

Beitr. Ent.	Keltern	ISSN 0005 - 805X
56 (2006) 2	S. 347 - 359	15.12.2006

Mitteuropäische (extra–mediterrane) Arealkerne des Dinodal am Beispiel von Köcherfliegen (Trichoptera)

Mit 7 Figuren

HANS MALICKY

Summary

Extra-mediterranean centres of areas of Trichoptera of the European Dinodal. The analysis of distribution areas of stenochorous Trichoptera species results in the discovery of a minimum of 13 refugial centres in Central Europe (outside any traditionally known other refugia) which are situated in the Massif Central, in parts of the French and Swiss Jura, in the Black Forest and the Vosges, in the surroundings of Grenoble, in the region of the North Italian Lakes, in the Lessinian Alps, around the Karawanken, in the eastern Styrian mountains, in the High Tatra, in the region of Černogora, Rodna and Maramureş, in the Bihor Mts and in the southern Carpathians.

Zusammenfassung

Aus eigenen Daten und aus Literaturangaben werden mindesten 13 mitteleuropäische Regionen (außerhalb des Mediterrangebietes) mit Anhäufungen oder Vorkommen von stenendemischen Trichopterenarten genannt, die als Arealkerne und als mögliche Refugien während der letzten (Würm-) Kaltzeit dieser und weiterer Arten gedeutet werden. Diese Areale sind: das Massif Central, Teile des französischen und schweizerischen Jura, Schwarzwald und Vogesen, die Umgebung von Grenoble, die Bergamasker Alpen und ihre Umgebung, die Lessinischen Alpen, die Karawanken und ihre Umgebung, die Steirischen Randgebirge, die Hohe Tatra, der Bereich von Tschernogora – Rodna - Maramuresch, das Bihor-Gebirge und Teile der Südkarpaten.

Key words

Zoogeography, area dynamics, Dinodal, Trichoptera, Central Europe, Pleistocene refugia

Einleitung

Eine der wichtigsten Fragen in der Zoogeographie ist die nach der Herkunft der Arten, d. h. aus welchem geographischen Bereich (dem Arealkern) aus sie ihr heutiges Areal besiedelt haben. Dieser Arealkern ist identisch mit dem Refugium der letzten Regressionsphase, die für die meisten mitteleuropäischen Tierarten die Würm-Kaltzeit war. Unter den Bedingungen ein und der selben Veränderung der Umwelt (z. B. das Einsetzen einer Kaltzeit) können Arten aber verschieden reagieren: für „wärmeliebende“ Arten wird dies eine Regression zur Folge haben, für „kälteliebende“ hingegen eine

Expansionsphase bedeuten (Fig. 1). Nach solchen Unterschieden in der Arealodynamik ist zu erwarten, daß die Arealkerne in verschiedenen Gegenden liegen. Gruppen gleicher Arealodynamik faßt man als **Biomgrundtypen** (nach Varga; bei de Lattin heißt das Biochore) zusammen. Die weitaus meisten mitteleuropäischen Tierarten werden dem Biomgrundtyp **Arboreal** zugeordnet, dessen Refugien (= Arealkerne) seit langem gut bekannt sind: sie liegen für die mitteleuropäischen Arten häufig im Mediterrangebiet oder im temperierten Zentral- oder Ostasien (DE LATTIN 1967, VARGA 1977). Neben dem Arboreal kennt man noch einige weitere Biomgrundtypen, z. B. Eremial, Tundral, Oreal, Xeromontan usw.

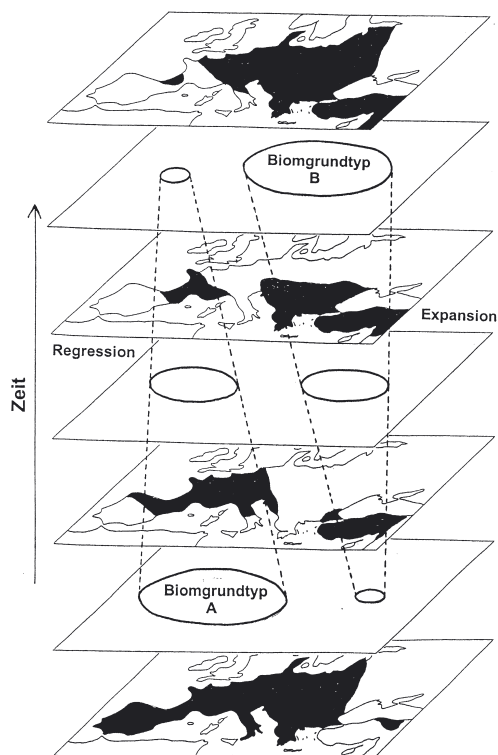


Fig. 1: Schema von gegenläufiger Arealodynamik bei verschiedenen Arealgrundtypen (nach MALICKY 2000).

Beim Zeichnen von Verbreitungskarten europäischer Köcherfliegen ist mir aufgefallen, daß bei erstaunlich vielen von ihnen das Gesamtareal außerhalb aller bekannten Arealkerne aller bekannten Biomgrundtypen liegen. Daraus ergab sich, daß viele Trichopteren zu einem bisher unbekannten Biomgrundtyp gehören müssen, für den ich die Bezeichnung **Dinodal** vorgeschlagen habe (MALICKY 1983).

