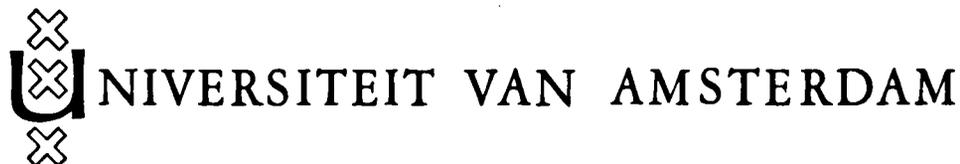


BULLETIN ZOOLOGISCH MUSEUM



Vol. 5 No. 14 26-VIII-1976

DIE NEPHROTOMA-VERBREITUNG IN DER WELT (DIPTERA, TIPULIDAE)

P. OOSTERBROEK, R. SCHUCKARD & B. THEOWALD

ABSTRACT

The distributional patterns of the members of the genus *Nephrotoma* have been analyzed. Most species prefer moist temperate climates, thus showing a correlation with the zone of deciduous forests. Almost all species of the southern hemisphere occupy strongly restricted areas in mountain forests, but the holarctic species are much more widely distributed. Within the range of the deciduous forests a number of centres can be recognized which are particularly rich in species. An exception is formed by a species-rich focus ranging from the Altai through the Baikal area, where taiga and sparsely wooded steppes intermingle. Contrary to the other centres hardly any endemics occur in this focus. The area is interpreted as a centre where species from north and south, and from east and west meet.

The present distribution of the *Nephrotoma* species can be easily understood by postulating a radiation from eastern Asia, along with the deciduous forests, from early Tertiary times onwards.

EINLEITUNG

Die Gattung *Nephrotoma* Meigen, 1803 umfasst 433 Arten und Unterarten (Oosterbroek & Schuckard,

1976) und gehört damit unter den Tipuliden zu den artenreicheren Gattungen. Sie ist über die ganze Welt verbreitet. Im Gegensatz zu den anderen artenreichen Gattungen mit Weltverbreitung oder mit Verbreitung über grössere Teile der Welt ist sie bis auf heute nicht in Untergattungen aufgeteilt. Mannheims (1951) und Savtshenko (1973) haben als ersten versucht die palaearktischen Arten in einigen Gruppen unterzubringen. Mannheims teilte die damals bekannten 38 europäischen Arten in zwei Gruppen auf je mit fünf oder sechs Untergruppen, Savtshenko brachte 83 palaearktische Arten in 13 Gruppen unter. Wahrscheinlich haben die Gruppen von Mannheims und Savtshenko zum Teil wohl Untergattungswert.

Die oekologischen Verhältnisse worunter die Larven leben sind nur von wenigen Arten bekannt (Theowald, 1957, 1967; Savtshenko, 1973). Es sind niemals Larven im Wasser und kaum in modernem Holz oder im Moospolster gefunden. Man kennt sie

fast nur aus humöser Erde. Von einigen Arten ist bekannt dass die Larven die Pflanzenwurzeln anfressen. Wahrscheinlich leben die Larven der meisten Arten - wie die Larven vieler Tipuliden - in dem Boden von modernem organischem Substanz oder von Pflanzenwurzeln.

Die Imagines sind aus allerhand Landschaften bekannt: Laubwälder, Nadelwälder und Mischwälder, von Regen- und Monsunwälder, von Wiesen, Savannen und Steppen, sogar von den Tundragebieten. Nur von sehr trockenen Gebieten und von Gebieten die immer mit Schnee bedeckt sind kennt man keine *Nephrotoma*-Arten und überhaupt keine Tipuliden. Im Jahre 1926 hat Pierre eine Liste veröffentlicht mit allen *Nephrotoma*-Arten und ihrer Verbreitung. Es waren damals 179 Arten. Fünfzig Jahre später (1976) haben Oosterbroek & Schuckard eine neue Liste zusammengestellt. Diese neue Liste enthält die Verbreitung in den geographischen Regionen und Subregionen der heutzutage bekannten 433 Arten und Unterarten. Schuckard hat aus der Gesamtliteratur für alle Arten Verbreitungskarten zusammengestellt. Auf diesen Karten sind auch die nicht-veröffentlichten Fundorten verzeichnet aus der Sammlung des Instituut voor Taxonomische Zoölogie (Zoölogisch Museum) in Amsterdam und die aus Notizen von Dr. B. Mannheims welche uns liebenswürdig zur Verfügung gestellt sind. Auf Grund der neuen Artenliste und der Verbreitungskarten der einzelnen Arten war es möglich die Verbreitung von *Nephrotoma* in der Welt eingehender zu studieren.

UMWELTBEDINGEN VON *NEPHROTOMA*

Karte I ist zusammengestellt auf Grund der Verbreitungskarten der einzelnen Arten. Von Oberflächen von 5 zu 10 Grad ist auf dieser Karte verzeichnet wieviele Arten vorkommen. Sie ist eine zylindrische Projektion und gibt deshalb Verzeichnungen wodurch die Oberflächen im Norden und im Süden grösser sind als im Mittelteil der Karte. Im Norden und im Süden kommen aber kaum Arten vor und ausserdem haben wir eine Projektion gewählt worauf die Verzeichnungen am wenigsten sind im Gebiet wo *Nephrotoma* hauptsächlich vorkommt. Auf dieser Karte sind die nördliche Getreidegrenze und die Gebiete der sommergrünen Laubwälder mit eingezeichnet.

