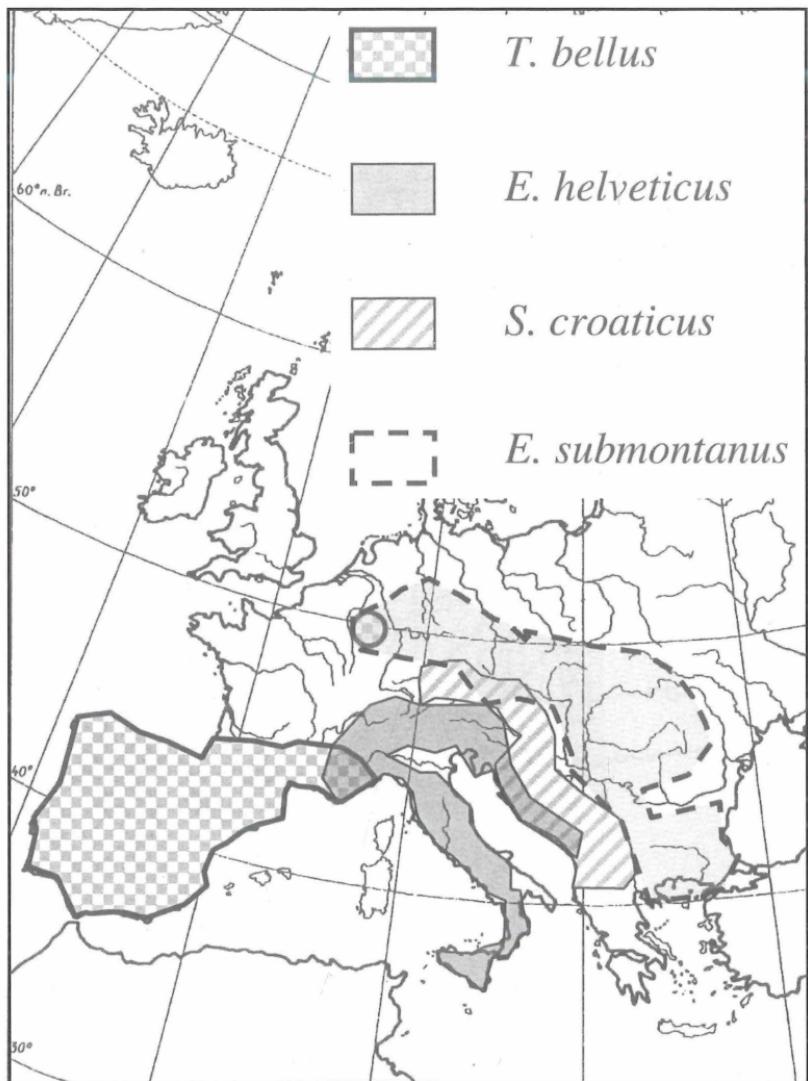


Abb. 4: Areale atlanto-, adriato- und balkanopontomediterraner Arten (*T. bellus*, *E. helveticus*, *S. croaticus*) und einer expansiven karpatogenen (= extramediterran montanen) Art *E. submontanus*. Beachte die Exklave von *T. bellus* in der Eifel.

setzen. MALICKY ET AL. (1983) formulieren aufgrund ihrer Untersuchungen: "Man muß im Lichte dieser Befunde mit der Möglichkeit rechnen, daß auch bei mediterranen Faunenelementen die Rückbesiedlung Mitteleuropas – vielleicht sogar überwiegend! – aus mitteleuropäischen Refugien erfolgt ist." MALICKY (1983) kommt bei den Trichopteren zu einem ähnlichen Ergebnis und schlägt für die Wasserinsekten den