Zur Vermeidung von Mißverständnissen sei hier nochmals betont, daß das Dinodal kein Verbreitungsmuster und keine ökologische Kategorie ist. Mehrere Autoren haben das in den letzten Jahren mißverstanden. Selbstverständlich spielen die ökologischen Ansprüche einer Art eine wichtige Rolle, aber entscheidend sind die **Arealodynamik** und die sich daraus ergebenden **Arealkerne**. Das Gesamtareal hingegen kann, wie bei allen anderen Tieren auch, je nach Art sehr verschieden aussehen und sehr verschieden groß sein. Die aktuellen Verbreitungsareale der Arten haben in erster Linie historische Gründe.

Wenn das Gesamtareal einer Art außerhalb aller bekannten Refugien liegt, bedeutet das, daß ihr Arealkern ebenfalls außerhalb dieser liegen muß, im konkreten Fall bei mitteleuropäischen Arten also außerhalb des Mediterrangebotes. Zwar gibt es solche Arten in anderen Tiergruppen auch (MALICKY & al. 1983), aber dabei handelt es sich meist nur um einzelne Arten, die aus dem üblichen Rahmen ihrer systematischen Gruppe fallen. Bei den Trichopteren aber handelt es sich um einen hohen Anteil der ganzen Fauna, und es sind meistens solche, die in Fließgewässern leben. Das schließt allerdings nicht aus, daß auch Stehendwasser-Arten und sogar terrestrische Arten dem Dinodal zugehören können.

Viele Trichopterenarten müssen also die letzte Kältezeit (Würm) außerhalb des Mediterrangebietes, also in Mitteleuropa selbst, überdauert haben. Auf allfällige frühere Kältezeiten und ihren Refugien kann man hier kaum zurückgreifen, wohl aber vermutlich in anderen Teilen der Erde. Daß es nicht nur die klassischen vier, sondern mindestens 17 Kaltzeiten gegeben hat (FINK & KUKLA 1977), ist unter Zoologen noch immer nicht Allgemeinwissen geworden. Zuordnungen vermuteter Arealbewegungen zu bestimmten früheren Kaltzeiten wären in Mitteleuropa reine Spekulation.

So stellt sich die Frage, wo in Mitteleuropa solche Refugien gelegen sein könnten. Die Antwort wäre „überall“, wo permanente Fließgewässer über die ganze Periode hin existiert haben. Solche gab es aber sicherlich nicht wirklich überall, denn mit den Kaltzeiten ging große Trockenheit einher, andererseits waren große Gebiete mit Eis bedeckt. Bäche gab es also im wesentlichen dort, wo keine Gletscher waren, wo aber Gletscher nicht allzu weit entfernt waren (weil es sonst zu trocken war): also in niedrigen und mittleren Höhenlagen von Gebirgen.

Die Wassertemperatur solcher Bäche war auch in den Kaltzeiten annähernd im gleichen Bereich wie heute. Die Temperatur eines Baches kann niemals unter 0°C fallen, und im Sommer kann sie, wie ich aus eigenen Beobachtungen an kleinen südseitigen Bächlein in den Hohen Tauern bei 2700 Metern Höhe weiß, ohne weiteres auf 15°C steigen (wobei es sich allerdings nicht um Gletscherbäche handelt!). Das erlaubt eine ziemlich normale Entwicklung vieler Arten, wenn sie auch länger dauern mag als bei höheren Temperaturen. Im Gegensatz dazu sind terrestrische Insekten in Kaltzeiten wesentlich stärkeren Temperaturschwankungen ausgesetzt.

Hier wird der Versuch gemacht, Arealkerne des Dinodal zu lokalisieren, die außerhalb des Mediterrangebietes, d. h. außerhalb der z. B. von DE LATTIN (1967, Abb. 96) gelegenen Mediterranrefugien liegen und also aus diesem Grund keine Arborealrefugien sein können.

Methodik

Wie aber findet man solche kältezeitlichen Refugien? Die klassische Methode von DE LATTIN (1967) ist, Umriss von Verbreitungskarten auf Transparentpapier zu zeichnen und diese Blätter aufeinander zu legen. Wo sich alle diese Areale decken, liegen die Arealkerne.

Diese Methode war aber für Köcherfliegen nicht brauchbar, weil von vornherein der Verdacht bestand, daß Trichopteren sowohl dem Dinodal als auch dem Arboreal zuzurechnen sein könnten und die Zugehörigkeit nicht von vornherein erkennbar ist.

So habe ich eine andere Methode verwendet. Aus der Überlegung heraus, daß die Expansion der Arten sehr verschieden schnell vor sich geht, und daß demnach manche Arten seither noch nicht expandiert haben, ergab sich, daß Refugien dort liegen, wo sich das Vorkommen von Stenendemiten (d. h. Endemiten, die ein möglichst kleines Areal bewohnen) häuft. Aber auch wo es nur einen Stenendemiten gibt, ist ein Refugium zu vermuten. Wesentliche Voraussetzung ist aber eine gute faunistische Kenntnis des Gebietes und gute taxonomische Kenntnis der Tiere.