Zum Vergleich mit der Verbreitung von *Nephrotoma* ist Karte II hinzugefügt. Auf dieser Karte

finden wir die Verbreitung von *Geranomyia* (Diptera, Tipulidae). Diese Karte ist von Herrn Ch. Klaver im Rahmen einer Doktorarbeit an unserem Institut zusammengestellt worden. Diese zweite Karte ist nicht ganz vergleichbar mit der ersten. Jeder Punkt auf die *Geranomyia*-Karte stellt das Zentrum des Verbreitungsgebiets einer Art dar. Obwohl die Karten nicht auf derselben Weise zusammengestellt sind, kommt doch deutlich hervor dass die Verbreitung von *Geranomyia* und von *Nephrotoma* ganz verschieden ist. In Gebieten wo viele *Nephrotoma*-Arten vorkommen finden wir oft kaum *Geranomyia*-Arten und umgekehrt. Überdies zeigt uns die Vergleichung beider Karten deutlich, dass Unterschiede in Artendichte bei *Nephrotoma* nicht nur auf Grund grösserer oder kleinerer Sammeltätigkeit erklärt werden können.

Vergleich von Karte I mit Karten die uns informierten über Niederschlag, Temperaturen, Sonnenschein und dergleichen zeigten kaum Übereinstimmungen. Es war klar dass keine dieser Umweltfaktoren auf sich die heutige Verbreitung von *Nephrotoma* bedingt. Nur stellte es sich heraus dass in Gebiete ohne Regen auch keine *Nephrotoma*-Arten vorkommen. Dieses war aber schon von allen Tipuliden bekannt. Vergleich mit Vegetationskarten ergab wohl Übereinstimmungen.

Im Tundragebiet der Nordhemisphäre kommen nur zwei *Nephrotoma*-Arten vor: *lundbecki* (Nielsen) und *ramulifera* (Tjeder), und auch nördlich der Getreidegrenze finden wir kaum *Nephrotoma*-Arten, nur im Osten von Asien (besonders auf der Insel Sachalin) kommen nördlich dieser Grenze verhältnismässig viele Arten vor. Südlich der Getreidegrenze, also in der Südhälfte des Taigagebietes, finden wir bedeutend mehr Arten. Dieses Verbreitungsmodell ist nicht durch die Sammeltätigkeit in diesen Gebieten bedingt, denn für die *Tipula (Vestiplex) excisa*-Gruppe zum Beispiel finden wir gerade das Umgekehrte: im Gegensatz zu *Nephrotoma* kommt diese Gruppe in die Tundra nördlich der Getreidegrenze vor und verschwindet in das Taigagebiet (Theowald & Mannheims, 1962). Es gibt den Eindruck, dass die Umweltfaktoren die das Wachstum des Getreides ermöglichen auch für die meisten *Nephrotoma*-Arten wichtig sind.

Im holarktischen Gebiet finden wir die meisten *Nephrotoma*-Arten von der Südhälfte der Taiga bis zu dem Gebiet der Subtropischen Hartlaubwälder, der Waldsteppen und der Steppen. Innerhalb dieses Ge-

bietes mit grösserer Artendichte gibt es einige Zentren wo die Artendichte hinaufsteigt bis mehr als 20 Arten pro Oberfläche von 5 zu 10 Grad. Es ist die Ostküste von Nordamerika auf etwa 40° n. Br., die Umgebung des Alpengebiets, das Gebiet südlich des Baikalsees, das Gebiet nördlich von Wladiwostok und schliesslich Japan. Von diesen Zentren aus verringert sich die Artendichte zuerst allmählich bis auf etwa 15 Arten. Alle diese Gebiete mit grösserer Artendichte fallen deutlich zusammen mit den Gebieten der sommergrünen Laubwälder und der Mischwälder. Nur das Gebiet südlich des Baikalsees und weitere Umgebung bildet eine Ausnahme. Dieses Gebiet ist grösserenteils Taiga und Waldsteppe. Hierunter wollen wir es eingehender untersuchen. Ausserhalb der Gebiete die mit den Laubwäldern und Mischwäldern zusammenfallen geht die Artenzahl auf einem stark herab bis oft auf weniger als zehn. Man bekommt den Eindruck dass es irgendeiner Zusammenhang gibt zwischen das Vorkommen von Laub- und Mischwäldern und das Vorkommen von *Nephrotoma*.

Von vielen Arten ist bekannt dass sie, obwohl vorkommend im Verbreitungsgebiet der Laub- und Mischwälder, gar nicht oder oft nicht im Wald fliegen und auch Larven sind dort mehrmals ausserhalb des Waldes gefunden: in Wiesen und Ackerbaugebieten, in den Dünen, an den Wegrändern entlang. Deshalb ist es wahrscheinlich dass viele Arten nicht unmittelbar an den Laub- und Mischwäldern gebunden sind, aber vielmehr die gleichen Boden- und/oder Klimaverhältnisse verlangen als diese Wälder. Im Gebiet der Laub- und Mischwälder finden wir für *Nephrotoma* die grösste Artendichte. Viele *Nephrotoma*-Arten kommen auch nur in diesem Gebiet vor. Es gibt aber kaum Arten deren Verbreitungsgebiet vollständig mit dem Gebiet der sommergrünen Laub- und Mischwälder zusammenfällt. In Europa zum Beispiel kommt *submaculosa* Edwards nur im Westen des Laubwaldgebietes vor, *pratensis* (Linnaeus) mehr im Osten und Norden, *lindneri* (Mannheims) im Osten und im Westen, aber kaum im zentralen Gebiet. Diese und viele andere Arten haben sich wohl nach dem Eiszeitalter aus den südlichen Refugien mehr oder weniger weit in das Waldgebiet verbreitet. Ähnliches gilt auch auffallend deutlich für das nearktische Zentrum.