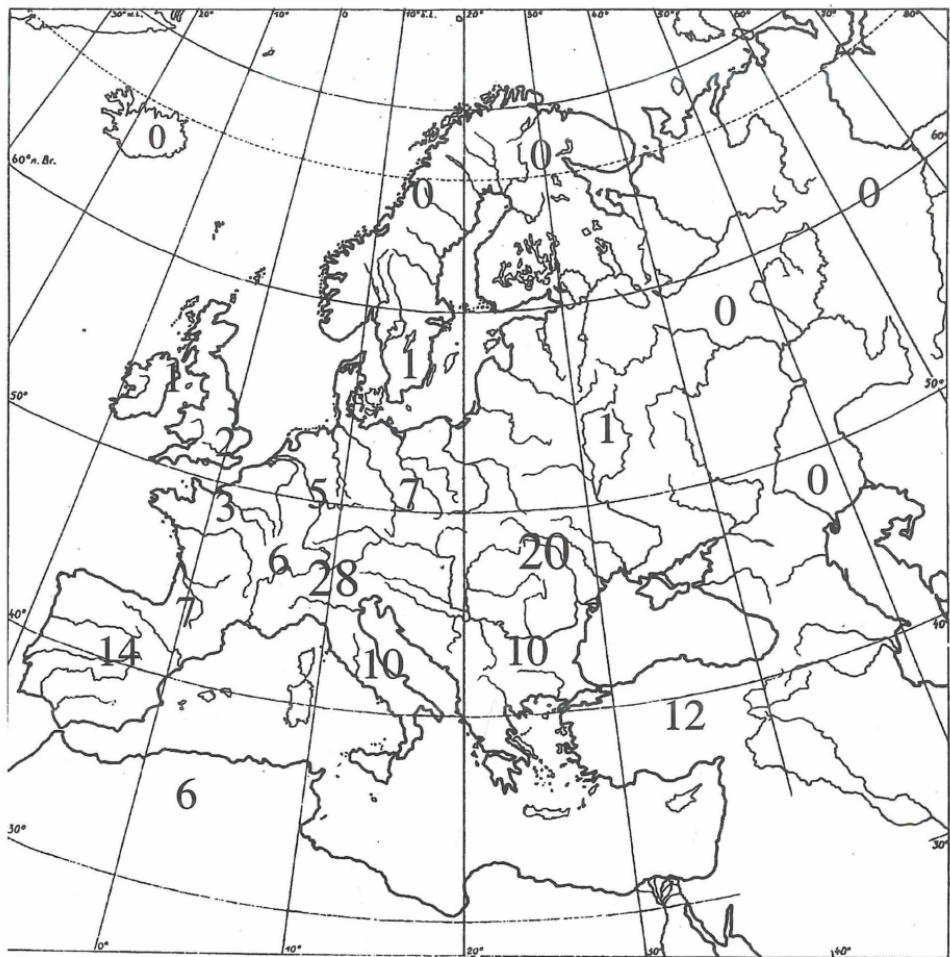


Abb. 5: Anzahl der Arten der Gattung *Rhithrogena* EATON in Europa. Beachte die Häufung der Artenzahlen an Alpen und Karpaten.

neuen Biom-Typ „DINODAL“ vor, der anderen Biomtypen wie Arboreal, Tundral oder Oreal gleichgestellt werden soll. Diese Nomenklatur hat sich in der einschlägigen Literatur indes kaum durchgesetzt, vielleicht allein aufgrund eines Mangels an zoogeographischen Bearbeitern von Wasserinsektenordnungen, vielleicht auch, da auch eine Zuordnung der Rhithralarten zum Arboreal, wie hier geschehen, unter Berücksichtigung der ökologischen Besonderheiten der Limnofauna ebenfalls eine sinnvolle zoogeographische Analyse ermöglicht, wohl wissend, dass diese Ordnung kaum an die Bäume an sich, sondern, wie dargelegt, glazial eher an potenzielle Waldstandorte gebunden ist. Es steht indes völlig außer Frage, dass die Theorien MALICKYS die Sicht auf die zoogeographischen Besonderheiten der Wasserinsektenfauna der Gebirgsbäche wesentlich geschärft und erweitert haben und es sei betont, dass seine Arbeiten

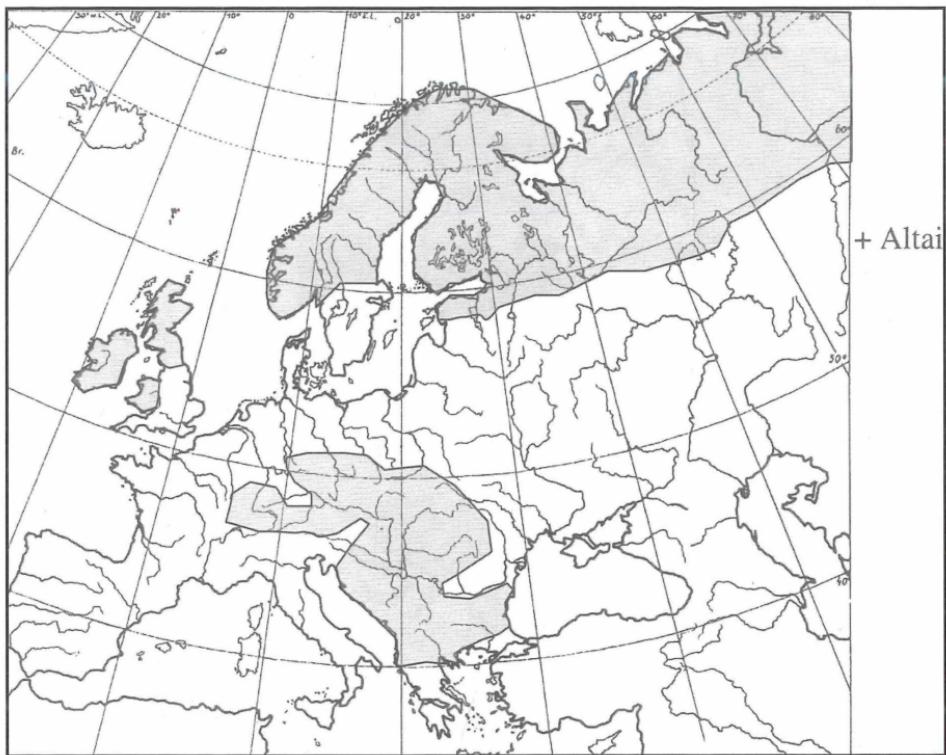


Abb. 6: Europäisches Areal von *Ameletus inopinatus* EATON. Beispiel für eine boreomontane Arealdisjunktion.

zum DINODAL die Basis für die hier bei den Ephemeroptera vorgestellten zoogeographischen Erklärungsmöglichkeiten für extramediterran montane und eurosibirische Taxa (s. dort) gebildet haben.

3.1.4. Tundrale Zentren

Unter tundralen Arten werden traditionell diejenigen Arten Europas verstanden, die im wesentlichen hochnordisch, seltener auch boreomontan verbreitet sind. Es sind die sogenannten nördlichen Gletscherrandarten im Sinne THIENEMANNS (1950), die THIENEMANN folgend glazial auch wesentlich die sogenannte glaziale Mischfauna Mitteleuropas gestellt haben sollen. Insgesamt 14 Arten (*Parameletus chelifer* BENGTSSON, *P. minor* (BENGTSSON), *Acentrella laponica* BENGTSSON, *Baetis bundyae* LEHMKUHL, *B. macani* KIMMINS, *B. subalpinus* BENGTSSON, *Metretopus alter* BENGTSSON, *M. borealis* (EATON), *Arthroplea congener* BENGTSSON, *Afghanurus joernenensis* (BENGTSSON), *Heptagenia dalecarlica* BENGTSSON, *Kageronia orbiticola* KLUGE, *Paraleptophlebia strandii* EATON, *Ephemerella aronii* EATON) können in diesem engen Sinne als tundral bezeichnet werden. Davon ist bekanntermaßen *Arthroplea congener* boreomontan verbreitet (Verbreitung cf. Abb. 6), kommt