Auf diese Weise konnte ich (MALICKY 2000) zunächst zwei Gebiete im südöstlichen Österreich als mögliche Arealkerne lokalisieren: die steirischen Randberge und die

Karawanken. In der vorliegenden Arbeit mache ich den Versuch, die möglichen mitteleuropäischen Arealkerne an Hand der Stenendemiten herauszufinden. Als Südgrenze nehme ich dabei die auf Figur 7 gezeigte strichlierte Linie, wobei aber das Kantabrische Gebirge, die Pyrenäen, einigen kleine südfranzösische Gebirge (Massif des Maures, Esterel) und die Balkangebirge nicht berücksichtigt wurden. Südlich von dieser Linie ist die Situation komplizierter, siehe die Diskussion. In erster Linie stütze ich mich dabei auf eigene publizierte oder unpublizierte Daten, die ich teilweise durch eigene Sammeltätigkeit (u. a. auf mehreren Reisen durch die Südwestalpen in den letzten Jahren), teilweise durch das Determinieren von Ausbeuten erhalten habe, die mir Kollegen freundlicherweise überlassen haben. Außerdem habe ich viele Daten, vor allem die aus den Karpaten, der Literatur entnommen. Dabei habe ich viele Verbreitungskarten gezeichnet, von denen ich hier nur wenige in einer Auswahl wiedergebe, wobei ich möglichst typische Verbreitungsbilder ausgewählt habe. Selbstverständlich gibt es auch Verbreitungsbilder, die derzeit noch Fragen aufwerfen, und es kann gut sein, daß verschiedene von den ausgewählten Arten in Wirklichkeit größere Areale haben als hier angenommen. Der faunistische Durchforschungsgrad der Regionen ist verschieden gut. Es kann auch vorkommen, daß manche Arten zwei oder mehrere Arealkerne haben. Das wird man mit anderen Methoden weiter klären müssen.

Ergebnisse

Folgende Regionen kommen nach den genannten Kriterien als Refugien der letzten Kaltzeit in Betracht (Fig. 2-7):

1.) Das Massif Central (Frankreich). Stenendemiten:

Synagapetus arvernensis MALICKY 1980

Allogamus stadleri SCHMID 1951

Vielleicht zuordenbar:

Apatania eatoniana McLACHLAN 1880

Rhyacophila dorsalis dorsalis CURTIS 1834

Bemerkung: *Allogamus stadleri* und *Apatania eatoniana* kommen auch in den Vogesen und im Schwarzwald vor.

2.) Teile des Jura (Schweiz, Frankreich). Stenendemit:

Drusus mixtus PICTET 1834

Bemerkung: Von diese Art sind nur sehr wenige Fundorte bekannt, wo sie aber häufig ist.

3.) Vogesen (Frankreich) und Schwarzwald (Deutschland). Stenendemiten:

Allogamus stadleri

Apatania eatoniana

Bemerkung: Beide kommen auch im Massif Central vor. – BOTOSANEANU (2004) hat außerdem 1 ♂ von *A. stadleri* von „Tanay, Côte d'Or“ gemeldet. Ich habe das Belegstück, das sich im Museum in Amsterdam befindet, geprüft und festgestellt, daß es sich um

einen *A. mendax* handelt. Außerdem besteht der an Gewißheit grenzende Verdacht, daß die Etikette falsch ist; das Stück wurde offenbar von J. A. W. Lucas gesammelt, trägt aber keine Original-Etikette dieses Sammlers. Es liegt wohl eine spätere Verwechslung mit dem gleichnamigen Ort Tanay in der Schweiz (Kanton Waadt) vor, der im Gebirge liegt und wo *A. mendax* sicher zu erwarten ist. Der Ort Tanay im Département Côte d'Or liegt bei ungefähr 300 m Seehöhe, was für einen *Allogamus* dieser Verwandtschaft unglaublich wäre.

4.) Die Berge der Umgebung von Grenoble (Vercors, Chartreuse usw.: Frankreich). Stenendemiten:

Drusus spelaeus ULMER 1920

Drusus kronion MALICKY 2002

Metanoea malickyi SIPAHILER 1992

Vermutlich zuzuordnen:

Rhyacophila simulatrix vinconi SIPAHILER 1993

Rhadicoleptus ucnorum McLACHLAN 1876

Bemerkungen: Diese Region ist schlecht durchforscht, die Verbreitung dieser Arten ist ungenügend bekannt. Es könnte auch sein, daß die genannten Arten sich auf mehrere Klein-Refugien verteilen und in dieser Hinsicht nicht einheitlich sind.

5.) Die Berge von Ligurien, des Piemont und der Alpes Maritimes. Stenendemiten:

Rhyacophila arcangelina NAVÁS 1932

Rhyacophila ravizzai MORETTI 1991

Stactobia alpina BERTUETTI & LODOVICI & VALLE 2004

Plectrocnemia praestans McLACHLAN 1884

Crunoecia fortuna MALICKY 2002

Metanoea euphorion MALICKY 2002

Conosorophylax delmastroi MALICKY 2004

Conosorophylax piemontanus BOTOSANEANU 1967

Beraeamyia gudrunae MALICKY 2002

Vermutlich zuordenbar:

Rhyacophila kelnnerae SCHMID 1971

Allogamus periphetes MALICKY 2004

Wormaldia echinata TOBIAS 1995

6.) Die Berge des oberitalienischen Seengebiets, also die Bergamasker Alpen und angrenzende Berge (Italien, Schweiz). Stenendemiten:

Rhyacophila rectispina McLACHLAN 1884

Rhyacophila orobica MORETTI 1991

Drusus muelleri McLACHLAN 1868 (inklusive *D. chapmani* McLACHLAN 1901)

Drusus nigrescens MEYER-DÜR 1875

7.) Die Lessinischen Alpen (Italien). Stenendemit:

Ecclisopteryx malickyi MORETTI 1991

Vermutlich zuordenbar:

Synagapetus padanus BERTUETTI & LODOVICI & VALLE 2004

Die Unterlagen für dieses Refugium sind noch gering, weitere Feldarbeit ist angebracht. *E. malickyi* ist bisher von fünf Stellen nachgewiesen. Ich habe den Verdacht, daß es in den Bergen des Veneto noch weitere Stenendemiten geben könnte (*Chaetopteryx euganea* MORETTI & MALICKY 1986 ?).