Das Gebiet um dem Baikalsee herum bildet eine Ausnahme. Dort finden wir ein Zentrum mit bis 23 Arten pro Oberfläche von 5 zu 10 Grad ausserhalb

des Gebietes der sommergrünen Laubwälder und Mischwälder. Es ist eines der artenreichsten Gebiete der Welt. Im Gegensatz zu den anderen Zentren, die immer wenigstens 20 für ihr Gebiet endemische Arten kennen, hat dieses Gebiet nur eine einzige derer. Alle anderen dort vorkommenden Arten finden wir - mit oder ohne Disjunktionen - auch in den anderen Zentren oder in ihren benachbarten Gebieten. Dieser Mangel an endemischen Arten gilt für das ganze Gebiet vom Altai-Gebirge bis zum Baikalsee einschliesslich und vom Nordrand der Mongolei bis zum Nordrand des Baikalsees (Karte I). In diesem zentralasiatischen Zentrum finden wir nachfolgende 24 Arten:

1. Verbreitung: Westeuropa - Zentralasien - Ostasien
aculeata (Loew), *cornicina* (Linnaeus), *lamelata* (Riedel), *scalaris* (Meigen), *scurra* (Meigen) und *tenuipes* (Riedel);
2. Verbreitung: Westeuropa - Zentralasien
analisis (Schummel), *crocata* (Linnaeus), *lunulicornis* (Schummel) und *quadristriata* (Schummel);
3. Verbreitung: Osteuropa - Zentralasien
rossica (Riedel);
4. Verbreitung: Zentralasien - Ostasien
erebus Alexander, *hirsuticauda* Alexander, *martynovi* Alexander und *parvirostra* Alexander;
5. Verbreitung: Zentralasien - Nordeurasien
lundbecki (Nielsen) und *ramulifera* Tjeder;
6. Verbreitung: Zentralasien - nach dem Nordosten (Jakutsk, Werchojansk)
rufiventris (Savtshenko) und *sublunulicornis* (Savtshenko);
7. Verbreitung: Zentralasien - Ochotsk und Kamchatka
stejnegeri Alexander;
8. Verbreitung: Ural - Zentralasien - Jakoetsk
stackelbergi (Savtshenko);
9. Verbreitung: Zentralasien - die Mongolei
consimilis (Brunetti) und *ligulata* Alexander;
10. Verbreitung: nur Zentralasien
violovitshi (Savtshenko), (sie ist nach Savtshenko nah verwandt mit *pamirensis* (Enderlein) und *parobliqua* Alexander in der Mongolei und ist deshalb wohl von südlicher Herkunft).

Dieses zentralasiatische Gebiet vom Altai bis zum Baikalsee einschliesslich zeigt sich für *Nephrotoma* als ein Knotenpunkt, wo die Arten von Nord und Süd, von West und Ost zusammenstossen. Es ist ein

Gebiet wo Taiga und Waldsteppen in einander greifen und wo es auch kleinere Gebiete mit Laubwald gibt. Man findet dort hauptsächlich Arten die nur oder auch in der Taiga vorkommen, viel weniger Arten aus den Waldsteppen und nur einzelne Arten aus dem Laubwaldgebiet.

Suschkin (1938), der eingehend die sibirische Vogelwelt studiert hat findet ein ähnliches Knotenpunkt für die Avifauna im Altaigebiet. Savtshenko, der (zusammen mit Violovich und Nortsjuk) die Tipulidenfauna von Tuva (1967) und vom Altai-gebiet (1972) studierte findet dort kaum endemische Arten und hauptsächlich Arten aus einer Reihe von anderen geographischen Gebieten.

Im Gegensatz zu dem holarktischen Gebiet finden wir in den südlichen Regionen kaum Übereinstimmung zwischen der Verbreitung der Vegetationen und der von *Nephrotoma*. Wir kennen Arten aus dem Regenwald, von Savannen und von montanen Wäldern, es gibt aber grössere Teile dieser Vegetationen wo *Nephrotoma* durchaus nicht vorkommt. Konzentrationen von Arten gibt es an einzelnen Stellen in den Gebirgen: um dem Viktoriasee herum, in den Drakensbergen von Südostafrika, in den Gebirgen von Java und am Südbang des Himalajas. Die Arten um dem Viktoriasee herum fliegen über 1000 m und ein Drittel der Arten bis über 3000 m. In den Drakensbergen wurden die meisten Arten zwischen 1000 und 3000 m gefunden. Die Fundorte auf Java liegen meist über 1000 m und auch am Südbang des Himalajas liegen die Fundorten ziemlich hoch. Es gibt aber auch viele Gebirge ohne oder mit kaum *Nephrotoma*-Arten. In den Gebirgen der Philippinen, wo viele Tipuliden bekannt sind, kommen nur zwei *Nephrotoma*-Arten vor. In den Anden von Südamerika, wo viele *Geranomyia*-, *Microtipula*- und *Eumicrotipula*-Arten fliegen sind kaum *Nephrotoma*-Arten bekannt. In den sommergrünen Laubwäldern der Südan- den kommen gar keine Arten vor, auch keine in den kühleren Gebirgswäldern von Südostaustralien und Neuseeland.

Alexander (1956) stellte für Ostafrika fest, dass viele dort vorkommende Arten nur an einem oder an einigen nahzusammengelegenen Bergen gebunden sind. Dieses gilt aber nicht nur für Ostafrika, sondern für die ganze Südhemisphäre. Viele Arten sind dort nur von sehr beschränkten Stellen bekannt, dies im Gegensatz zu andern Tipuliden, die dort oft eine viel ausgedehntere Verbreitung haben. Alexander stellte für die ostafrikanischen

Arten auch fest, dass sie einander sehr nah verwandt sind. Das deutet darauf dass in den warmen tropischen Gebieten für *Nephrotoma* die Berge ebenso wie Inseln sind, wo diese Gattung sich aufrechterhalten kann und durch Isolation leicht Unterarten unter nahverwandten Arten bilden kann. Die Verbreitung von *Nephrotoma* in den Südregionen gibt stark den Eindruck dass das warme tropische Klima für diese Gattung kaum geeignet ist und dass die dort vorkommenden Arten sich nur stellenweise in den Gebirgen aufrechterhalten können.