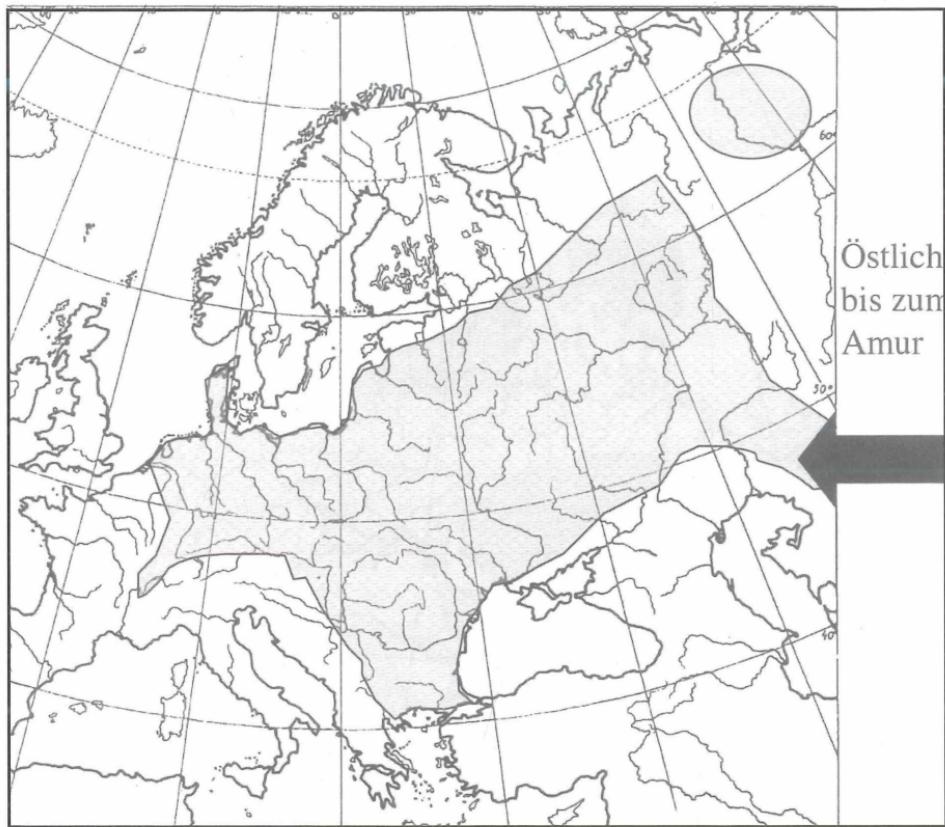


Abb. 7: Europäisches Areal von *Heptagenia flava* Rostock, eines expansiven sibirischen Faunenlements des Amurzentrums, die im Postglazial keilförmig südlich des Ural nach Europa mit Stoßrichtung Westen vordringt

also auch in Mitteleuropa vor. Lediglich *Metretopus borealis* ist auch aus Dänemark bekannt, während alle übrigen Arten rein fennoskandinisch und darüber hinaus i. d. R. circumtundral, häufig bis in die Nearktis verbreitet sind. Es ist schwer vorstellbar, dass die genannten Arten glazial die mitteleuropäische Tundra bevölkerten, ohne dort und in den südlich angrenzenden Hochgebirgen irgendwelche Spuren zu hinterlassen. Es spricht m. E. einiges dafür, dass die meisten dieser Arten Europa erst postglazial erreicht und Fennoskandien mit den sich zurückziehenden Gletschern besiedelt haben. Die zoogeographische Charakteristik der tundralen Ephemeroptera Fennoskandiens ist zwar nicht Thema dieses Artikels, sie wurde kürzlich von JACOB (1997) behandelt, sie führt jedoch zwangsläufig zu der entscheidenden Frage: Wie könnten zumindest würmeiszeitlich mitteleuropäische tundrale Arten heute verbreitet sein? Neben Verbreitungsbildern, wie sie *Metretopus borealis* mit Relikten im außefennoskandinischen Nordeuropa zeigt, passen traditionell (THIENEMANN, 1950, JACOB, 1979) Arten mit boreomontaner Verbrei-

