

Zeitschrift: Entomologica Basiliensia
Herausgeber: Naturhistorisches Museum Basel, Entomologische Sammlungen
Band: 22 (2000)

Artikel: Arealdynamik und Biomgrundtypen am Beispiel der Köcherfliegen (Trichoptera)
Autor: Malicky, H.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-980913>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 09.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

INTERNATIONALE ENTOMOLOGEN-TAGUNG BASEL 1999

Arealdynamik und Biomgrundtypen am Beispiel der Köcherfliegen (Trichoptera)von **H. Malicky**

Abstract. Unusual areas of Trichoptera species as a result of unusual dynamics of dispersal had led to the definition of Dinodal, a new biome type in zoogeography. In this paper, the first two centres of areas (Arealkerne) of Dinodal (Dinodalzentren) are localised in southeastern Austria and Slovenia. The existence of a separation in time of regression areas is discussed. It is suggested that a Palearctic Region does not exist for Dinodal animals.

Keywords. Trichoptera - zoogeography - ecology - biomes - Dinodal - Palaearctic Region

Zusammenfassung. Die zahlreichen Fälle von Trichopterenarten, deren Gesamtareale außerhalb der klassischen Arborealrefugien liegen, führen zur Aufstellung des Biomgrundtyps DINODAL, das aus der besonderen Arealdynamik der Arten zu erklären ist, die auf dem Umstand beruht, daß sich ihre Entwicklung im Wasser abspielt. Aus den typischen Arealformen und aus dem Grad der Nicht-Übereinstimmung europäischer und ostasiatischen Trichopterenfaunen ergibt sich, daß eine paläarktische Region für die Dinodal-Tiere nicht existiert. Eine weitere Konsequenz ist die Möglichkeit, die letzte Regressionsphase mehreren zeitlichen Horizonten zuzuordnen (und nicht allein dem Pleistozän, wie bei Arborealtieren üblich). Aus Analogiegründen müssen diese Erkenntnisse auf die ganze Welt, insbesondere auch auf die Tropen ausgedehnt werden. Erstmals werden zwei Gebiete im südöstlichen Österreich und Slowenien, wo es eine Häufung von Stenendemiten gibt, nämlich die steirischen Randgebirge und die Karawanken, als mögliche Dinodalzentren (unbestimmten Alters) lokalisiert, und weitere solche Zentren werden vermutet.

Einleitung

Die Areale von Tier- und Pflanzenarten sind nicht stabil und unveränderlich, sondern ändern sich dauernd, manchmal über lange Zeit nur wenig, manchmal dramatisch schnell. Dehnt sich das Areal aus, spricht man von Expansion, zieht es sich zusammen, von Regression. Als Grund dafür werden Veränderungen in der Umwelt, in erster Linie Abkühlung oder Erwärmung des Klimas vermutet. Temperaturänderungen sind leicht registrierbar, und daher liegt es nahe, daß man sich in der Literatur hauptsächlich auf solche bezieht. Die tatsächlichen Ursachen sind aber in der Regel wohl zu kompliziert, um leicht dokumentiert werden zu können.

Wasser hat niemals unter 0°C, besondere Vorkehrungen gegen tiefe Temperaturen erübrigen sich daher bei Wassertieren (im Gegensatz zu Landtieren, die im Winter viel tieferen Temperaturen ausgesetzt sind und sich daher an solche anpassen müssen). Auch in den Kälteperioden des Pleistozän hat ein Bach niemals weniger als 0°C gehabt, und wenn ein solcher im Zwischeneisgebiet Mitteleuropas existiert hat, konnten seine Bewohner dort die Eiszeit unter sehr ähnlichen Bedingungen überleben, wie sie auch heute dort herrschen, d.h. die heutige Wassertemperatur eines Baches unterscheidet sich nur um wenige Celsiusgrade von der während der Vereisungsperioden.

Die Ansprüche der verschiedenen Organismenarten an ihre Umgebung sind nicht gleich, sondern einander manchmal diametral entgegengesetzt. Kommt es z. B. zu einer Abkühlung der Umgebung, dann werden kälteliebende Arten ihr Areal ausdehnen, wärmeliebende aber aus demselben Grund ihr Areal verkleinern (Abb. 1). Die Gesamtheit der Arten, die solchermaßen eine bestimmte Arealdynamik gemeinsam haben, nennt man einen Biomgrundtyp.

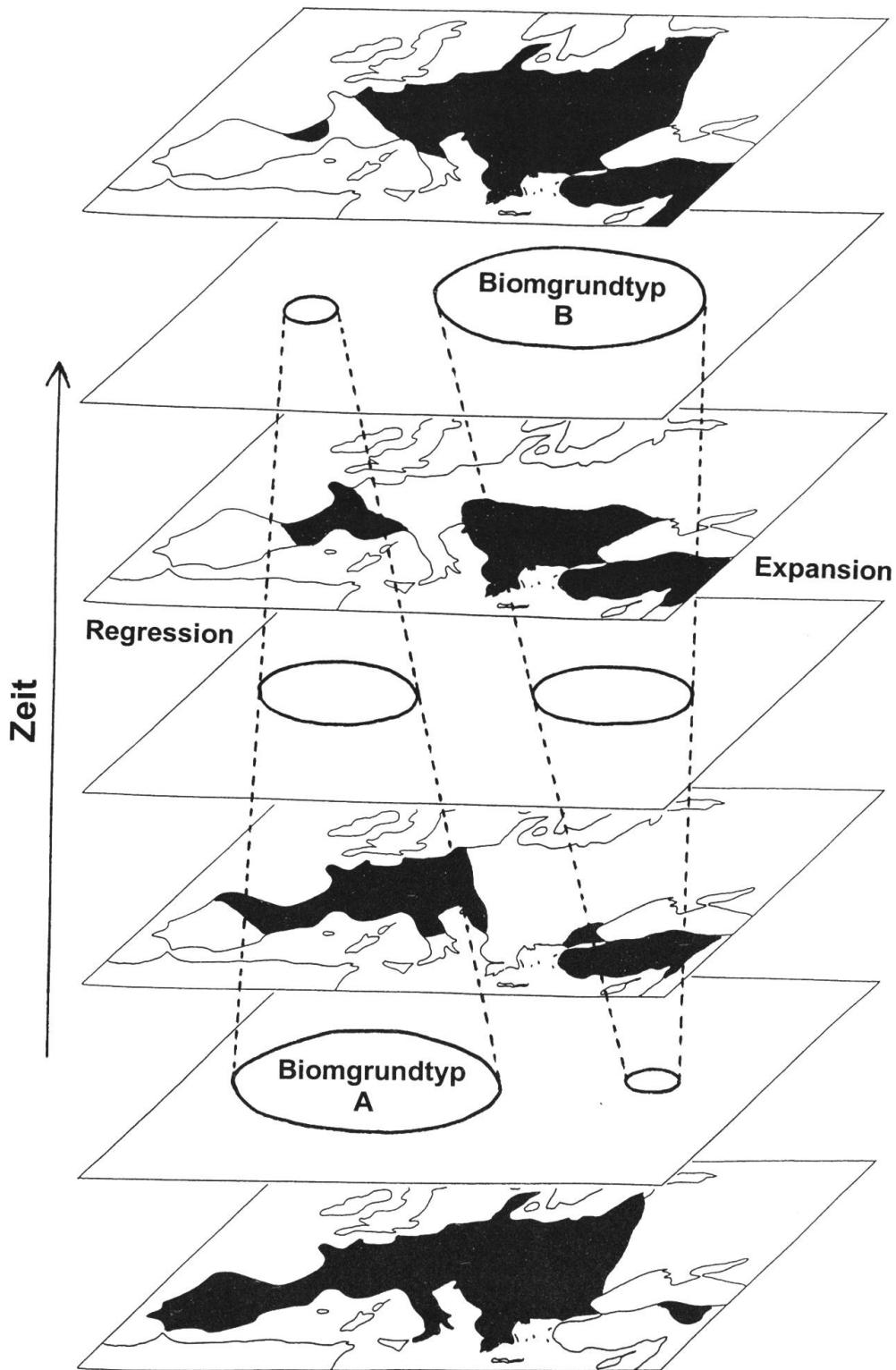


Abb. 1: Schematische Darstellung der verschiedenen Arealdynamik bei Arten verschiedener Biomgrundtypen unter den gleichen Änderung von Außenbedingungen.

In der Praxis haben wir es bei den meisten Tieren in Mitteleuropa fast ausschließlich mit Arten des Biomgrundtyps ARBOREAL zu tun. Das ist so selbstverständlich, daß man das normalerweise voraussetzt und gar nicht mehr darüber nachdenkt. Wenn man von Refugien oder Ausbreitungszentren spricht, hat man fast immer die des Arboreal im Sinn. Man darf aber nicht vergessen, daß es auch andere Biomgrundtypen gibt. Eremial, Oreal, Tundral und Xeromontan sind weitere klassische Biomgrundtypen. Dazu kommt das DINODAL, von dem hier vor allem die Rede sein soll.

Die Zugehörigkeit einer Art zum Biomgrundtyp Arboreal heißt nicht, daß es ein Tier sein muß, das auf Bäumen lebt, sondern es kann auch ein Tier sein, das viele andere Biotope bewohnt, die aber im Bereich des klimatischen Waldlandes liegen, also Wiesen, im Boden, Tümpel und Seen, Trockenrasen, Felswände usw. Wesentlich ist die gleichartige Arealdynamik, die von den Arealkernen ausgeht, die mit den Refugien der letzten Regressionsphase identisch sind. „Die ... Kerngebiete werden ... als Ausbreitungszentrum bezeichnet. Die Gesamtheit aller einem derartigem Ausbreitungszentrum zuzuordnenden Arten ... bildet einen Faunenkreis. Die einzelnen Elemente, aus denen sich der Faunenkreis zusammensetzt, ... werden als Faunenelemente bezeichnet.“ (DE LATTIN, 1967: 354).

Arealdynamik und Biomgrundtypen von Köcherfliegen

Wir haben in der Kenntnis der Trichopteren-Areale wesentliche Fortschritte gemacht. THIENEMANN (1950), dessen Buch aber schon in den Dreißigerjahren entstanden ist, argumentierte noch mit recht dürftigen Verbreitungskenntnissen über Trichopteren. Beim damaligen Kenntnisstand konnten diese Klassiker der Arealkunde noch gar nicht erkennen, daß Wassertiere sich in ihrer Arealdynamik anders verhalten können als Landtiere. Hatte noch DE LATTIN (1967: 235) postuliert, daß „die Mehrzahl der amphibischen Insekten der Binnengewässer tiergeographisch und ausbreitungsökologisch gesehen, trotz ihres existenzökologisch abweichenden Verhaltens, eindeutig der Landfauna zuzuzählen (ist)“, so sprechen BĂNĂRESCU & BOȘCAIU (1978) von deutlichen Argumenten für die Existenz anderer Biomgrundtypen bei Wassertieren.

Es fiel mir auf, daß die Arealformen von Köcherfliegen mit denen z. B. von Schmetterlingen, mit denen sie zusammen in den selben Landschaften vorkommen, nicht übereinstimmen. Trichopterenarten, die in kalten Gebirgsgegenden vorkommen, haben überwiegend kleine Areale, die mehr oder weniger auf beschränkte Gebiete Mitteleuropas konzentriert sind; Schmetterlinge aus den gleichen Gegenden haben aber oft ein sehr großes Areal, das bis Ostasien reicht. In bekannten sommerwarmen Gegenden andererseits, wie etwa im östlichen Österreich an der Thermenlinie oder im Pannonischen Becken, gibt es viele Schmetterlinge, die ein überwiegend mediterranes Areal bewohnen, die dort vorkommenden Köcherfliegen haben aber überwiegend sehr große, weit nach Osten reichende Areale und so gut wie nie ein größere Verbreitung im Mittelmeerraum.

Ein grober Überblick über die bei mitteleuropäischen Köcherfliegen vorkommenden Arealformen zeigt, daß es nur ganz wenige Arten mit riesigen Arealen gibt, die weit nach Osten reichen und auch tropische Länder umfassen, z. B. *Ecnomus tenellus* Rambur (bis Taiwan, Vietnam, Sri Lanka usw.), *Oecetis tripunctata* F. (bis Thailand), *Orthotrichia tragetti* Mosely (Vietnam) und vielleicht noch einzelne andere. Das sind aber seltene Ausnahmen.