8.) Die Karawanken und angrenzende Berge (Österreich, Slowenien, Italien). Stenendemiten:

Wormaldia vargai MALICKY 1981*Ecclisopteryx asterix* MALICKY 1979*Consorophylax carinthiacus* MALICKY 1992

9.) Die steirischen Randgebirge: Wechsel, Fischbacher Alpen, Saualpe, Koralpe (Österreich), Pohorje (Slowenien). Stenendemiten:

Drusus franzi SCHMID 1956*Consorophylax montivagus* McLACHLAN 1867*Consorophylax styriacus* BOTOSANEANU 1967*Melampophylax austriacus* MALICKY 1990

Weiter verbreitete, vermutlich zuordenbare Arten:

Rhyacophila producta McLACHLAN 1879*Rhyacophila dorsalis persimilis* McLACHLAN 1879*Synagapetus krawanyi* ULMER 1938*Crunoecia kempnyi* MORTON 1901*Drusus destitutus* KOLENATI 1848*Leptotaulius gracilis* SCHMID 1955

10.) Die Hohe Tatra an der Grenze zwischen Polen und der Slowakei.

Stenendemiten:

Allogamus starmachi SZCZESNY 1967*Apatania* n. sp.

Bemerkungen: Die *Apatania*, die von János Oláh beschrieben werden wird, ist mit den bekannten anderen europäischen Arten der Gattung nicht sehr nahe verwandt und dürfte eher einigen japanischen Arten nahestehen.

Ich habe etwas gezögert, in diese Liste *Apatania*-Arten aufzunehmen, weil ich nicht sicher bin, ob sie überhaupt dem Dinodal zuzuordnen sind. Es ist nämlich möglich, daß sie (zumindest teilweise) derzeit in Refugialsituation und eventuell dem Tundral zuzurechnen sind. Zumindest bei der Art von der Hohen Tatra ist aber angesichts ihrer systematischen Isolation in Europa anzunehmen, daß sie mit einer früheren Einwanderungswelle gekommen ist und daher sowieso schon länger an Ort und Stelle lebt, also auch die Würmvereisung hier überdauert hat.

11.) Die Berge im Bereich von Tschernogora (Ukraine) und Rodna-Maramuresch (Rumänien). Stenendemiten:

- Rhacophila flava* Klapálek 1898
- Rhyacophila confinium* Botosaneanu 1957
- Chionophylax czarnohoricus* Dziedzielewicz 1911
- Isogamus czarnohorensis* Dziedzielewicz 1912

Weiter verbreitete, vermutlich hier zuordenbare Arten:

- Rhyacophila doehleri* Botosaneanu 1957
- Annitella chomiensis* Dziedzielewicz 1908
- Chaetopteryx polonica* Dziedzielewicz 1889
- Chaetopteryx subradiata* Klapálek 1907
- Drusus carpathicus* Dziedzielewicz 1911
- Potamophylax carpathicus* Dziedzielewicz 1912
- Melampophylax polonicus* Malicky 1990

12.) Das isolierte Gebirge Bihor (Rumänien). Stenendemiten:

- Rhyacophila motasi* Botosaneanu 1957
- Rhyacophila orghidani* Botosaneanu 1952
- Psilopteryx curvicaudatus* Botosaneanu 1957

Bemerkung: *Plectrocnemia kisbela* Botosaneanu 1967 wurde ursprünglich auch für einen Stenendemiten des Bihor-Gebirges gehalten, aber inzwischen auch in Österreich und Italien gefunden.

13.) Die Gebirge der Südkarpaten: Bucegi und Făgăraș (Rumänien). Stenendemiten:

- Rhyacophila cibinensis* Botosaneanu & Marinković 1967
- Rhyacophila fagarasiensis* Botosaneanu 1964
- Rhyacophila kimminsiana* Botosaneanu 1958
- Drusus buscatensis* Botosaneanu 1960
- Isogamus lineatus* Klapálek 1903

Weiter verbreitete, vermutlich zuordenbare Arten:

- Rhyacophila furcifera* Klapálek 1904
- Drusus brunneus* Klapálek 1898
- Drusus romanicus* Murgoci & Botosaneanu 1953
- Drusus tenellus* Klapálek 1898
- Allogamus dacicus* Schmid 1951
- Isogamus aequalis* Klapálek 1907
- Potamophylax millenii* Klapálek 1898

Bemerkung: Überraschender Weise ließen sich in dem so artenreichen und faunistisch interessanten Banater Bergen (Umgebung von Herkulesbad) keine Endemiten ausfindig machen.

Diskussion

Die meisten europäischen Trichopterenarten, vor allem solche, die in Fließgewässern leben, scheinen nach dem derzeitigen Stand der Kenntnisse dem Dinodal zuzugehören. Hingegen scheinen die Limnephilini, Phryganeidae, Chilostigmini, Molannidae und (zumindest teilweise) die Leptoceridae dem Biomgrundtyp des Arboreal zu entsprechen (MALICKY 2000).