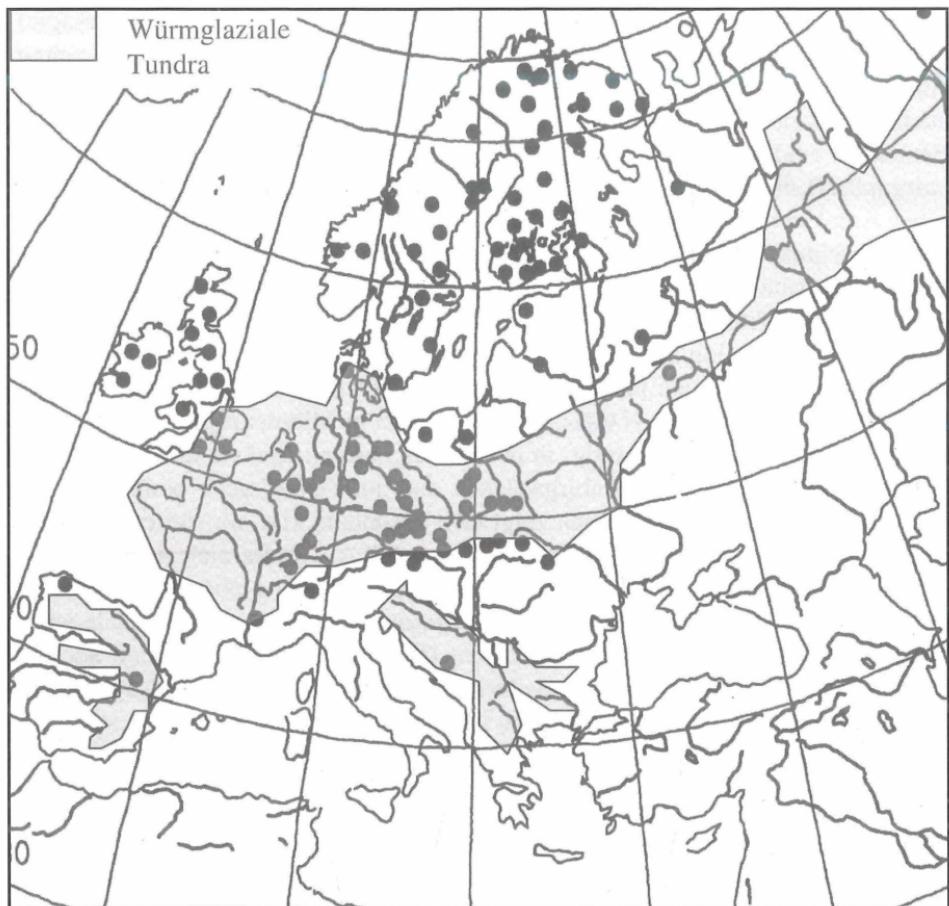


Abb. 8: Punktverbreitungskarte von *Leptophlebia marginata* (L.). Die mittel- und südeuropäischen Fundorte, decken sich mit der Tundra des Würmglazials (grau, aus Diercke Weltatlas, Westermann).

tung, wie *A. congener* und *E. mucronata* (BENGSSON) ins Konzept. Wie schon von JACOB (1979) erwähnt, hängen die aktuellen Areale, bzw. der Grad der Zersplitterung der vormaligen glazialen Areale, im Wesentlichen von der ökologischen Potenz der Arten ab. Arten mit weiter ökologischer Potenz, wie *E. mucronata* besiedeln geschlossen Nordeuropa und weite Höhenbereiche der mitteleuropäischen Mittel- und Hochgebirge, Arten wie *A. congener* sind reliktil in den nordöstlichen Bereichen der mitteleuropäischen Mittelgebirge verbreitet und zeigen alle Anzeichen regionaler Stenöcie, ein sicheres Zeichen, dass sie sich weit außerhalb ihrer Kernareale und in Mitteleuropa grundsätzlich in einer regressiven Phase befinden. Die häufig zitierten, als typisch angesehenen Verbreitungsbilder boreomontaner Taxa sind nun m. E. keineswegs als besonders typisch für mitteleuropäische Arten

tundrogener Herkunft zu sehen (vgl. das zu *A. inopinatus* in Kap. 3.2.2 gesagte). Dieser Verbreitungstypus kann aber bei kaltsthenothermen Arten vorherrschen. Andere Arten besiedeln, je nach Ökologie, über das boreomontane Areal hinaus auch noch weitere Reliktstandorte in Gebieten der ehemals eiszeitlichen Tundra. Besonders eindeutig sind die Verhältnisse bei den beiden *Leptophlebia*-Arten *L. marginata* (LINNAEUS) (Abb. 8) und *L. vespertina* (LINNAEUS), deren rein europäisches Areal sich praktisch zu 100 % mit der würmeiszeitlichen Tundra deckt, und deren geschlossenes nordeuropäisches Areal sich zwanglos über eine postglaziale Besiedlung nach Rückzug der Gletscher erklären lässt. Ökologisch zeigen beide Arten, die die Wintermonate als Larven verbringen, eine Reihe besonderer physiologischer und ethologischer Anpassungen an die annähernd sauerstofffreien Verhältnisse, die sich in den monatlang zugefrorenen Stillgewässern tundraler Klimate ergeben (BRITTAINE & NAGELL, 1981). Bereits in Mitteleuropa sind sie nur im nordeuropäischen Tiefland stetig, in den Mittelgebirgen sind sie im Wesentlichen auf lenitsche Abschnitte in Gebirgsbächen und auf Gebirgsseen beschränkt. Ihr relikter Charakter in Südeuropa zeigt sich besonders klar am südfranzösischen Standort, wo sie innerhalb eines größeren Sees exklusiv im Bereich eines größeren kalten Grundwasseraustritts vorkommt (FONTAINE, 1990). Neben den genannten Arten (*A. congener*, *E. mucronata*, *L. marginata* und *L. vespertina*) zähle ich in Deutschland noch *Paraleptophlebia cincta* (RETZIUS) und vorbehaltlich auch *P. submarginata* (STEPHENS) und *Caenis lactea* (BURMEISTER) zu den tundrogenen Arten. Für die meisten dieser Arten habe ich vormals (HAYBACH, 1998) noch nordosteuropäische oder uralische arboreale Zentren vermutet.

3.2. Asiatische Zentren

Von den eiszeitlichen Refugialzentren Asiens sind für die mitteleuropäische Ephemeroptera-Fauna lediglich diejenigen Sibiriens und angrenzender Gebirge relevant.