In anderen Fällen reicht das Areal einer Art bis weit nach Ostasien, aber nicht in die Tropen (Tabelle 1). Das entspricht dem klassischen Schema einer „eurosibirischen“ Verbreitung. Ob alle diese Arten dem mandschurischen Refugium zuzuordnen sind (DE LATTIN, 1967: 378), ist bei Köcherfliegen nicht untersucht und auch nicht immer sicher, weil die Dichte der bekannten Fundorte bei Köcherfliegen viel geringer ist als etwa bei Schmetterlingen. Aber es mag in der Regel so sein. Untersuchen wir, in welchen Verwandtschaftsgruppen der Köcherfliegen solche Areale gehäuft auftreten (Tabelle 2), dann finden wir eine Häufung bei den Limnephilini, Phryganeidae, Chilostigmini, Molannidae und einem Teil der Leptoceridae. Dies ist ein vorläufiger Befund, der noch einer genauen Analyse bedarf, aber es liegt nahe, für diese Gruppen eine Zugehörigkeit zum Biomgrundtyp Arboreal zu vermuten.

Bei der großen Mehrzahl der mitteleuropäischen Köcherfliegen ist es aber eindeutig nicht so. Selbst Arten, die hier gewissermaßen „überall“ vorkommen und weitverbreitet sind (z. B. *Psychomyia pusilla* F., *Plectrocnemia conspersa* Curtis (Abb. 2), *Rhyacophila nubila* Zetterstedt) haben Areale, die gar nicht weit nach Osten gehen und im Osten irgendwo in der Gegend des Kaukasus, wenn nicht schon lange vorher, enden. Die Fundortdichte in den weiten Ebenen Rußlands ist bejammernswert dünn, und der eine oder andere Fundort mag in Wirklichkeit noch weiter östlich liegen, aber im großen ganzen enden Areale solche Arten irgendwo im europäischen Rußland.

So weit verbreitet sind aber nur wenige Arten. Die große Mehrzahl der Arten hat Areale, die sich auf einen kleineren Teil Europas beschränken. Sind es Areale, die auch Teile des Mediterrangebietes einschließen (*Rhyacophila tristis* Pictet, Abb. 3), so wird man bei herkömmlicher Betrachtungsweise keine Einwände erheben, wenn sie jemand irgendwelchen mediterranen Arborealzentren zuordnen wollte. Die Leserichtung geht ja aus dem Arealbild nicht ohne weiteres hervor.

In speziellen Fällen kann aber diese Deutung nicht stimmen. *Rhyacophila vulgaris* Pictet (Abb. 4) bewohnt Mitteleuropa und die nördlichen Teile der Apenninhalbinsel, aber nicht weiter südlich; offensichtlich, weil zwei sehr nahe Verwandte dort ihre Areale haben und ihr Konkurrenz machen. Auf dem Bild ist klar erkennbar, daß *R. vulgaris* bis in die Emilia Romagna vorgedrungen ist und dann offensichtlich durch die Konkurrenz von *R. foliacea* Moretti am weiteren Vordringen südwärts gehindert wird. Das heißt, daß die Areal-Expansion in diesem Fall nicht von Süden nach Norden, sondern umgekehrt von Norden nach Süden erfolgt ist. In analoger Weise müssen wir eine solche Möglichkeit auch für viele andere Arten in Betracht ziehen. Viele Trichopterenarten haben eine im wesentlichen mitteleuropäische Verbreitung, kommen aber auch im Norden den südeuropäischen Halbinseln oder sogar in weiter Verbreitung auf ihnen vor. Beispielsweise gibt es *Drusus discolor* Rambur oder *Allogamus uncatus* Brauer sogar in Griechenland, aber nur hoch oben in den Bergen - das können unmöglich mediterrane Elemente sein. Auch die Besiedlung der südeuropäischen Halbinseln durch *Rhyacophila tristis* (Abb. 3) kann durchaus von Norden her erfolgt sein; nach Analogieschlüssen zu ähnlichen Arten ist das durchaus wahrscheinlich. Auf ihrem Weg nach Süden hat sich ihr, im Gegensatz zu *R. vulgaris*, offenbar kein Konkurrent entgegengestellt hat. Allerdings gibt es sehr wohl auch Arten mit ähnlichem Areal, aber südlicher Herkunft (z. B. *Odontocerum albicorne* Scopoli, siehe unten).

Noch eindrucksvoller ist aber die Betrachtung von Arten, deren Gesamtareal außerhalb aller klassischen mediterranen arborealen Refugien (DE LATTIN, 1967: 322) liegt. Solche Arten sind nicht die seltene Ausnahme wie bei vielen anderen

Tabelle 1: Europäische Trichopterenarten, die auch in Fernost und Nordamerika vorkommen

	Fernost Festland	Japan + Kurilen	Nordamerika
<i>Glossosoma intermedium</i> Klap. nylanderi McL.	#	#	#
<i>Agraylea multipunctata</i> CURTIS	#		#
<i>Orthotrichia tragetti</i> MOSELY	#		(+Vietnam)
<i>Oxyethira ecornuta</i> MORTON mirabilis MORTON	#		#
<i>Arctopsyche ladogensis</i> KOLENATI	#		#
<i>Hydropsyche nevae</i> KOLENATI angustipennis CURTIS	#		
bulgaromanorum MAL.	#		
<i>contubernalis</i> McL.	#		
<i>pellucidula</i> CURTIS	#		
<i>Neureclipsis bimaculata</i> L.	#		#
<i>Holocentropus picicornis</i> STEPHENS	#		#
<i>Cyrnus fennicus</i> KLINGSTEDT	#	#	
<i>Ecnomus tenellus</i> RAMBUR	#	#	(+Indien-Taiwan)
<i>Agrypnia picta</i> KOLENATI pagetana CURTIS	#		#
principalis MARTYNOV	#		
obsoleta HAGEN	#		#
<i>sahlbergi</i> McL. czerskii MARTYNOV	#		#
<i>Oligotricha lapponica</i> HAGEN	#		#
<i>Phryganea bipunctata</i> RETZIUS	#		
<i>Semblis atrata</i> GMELIN phalaenoides L.	#		
<i>Brachycentrus subnubilus</i> CURTIS	#		#
<i>Micrasema gelidum</i> McL.	#		#
<i>Dicosmoecus palatus</i> McL.	#		
<i>Limnephilus borealis</i> ZETT. elegans CURTIS	#		
stigma CURTIS	#	#	#
<i>femoratus</i> ZETT.	#		
<i>subcentralis</i> BRAUER	#		
<i>externus</i> HAGEN	#		#
<i>diphyes</i> McL.	#	#	
<i>rhombicus</i> L.	#		#
<i>femoralis</i> KIRBY	#	#	#
<i>politus</i> McL.	#		
<i>sparsus</i> CURTIS	#	#	
<i>incisus</i> CURTIS	#		

	Fernost Festland	Japan + Kurilen	Nordamerika
<i>dispar</i> McL.	#		
<i>sericeus</i> SAY	#	#	#
<i>nigriceps</i> ZETT.	#		#
<i>fenestratus</i> ZETT.	#	#	
<i>picturatus</i> McL.	#	#	#
<i>quadratus</i> MARTYNOW	#		
<i>griseus</i> L.			Grönland
<i>Grammotaulius signatipennis</i> McL.	#		#
<i>nigropunctatus</i> RETZIUS	#		
<i>sibiricus</i> McL.	#		
<i>Asynarchus lapponicus</i> ZETT.	#		#
<i>Arctopora trimaculata</i> ZETT.	#		#
<i>Lenarchus productus</i> MORTON	#		
<i>Hydatophylax variabilis</i> MARTYNOW	#		#
<i>Grensia praeterita</i> WALKER	#		#
<i>Chilostigma sieboldi</i> McL.	#		
<i>Brachyopsyche sibirica</i> MARTYNOW	#	#	
<i>Apatania stigmatella</i> ZETT.	#		#
<i>zonella</i> ZETT.	#	#	#
<i>Lepidostoma hirtum</i> F.	#	#	
<i>Molanna submarginalis</i> McL.	#	#	
<i>Molannodes tinctus</i> ZETT.	#		#
<i>Ceraclea alboguttata</i> HAGEN	#	#	
<i>fulva</i> RAMBUR	#		
<i>nigronervosa</i> RETZIUS	#	#	#
<i>riparia</i> ALBARDA	#		
<i>annulicornis</i> STEPHENS	#	#	#
<i>excisa</i> MORTON	#		#
<i>Parasetodes respersella</i> RAMBUR	#	#	
<i>Triaenodes unanimis</i> McL.	#	#	
<i>Ylodes zarudnyi</i> MARTYNOW	#		
<i>Oecetis lacustris</i> PICTET	#		
<i>tripunctata</i> F.	#	#	+Thailand
<i>furva</i> RAMBUR	#	#	
<i>ochracea</i> CURTIS	#		#
<i>testacea</i> CURTIS	#	#	
<i>notata</i> RAMBUR	#		
<i>Setodes punctatus</i> F.	#		
<i>Mystacides longicornis</i> L.	#	#	#
<i>azurea</i> L.	#	#	

Tabelle 2: Ungefähr Artenzahlen pro Familie und Anteil von weitverbreiteten Arten. Die fettgedruckten Familien und Gruppen mit hohem Anteil weitverbreiterer Arten sind vermutlich dem Arboreal zuzuordnen

Familien	Arten in Europa (cca.)	davon in Fernost+Japan	davon in Nordamerika
Glossosomatidae	50	2	1
Hydroptilidae	100	3	2
Arctopsychidae	1	1	1
Hydropsychidae	80	5	
Polycentropodidae	60	3	2
Ecnomidae	2	1	
Phryganeidae	20	10	4
Brachycentridae	20	2	2
Limnephilini	100	25	11
Chilostigmini	3	3	1
andere Limnephilidae	>200	4	3
Lepidostomatidae	20	1	
Molannidae	5	2	1
Leptoceridae	100	18	5
Trichoptera Summe	1200	80	33

Insektengruppen, wo es sie fallweise auch geben kann (MALICKY & al., 1983), sondern sie sind ausgesprochen zahlreich. Da sie nicht dem Arboreal zugeordnet werden können, liegt es nahe, das auch für jene Arten anzunehmen, deren Areal auch das eine oder andere mediterrane Arborealrefugium umfaßt. Das ist kein Widerspruch.

Betrachten wir die Lebensräume dieser Arten, so finden wir, daß es sich fast immer, aber nicht ausnahmslos um Bewohner von Fließgewässern handelt, also von Quellen, Bächen und Flüssen inklusive großen Strömen (z. B. *Rhyacophila pascoei* McL., *Hydropsyche tobiasi* Mal.).

Beispiele von Arten mit solchen Arealen sind *Melampophylax mucoreus* Hagen (Abb. 5), *Drusus annulatus* Stephens (Abb. 6), *Rhyacophila praemorsa* McL., *Consorophylax consors* McL., *Rhyacophila aquitanica* McL., *Pseudopsilopteryx zimmeri* McL., *Rhyacophila philopotamoides* McL. (Abb. 7), *Annitella thuringica* Ulmer.

Für die Arten dieses Biomgrundtyps, vorerst einmal der fließwasserbewohnenden Trichopteren, habe ich (MALICKY 1983) den Terminus DINODAL vorgeschlagen.

Eine Zusammenfassung der Hauptargumente:

- * Die Gesamtareale vieler Arten liegen außerhalb der bekannten Arborealzentren (und auch Eremial- und Orealzentren).
- * Areale, die dem so häufigen Typ der „eurosibirischen“ Verbreitung entsprechen und dem mandschurischen Zentrum zugeordnet werden (DE LATTIN, 1967:378), sind bei Trichopteren extrem selten. Die wenigen Trichopteren, die ein großes, bis weit ins gemäßigte Asien hineinreichendes Areal haben oder sogar auch in Nordamerika vorkommen, sind ganz überwiegend Bewohner stehender Gewässer.
- * Wasser hat niemals unter 0°C. Die Abkühlungseffekte einer Klimaveränderung treffen Wassertiere also nur in geringem Ausmaß.

* Arten europäischer Hochgebirge kommen in den zentralasiatischen Hochgebirgen nicht vor, also kommt auch Oreal nicht in Betracht.

Für die Dinodal-Arten liegen die höchsten Artenzahlen **nicht** im Mediterrangebiet, sondern in den Gebirgen Mitteleuropas und der Balkanhalbinsel (MALICKY 1983), in einigen Fällen auch in den Gebirgen Anatoliens (SIPAHILER 1999); gegen Süden, Norden, Westen und auch Osten Europas nehmen ihre Artenzahlen stark ab. Dies im Gegensatz zu den vermutlichen Arborealarten, die in Nordeuropa die höchsten Artenzahlen haben (z. B. *Limnephilus*-Arten, MALICKY 1983), und von denen viele viel weiter nach Osten verbreitet sind.