Die Refugien liegen in Gebirgen, aber sie sind nicht in deren Hochlagen zu suchen. Die von mir genannten Arten leben auch heute (mit Ausnahme von *Rhadicoleptus ucenorum*) nicht im Hochgebirge, sondern in mittleren Lagen, ganz grob gesprochen zwischen ungefähr 600 und 1500 m Seehöhe. Einige von ihnen mögen kaltstenotherm sein, die meisten sind es aber sicher nicht.

Es muß sich aber nicht unbedingt um Bewohner von Bergbächen handeln. Die ausgestorbene *Hydropsyche tobiassi* MALICKY 1977 war, soweit wir das noch rekonstruieren können, ein Stenendemit des mittleren Rhein, demnach also ein Potambobewohner.

Unter den Arten sind einige, die ich als Stenendemiten für mehrere Refugien genannt habe (*Allogamus stadleri*; nach der Beschreibung (SIPAHILER 1992) kommt *Metanoea malickyi* auch im Kantabrischen Gebirge vor). Das ist kein Widerspruch; Polyzentrie ist ein ganz normales Phänomen und wahrscheinlich bei weiter verbreiteten Arten eher die Regel als die Ausnahme (vgl. WILCOCK & al. 2001 über *Plectrocnemia conspersa*), und sie kann auch bei nicht expansiven Arten vorkommen.

Selbstverständlich sind auch im Mediterrangebiet dinodale Arealkerne zu erwarten. Sie sind aber nicht so einfach herauszufinden, denn mitteleuropäische Refugien beziehen sich wohl immer auf die letzte (Würm-) Kaltzeit. Man könnte vielleicht in einzelnen Fällen auch eine frühere Regressionsphase vermuten, aber wegen der zahlreichen Kaltzeiten wäre das mit zuviel Spekulation verbunden. Im Süden Europas hingegen, wo es keine massiven Vereisungen gegeben hat, können Arealkerne auf ein sehr verschiedenes Alter zurückblicken. Abgesehen von der Würm-Kaltzeit kommen auch noch frühere Kaltzeiten in Betracht, vor allem, wenn die verwandten Arten heute geographisch besonders weit voneinander getrennt sind, wie es z. B. bei *Apatania volsorum* MORETTI & CIANFICCONI & PAPAGNO 1988 oder den drei griechischen *Apatania*-Arten (MALICKY 2005) der Fall ist. Im anderen Extrem haben wir Arten vor uns, deren heutiger Areal Kern zusammen mit der Verbreitung ihrer näheren Verwandten eine Reliktsituation seit dem früheren Tertiär vermuten läßt (MALICKY 2000).

Ein weiterer befremdender Befund ist, daß sich in den besser durchforschten Teilen des Mediterrangebietes, z. B. in Griechenland, eine Häufung von Stenendemiten kaum erkennen läßt. Es gibt Häufungen von solchen auf den Kykladen und auf Kreta, was angesichts der Insellagen nicht weiter verwunderlich ist, aber in den Gebirgen des Festlandes sind Stenendemiten so ziemlich über die ganze Landesfläche verteilt, d. h. sie lassen eigentlich keine Konzentrationen erkennen (MALICKY 2005). Auf der Apenninhalbinsel hingegen scheint es zwei Regionen mit solchen Konzentrationen zu geben: eine im Süden im Bereich von Kalabrien und Sizilien und eine zweite im Zentrum im Bereich von Umbrien - Toskana. Die Iberische und die kleinasiatische Halbinsel sind nicht so gut durchforscht, daß man diese Frage klar beantworten könnte.

Meine Ergebnisse sind mit der geschilderten Methode herausgekommen. Ich habe nicht nur Arten, sondern in einigen Fällen auch Unterarten analysiert, für die aber in chorologischer Hinsicht das gleiche gilt wie für Arten. Bei der Analyse weiterer solcher Fälle

würde man vermutlich weitere Beispiele für Stenendemiten der von mir herausgefundenen Areale finden, dazu aber noch weitere Arealkerne selber. So deuten die Ergebnisse von MEY & BOTOSANEANU (1985) nach der subspezifischen Gliederung von *Psilopteryx psorosa* KOLENATI 1860 auf Arealkerne im Bereich der zentralen Mittelgebirge (böhmische Randgebirge, Sudeten etc.); im konkreten Fall sind die Ergebnisse aber nicht ganz eindeutig, wie aus den Ausführungen von SZCZESNY (1987) hervorgeht.

Seit kurzer Zeit steht uns eine weitere Methode zur Verfügung, die für die nächste Zukunft wesentliche Fortschritte verspricht. Sie beruht auf der molekularbiologischen Analyse der Erbmasse der Tiere. In einer beispielgebenden Arbeit hat PAULS (2004) die Art *Drusus discolor* RAMBUR 1842 untersucht und weitgehende Übereinstimmung mit den von mir herausgefundenen Arealkernen festgestellt, dazu noch weitere gefunden. Er fand mindestens 11 Arealkerne für diese Art: Das Kantabrische Gebirge, die Pyrenäen, das Massif Central, die Alpes Maritimes, Jura mit Schwarzwald und Vogesen, die Südostalpen, die zentralen Mittelgebirge, die Sudeten, die Tatra, Teile der Karpaten und der Balkangebirge.