Zusammenfassend können wir konkludieren dass - obwohl wir *Nephrotoma*-Arten in vielen Landschaften der Welt finden - die Stellen mit grösserer Artendichte darauf deuten, dass es eine Gattung ist die das feuchte gemässigte Klima bevorzugt und in dieser Präferenz übereinstimmt mit den sommergrünen Laubwäldern und den Mischwäldern. Im holarktischen Raum sind fünf Zentren mit über 20 Arten und - das zentralasiatische Zentrum ausgenommen - je mit vielen endemischen Arten. Das zentralasiatische Zentrum, vom Altaigebiet bis zum Baikalsee einschliesslich, ist in diesem Raum das einzige Zentrum ausserhalb des Laub- und Mischwaldgebietes. Es zeigt sich als ein Knotenpunkt wo hauptsächlich Taiga-Arten aber auch Arten aus den Waldsteppen und sogar aus den Laubwäldern von Nord und Süd, Ost und West zusammentreffen. In kälteren, wärmeren und trockneren Gebieten ausserhalb des Laub- und Mischwaldgebietes fällt die Artendichte deutlich bis stark herab. In den tropischen Gebieten der südlichen Hemisphäre finden wir *Nephrotoma* fast nur in den kühleren Wäldern einzelner Gebirge.

DIE VERBREITUNG VON *NEPHROTOMA* IN DEN GEOGRAPHISCHEN REGIONEN

Wir benutzen dieselbe Einteilung in tiergeographischen Regionen wie Oosterbroek & Schuckard (1967) für ihre Artenliste (Karte III). Diese Einteilung ist zusammengestellt nach Holdhaus (1929), Johansen (1955), De Lattin (1967), Franz & Beier (1970) und Delphinado & Hardy (1973). Karte IV gibt auf den Grenzen die Artenanzahl beider Regionen oder Subregionen und umkreist wieviel Arten beide gemeinsam haben. Karte V zeigt für jede Subregion wieviel Prozent der Arten dort endemisch ist.

Die Grenzen der Regionen sind meistens deutlich:

jede Region hat seine eigene *Nephrotoma*-Fauna. Das palaearktische und das nearktische Gebiet haben nur zwei Arten gemeinsam: *flavescens* (Linnaeus) und *lundbecki* (Nielsen). *N. flavescens* - eine palaearktische Art - ist nur einmal in einem Exemplar auf Grönland festgestellt worden. Diese Art ist unbekannt von Island und von den Färöer Inseln und auf Grönland wahrscheinlich später eingeschleppt (Mannheims & Theowald, 1971). *N. lundbecki* hat eine zirkumpolare Verbreitung. Das nearktische und das neotropische Gebiet haben eine Art gemeinsam: *nigrolutea* (Bellardi), die im Süden der U.S.A. und überdies in Mexiko vorkommt. Das orientalische und das australische Gebiet haben drei Arten gemeinsam: *dimidiata* (De Meijere): Java, Neu-Guinea; *javana* (Wiedemann): Java und Buru; *javensis* (Doleschall): mit einer grösseren Verbreitung im orientalischen Gebiet und überdies auf Buru. Das palaearktische und das orientalische Gebiet haben 16 Arten gemeinsam. Es sind meist Arten von Ostchina, die dort ihre Verbreitung über die Grenze hin mehr nach dem Norden oder nach dem Süden haben. Es gibt dort keine scharfe Grenze zwischen beiden Regionen. Die anderen Regionen haben keine gemeinsamen Arten.

Die Grenzen zwischen den meisten Regionen sind für *Nephrotoma* also scharf und deutlich. Es gibt andere Diptereengattungen, mit deutlich weniger scharfen Grenzen, wo es ziemlich viele Arten gibt mit zum Beispiel holarktischer, orientalisches-australischer oder sogar orientalisches-äthiopischer Verbreitung. Die heutigen Regionengrenzen sind wahrscheinlich schon längere Zeit für *Nephrotoma* unüberwindliche Sperren, sodass sich in jeder Region eine eigene *Nephrotoma*-Fauna hat entwickeln können. Es ist unbekannt ob es sich über den Regionengrenzen hin verwandte Arten gibt oder ob es Verwandtschaftsgruppen gibt mit Verbreitung über mehreren Regionen.

Die Grenzen der Subregionen sind oft weniger deutlich, zumal im holarktischen Gebiet. In den südlichen Regionen haben viele Arten eine sehr beschränkte Verbreitung, weshalb dort die Subregionengrenzen auch weniger überschritten werden: die meisten südlichen Subregionen haben 70 - 100% endemische Arten. Ausnahme ist die mexikanische Subregion mit 50% und die indische mit 14% endemische Arten. Die mexikanische Subregion kennt aber nur 4 Arten, wovon eine, *nigrolutea* (Bellardi)

auch im Süden des nearktischen Gebiets und eine andere, *consularis* (Osten-Sacken) über grösseren Teilen von Südamerika vorkommt. Die indische Subregion kennt 14 Arten, es sind meist Arten aus dem chinesischen Gebiet die noch gerade bis im Norden des indischen Gebietes vorkommen.

Im nearktischen Gebiet haben die alleghanische und die sonorische Subregion je ihre eigene *Nephrotoma*-Fauna. Sie haben nur sechs Arten gemeinsam, die alle auch mehr nördlich in dem kanadischen Gebiet vorkommen. Die kalifornische Subregion kennt nur eine Art: *wulpiana* (Bergroth). Diese Art ist bekannt von dem ganzem Gebiet der Rocky Mountains bis in dem Süden der alleghanischen Subregion. Die kanadische Subregion kennt nur eine endemische Art: *excelsior* (Bergroth) in British Columbia. Alle Arten mit grösserer Verbreitung kommen nur oder auch in dem Laubwaldgebiet der alleghanischen Subregion vor. Etwa ein Drittel der Laubwaldarten strahlt von dort mehr oder weniger weit nach dem Norden und/oder nach dem Nordosten in die benachbarten Subregionen aus. Arten, die nur ausserhalb des Laubwaldgebietes vorkommen haben eine sehr beschränkte Verbreitung. Sie kommen vor in dem Süden der alleghanischen Subregion (Florida und Umgebung) oder in der Südhälfte der sonorischen Subregion (Rocky Mountains von etwa Kolorado bis Mexiko einschliesslich). Florida und Umgebung ist heutzutage das Gebiet der subtropischen Nadelwälder. Das Gebiet der Rocky Mountains ist grösserenteils Steppen und Wüste.