Selbstverständlich beschränkt sich das Dinodal nicht auf Trichopteren. Dringend verdächtig, daß ihre Arten oder zumindest viele von ihnen hierher zu zählen sind, sind insbesondere die Plecoptera, deren Verbreitungsverhältnisse zwar von ILLIES (1953, 1964) untersucht worden sind, bei denen es aber sehr wünschenswert wäre, sie nach dem Stand der heutigen Kenntnisse neu zu prüfen. Wenn man in den Fünfziger- oder Sechzigerjahren die Trichopterenfauna nach der damals bekannten Verbreitung der Arten analysiert hätte, wäre man möglicherweise auch zu ähnlichen Folgerungen gekommen wie bei den Plecopteren. Auch verschiedene aquatische Dipterguppen gehören vermutlich zum Dinodal. Bei anderen Insekten gibt es möglicherweise ganz andere Verhältnisse, wie bei den Ephemeroptera, wo die europäische Fauna im Vergleich zur Ostpaläarktis oder Nearktis stark verarmt ist (JACOB, 1979). Die Odonaten scheinen hingegen ins Arborealschema zu passen (DÉVAI, 1976).

Altmediterrane Disjunktion: ein leicht erkennbarer Verbreitungstyp des Dinodal

Einen bestimmten, besonders leicht erkennbaren Verbreitungstypus habe ich schon vor längerer Zeit (MALICKY, 1975) beschrieben und als „altmediterranen Disjunktionstyp“ bezeichnet. Charakteristisch für ihn ist, daß jeweils nahe verwandte Arten meist kleine Areale in erdgeschichtlich alten Gebirgen oder Inseln des Mediterrangebietes (Abb. 8) sitzen (nicht auf jungen Inseln, nicht in jungen Faltengebirgen, außer bei sekundärer Expansion), wobei einige durchaus sekundär stark expansiv sein können (z. B. *Ptilocolepus granulatus* PICTET oder *Odontocerum albicorne* (Abb. 9) der heute auch in Süd-Skandinavien vorkommt, aber einem sehr alten Refugium auf der Apenninhalbinsel zuzuordnen ist). Wesentlich ist, daß die ganze Verwandtschaft solcher Tiere eindeutig tropischer Herkunft ist (z. B. Odontoceridae, Calamoceratidae, Helicopsychidae, *Larcasia*, *Thremma*) und auch in anderen Kontinenten nur wenige Arten weiter im Norden vorkommen. Solche Tiere sind als Relikte der arktotertiären Laubwaldperiode des Mittelmeergebietes zu werten, die unter den damaligen tropischen Bedingungen weiter verbreitet waren. Es ist nicht überraschend, daß sich solche Tiere gerade unter den Fließwasserbewohnern gehalten haben, ebenso wie wir entsprechende Pflanzen, die in der heutigen europäischen Flora isoliert dastehen, besonders entlang von Bächen im heute durch Winterregen und Sommertrockenheit gekennzeichneten Mittelmeerraum finden, z. B. *Platanus*, *Liquidambar*, *Vitex*. Aber es gibt zweifellos auch unter Landtieren solche Relikte (z. B. ASPÖCK & ASPÖCK, 1994).

Eiszeitrelikte bei Arboreal-Trichopteren

Über die Spuren der Eiszeit in der Trichopterenfauna Europas habe ich schon früher (MALICKY, 1988) berichtet. Es gibt wenige Arten, hauptsächlich Angehörigen der Limnephilini, der Phryganeidae und der Molannidae mit einem klassischen disjunkten Areal in Europa vom boreomontanen Typ (Abb. 10), außerdem verschiedene Arten, deren Areale Übergangsformen zu kontinuierlicher Verbreitung aufweisen. Ferner gibt es Vertreter der Apataniinae als in südlichen Gebirgen isolierte Endemiten, deren nahe Verwandte mehr oder weniger flächendeckend den Norden bewohnen. Es gibt auch Disjunktionen von nahverwandten Arten, die viele tausende Kilometer voneinander isoliert sind, wie z. B. die Verwandtschaft der *Apataniana bulbosa* (MALICKY, 1999).

Als Arbeitshypothese sei festgehalten, daß es Eiszeitrelikte und vereisungsbedingte Disjunktionen bei europäischen Köcherfliegen nur bei Arboreal-Arten gibt.

Auf der Suche nach möglichen Dinodalzentren

Dinodal-Tiere konnten auch während der pleistozänen Vereisungen in Mitteleuropa an geeigneten Stellen leben. Theoretisch konnte das „überall“ sein, aber es ist höchst unwahrscheinlich, daß das wirklich überall war, wo sie heute leben. Die Arealkerne, nach denen wir suchen, sind vermutlich in der Regel viel älter als die letzte Vereisung. Wie alt sie im einzelnen sind, wissen wir nicht; vielleicht werden wir es einmal herausfinden. Aber wenn sie älter sind, müssen sie in Gebieten liegen, die während des Pleistozän nicht vereist waren. Im Mediterrangebiet können sie nicht liegen, wenn solche Arten dort gar nicht vorkommen.

Es müssen nicht unbedingt eng lokalisierte Plätze sein, sondern das kann überall gewesen sein, wo es Bergbäche gibt: entsprechendes Gefälle auf festem Gestein ist notwendig, also Hartbodenbäche, um turbulente Wasserführung zu ermöglichen. Der wesentliche biologische Faktor in einem Bergbach für seine Bewohner ist ja nicht die Strömung an sich (mit wenigen Ausnahmen), sondern die gute Verfügbarkeit von Sauerstoff. Ebenen kommen demnach nicht in Betracht, ebensowenig wie Löß-Hügelländer und dergleichen, sondern hügelige und bergige Gebiete mit einigermaßen ausreichenden Niederschlägen, die eine permanente Wasserführung von Bächen erlaubt haben.

Wenn DE LATTIN (1967: 355) sagt: „Die rezenten Ausbreitungszentren des Arboreals sind mit den glazialen Refugialgebieten der Waldfauna identisch“, so gilt das analog für die Dinodalfauna nicht, denn die Dinodalzentren können (müssen aber nicht) viel älter sein als das Pleistozän. Ein Beispiel wurde oben genannt.

Auf der Suche nach Arealkernen bedient man sich seit langem der Methode des Übereinander-Projizierens von Arealen: „Scheidet man ... die ... sehr großen Areale aus der Betrachtung aus und projiziert man dann den verbleibenden Rest auf eine Karte der Region, dann zeigt sich, daß (die Areale) nicht einfach regellos über das ganze Gebiet verstreut sind, sondern daß sich jeweils zahlreiche Einzelareale zu einer sofort erkennbaren Gruppe zusammenordnen. Das Charakteristikum jeder dieser Gruppen ist dabei nicht Größe oder Gestalt der Areale, ... sondern einzig und allein das Vorhandensein eines gemeinsamen Kerngebietes.“ (DE LATTIN, 1967: 353).

Das ist zweifellos eine gute, aber mühsame Methode. Nur weiß man in unserem Fall nicht von vornherein, welche Areale man übereinanderlegen soll, wenn man nicht sicher ist, ob diese Arten tatsächlich zum selben Biomgrundtyp gehören. Wenn man Dinodal- und Arborealarten undifferenziert übereinanderprojiziert, dann wird kaum Vernünftiges herauskommen.

So ist es mehr erfolgversprechend, nach Gebieten zu suchen, in denen sich die Areale von Stenendemiten häufen.

Da natürlich auch die Arten einer solchen Gruppe mit dem kleinsten Areal dazupassen müssen, ergibt sich ziemlich leicht die Lage eines solchen Zentrums dort, wo sich das Vorkommen von Stenendemiten häuft, ausreichend gute Kenntnis der Verbreitung vorausgesetzt. Ein solches Zentrum muß allerdings nicht unbedingt durch Stenendemiten dokumentiert sein, denn es kann ja sein, daß alle dazugehörigen Arten expansiv geworden sind. Die Zahl der Stenendemiten sagt allein nicht viel, denn es genügt, wenn es einen einzigen Stenendemiten in einem solchen kleinräumigen Gebiet gibt, es sei denn, er wäre durch eine rezente Artbildung entstanden, was aber an der Verbreitung der nächsten Verwandten erkannt werden kann.

Genau genommen genügt es, in einem Kleinareal, in dem auch nur ein Stenendemit vorkommt, ein Regressionsareal im Refugialsituation anzunehmen. Man kann das ja auch beispielsweise auf kleinen Inseln sehen, wo alle vorkommenden Arten derzeit in extremer Regressionsphase sind und ihre Gesamtzahl durchaus bescheiden sein kann, z. B. auf den granitischen Seychellen mit ganzen elf derzeit bekannten Trichopterenarten, darunter aber vier uralten Relikten, oder auf der winzigen Kykladeninsel Serfos, wo es zwei endemische Trichopterenarten gibt.

Da die Trichopterenfauna von Österreich und seinen Nachbargebieten gut bekannt ist, habe ich nach solchen Gebieten gesucht und bin fündig geworden.

„Stenendemit“ ist ein relativer Begriff, je nachdem, auf welche geographischen Bereiche man blickt. Im Weltmaßstab wird ein Endemit der Alpen leicht ein Stenendemit, wenn sein Areal auch tausend Kilometer groß sein mag. Ich suche aber nach möglichst kleinen Arealen. Von etwas größeren Arealen ausgehend, die noch über die Alpen hinausreichen (*Rhyacophila glareosa* McL.: Abb. 11, *Chaetopteryx fusca* Brauer: Abb. 12, *Crunoecia kempnyi* Morton: Abb. 13, *Rhyacophila polonica* McL.) über Areale, die nur mehr einen Teil der Alpen bedecken (*Rhyacophila aurata* Brauer, *R. bonaparti* Schmid: Abb. 14, *Metanoea rhaetica* Schmid: Abb. 15) über deutlich viel kleinere Areale (*Rhyacophila producta* McL.: Abb. 16, *Consorophylax styriacus* Botosaneanu) gelangt man zu einer Anhäufung von Arten mit noch kleineren Arealen im Südosten der Alpen, und zwar in zwei deutlich umrissenen Gegenden:

1. den steirischen Randgebirgen, im Norden beginnend über Wechsel, Stub-, Glein-, Kor-, Pack- und Saualpe bis zum slowenischen Pohorje (Bachergebirge), mit typischen Stenendemiten wie *Melampophylax austriacus* Malicky (Abb. 17), *Consorophylax montivaga* McL. und *Drusus franzi* Schmid, und
2. den Karawanken und ihren unmittelbar angrenzenden Bergen mit den Stenendemiten *Ecclisopteryx asterix* Malicky und *Wormaldia vargai* Malicky (Abb. 17).