3.2.1. Eurosibirische Zentren

Unter Eurosibirern verstehe ich hier Arten, die weite Teile Europas und Sibiriens besiedeln und zumindest in einem der beiden Gebiete auch ihre Entstehungs-, Ausbreitungs- und Refugialzentren haben. Sibirien wird hier im Sinne von BANARESCU (1992) verstanden und umfaßt folglich die Einzugsgebiete der Flüsse zum Nordpolarmeer und zum Nordpazifik, reicht also vom Ural zum Stanovoe-Gebirge, das die Einzugsgebiete von Lena und Amur trennt. Sibirien ist enorm groß und wird mit Ob, Jenisej und Lena durch einige der größten Flüsse der Welt entwässert. Wegen der überwiegenden Süd-Nord-Ausrichtung dieser Flüsse und dem kalten tundralen bis arktischen Klima im Norden, sind für nicht tundrale Wasserinsekten auch aktuell eher die Oberläufe dieser Systeme im Süden Sibiriens besiedelbar. Glazial gab es sicherlich nur zersplitterte Refugialzentren entlang und südlich der Gebirgskette, die aus Stanovoe, Sajan und westlichem Altai gebildet wird, während der gesamte Norden wiederholt unter einem riesigen Eispanzer oder riesigen Firnfeldern verschwand.

Eurosibirische Faunenelemente konnten sich post- und interglazial westlich bis tief nach Europa ausbreiten, wenn sie nicht ohnehin bereits in Europa vorhanden waren oder daher stammten. Auch hat es zeitweise für Wasserinsekten gangbare Verbindungen von System der Lena zum Amur gegeben. Hier wie dort haben sie sich glazial in die verschiedensten Refugialgebiete zurückziehen und postglazial wieder ausbreiten können. Viele Arten dürften zumindest während der letzten nicht ganz so kalten Würmeiszeit auch die mitteleuropäische Tundra besiedelt haben. Dies gilt in besonderem Maße für die Arten der *Cloeon dipterum*-Verwandtschaft für die entsprechende physiologische Anpassungen, nämlich ein Umschalten auf Glykogenstoffwechsel in sauerstofffreien eisbedeckten Tümpeln, durch NAGELL (1980) detailliert beschrieben sind. Aber auch für sämtliche Arten, die heute aus hochnordischen Gebieten Europas nördlich des Polarkreises bekannt sind, wie *Siphlonurus lacustris* (EATON), *Baetis niger* (LINNAEUS), *B. digitatus* BENGSSON, *B. muticus* (LINNAEUS), *B. fuscatus* (LINNAEUS), *B. vernus* CURTIS, *Centroptilum luteolum* (MÜLLER), *Procloeon bifidum* (BENGSSON), *H. sulphurea* (MÜLLER) oder *Ephemera vulgata* LINNAEUS.

Zoogeographisch ist für die Eurosibirier im Postglazial die stark polyzentrische Wiederbesiedlung Europas und Sibiriens charakteristisch. Relative Euryöcie, gepaart mit vergleichsweise großer Expansionsfähigkeit haben zwar eine völlige Zersplitterung in Rassen unterdrückt, es zeigt sich aber, dass es insbesondere zwischen asiatischen und europäischen Populationen bereits zu sub- und infraspezifischen Unterschieden in großem Umfang gekommen ist. Als Beispiele nenne ich die (Unter-) artenpaare: *Heptagenia sulphurea sulphurea* MÜLLER (Europa und Zentralsibirien), *H. sulphurea albicauda* KLUGE (Russland Fernost, Amurisches Zentrum) und *H. dalecarlica* BENGSSON, die auf das boreale und tundrale Nordeuropa und Asien beschränkt ist. *Potamanthus luteus luteus* (L.) (Europa) vikariert mit *P. luteus orientalis* BAE & McCAFFERTY (Ostasien), *Caenis robusta* EATON (östl. Westpaläarktis bis südliches Sibirien) vikariert mit *Caenis miliaria* TSHERNOVA (Ostasien), mit der sie zeitweise synonymisiert wurde und der westpaläarktische *Baetis rhodani* (PIC-TET) unterscheidet sich nur minimal vom zentralasiatischen *Baetis oreophilus* KLU-GE. Auch die extrem hohe Anzahl von 7 subjektiven jüngeren Synonymen von *Serratella ignita* PODA aus allen Teilen der Paläarktis weist zumindest auf eine starke infraspezifische Differenzierung hin und die große Formenmannigfaltigkeit von *Baetis vernus* stellt bekanntlich nicht nur den Anfänger vor schwierige taxonomische Probleme. Ähnliches gilt für Arten wie *Procloeon bifidum* (BENGSSON) (Europa), deren osteuropäisch-asiatisches Pendant *P. ornatum* TSHERNOVA, teils als Synonym, teils als Rasse und teils als separate Art geführt wird, gleiches gilt für die Arten (Formen) der *Cloeon dipterum*- und der *Cloeon simile*- Verwandtschaft, und weitere Beispiele lassen sich leicht finden. Im Unterschied zu den Sibirern des Amurischen Zentrums sind die Eurosibirier nicht stenotop an große Flüsse gebunden, sondern besiedeln verschiedenste Typen von Fließ- und Stillgewässern. Neben den bereits genannten Arten zähle ich des Weiteren vorbehaltlich wegen aktuell fehlender sibirischer Nachweise auch *Ephemera danica* und *E. lineata* zu den Eurosibirern, so dass insgesamt

18 Arten oder etwa 16 % der deutschen Fauna diesem Typ zuzuordnen sind. *Siphlonurus aestivialis*, den ich früher als mongolisches Faunenelement angesehen habe, ist wahrscheinlich ebenfalls ein recht junger Eurosibirier, der erst relativ spät postglazial aus Refugien Westsibiriens bzw. des Altai, möglicherweise auch Osteuropa und oder dem Südural von Osten nach Mitteleuropa einwanderte und nun große Teile Nord- und Mitteleuropas besiedelt, ohne jedoch nach Großbritannien vorgedrungen zu sein. Dort übernimmt *S. armatus* die ökologische Rolle von *S. aestivialis*, dem er in Mitteleuropa ökologisch klar unterlegen ist.