Es ist auffallend dass im Gegensatz zu *Nephrotoma* die Gattung *Tipula* hauptsächlich in der kalifornischen und der sonorischen Subregion vorkommt. Mehrere Untergattungen von *Tipula* sind nur vom Westen bekannt, von anderen kommen die meisten Arten im Westen vor. Umweltfaktoren spielen hier sicher eine Rolle. So kommt zum Beispiel - im Gegensatz zu *Nephrotoma* - die Untergattung *Tipula* (*Lunaticipula*) in der ganzen holarktischen Region fast nur in den trockneren und wärmeren Gebieten vor. Es ist sicher dass die Untergattungen von *Tipula* nicht vom gleichen Alter sind. Deshalb sind Unterschiede in Verbreitung mit *Nephrotoma* auch wohl historisch bedingt. Die Gattung *Dolichopeza* hat im nearktischen Gebiet etwa dieselbe Verbreitung wie *Nephrotoma* (Byers, 1961). Es ist, wie *Nephrotoma*, eine Gattung die im holarktischen Gebiet das feuchte gemässigte Klima der Laub- und Mischwälder bevorzugt.

Im Eiszeitalter gab es im Süden des nearktischen Gebietes eine Reihe von Waldrefugien. Nach dem Eiszeitalter hat das Wald sich nach dem feuchteren Nordosten verbreitet. Es ist vorstellbar dass viele *Nephrotoma*- und *Dolichocheza*-Arten sich damals mit dem Wald dorthin verbreitet haben. In diesem Waldgebiet war es möglich sich über ausgedehnte Strecken zu verbreiten. Ausserhalb des Waldgebietes haben eine Anzahl Arten sich in oder in der Nähe von Refugien an sehr beschränkten Stellen aufrechterhalten können.

Von sechs nearktischen Arten sind Unterarten beschrieben. Diese Arten haben immer eine disjunkte Verbreitung: eine Unterart mit ausgedehnter Verbreitung im östlichen Waldgebiet, die andere Unterart mit beschränkter Verbreitung in der sonrischen Subregion. Vielleicht haben beide die letzte Eiszeit in getrennten Refugien verbracht.

Im palaearktischen Raum haben die Subregionen auffallend wenig endemische Arten, viel weniger als in den südlichen, aber auch deutlich weniger als in den nearktischen Subregionen. Die mandchurische Subregion kennt noch 49% endemische Arten. In den anderen Subregionen fällt der Prozentsatz aber stark herab (Karte VI) bis sogar 18% in der europäischen und der sibirischen Subregion. Viele Arten der mediterranen Subregion finden wir auch mehr oder weniger nördlich in der europäischen Subregion, viele Arten der mandchurischen in der sibirischen. Arten aus der turkmenischen Subregion finden wir oft in der europäischen und der sibirischen beide. Letztgenannte Subregionen haben etwa ein Drittel ihrer Arten gemeinsam. Die südlichen Subregionen haben nur wenige Arten gemeinsam: nur 10 Arten und Unterarten sind von mehr als eine ihrer bekannt, hiervon zwei aus alle drei den südlichen Subregionen.

Es kommen im palaearktischen Gebiet Arten mit beschränkter Verbreitung vor, zum Beispiel *helvetica* (Mannheims) nur aus dem Alpengebiet, *spatha* Oosterbroek nur aus Spanien. Viele Arten haben aber eine deutlich ausgedehntere Verbreitung: so kommen *flavescens* (Linnaeus), *flavipalpis* (Meigen) und *submaculosa* Edwards vom mediterranen Gebiet über ganz Westeuropa bis in Südsandinavien vor. Es kommen im palaearktischen Raum aber auch wenigstens 14 Arten vor mit sehr ausgedehnter Verbreitung: Europa bis Ostasien. Einige haben eine deutlich disjunkte Verbreitung, zum Beispiel *dorsalis* (Fabricius), die in Europa und in Ostasien vor-

kommt. Andere kommen fast in dem ganzen Gebiet vor, haben aber in der südhälfte ihres Verbreitungsgebietes mehrere Unterarten wie zum Beispiel *scalaris* (Meigen). Eine Art wie *cornicina* (Linnaeus) kommt ohne Disjunktion vor von Grossbritannien bis Japan einschliesslich und kennt nur eine dunkle Varietät südlich des Kaukasus. Diese 14 Arten stellt Mannheims (1951) in acht Artengruppen und nach Mannheims (1951) und Savtshenko (1973) kennt jede dieser Arten in gewissen Teilen der Palaearktik mehrere ihr ähnliche (verwandte?) Arten. Auf Grund ihrer heutigen Verbreitung und ihrer morphologischen Ähnlichkeit mit anderen Arten müssen wir wohl annehmen dass diese 14 Arten zu den älteren Arten gehören die schon vor den Eiszeiten über der ganzen palaearktischen Region verbreitet waren und während der Eiszeiten durch Isolation in mehreren Refugien verwandte Arten gebildet haben. Die Tatsache dass eine fossile *Nephrotoma* bekannt ist aus dem Oligozän von Aix-en-Provence (Serres, 1829) stimmt mit der Annahme dass es schon im Tertiär *Nephrotoma* im palaearktischen Gebiet gab.