Die steirischen Randgebirge bestehen aus paläozoischen, silikatischen kristallinen und metamorphen Gesteinen. Im westlichen Teil liegen die Gipfelhöhen über 2000 m (Zirbitzkogel 2397 m, Stubalpe 2186m) im Osten bedeutend niedriger (Wechsel 1743 m,

Tabelle 3: Artenliste aus den Karawanken: mögliche karawankische Faunenelemente

<i>Rhyacophila aurata</i> BRAUER	<i>Hydropsyche tenuis</i> NAVAS
<i>glareosa</i> McL.	<i>Tinodes dives</i> PICTET
<i>hirticornis</i> McL.	<i>rostocki</i> McL.
<i>intermedia</i> McL.	<i>sylvia</i> RIS
<i>laevis</i> PICTET	<i>Micrasema minimum</i> McL.
<i>producta</i> McL.	<i>morosum</i> McL.
<i>simulatrix</i> McL.	<i>Silo pallipes</i> F.
<i>stigmatica</i> KOLENATI	<i>Ecclisopteryx asterix</i> MALICKY
<i>torrentium</i> PICTET	<i>guttulata</i> PICTET
<i>tristis</i> PICTET	<i>Metanoea rhaetica</i> SCHMID
<i>vulgaris</i> PICTET	<i>Drusus biguttatus</i> PICTET
<i>Glossosoma conformis</i> NEBOISS	<i>chrysotus</i> RAMBUR
<i>Synagapetus krawanyi</i> ULMER	<i>discolor</i> RAMBUR
<i>Philopotamus ludificatus</i> McL.	<i>Allogamus uncatus</i> BRAUER
<i>montanus</i> DONOVAN	<i>Halesus rubricollis</i> PICTET
<i>variegatus</i> SCOPOLI	<i>Potamophylax cingulatus</i> STEPHENS
<i>Wormaldia copiosa</i> McL.	<i>nigricornis</i> PICTET
<i>occipitalis</i> PICTET	<i>Melampophylax melampus</i> McL.
<i>vargai</i> MALICKY	<i>Sericostoma personatum</i> KIRBY & SPENCE
<i>Plectrocnemia brevis</i> McL.	<i>Beraea maurus</i> CURTIS
<i>conspersa</i> CURTIS	<i>pullata</i> CURTIS
<i>geniculata</i> McL.	<i>Ernades articularis</i> PICTET
<i>similjae</i> MARINKOVIC	<i>vicina</i> McL.
<i>Polycentropus excisus</i> Klapálek	<i>Adicella filicornis</i> PICTET

Tabelle 4: Artenliste aus den steirischen Randgebirgen: mögliche steirische Faunenelemente

<i>Rhyacophila bonaparti</i> SCHMID	<i>chrysotus</i> RAMBUR
<i>fasciata</i> HAGEN	<i>destitutus</i> KOLENATI
<i>glareosa</i> McL.	<i>discolor</i> RAMBUR
<i>hirticornis</i> McL.	<i>franzi</i> SCHMID
<i>meyeri</i> McL.	<i>monticola</i> McL.
<i>obliterata</i> McL.	<i>noricus</i> MALICKY
<i>polonica</i> McL.	<i>Halesus digitatus</i> SCHRANK
<i>producta</i> McL.	<i>rubricollis</i> PICTET
<i>stigmatica</i> KOLENATI	<i>Anisogamus difformis</i> McL.
<i>tristis</i> PICTET	<i>Acrophylax zerberus</i> BRAUER
<i>vulgaris</i> PICTET	<i>Allogamus auricollis</i> PICTET
<i>Glossosoma conformis</i> NEBOISS	<i>uncatus</i> BRAUER
<i>intermedium</i> Klapálek	<i>Melampophylax austriacus</i> MALICKY
<i>Synagapetus krawanyi</i> ULMER	<i>melampus</i> McL.
<i>Philopotamus ludificatus</i> McL.	<i>Consorophylax montivagus</i> McL.
<i>Wormaldia copiosa</i> McL.	<i>styriacus</i> BOTOSANEANU
<i>occipitalis</i> PICTET	<i>Leptotaulius gracilis</i> SCHMID
<i>Tinodes kimminsi</i> SYKORA	<i>Parachiona picicornis</i> PICTET
<i>rostocki</i> McL.	<i>Chaetopterygopsis maclachlani</i> STEIN
<i>Lithax niger</i> HAGEN	<i>Chaetopteryx fusca</i> BRAUER
<i>Crunoecia kempnyi</i> MORTON	<i>noricum</i> MALICKY
<i>Apatania fimbriata</i> PICTET	<i>Beraea pullata</i> CURTIS
<i>Drusus biguttatus</i> PICTET	<i>Ernades vicina</i> McL.

Pohorje 1543 m). In den Karawanken gibt es paläozoische Granite, aber die Hochlagen mit Gipfelhöhen bis über 2000 m (Hochobir 2142 m, Koschuta 2136 m) bestehen aus Kalk. Beide Gebiete waren von den Großvereisungen in Pleistozän nur indirekt betroffen. Der Ostteil beider Gebiete war im Pleistozän nie vergletschert; im Westen der steirischen Randgebirge gab es in der Zeit der letzten Extremvereisung, d. h. im Würm-Hochglazial, lokale Kargletscher, und im Bereich der Karawanken gab es außer dem großen Draugletscher im Tal differenzierte Lokalvergletscherung, aber weiter im Osten waren sie ebenfalls immer eisfrei (FUCHS, 1980). Immerhin fällt auf, daß die Gletscher in beiden Gebieten nicht sehr weit entfernt waren, während in viel größeren, eisfreien Gebieten weiter weg keine Areale mit Stenendemiten auszumachen sind. Vielleicht weil sie zu trocken waren und die Wasserführung der Bäche während der Eiszeit nicht ausreichte? Man könnte daran denken, daß diese Dinodal-Refugien nicht absolut statisch waren, sondern dynamisch sich in einem Bereich bewegten, wo es einerseits nicht zu vereist, andererseits nicht zu trocken war. Dieser Gesichtspunkt könnte bei der Suche nach weiteren Dinodalzentren hilfreich sein.

Die vertikalen Bereiche, in denen man heute die interessante Köcherfliegenfauna findet, liegen in mittleren Lagen, d. h. in den steirischen Randgebirgen etwa zwischen 800 und 1600 m, in den Karawanken (wo die Hochlagen aus Kalk bestehen) zwischen 700 und 1200 m. Diese Bäche fließen in Wäldern verschiedener Ausprägung, die der geographischen Lage und der Höhe entsprechen. Die Talböden, die größtenteils um 600 m hoch liegen, haben überwiegend Fließgewässer, die durch Wasserbau geschädigt sind und daher nur eine reduzierte Trichopterenfauna enthalten.

Aus diesen beiden Gebieten liegen gute Faunenlisten vor, was bedeutet, daß für viele dieser Arten ihr Arealkern in einem dieser beiden Gebiete liegen kann. Das können auch relativ weit verbreitete Arten sein (Tabellen 3, 4).

In Anlehnung an DE LATTIN (l.c.) können wir also von *karawankischen* und *steirischen Faunenelementen* sprechen.

Selbstverständlich sind diese beiden Gebiete bei weitem nicht die einzigen zu vermutenden Dinodal-Zentren in Europa. Daß es im Mediterrangebiet viele weitere solche Zentren geben muß, ist vorauszusetzen. Aber die hätte man nicht als solche erkannt, weil sie vermutlich mit den klassischen Arborealzentren zusammenfallen. Für die rein mitteleuropäischen Arten muß es aber weitere Zentren geben, die ich derzeit nicht genau definieren kann. Dafür wäre eine gute Durchforschung der betreffenden Gebiete notwendig, die derzeit nicht überall gegeben ist.

Dinodalzentren wären beispielsweise irgendwo in den Westalpen, in den Mittelgebirgen, in den Karpaten (z. B. Rodna-Maramuresch, Cernahora, den Südkarpaten, dem Apuseni-Gebirge und in der Umgebung von Herkulesbad) zu suchen, dazu viele Gegenden auf der Balkanhalbinsel, mindestens zwei Zentren im Bereich der Apenninen und viele andere im Mediterrangebiet, die aber nicht Gegenstand dieser Arbeit sind. An der Existenz von Arborealzentren im Mediterrangebiet hat ja sowieso nie jemand gezweifelt, aber es wird im konkreten Einzelfall schwer zu beweisen sein, daß ein solches Zentrum im Mediterranraum dem Dinodal und **nicht** dem Arboreal zugehört. Zahlreiche solche Zentren sind auf mediterranen Inseln zu finden, deren Bewohner aber meistens nicht expansiv sind. Das gilt sowohl für die großen Inseln Sardinien, Korsika, Kreta und Zypern als auch für extrem kleine Inseln wie Serifos oder Skiros.

Bächen und in großen Strömen, und sie können sehr wohl auch rein terrestrisch leben !

Die Hierarchie von Arealkernen

De Lattin sagt, daß „Ausbreitungszentren - ganz gleich, welchem makroökologischen Typ sie auch angehören mögen - als Erhaltungszentren von Faunen und Floren während regressiver Phasen anzusehen sind. ... Ihre im Bereich der Holarktis zunächst so ins Auge fallende Bindung an den Wechsel der Glazial- und Interglazialperioden des Pleistozäns ist sicherlich nicht obligatorisch, sondern vielmehr das Ergebnis des während dieser Epoche besonders scharfen und häufigen Alternierens der expansiven Phasen von Arboreal, Eremial und Oreotundral.“ (l.c.: 356). Das gilt im Prinzip auch für Wassertiere, die aber, da das Wasser niemals unter 0°C haben kann, also auch im Pleistozän nicht, bei weitem nicht so stark unter diesen Schwankungen leiden. Bei Arborealtieren wird jeder solcher Wechsel von Regression und Expansion die vorherigen Verbreitungsbilder derart überdecken, daß es in der Regel in Europa nicht mehr möglich sein wird, die Arealkerne, d.h. Refugien, früherer Phasen als der letzten (der Würm-Vereisung) ausfindig zu machen.

Mit anderen Worten: Normalerweise setzt man voraus, daß der Arealkern, d.h. das Refugium der letzten Regressionsphase (das ist in herkömmlicher Weise bei Arborealtieren die letzte Eiszeit), innerhalb des heutigen Areals liegt. Im Lauf der Erdgeschichte hat eine Art aber, zumindest theoretisch, in der Regel mehrere Regressionen und Expansionen durchgemacht, und die Arealkerne früherer Regressionen sind normalerweise nicht mehr erkennbar und müssen auch nicht notwendig innerhalb des heutigen Areals liegen (Abb. 18). Bei Wassertieren sieht das ganz anders aus: Wir können damit rechnen, in günstig gelegenen Fällen bei ein und derselben Art mehrere Arealkerne aus verschiedenen Regressionsphasen entdecken zu können. Beispielsweise hat *Odontocerum albicorne* als altmediterranes Relikt einer tropischen Gruppe zweifellos einen alten Arealkern auf der Apenninhalbinsel. Da aber nicht anzunehmen ist, daß die gesamte Nord-Expansion der Art von diesem postglazial in einem Schub erfolgt ist, sondern mindestens ein Ausbreitungsvorgang wohl schon länger zurückliegt (präglazial oder interglazial), hat die zweifellos postglaziale Ausbreitung nach Skandinavien (das vorher vergletschert war) von einem anderen Zentrum irgendwo in Mitteleuropa ihren Ausgang genommen. (Abb. 9).

Und damit wird auch für uns in Europa ein Problem aktuell, das für Tropenländer normal ist, nämlich das potentielle Vorhandensein von mehreren Arealkernen verschiedenen Alters, die in der Praxis kaum lokalisierbar sind.

Ökologische Charakterisierung von Dinodal - Tieren

Die Bezeichnung Dinodal für diesen gut charakterisierten Biomgrundtyp kommt vom griechischen „bewegtes, schäumendes Wasser“. Das bedeutet nicht, daß Angehörige dieses Biomgrundtyps unbedingt im schäumenden Wasser, also in Sturzbächen, leben müssen. Entscheidend ist nicht ihr unmittelbarer Lebensraum (wenn auch mittelbar sehr wichtig), sondern ihre Arealdynamik, die sich in der Form des Areals ausdrückt. Dinodal-Tiere leben sehr wohl auch in kleinen Sickerquellen, in normalen

Die Areale der drei europäischen *Enoicyla*-Arten, die sich terrestrisch entwickeln, sind Beispiele dafür, und ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß viele hygrophile Insekten, die mit Bächen nichts zu tun haben, auch hierher gehören. (MALICKY & al., 1983). Andrerseits heißt das nicht, daß alle Wassertiere oder auch nur Fließwassertiere unbedingt zum Dinodal gehören müssen. Die Libellen z. B. scheinen durchaus sehr gut ins Arborealschema zu passen (DÉVAI, 1976).

Dinodal bedeutet auch nicht eine bestimmte Arealform oder -größe, sondern einen Biomgrundtyp. Einige Arealformen, wie sie für das Dinodal typisch sind, habe ich schon beschrieben, aber es kann auch ganz andere geben. Selbstverständlich kann es auch große Areale geben, bei denen das Problem einer möglichen Polyzentrie besteht (*Psychomyia pusilla* F., *Plectrocnemia conspersa* CURTIS: Abb. 2).

Ganz abwegig ist die Verwendung des Terminus Rhithral anstelle von Dinodal, wie er in verschiedenen Publikationen mißverständlich verwendet worden ist. Das Rhithral ist definiert als ein Abschnitt in der Fließwasser-Längszonierung und hat mit Arealkunde und Zoogeographie nicht das geringste zu tun.

Existiert eine „Paläarktis“ für Dinodal-Arten ?

Es drängt sich die Betrachtung größerer Zusammenhänge auf.

Die großen zoogeographischen Regionen sind Allgemeinwissen geworden. Die Ausdrücke Paläarktis, Holarktis, Neotropis usw. werden standardmäßig verwendet, ohne daß man sich darüber viele Gedanken macht. Man rufe sich in Erinnerung, wie sie entstanden sind.