Der Biomgrundtyp Dinodal wurde ursprünglich für Trichopteren des Fließwassers geschaffen. Es gibt aber gelegentlich Hinweise darauf, daß auch rein terrestrische Tiere (Neuroptera, Gastropoda, Opiliones, Lepidoptera: Endrosidae, Collembola) ähnliche Arealkerne haben können: das war schon bei der Übersichtsarbeit von MALICKY & al. (1983) aufgefallen. Vergleicht man die von SCHMITT & SEITZ (2001) gezeigten Arealkerne des Schmetterlings *Erebia medusa* (Teile der Westalpen, Teile der Südalpen, der Bereich von Westungarn und der Bereich der östlichen Balkanhalbinsel), dann findet man Parallelen zu einigen meiner Dinodal-Refugien. Aber andererseits muß betont werden, daß bei weitem nicht alle Wassertiere oder auch nur Wasserinsekten zum Dinodal gehören! Die Odonata beispielsweise entsprechen sehr gut dem klassischen Arboreal (DÉVAT 1976). Auch bei den Ephemeroptera scheinen nach HAYBACH (2003) zumindest teilweise andere Verhältnisse zu herrschen: abgesehen von einigen mediterranen Zentren kommt Refugialgebieten im pontischen Raum sowie an der unteren Rhone und am Po große Bedeutung zu. Aber zumindest bei *Rhithrogena* scheint es rein mitteleuropäische Arten zu geben. HAYBACH (l.c.) rechnet damit, daß während der letzten Kaltzeit ungefähr 70 Ephemeropteren-Arten im Bereich von Deutschland gelebt haben.

Überhaupt drängt sich mir seit langem die Frage auf, welche Tiere außer den Trichopteren einen nennenswerten Anteil von Dinodal-Arten haben. Ich hatte in erster Linie an die Plecoptera gedacht, aber trotz langer Bemühung konnte ich keine brauchbaren Verbreitungskarten von solchen finden. Hingegen scheint es bei verschiedenen Dipteren Gruppen doch ziemlich viele Arten mit rein mitteleuropäischer Verbreitung zu geben, so bei den Empididae (*Heleodromia*), Thaumaleidae (*Thaumalea*, *Androprosopa*) (pers. Mitt. R. Wagner) und Simuliidae (pers. Mitt. L. Jedlička).

In früheren Zeiten hat man im Anschluß an neue Befunde gerne eine ausgedehnte Terminologie entwickelt. Daher stammen die bekannten Begriffe „pontomediterranes Faunenelement“, „mandschurisches Faunenelement“ und viele ähnliche. Wer will, kann natürlich entsprechend den hier aufgezählten Arealkernen von einem „karawankischen“ oder „lessinischen“ Faunenelement des Dinodal usw. sprechen. Ich werde das nicht tun, denn heute ist (ob ganz zu Recht, sei dahingestellt) eine Reduktion auch altvertrauter Termini zu bemerken; selbst in grundlegenden Büchern über Zoogeographie sind sogar die altbekannten Begriffe Arboreal, Tundral usw. aus unerfindlichen Gründen weggelassen worden. So ist es auch kein Wunder, daß die grundlegenden Gedankengänge der Arealdynamik vielen heutigen Zoologen unbekannt sind und man bei Vorträgen

immer wieder zuerst erklären muß, worum es überhaupt geht. Ganz abgesehen davon, daß die Literatur zu diesem Thema überwiegend in Deutsch und daher für „moderne“ Ansprüche nicht wissenschaftlich genug ist.

Literatur

(Die umfangreiche faunistische Literatur, aus der Daten entnommen wurden, ist aus Gründen des Platzersparnis hier nicht zitiert.)

- BOTOSANEANU, L. 2004: Western Palaearctic trichopterological miscellanea (Insecta: Trichoptera). – Travaux du Musée National d'Histoire Naturelle „Grigore Antipa“ **46**: 161-179.
- DÉVAL, G. 1976: The chorological research of the dragonfly (Odonata) fauna of Hungary. – Acta Biologica Debrecina **13** Suppl.: 119-157.
- FINK, J. & KUKLA, G. J. 1977: Pleistocene climates in Central Europe: At least 17 interglacials after the Olduvai Event. – Quaternary Research **7**: 363-371.
- HAYBACH, A. 2003: Zoogeographische Aspekte der Eintagsfliegenbesiedlung Deutschlands (Insecta, Ephemeroptera). – Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentages 2002: 187-209.
- DE LATTIN, G. 1967: Grundriß der Zoogeographie. – Fischer, Stuttgart.
- MALICKY, H. 1983: Chorological patterns and biome types of European Trichoptera and other freshwater insects. – Archiv für Hydrobiologie **96**: 223-244.
- MALICKY, H.; ANT, H.; ASPÖCK, H.; DE JONG, R.; THALER, K. & VARGA, Z. 1983: Argumente zur Existenz und Chorologie mitteleuropäischer (extramediterran-europäischer) Faunen-Elemente. – Entomologia Generalis **9**: 101-119.
- MALICKY, H. 1988: Spuren der Eiszeit in der Trichopterenfauna Europas. – Rivista di Idrobiologia **27**: 247-297.
- MALICKY, H. 2000: Arealodynamik und Biomgrundtypen am Beispiel der Köcherfliegen (Trichoptera). – Entomologica Basiliensia **22**: 235-259.
- MALICKY, H. 2005: Die Köcherfliegen Griechenlands. – Denisia **17**: 240 pp.
- MEY, W. & BOTOSANEANU, L. 1985: Glazial-refugiale Subspeziation von *Psilopteryx psorosa* s. l. (KOLENATI, 1860) in den Karpaten und angrenzenden Mittelgebirgen Zentraleuropas (Trichoptera, Limnephilidae). – Deutsche entomologische Zeitschrift, N. F. **32**: 109-127.
- PAULS, S. 2004: Phylogeny and phylogeography of the montane caddis fly *Drusus discolor* (RAMBUR, 1842) (Trichoptera: Limnephilidae, Drusinae). – Dissertation, Univ. Duisburg-Essen: 164 pp.
- SCHMITT, T. & SEITZ, A. 2001: Intraspecific allozymatic differentiation reveals the glacial refugia and the postglacial expansions of European *Erebia medusa* (Lepidoptera: Nymphalidae). – Biological Journal of the Linnean Society **74**: 429-458.
- SIPAHILER, F. 1992: Four new species of Drusinae from Spain and France (Insecta, Trichoptera, Limnephilidae). – Spixiana **15**: 285-291.
- SZCZESNY, B. 1987: A propos *Psilopteryx psorosa* KOL. in the North Carpathians. – Trichoptera Newsletter **14**: 25-26.
- VARGA, Z. 1977: Das Prinzip der areal-analytischen Methode in der Zoogeographie und die Faunenelement-Einteilung der europäischen Tagsschmetterlinge (Lepidoptera, Diurna). – Acta Biologica Debrecina **14**: 223-285.
- WILCOCK, H. R.; HILDREW, A. G. & NICHOLS, R. A. 2001: Genetic differentiation of a European caddisfly: past and present gene flow among fragmented larval habitats. – Molecular Ecology **10**: 1821-1834.