HYPOTHESE FÜR EINE GESCHICHTE VON *NEPHROTOMA*

Es zeigt sich dass *Nephrotoma* ein feuchtes gemäßigtes Klima bevorzugt, wie wir es hauptsächlich im Gebiet der sommergrünen Laubwälder und der Mischwälder der Nordhemisphäre finden. In den tropischen Gebieten kommt diese Gattung nur vereinzelt in den Gebirgen vor.

Diese Gattung ist wahrscheinlich vom fröhertertiärem Alter. Es sind keine mesozoischen Fossilien bekannt, auch keine von vielleicht nahverwandten Gattungen. Es gibt wohl eine fossile *Nephrotoma* aus dem Tertiär (Oligozän) von Südfrankreich und auch die heutige Verbreitung von *Nephrotoma* im palaearktischen Raum weist darauf dass sie dort schon im Tertiär einheimisch war. Auch die sommergrünen Laubwälder stammen vom Fröhertertiär. Nach Firbas (1947) gibt es Anweisungen dass sie ihre Ursprung in Ostt Tibet und Westchina haben und sich von dort über die Holarktik verbreitet haben. Wenn wir annehmen, dass *Nephrotoma* sich ab Fröhertertiär mit dem Laubwald von Ostasien aus über die Welt verbreitet hat, lässt sich die heutige Verbreitung leicht erklären.

Im Alttertiär hat sich der Wald - mit *Nephro-*

toma - über Ostasien nach dem Nordpolargebiet verbreitet. Durch eine fortschreitende Abkühlung ist der Wald später südwärts gedrängt und im Oligozän finden wir ihn - mit *Nephrotoma* - in Mitteleuropa, Mittelasien und im Mitten des nearktischen Gebiets. In dieser Zeit sind in Nordamerika die Rocky Mountains aufgehebt. Im Regenschatten dieses Gebirges entstanden die Steppen und die Westseite bekam eine neue Flora mit unter mehr vielen Nadelbäumen. Der Laubwald - und damit *Nephrotoma* - wurde nach dem Osten des nearktischen Gebiets zurückgedrängt und die *Nephrotoma*-Fauna vom Palaearktik und Nearktik wurden endgültig getrennt. Heute haben beide Regionen eine eigene *Nephrotoma*-Fauna. Während der fortschreitende Abkühlung, die schliesslich in den diluvialen Eiszeiten einen Höhepunkt erreichte, wurde in dem ganzen Holarktisk der Wald - mit *Nephrotoma* - in den südlichen Refugien zurückgedrängt. In diesen isolierten Refugien haben sich neue Arten und Unterarten entwickelt. Nach den Eiszeiten sind ältere und jüngere Arten mit dem Wald zurückgekehrt. In dem nearktischen Gebiet kehrten sie hauptsächlich zurück nach dem feuchteren Nordosten. Im palaearktischen Raum waren es Europa und Ostasien, wo die Umweltsbedingungen für beide am meisten geeignet waren. Die Arten, die heutzutage in dem zentralasiatischen Zentrum vorkommen haben sicher zum Teil die Eiszeiten in dem mongolischen Waldrefugium verbracht. Die dort vorkommenden Taiga-Arten haben die Eiszeiten wahrscheinlich wohl ausserhalb der Waldrefugien verbracht. Schon ab Alttertiär war die Möglichkeit da, dass *Nephrotoma*-Arten sich vom ostpalaearktischen Gebiet nach dem Süden im orientalischen Gebiet verbreiteten. Dort waren die Klima-Verhältnisse aber im allgemeinen ungenügend. Deshalb hat *Nephrotoma* sich dort nur allmählich weiter nach dem Süden verbreiten können und noch gerade Australien erreicht. Die meisten Arten finden wir aber auch heute noch im Norden des orientalischen Gebietes.

Eine Verbreitung in das neotropische Gebiet war erst möglich als Ende Tertiär oder im Eiszeitalter der Wald - mit *Nephrotoma* - die südlichen Teile des nearktischen Gebiets erreichte. In dem neotropischen Gebiet finden wir deshalb viel weniger *Nephrotoma*-Arten als im orientalischen Gebiet.

Die aethiopische Region ist vielleicht durch *Nephrotoma* erst im Eiszeitalter besiedelt. Während der Eiszeiten hat Afrika abwechselnd trockenere und

feuchtere Zeite gekannt. Vielleicht hat *Nephrotoma* damals die Möglichkeit gefunden Afrika einzuwandern, nach heutigem Vorkommen wahrscheinlich in Zeiten dass die ostafrikanischen Gebirge von Egypt nach dem Süden feuchte Gebirgswälder kannten.

Wenn unsere Hypothese recht ist, ist zu erwarten dass von der ostpalaearktischen Region Artengruppen oder Untergattungen mit verhältnismässig vielen plesiomorphen Merkmalen ausstrahlen in die anderen Regionen und dass man in den anderen Regionen endemische Artengruppen findet mit verhältnismässig vielen apomorphen Merkmalen. Weitere Untersuchungen über Verwandtschaften können vielleicht feststellen ob solches wohl oder nicht der Fall ist.

ZUSAMMENFASSUNG

Es stellt sich heraus, dass die meisten *Nephrotoma*-Arten - wie die sommergrünen Laubwälder - ein feuchtes gemässigt Klima bevorzugen. Die Arten der Südhemisphäre haben fast alle eine sehr beschränkte Verbreitung in Gebirgswäldern. Die Arten der Holarktisk haben eine viel ausgedehntere Verbreitung. Wir finden dort Zentren mit vielen Arten in den Gebieten, wo auch der sommergrüne Laubwald einheimisch ist. Eine Ausnahme bildet das artenreiche Zentrum vom Altai bis zum Baikalsee einschliesslich. Dort finden wir viele Arten in einem Gebiet wo Taiga und Waldsteppen in einander greifen. Im Gegensatz zu den anderen Zentren gibt es dort kaum endemische Arten. Das Gebiet zeigt sich als ein Knotenpunkt wo Arten aus Nord und Süd, aus Ost und West einander begegnen.