In irgend einem frühen Stadium der Zoogeographie war den damaligen Forschern die Ähnlichkeit der Formenwelt zwischen bestimmten Erdteilen aufgefallen. Die Arten Europas sind den Arten des gemäßigten Ostasien und bestimmter Teile Nordamerikas sehr ähnlich, und oft sind die Arten sogar identisch. Im Gegensatz dazu sind z. B. die Arten Europas und Afrikas sehr verschieden. Das bezieht sich aber nur auf bestimmte Gruppen von Organismen, die schon früher sehr gut bekannt waren, also etwa Säugetiere, Vögel, vielleicht noch Schmetterlinge und dergleichen. Später erkannte man, daß andere Gruppen in dieses Schema nicht hineinpassen. Die schienen aber nicht so wichtig, als daß man ein allgemein anerkanntes und bekanntes System deswegen umwerfen hätte wollen. Immerhin sind die Botaniker so selbständige, daß sie ein zwar ähnliches, aber doch deutlich von diesem abweichendes Schema befolgen; so betrachten sie z. B. die Flora des Kaplandes als ein eigenständiges Florenreich.

Wenn wir gefunden haben, daß die Mehrzahl der europäischen Trichopterenarten zum Dinodal gehört, ist es naheliegend, daß das auch jene der ganzen Welt tun. Daraus ergibt sich die Frage nach der Sinnhaftigkeit der Anwendung des Begriffes „Paläarktis“ und ähnlicher Begriffe. Nimmt man typische Arboreal- oder Eremialtiere, wie sie überwiegend etwa unter den Lepidopteren zu finden sind, so stellt man eine weitgehende Gemeinsamkeit der europäischen Fauna mit der des gemäßigten Ostasien und auch Nordamerikas fest. Manche Arten sind tatsächlich so weit verbreitet, in anderen Fällen ersetzen nahe Verwandte einander. Bei vielen Köcherfliegen, die in stehenden Gewässern leben, ist das wohl auch so. Hingegen ist es bei Dinodal-Köcherfliegen eindeutig nicht so. Die Fauna des gemäßigten Ostasien ist total verschieden von der

europäischen. Rein europäische Gruppen sind die *vulgaris*-Gruppe und die *tristis*-Gruppe der Gattung *Rhyacophila*, die Gattungen *Philopotamus*, *Odontocerum*, *Beraeamyia*, *Calamoceras*, *Ernades*, *Catagapetus*, *Thremma*, die *Hydropsyche tibialis*-Gruppe, die *Notidobia melanoptera*-Gruppe, die Drusinae, die Chaetopterygini, fast rein europäisch auch die Stenophylacini. Hingegen sind die Pseudostenophylacinae und die Stenopsychidae für das gemäßigte Asien typisch, sowie verschiedene Artengruppen von *Rhyacophila*. Vertreter vieler Gattungen (*Rhyacophila*, *Tinodes*, *Plectrocnemia* usw.), sind weltweit oder fast weltweit verbreitet aber ihre europäischen und ostasiatischen Arten sind normalerweise nicht näher verwandt. Im übrigen ist die Trichopterenfauna des gemäßigten Ostasien der orientalischen viel ähnlicher als der europäischen. Offensichtlich gilt das aber nicht für viele Bewohner stehender Gewässer, weshalb wir aus Analogiegründen der Areale annehmen müssen, daß solche Gruppen, im besonderen: die Limnophilini usw. (siehe oben), zumindest teilweise, dem Arboreal zuzuordnen sind, für die es eine Paläarktis und eine Holarktis offensichtlich sehr wohl gibt.

Mit anderen Worten, und um es klar und deutlich auszusprechen: Nichts spricht dafür, daß es für den Biomgrundtyp Dinodal eine Paläarktis gibt, sondern Europa mit dem Mediterrangebiet bildet dafür eine eigene tiergeographische Region, und die Dinodal-Tiere Ostasiens sind der orientalischen Region zuzuordnen.

Offene Fragen

In dieser Arbeit wurde zum ersten Mal versucht, Dinodal-Zentren zu lokalisieren. Eine nächste Aufgabe ist es, viele weitere und letztlich alle möglichen Dinodalzentren zunächst in Europa herauszufinden. Dafür müssen Verbreitungskarten möglichst aller Arten gezeichnet werden, woraus man über die möglichen Arealformen mehr lernen wird. Als nächsten Schritt kann man versuchen, die Dinodalzentren zeitlich einzurordnen, soweit das möglich ist. Die erwähnten altmediterranen Disjunktionsformen sind ein leicht erkennbarer Sonderfall davon. Außerdem wird sich bei der Analyse der Areale deutlicher herausstellen, welche Arten bzw. Gruppen dem Dinodal und welche dem Arboreal zugeordnet werden müssen; eventuell wird sich die Notwendigkeit des Erkennens weiterer Biomgrundtypen herausstellen, obwohl ich solche eher bei anderen Tiergruppen und kaum bei Trichopteren vermuten würde.

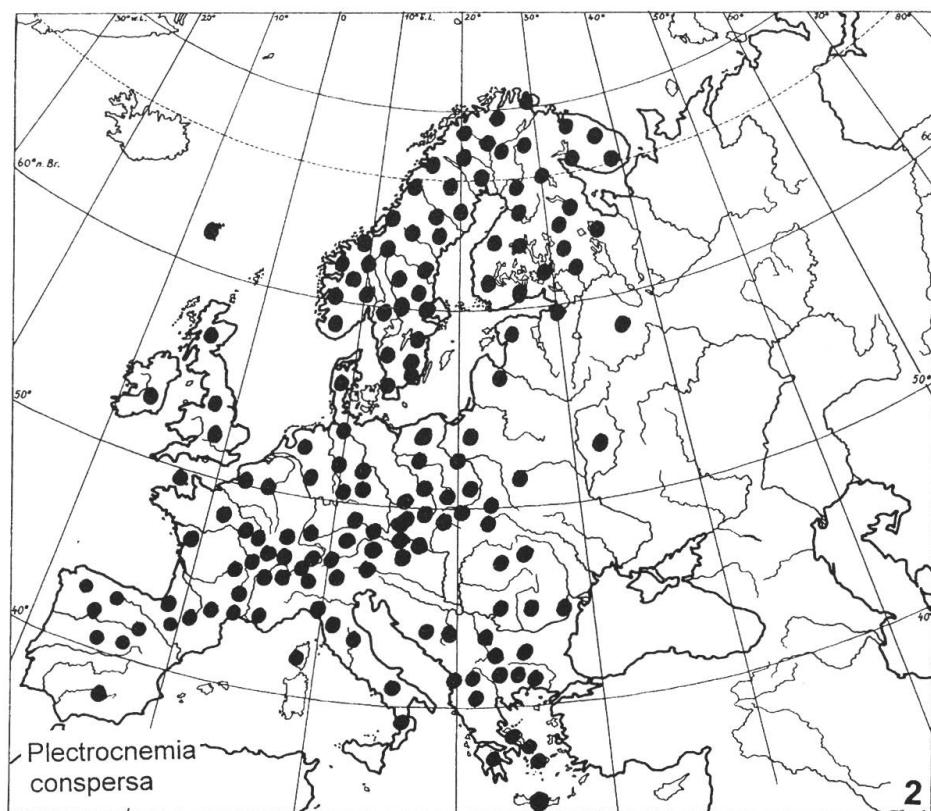


Abb. 2: Areal einer europäischen weitverbreiteten Art.

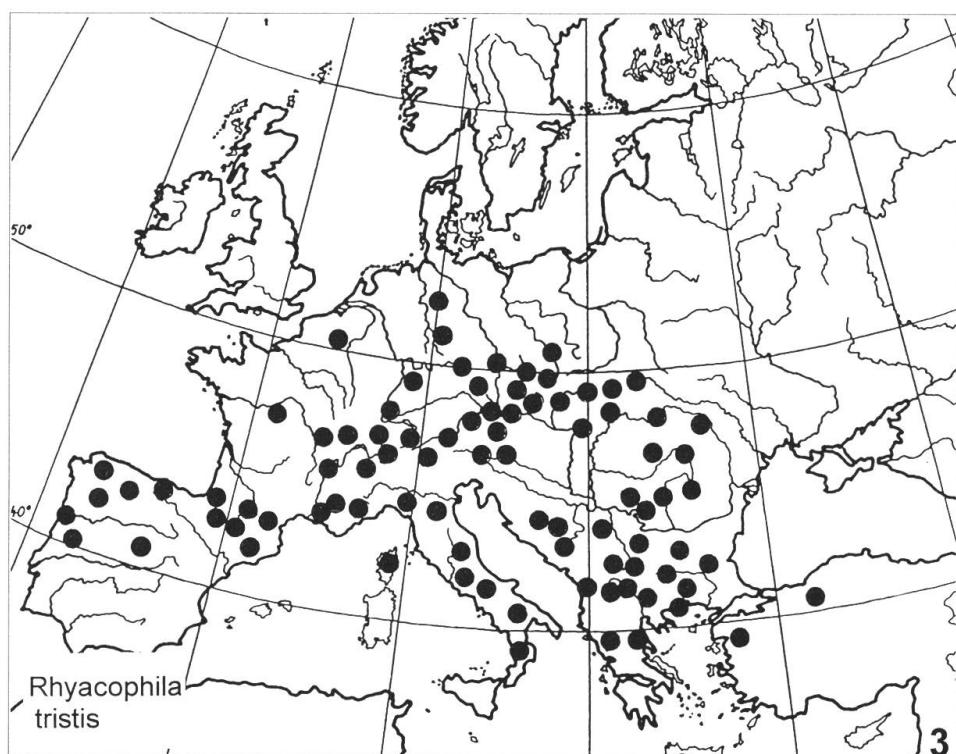


Abb. 3: Areal einer europäischen Art mit mäßig weiter Verbreitung.

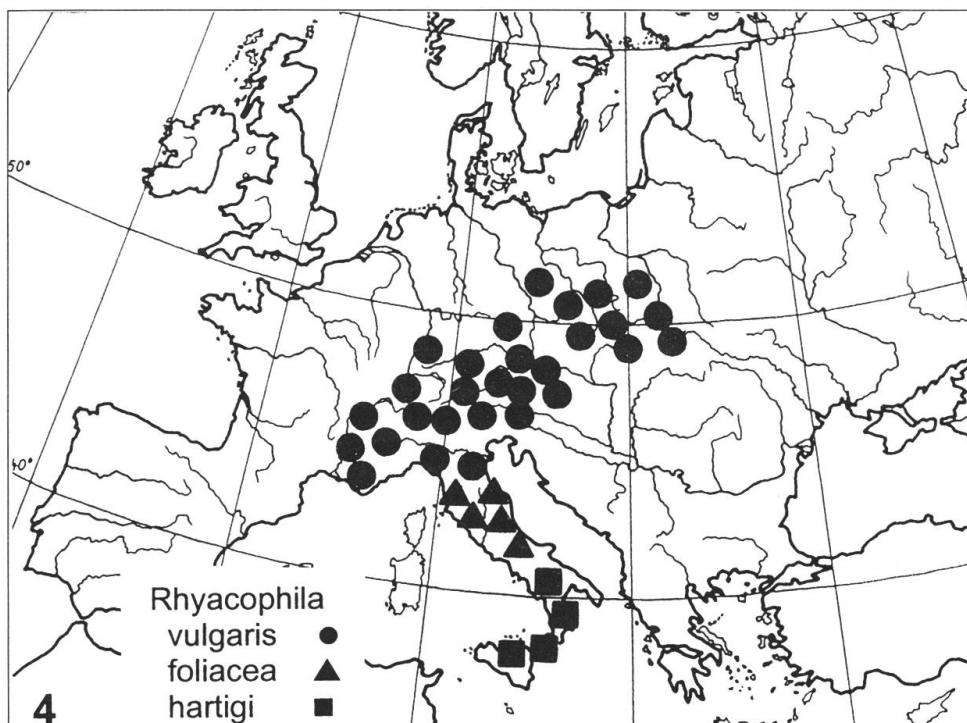


Abb. 4: Areale dreier nahverwandter Arten, die einander offenbar ausschließen: *R. vulgaris* kann nicht nach Süden vordringen, die Arealdynamik muß also von Norden kommen.