Adresse des Verfassers:

Dr. HANS MALICKY
Sonnengasse 13
A – 3293 Lunz am See, Österreich

Subject editor:

W. MEY

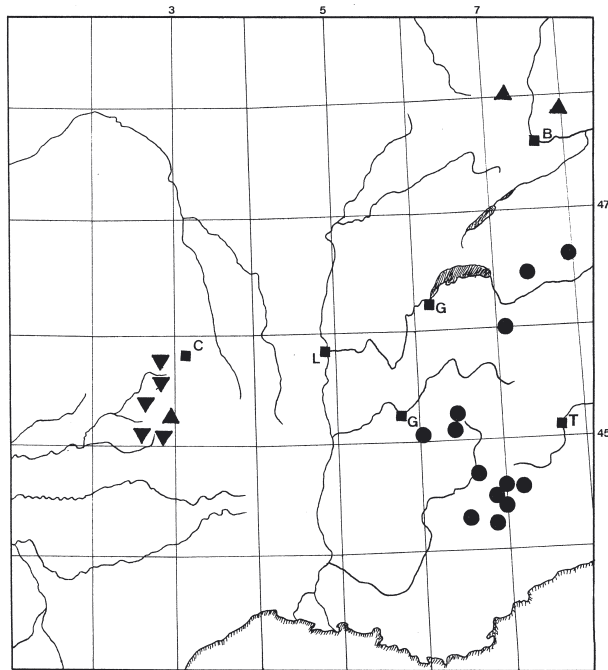


Fig. 2: Verbreitung von *Synagapetus arvernensis* (▼), *Allogamus stadleri* (▲), *Rhadicoleptus ucenorum* (●).

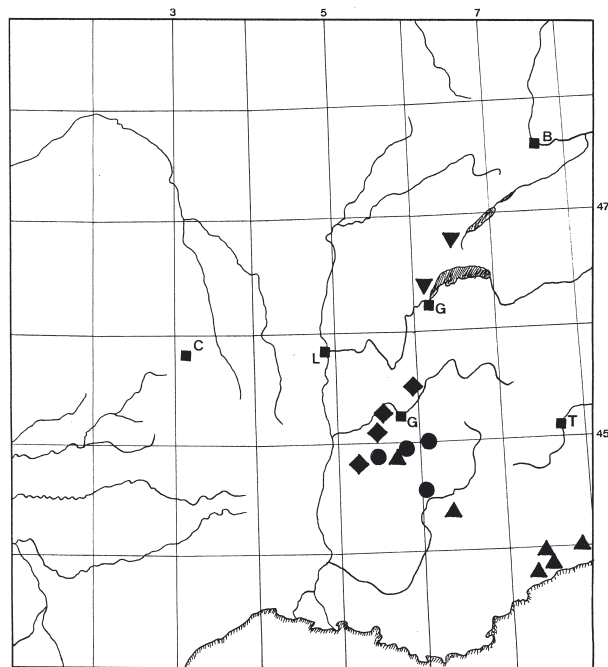


Fig. 3: Verbreitung von *Drusus spelaeus* (◆), *Wormaldia echinata* (▲), *Drusus mixtus* (▼), *Metanoea mali-ckyi* (●).

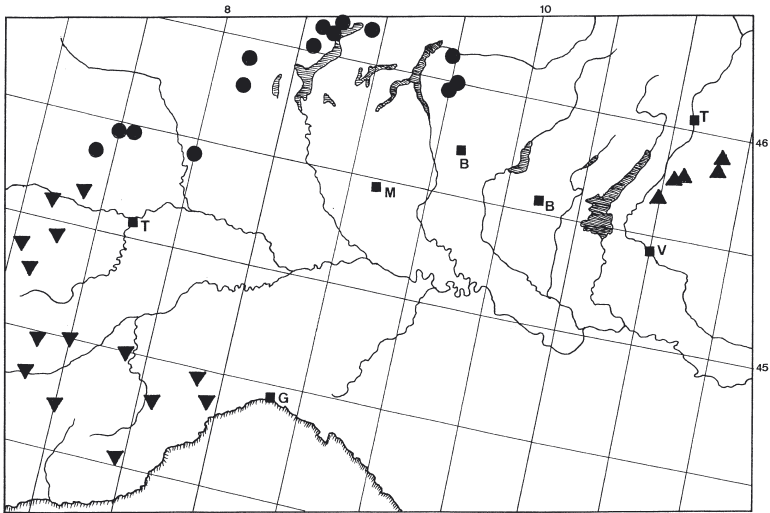


Fig. 4: Verbreitung von *Rhyacophila arcangelina* (▼), *Rhyacophila rectispina* (●), *Ecclisopteryx malickyi* (▲).