Wahrscheinlich können auch *Baetis scambus* EATON, *Baetis calcaratus* KEFFERMÜLLER und *Caenis beskidensis* SOWA als Eurosibirier *in statu nascendi* interpretiert werden. Gleiches müsste dann für *Ephemerella notata* EATON gelten, deren Pendant *E. aronii* EATON (= *aurivillii*) eine hochnordische circumboreale Verbreitung zeigt. Für die rein europäische Verbreitung entlang der bekannten rhithralen Refugien an Karpatenbogen über die Mittelgebirge, z.T. auch entlang der Südalpen und postglazial natürlich darüber hinaus gibt es bislang keine schlüssige Erklärung, zumal von jeder dieser Arten eine ganz eng verwandte Schwesterart mit eurosibirischer Verbreitung bekannt ist. Mit diesen Arten würde sich der Anteil der Eurosibirier auf gut 20% an der deutschen Fauna erhöhen. Ich ziehe es jedoch vor, die letztgenannten 5 Arten hier noch bei den Arten mit „unklarer“ Verbreitung zu verbuchen.

3.2.2. Mongolisches Zentrum

Die westmongolische Faunenprovinz stellt ein kleines arboreales holarktisches Zentrum dar (FRENZEL, 1968), deren Bedeutung für die Fauna Mitteleuropas wohl eher gering ist. Nach DE LATTIN (1967) ist die terrestrische Fauna stärker kaltsteno-therm, als die der Amur-Sibirier. Ihre Verbreitung ähnele letzteren, sie fehlten aber stets im östlichen Teil Sibiriens. Hauptausbreitungsrichtungen sind der Westen und der Nordwesten über Westsibirien. Europa erreichen sie entsprechend von Nordosten und von Osten.

Bezogen auf aquatische Taxa müsste man nun m.E. entsprechend der Kaltsteno-thermie und aufgrund der Zuzugsrichtungen von Nordosten und Osten (südlich des Ural) eine bevorzugte Besiedlung Nordeuropas und der höheren Gebirge Südosteuropas mit klarer Ausdünnungstendenz nach Westen erwarten können.

Ein Taxon, dass diese Charakteristika in vortrefflicher Weise auf sich vereinigt ist die in Europa streng boreomontan vorkommende Art *Ameletus inopinatus* EATON, deren europäisches Areal in Abb. 6 dargestellt ist und die darüber hinaus vom Altai und aus Westsibirien bekannt ist. In der Ostpaläarktis ist der sehr ähnliche *Ameletus montanus* IMANISHI weit verbreitet und ZLOTY (1996) meldet *A. inopinatus* auch aus Westkanada, ohne sein Material jedoch mit *A. montanus* verglichen zu haben! In Europa spricht die Nichtbesiedlung der Alpen und der Pyrenäen (die Alpen werden aktuell von Nordwesten her erobert!) dafür, dass *A. inopinatus* nicht bereits während der Würmeiszeit in Europa verbreitet war. Auch MALICKY (1988) weist nachdrücklich darauf hin, dass boreomontane Verbreitungen in Europa per se kein Zei-

chen für ein Glazialrelikt darstellen, da auch postglaziale Einwanderungen der Arten und späterer Rückzug in höhere Gebirgslagen stets zu berücksichtigen seien. Dieser Typus trifft nun wahrscheinlich auch bei *A. inopinatus* zu. Entsprechend handelt es sich hier um eine monozentrische Art, deren zoogeographische Herkunft derzeit auf das mongolische Zentrum zurückführbar ist.

3.2.3. Amurisches Zentrum

Von den Eurosibirern unterscheiden sich die Arten des amurischen Refugialzentrums, dem größten und bedeutsamsten limnischen Zentrum der Ostpaläarktis, ökologisch lediglich dadurch, dass sie grundsätzlich stärker an das Potamon gebunden sind. Die Amursibirier erreichen Europa post- und interglazial von Osten (meridionaler Typ) oder Nordosten (borealer Typ; Typeneinteilung n. JACOB, 1972, 1979). Arten des meridionalen Typs folgen hierbei, ähnlich den pontischen Arten, den großen Flussystemen und erreichen im Nordwesten teilweise Großbritannien, im Südwesten teilweise Nordostspanien (Routen vgl. Abb. 1). Zu dieser Gruppe zählen mit *Kageronia fuscogrisea* RETZIUS, *Caenis rivulorum* EATON, *Siphlonurus alternatus* (SAY) (jeweils borealer Typ), *Baetis tricolor* TSHERNOVA, *Ametropus fragilis* AL-BARDA, *Isonychia ignota* (WALKER), *Heptagenia flava* ROSTOCK und *Brachycercus harrisella* CURTIS (jeweils meridionaler Typ) insgesamt 8 Arten oder 7 % der deutschen Fauna. Die Arten des borealen Typs könnten entsprechend ihrer ökologischen Potenz durchaus die Würmeiszeit ebenfalls in tundralen mitteleuropäischen Bereichen verbracht haben, ihr Verbreitungsbild lässt indes auf eine erst junge Besiedlung von Nordosten schließen. Von ihnen ist *S. alternatus* holarktisch verbreitet. Sie ließen sich entsprechend auch als Eurosibirier mit Vorkommen am amurischen Zentrum und erst kurzer Einwanderungsgeschichte nach Mitteleuropa interpretieren.