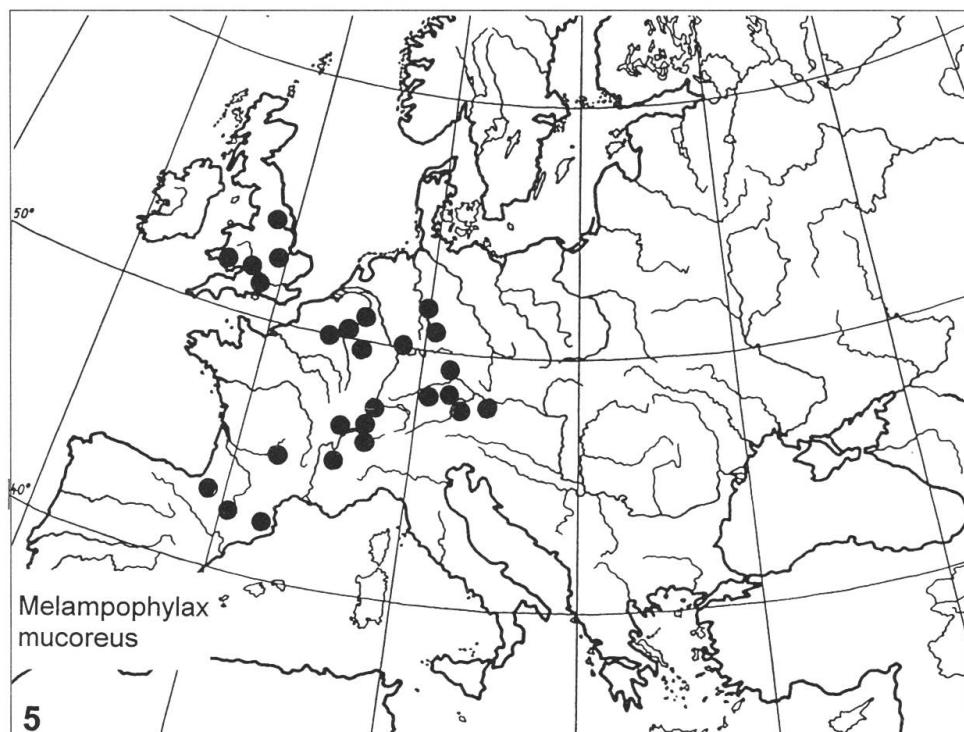


Abb. 5: Beispiel für eine Art, deren Gesamtareal außerhalb aller Arborealzentren liegt.

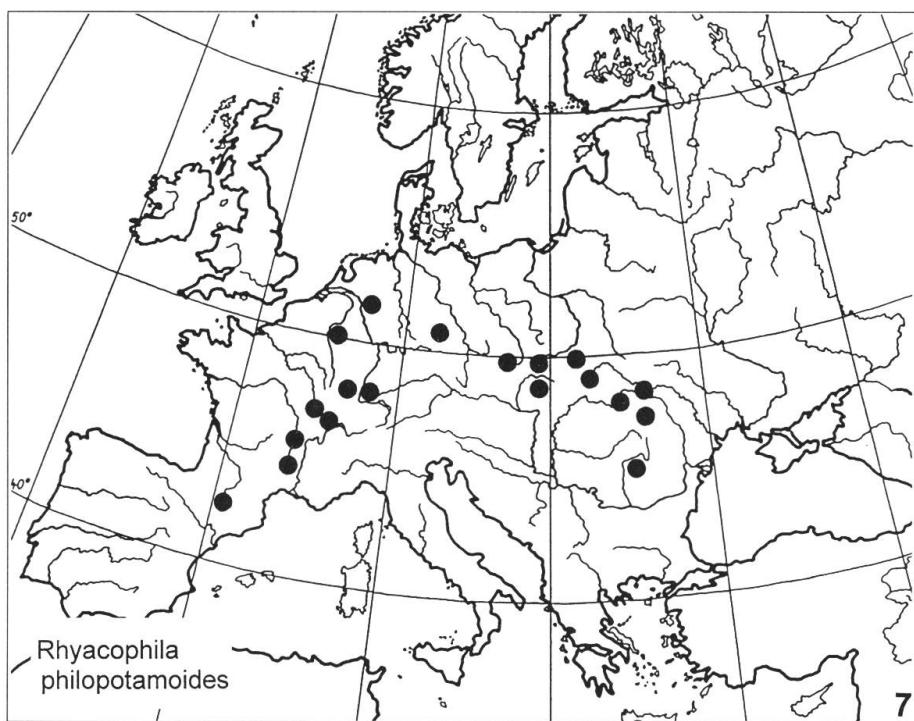
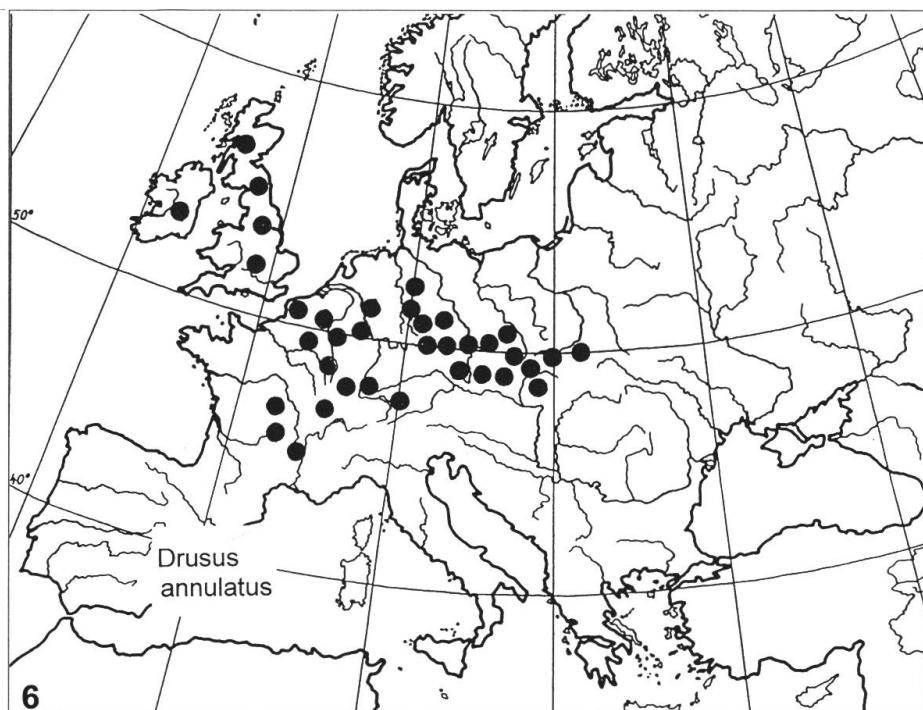


Abb. 6-7: Beispiele für Arten, deren Gesamtareale außerhalb aller Arborealzentren liegen.

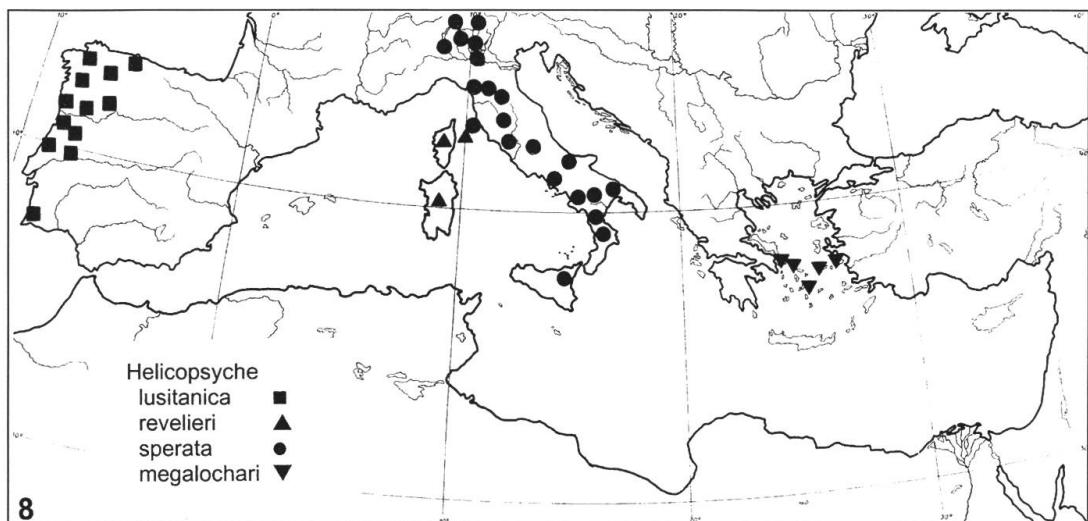


Abb. 8: Beispiel für eine Gruppe nahverwandter Arten des altmediterranen Disjunktionstyps.

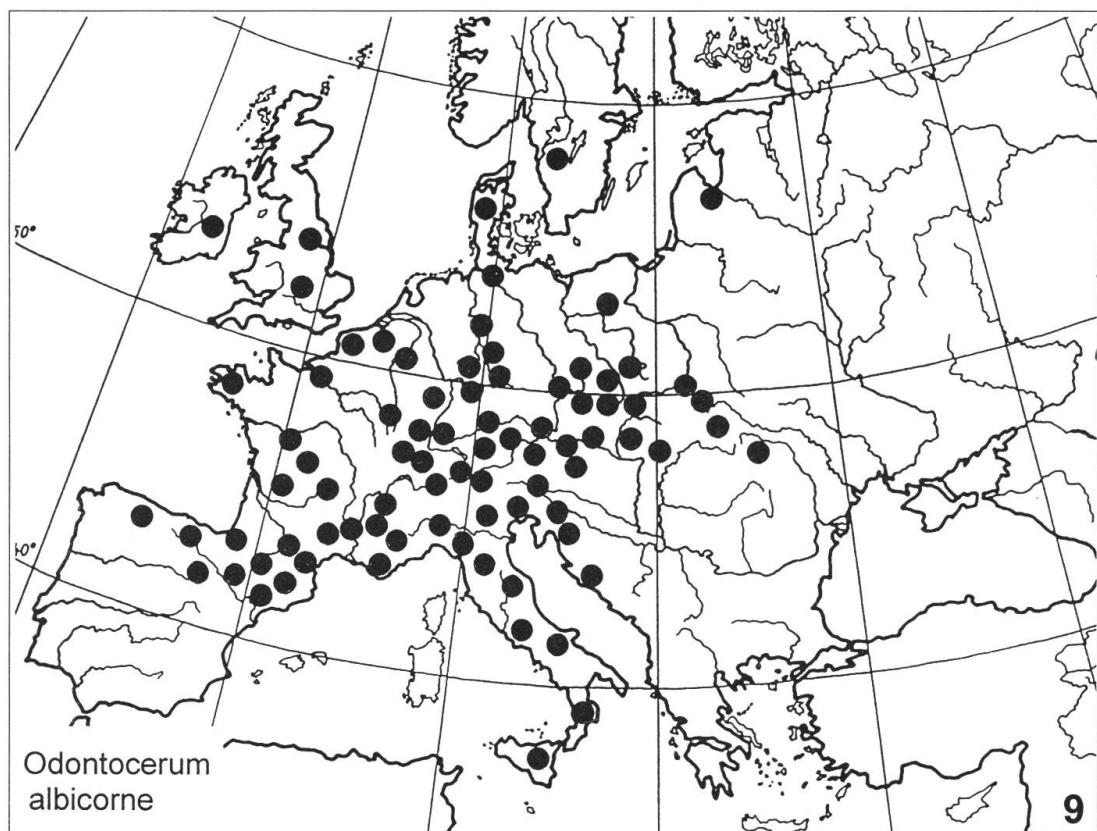


Abb. 9: Beispiel für eine expansive Art des altmediterranen Disjunktionstyps. Die Areale der beiden anderen europäischen Arten ihrer Verwandtschaft, die auf der Iberischen und der Balkanhalbinsel leben, sind nicht eingezeichnet.