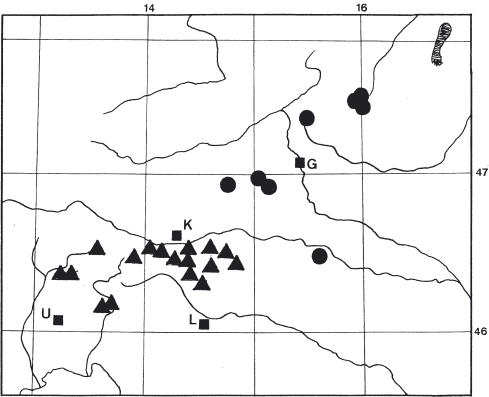


Fig. 5: Verbreitung von *Wormaldia vargai* (▲) und *Melampophylax austriacus* (●).

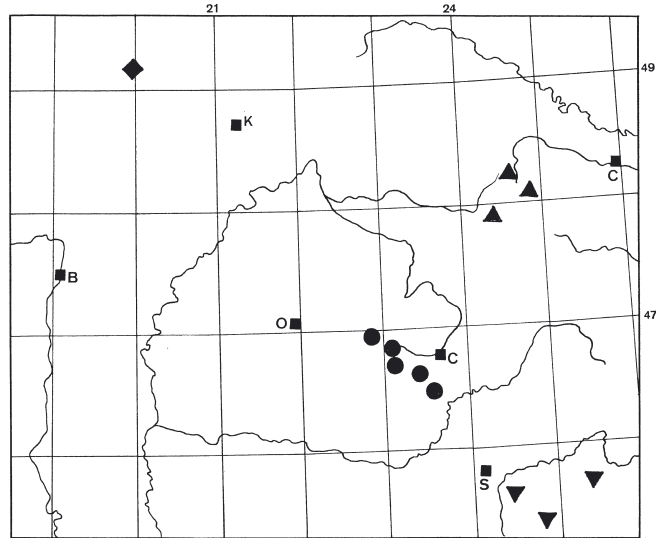


Fig. 6: Verbreitung von *Allogamus starmachi* (◆), *Rhyacophila flava* (▲), *Rhyacophila orghidani* (●), *Rhyacophila kimminsiana* (▼).

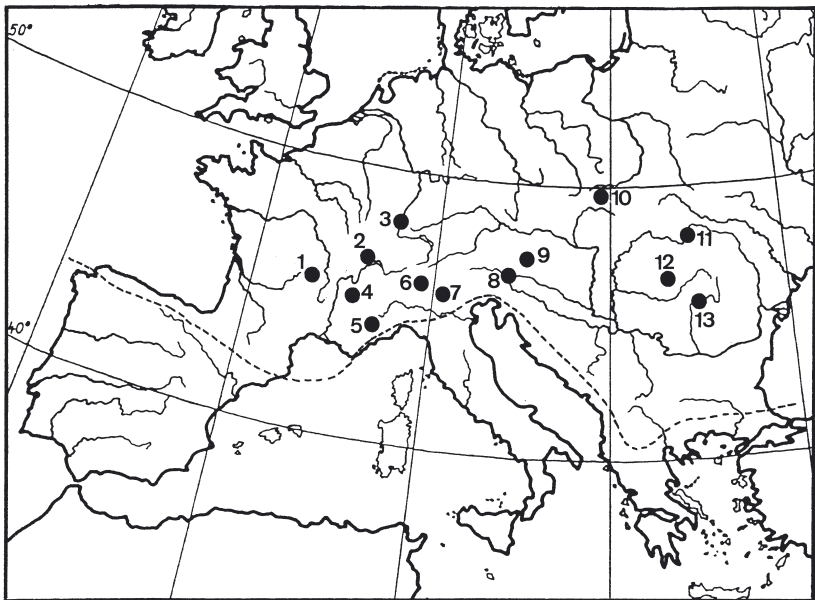


Fig. 7: Lage der in dieser Arbeit rekonstruierten mitteleuropäischen Dinodal – Refugien: 1 Massif Central, 2 Jura, 3 Schwarzwald und Vogesen, 4 Umgebung von Grenoble, 5 Piemont, Ligurien und Alpes Maritimes, 6 Bergamasker Alpen, 7 Lessinische Alpen, 8 Karawanken, 9 Steirische Randgebirge, 10 Hohe Tatra, 11 Tschernogora – Rodna, 12 Bihor, 13 Südkarpaten. Die strichlierte Linie zeigt die ungefähre Nordgrenze des mediterranen Arborealrefugiums nach DE LATTIN (1967). – Das Kantabrische Gebirge, die Pyrenäen, einige kleine südfranzösische Gebirge und die Gebirge der nördlichen Balkanhalbinsel wurden in dieser Arbeit nicht berücksichtigt.