Die Taxa meridionalen Typs sind stärker potamobiont und bei ihnen sind die zoogeographischen Verhältnisse etwas klarer. Bei *Heptagenia flava* handelt es sich mit einiger Sicherheit um eine erst nach der letzten Eiszeit einwandernde Art, die sich südlich des Ural keilförmig nach Westen vorschreibt und z.Z. die europäischen Refugialzentren an Donau, Po, Rhône noch nicht erreicht hat (Abb. 7). Gerade innerhalb Deutschlands ist die erst frische Einwanderung der Art von Osten gut fassbar. So ist *H. flava* nach eigenen Untersuchungen an der gesamten Neiße im Osten Deutschlands eine der häufigsten Ephemeropteren überhaupt, die neben Hartsubstarten auch das marginale Phytal durchgehend besiedelt, im Tiefland Niedersachsens ist sie noch allgemein verbreitet, im Tiefland von NRW bereits sehr selten, zum Rhein hin nur noch sporadisch und ± eng an Totholz gebunden. Im linksrheinischen gesamten Einzugsgebiet der Mosel fehlt sie (noch) generell. *Isonychia ignota* hingegen hat via Rhône entlang der Route SW (Abb. 1) Nordostspanien erreicht, und auch von *B. harrisella* sind Einzelfunde aus Spanien, Italien und der Westtürkei bekannt, außerdem wird England erreicht, so dass diese Arten wahrscheinlich bereits interglazial nach Mitteleuropa gelangten und sich nun polyzentrisch, jedoch unter ganz starkem Überwiegen der östlichen Richtung in Mitteleuropa ausbreiten.

3.4. Fazit

- Nicht der pontokaspische Raum alleine, sondern dieser gemeinsam mit der unteren Rhône bildet das Refugialzentrum der europäischen Potamalfauna. Zugstraßen für die postglaziale Besiedlung aus diesen Flussartenzentren werden aufgezeigt und ihre Bedeutung an Beispielen begründet.
- Nicht mediterrane Refugialzentren, sondern extramediterrane montane Zentren an den europäischen Hochgebirgen stellen für die überwiegend kaltstenothenmen mitteleuropäischen Rhithralarten die bedeutsamsten glazialen Rückzugs-, Überdauerungs- und Ausbreitungszentren dar.
- Arealanalysen ökologisch gut bekannter Arten weisen auf die Existenz tundrogenreicher Faunenelemente im heutigen Mitteleuropa hin, die sich in einer stark regressiven Phase befinden und entsprechend nach Süden mehr und mehr relikär verbreitet sind.
- Deutschland wird auch von einer großen Zahl sibirischer Faunenelemente bevölkert. Der Begriff Eurosibirier wird für die Eintagsfliegen definiert und die zoogeographischen und ökologischen Charakteristika der zugehörigen Arten werden an Beispielen erklärt. Hierher gehören mit *Baetis rhodani* und *Serratella ignita* die ubiquitärsten Arten der Paläarktis.
- Die Verbreitung von *Ameletus inopinatus* wird über dessen Zugehörigkeit zum mongolischen Faunenkreis erklärt.
- Gemeinsames zoogeographisches Charakteristikum der meisten mitteleuropäischen Ephemeroptera ist ihre Polyzentrität. Nur vergleichsweise wenige Arten lassen sich auf genau ein glaziales Zentrum zurückführen. Es handelt sich neben häufig offenbar recht jungen oder nur schwach expansiven Arten hauptsächlich um Vertreter extramediterraner montaner Gattungen wie *Ecdyonurus* und *Rhithrogena*. Der weit überwiegende Anteil mitteleuropäischer Arten ist hingegen polyzentrisch. Dies ist ein Zeichen dafür, dass weite Teile Europas bereits vor dem (den) letzten Glazial(ia) besiedelt waren und sich die Arten nun aus den unterschiedlichsten Refugien wieder ausgebreitet haben.
- Subtrahiert man von den 114 aus Deutschland derzeit bekannten Arten die klar mediterranen plus diejenigen asiatischen Arten, die erst postglazial nach Mitteleuropa eindrangen, so kann überraschenderweise festgestellt werden, dass es in Deutschland auch während der letzten Eiszeit eine durchaus stattliche Anzahl von etwa 70 Arten (~63 %) gegeben haben könnte. Wie erläutert werden sich die Areale vieler dieser Arten auf Kleinstrefugien v.a. an den Gebirgen beschränkt haben werden. Andererseits gab es neben den möglicherweise weiter verbreiteten Eurosibirieren noch weitere Taxa tundraler Provenienz, die heute in Mitteleuropa gänzlich fehlen, so dass es potenziell sogar noch ein paar Arten mehr gewesen sein könnten.

4. Zusammenfassung

Für die aus Deutschland bekannten Eintagsfliegen werden die mutmaßlichen glazialen Refugialzentren und die postglazialen Ausbreitungswege beschrieben. Diese Zentren lagen sowohl in Europa, als auch in Asien. Für die Rhithralfauna waren neben Refugialzentren in der Mediterraneis v. a. extramediterrane montane Refugien an den mitteleuropäischen Gebirgen bedeutsam. Für die Potamalfauna wird das Donau-Po-Rhône Zentrum als das wichtigste westpaläarktische Refugialzentrum angesehen. Euryöke, weit verbreitete Arten, die sich glazial in verschiedenste Zentren Asiens und Europas zurückziehen konnten (sog. Eurosibirier), stellen heute das Gros der sibirischen Faunenelemente. Daneben kommen auch Arten des amurischen und mongolischen Zentrums in Deutschland vor. Arten tundraler Herkunft waren hingegen während der letzten Eiszeit in Mitteleuropa weiter verbreitet, als heute. Ihre aktuellen Verbreitungsbilder in Mitteleuropa werden als reliktar gedeutet. Insgesamt siedelten möglicherweise bis zu 70 der heutigen 114 Arten Deutschlands bereits während der letzten Eiszeit in Mitteleuropa.