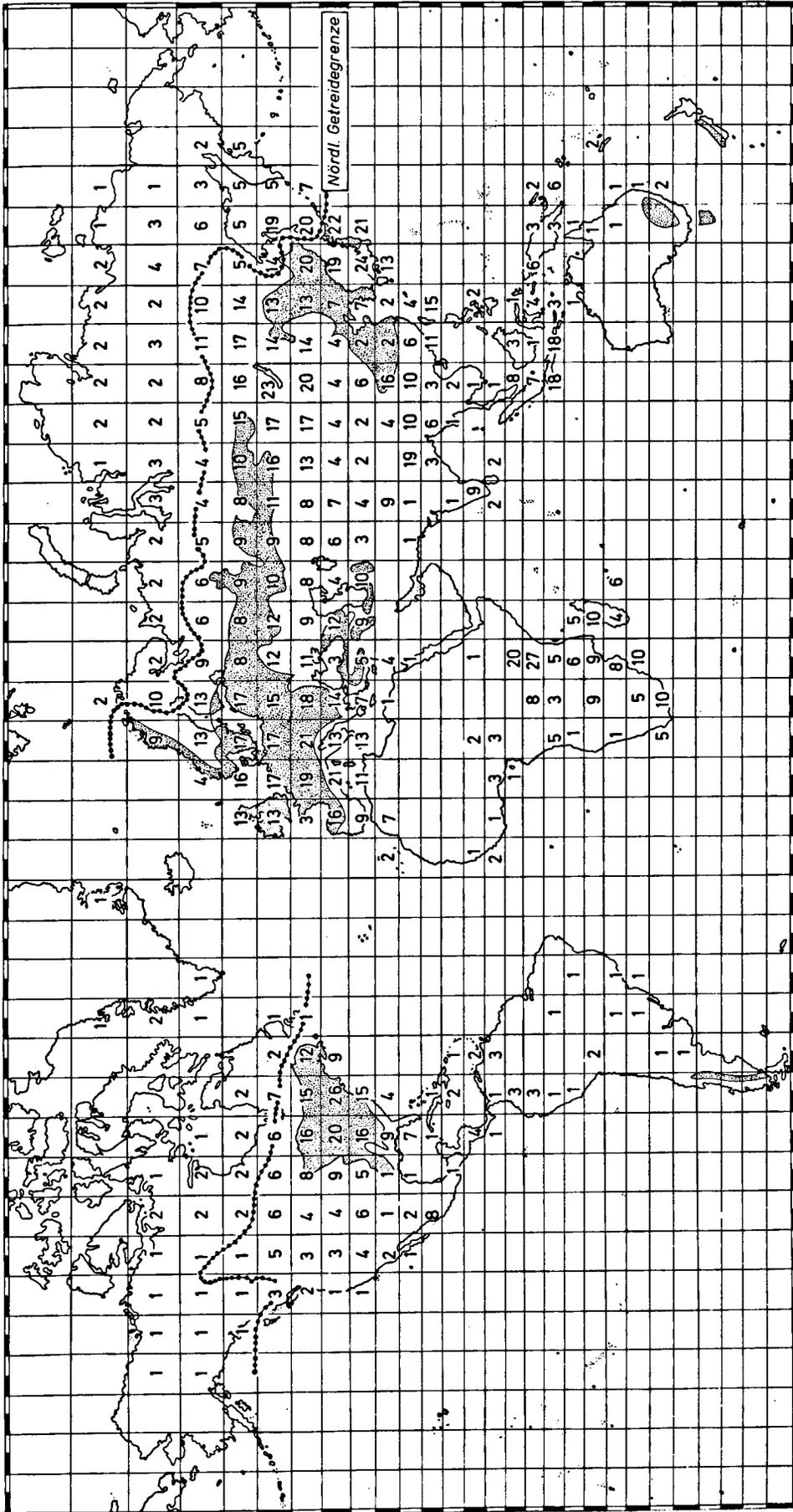
Die heutige Verbreitung von *Nephrotoma* lässt sich leicht erklären, wenn wir annehmen dass diese Gattung sich mit dem Laubwald ab Anfang Tertiär von Ostasien aus über die Welt verbreitet hat.