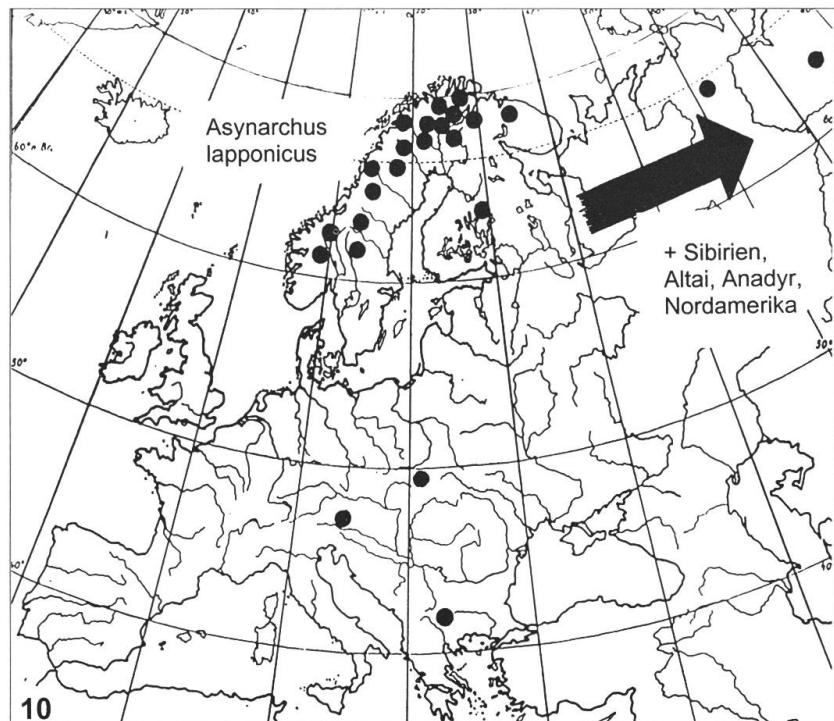


Abb. 10: Beispiel für eine vermutlich arboreale Art eurosibirischen Verbreitungstyps mit Nord-Süd-Disjunktion in Europa.

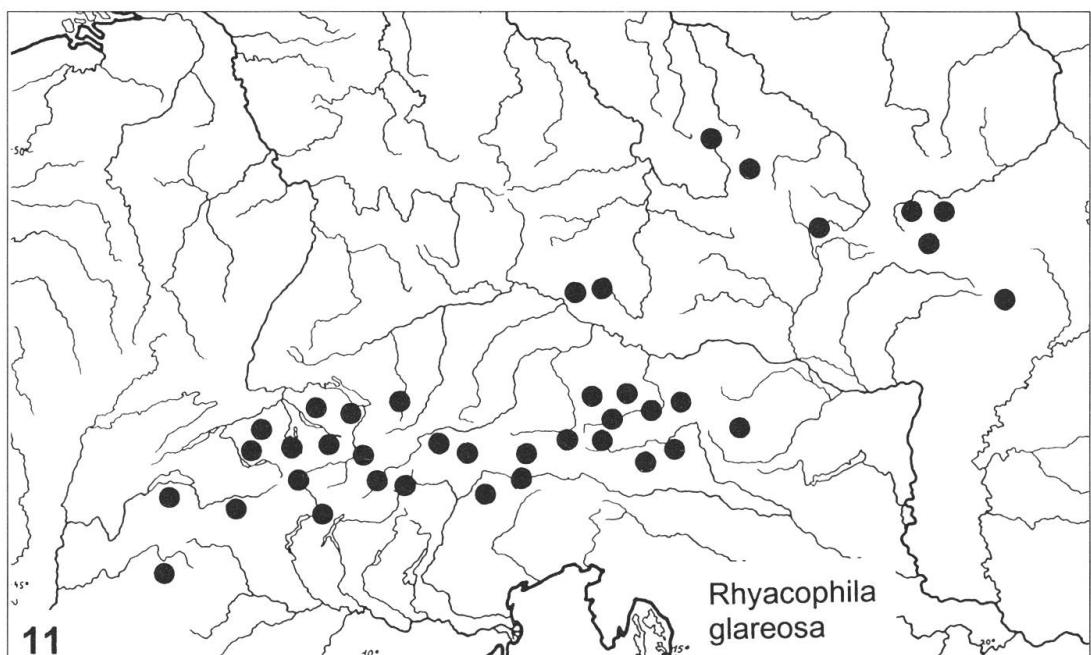


Abb. 11: Art mit kleinem Areal in Mitteleuropa, das in die Alpen und auch in andere Gebiete reicht.

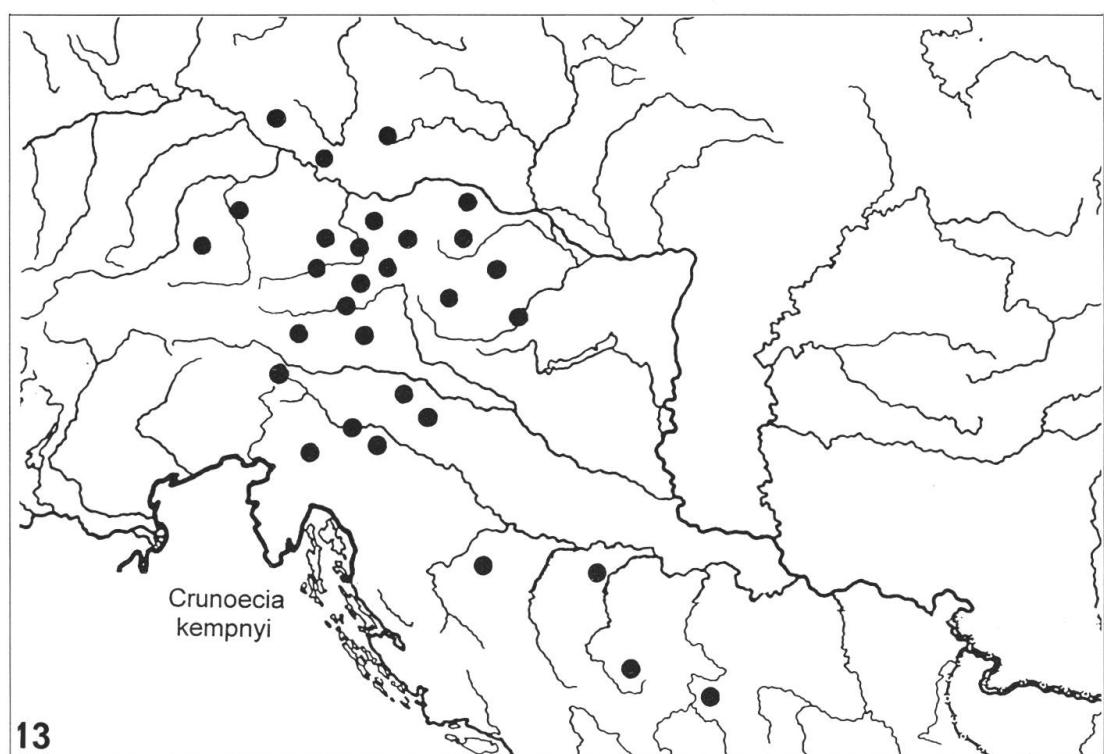
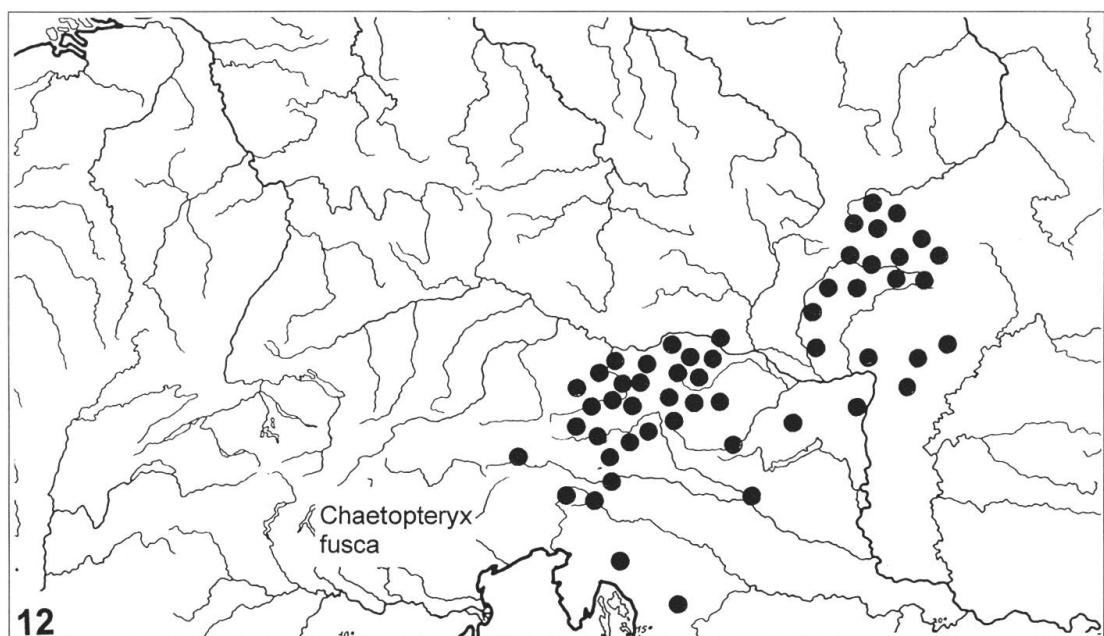


Abb. 12-13: Arten mit kleinen Arealen in Mitteleuropa, die in die Alpen und auch in andere Gebiete reichen

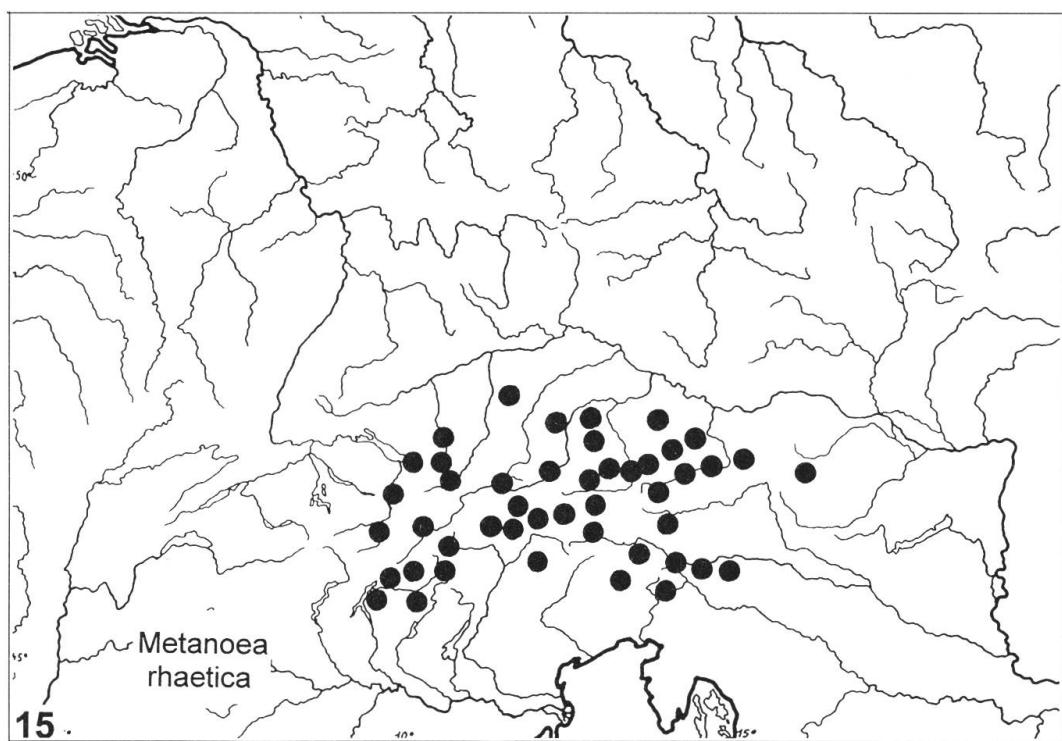
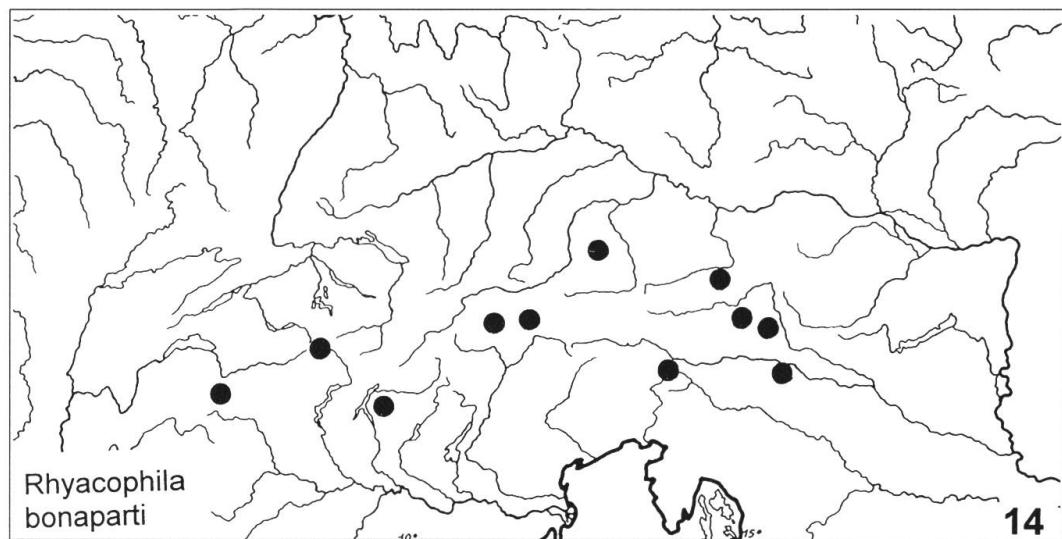


Abb. 14-15: Arten, die nur Teile der Alpen bewohnen.