5. Dank

Herrn Dr. Jacob (Cuxhaven) habe ich für kritische Diskussionen und hilfreiche Anmerkungen zum Manuskript besonders zu danken. Herr Prof. Dr. Aspöck (Wien) hat mich freundlicherweise mit zoogeographischer Literatur unterstützt und Herrn Prof. Dr. Wichard (Köln) danke ich für die Möglichkeit zum Abdruck dieser erweiterten Fassung im Tagungsband sehr herzlich.

6. Literatur

- ASPÖCK, H., U. ASPÖCK & H. HÖLZEL (1980): Die Neuropteren Europas. - Bd. 1, 495 S., Goecke & Evers, Krefeld.
- ASPÖCK, H., ASPÖCK, U. & H. RAUSCH (1991): Kap. 12.3. Biogeographisches Glossarium S. 600-611. In: Die Raphidiopteren der Erde. - Goecke & Evers, Krefeld.
- BANARESCU, P. (1992): Zoogeography of Fresh Waters Vol. 2. Distribution and dispersal of freshwater animals in North America and Eurasia. - 1091 S., Aula, Wiesbaden.
- BRITTAINE, J.E. & B. NAGELL. (1981): Overwintering at low oxygen concentrations in the mayfly *Leptophlebia vespertina*. - Oikos 36: 45-50.
- DE LATTIN, G. (1967): Grundriss der Zoogeographie. - 602 S., Gustav Fischer, Stuttgart.
- FONTAINE, J. (1990): Some aspects to the ecology of *Leptophlebia vespertina* (L.) (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). S. 275-280. In: Mayflies and Stoneflies, I.C. CAMPBELL (Ed.) - Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- FRENZEL, B. (1967): Die Klimaschwankungen des Eiszeitalters. - 291 S., Vieweg & Sohn, Braunschweig.

- FRENZEL, B. (1968): Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Euasiens. - 326 S., Steiner, Wiesbaden
- HAYBACH, A. (1998): Die Eintagsfliegen (Insecta: Ephemeroptera) von Rheinland-Pfalz - Zoogeographie, Faunistik, Ökologie, Taxonomie und Nomenklatur. Unter besonderer Berücksichtigung der Familie Heptageniidae und unter Einbeziehung der übrigen aus Deutschland bekannten Arten. - Dissertation, Universität Mainz 417 S. + 129 Anh..
- HAYBACH, A. & P. MALZACHER (2002): Verzeichnis der Eintagsfliegen Deutschlands (Insecta: Ephemeroptera). - Entomol. Z. 112 (2): 34-45.
- HUBBARD, M.D. (1987): Ephemeroptera. - In: Fossilium Catalogus I: Animalia, F. WESTPHAL (ed.). 129: iii, 1-99, Kugler, Amsterdam.
- JACOB, U. (1972): Beitrag zur autochthonen Ephemeropterenfauna in der Deutschen Demokratischen Republik. - Dissertation, Universität Leipzig, 158 S.
- JACOB, U. (1979): Die Ephemeropterenfauna Europas aus zoogeographischer Sicht S. 21-26. - In: Proc. 2nd Int. Conf. Ephemeroptera, K. PASTERNAK & R. SOWA (Eds.), Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Warschau & Krakau.
- JACOB, U. (1996): Die Eintagsfliegen (Ephemeroptera) im norddeutschen Tiefland. - Lauterbornia 27: 35-40.
- JACOB, U. (1997): Composition and Zoogeographical Characteristics of the Fennoscandian Mayfly Fauna. S. 121-126. - In: Ephemeroptera & Plecoptera. Biology-Ecology-Systematics, LANDOLT, P. & M. SARTORI (Eds.) 569 S., Mauron+Tinguely & Lachat SA, Moncor, Fribourg/Switzerland
- LANG, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte. - 462 S., Fischer, Stuttgart
- MALICKY, H. (1983): Chorological patterns and biome types of European Trichoptera and other freshwater insects. - Arch. Hydrobiol. 96 (2): 223-244.
- MALICKY, H., H. ANT, H. ASPÖCK, R. DE JONG, K. THALER & Z. VARGA (1983): Argumente zur Existenz und Chorologie mitteleuropäischer (extramediterraneuropäischer) Faunenelemente. - Entomol. Gener. 9(1/2): 101-119.
- MALICKY, H. (1988): Spuren der Eiszeit in der Trichopterenfauna Europas. - Riv. Idro-biol. 27(2-3): 247-297.
- NAGELL, B. (1980): Overwintering strategy of *Cloeon dipterum* (L.) larvae. S. 259-264. - In: Advances in Ephemeroptera Biology, J.F. FLANNAGAN & K.E. MARSHALL (Eds.) 538 S., Plenum Press, New York.
- STERNBERG, K. (1998): Die postglaziale Besiedlung Mitteleuropas durch Libellen. mit besonderer Berücksichtigung Südwestdeutschlands (Insecta, Odonata). - J. Biogeogr. 25: 319-337.
- THIENEMANN, A. (1950): Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. - Die Binnengewässer 18: xvi + 1-809, Schweizerbarth, Stuttgart

ZLOTY, J. (1996): A revision of the nearctic *Ameletus* mayflies based on adult males,
with descriptions of seven new species (Ephemeroptera: Ameletidae). – Canad.
Entomol. 128: 293-346.

Dr. Arne Haybach
Tannenweg 3
55129 Mainz
haybach@gmx.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: [2002](#)

Autor(en)/Author(s): Haybach Arne

Artikel/Article: [Zoogeographische Aspekte der Eintagsfliegenbesiedlung Deutschlands \(Insecta, Ephemeroptera\) 187-209](#)