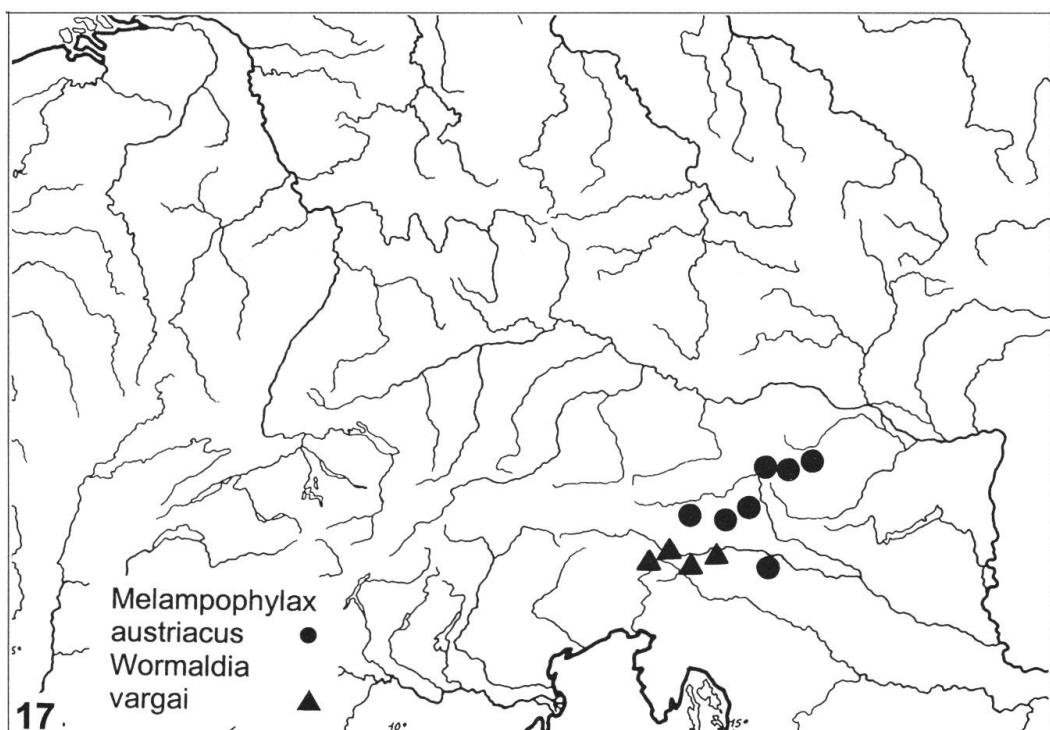
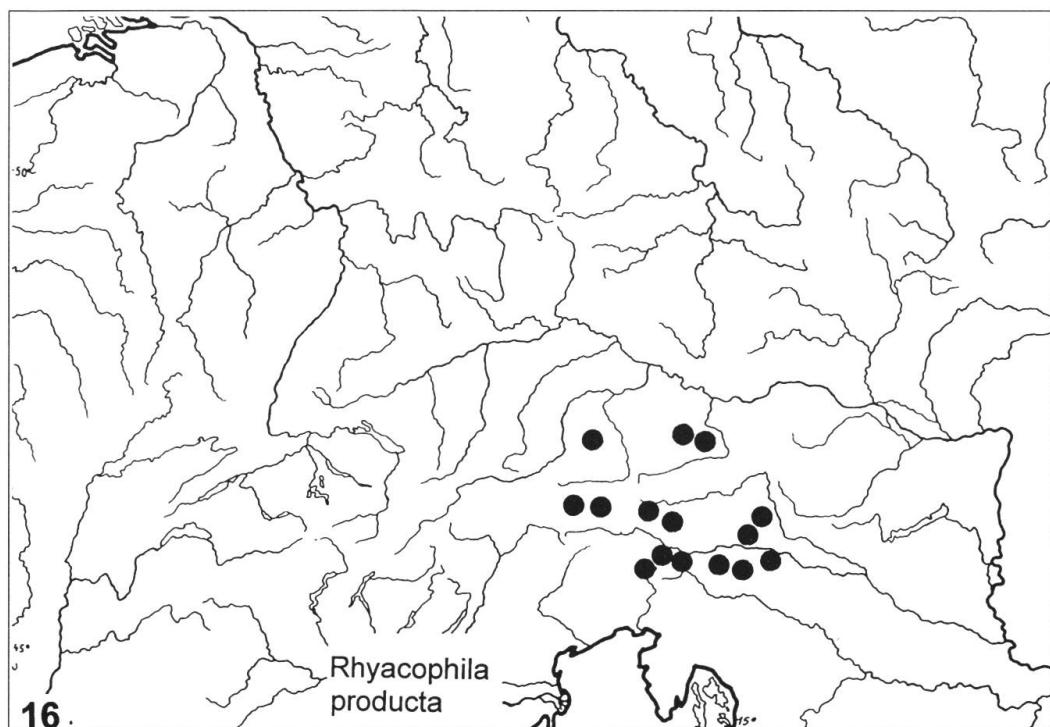


Abb. 16: Art, die nur Teile der Alpen bewohnt. Abb. 17: Areale von Stenendemiten, die die beiden hier beschriebenen Dinodal-Zentren anzeigen; *M. austriacus* die steirischen Randgebirge, *W. vargai* die Karawanken.

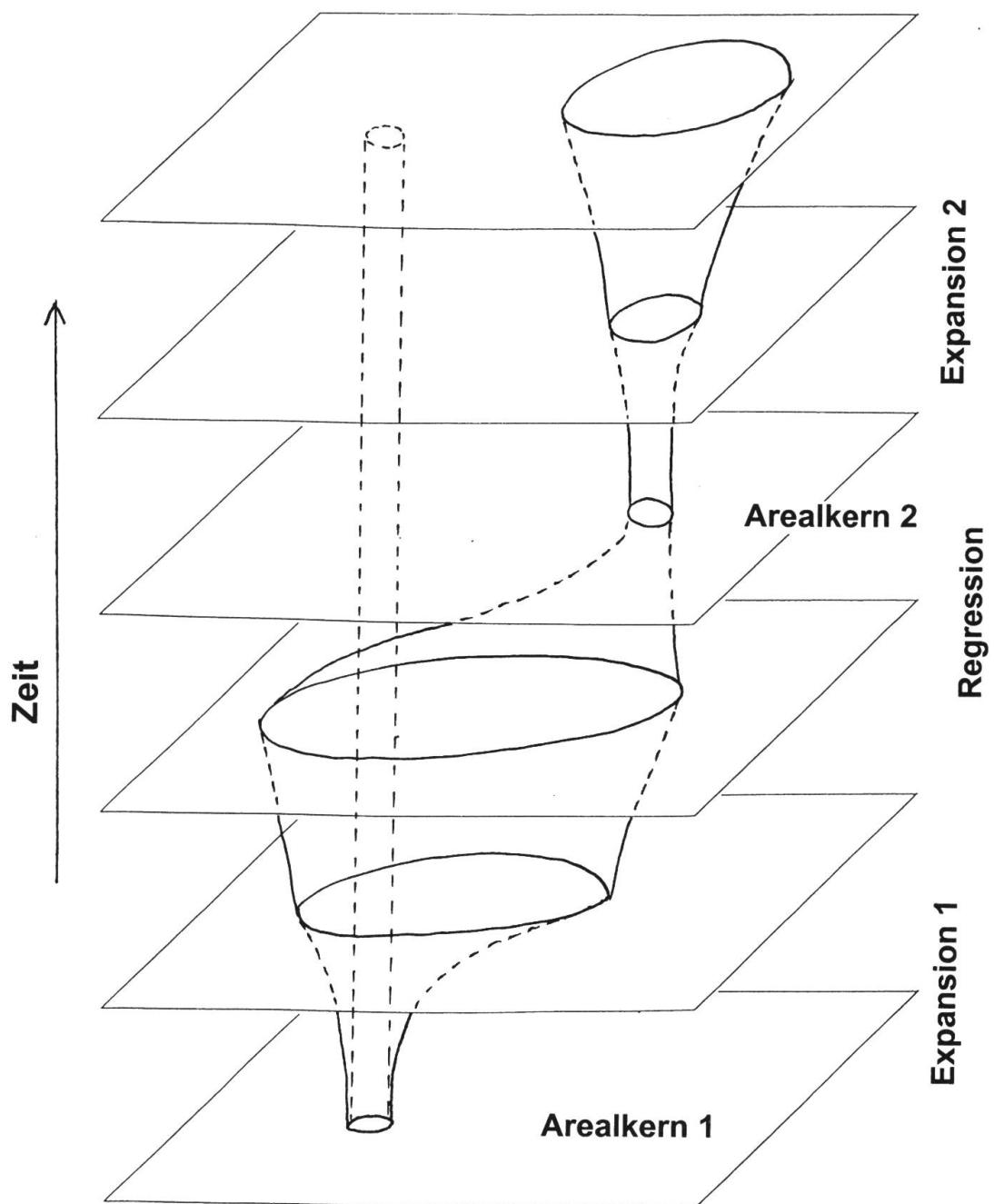


Abb. 18: Schema der zeitlichen Staffelung von Arealkernen. Details im Text.

Literatur

- ASPÖCK, U., ASPÖCK, H. (1994): *Paradoxe Verbreitungsbilder von Neuropteroidea (Insecta: Raphidioptera, Neuroptera)*. - Z. Arbgem. Öst. Ent. 46: 30-44.
- BĂNĂRESCU, P., BOȘCAIU, N. (1978): *Biogeographie*. Jena: Fischer.
- DÉVAI, G. (1976): *The chorological research of the dragonfly (Odonata) fauna of Hungary*. - Acta Biol. Debrecina 13 Suppl.: 119-157.
- FUCHS, W. (1980): *Das Werden der Landschaftsräume seit dem Oberpliozän*. pp. 484-504 in: Oberhauser, R. (ed.): *Der geologische Aufbau Österreichs*. - Springer: Wien/New York.
- ILLIES, J. (1953): *Beitrag zur Verbreitungsgeschichte der europäischen Plecopteren*. - Arch. Hydrobiol. 48: 35-74.
- ILLIES, J. (1964): *Verbreitungsgeschichtliche Typen bei den Süßwasserinsekten Mitteleuropas*. - Faun. Mitt. Nordtdt. 2: 174-179.
- JACOB, U. (1979): *Die Ephemeropterenfauna Europas aus zoogeographischer Sicht*. - Proc. 2nd Int. Conf. Ephemeroptera 1975. Warszawa-Kraków, pp. 21-25.
- DE LATTIN, G. (1967): *Grundriß der Zoogeographie*. - Fischer: Stuttgart.
- MALICKY, H. (1975): *A progress report on studies on Trichoptera of the Eastern Mediterranean Islands*. - Proc. 1st Int. Symp. Trichoptera: 71-75. The Hague: Junk.
- MALICKY, H. (1983): *Chorological patterns and biome types of European Trichoptera and other freshwater insects*. - Arch. Hydrobiol. 96: 223-244.
- MALICKY, H. (1988): *Spuren der Eiszeit in der Trichopterenfauna Europas*. - Riv. Idrobiol. 27: 247-297.
- MALICKY, H., ANT, H., ASPÖCK, H., DE JONG, R., THALER, K., VARGA, Z. (1983): *Argumente zur Existenz und Chorologie mitteleuropäischer (extramediterran-europäischer) Faunen-Elemente*. - Entomol. Gener. 9: 101-119.
- MALICKY, H. (1999): *Neue Trichopteren aus Europa, Asien und von den Seychellen*. - Braueria 26: 44-48.
- SIPAHLER, F. (1999): *Distribution of Drusinae (Limnephilidae) species in Turkey*. - Proc. 9th Int. Symp. Trichoptera: 329-336. University of Chiangmai.
- THIENEMANN, A. (1950): *Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas*. - Die Binnengewässer 18: 1-809. Schweizerbarth: Stuttgart.

Anschrift des Verfassers

Prof. Dr. Hans Malicky,
Sonnengasse 13,
A-3293 Lunz am See,
ÖSTERREICH