LITERATUR

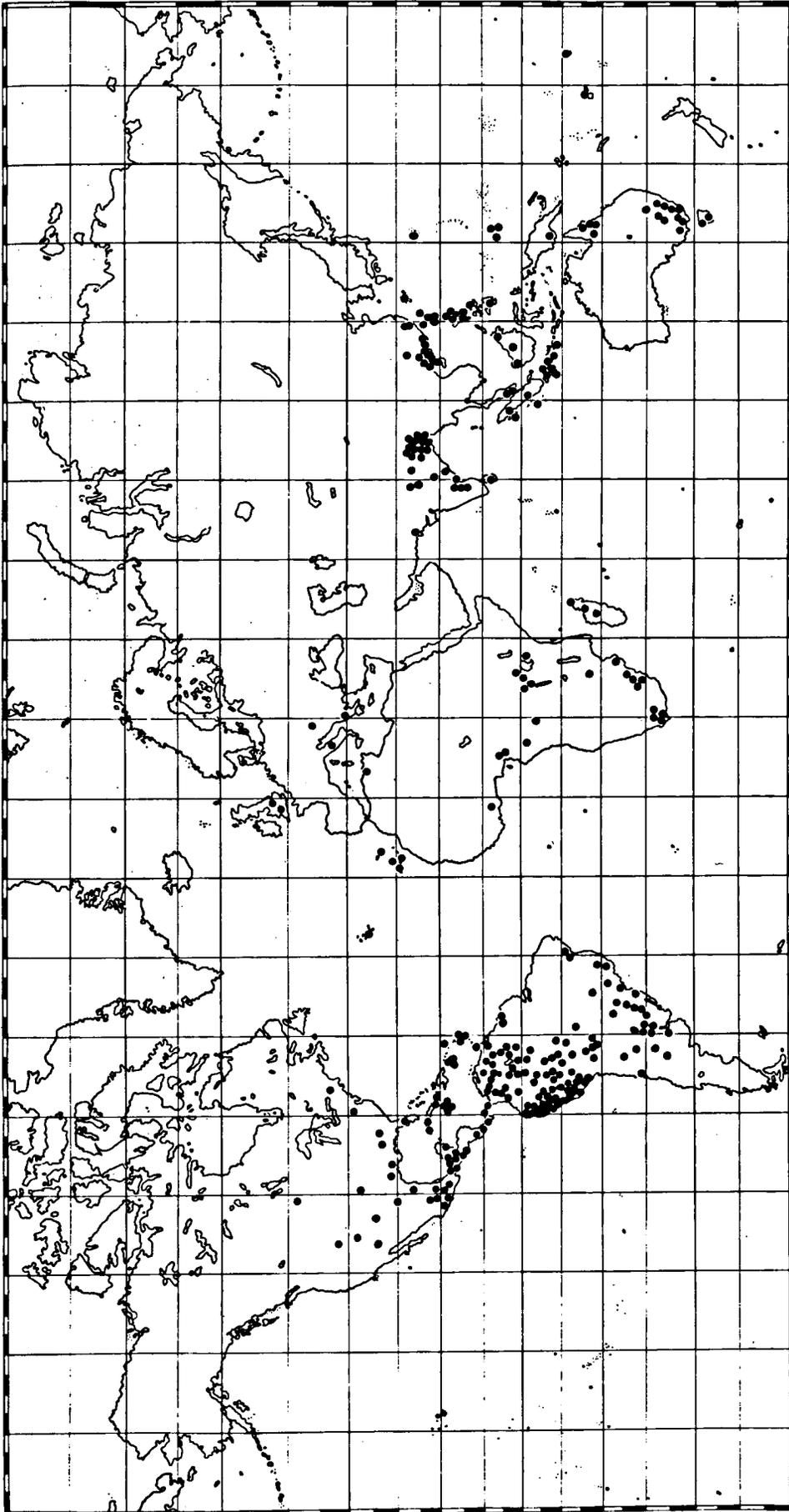
- ALEXANDER, C.P., 1956. Tipulidae. Ruwenzori Exped. 1934-35, 1 (7): 129-380, fig. 1-221.
 BYERS, G.W., 1961. The Crane Fly Genus *Dolichopeza* in North America. Kans. Univ. Sci. Bull., 42 (6): 665-924.
 DELFINADO, M.D. & D.E. HARDY, 1973. A catalog of the Diptera of the Oriental Region, 1: 1-618. Univ. Press, Hawaii, Honolulu.
 FIRBAS, F., 1947. Pflanzengeographie, in: Lehrbuch der Botanik: 570-598. G. Fischer, Jena.
 FRANZ, H. & M. BEIER, 1970. Die Geographische Ver-

- breitung der Insekten. Handb. Zool., Berlin, 4(2) 1/6: 1-139.
- HOLDHAUS, K., 1929. Die geographische Verbreitung der Insekten. Handb. der Ent., 2: 592-1058.
- JOHANSEN, H., 1955. Die Jenissei-Faunenscheide. Zool. Jb., Abt. Syst., 83: 237-247.
- LATTIN, G. DE, 1967. Grundriss der Zoogeographie: 1-170. G. Fischer, Stuttgart.
- MANNHEIMS, B., 1951. Tipulidae. Fliegen Pal. Region, Fam. 15 (167): 1-64, T. 1-7.
- MANNHEIMS, B. & B. THEOWALD, 1971. Die Tipuliden von Grönland. Bonn. zool. Beitr., 22: 332-342.
- OOSTERBROEK, P. & R. SCHUCKARD, 1976. A world check-list of Nephrotoma Meigen (Diptera, Tipulidae). Versl. techn. Gegevens Inst. tax. Zool., Univ. Amsterdam, 9: 1-36 (intern Bericht, erhältlich am: Instituut voor taxonomische Zoölogie, Plantage Middenlaan 53, Amsterdam).
- PIERRE, C., 1926. Diptera, Tipulidae, Tipulinae. Genera Insect., 186: 39-43.
- SAVTSHENKO, E.N. & N.A. VILOVICH, 1967. Review of the crane-flies of the Tuva. Annls zool. Warsz., 25 (4): 317-365.
- SAVTSHENKO, E.N., N.A. VILOVICH & E.P. NARTSHUK, 1972. A Review of Crane-Flies of Altai Mountains. Ent. Obozr., 51 (1): 74-95.
- SAVTSHENKO, E.N., 1973. Nephrotoma, Fauna SSSR, [n.s.] 105: 1-171.
- SERRES, M. DE, 1829. Géognosie des terrains tertiaires: 1-277. Pomathio-Durville, Montpellier.
- SUSCHKIN, P.P., 1938. Die Vögel des Sowjet-Altai und der anschließenden Teile der N.W. Mongolei, 1: 1-316; 2: 1-434, Akad. Nauk. USSR.
- THEOWALD, B., 1957. Die Entwicklungsstadien der Tipuliden. Tijdschr. Ent., 100 (2): 195-308.
- , 1967. Tipulidae, Larven und Puppen, Bestimm. Büch. Bodenfauna Europ., 7: 1-100.
- THEOWALD, B. & B. MANNHEIMS, 1962. Die Arten der Tipula (Vestiplex) excisa-Gruppe in der Paläarkt. Bonn. zool. Beitr., 4 (13): 360-402.

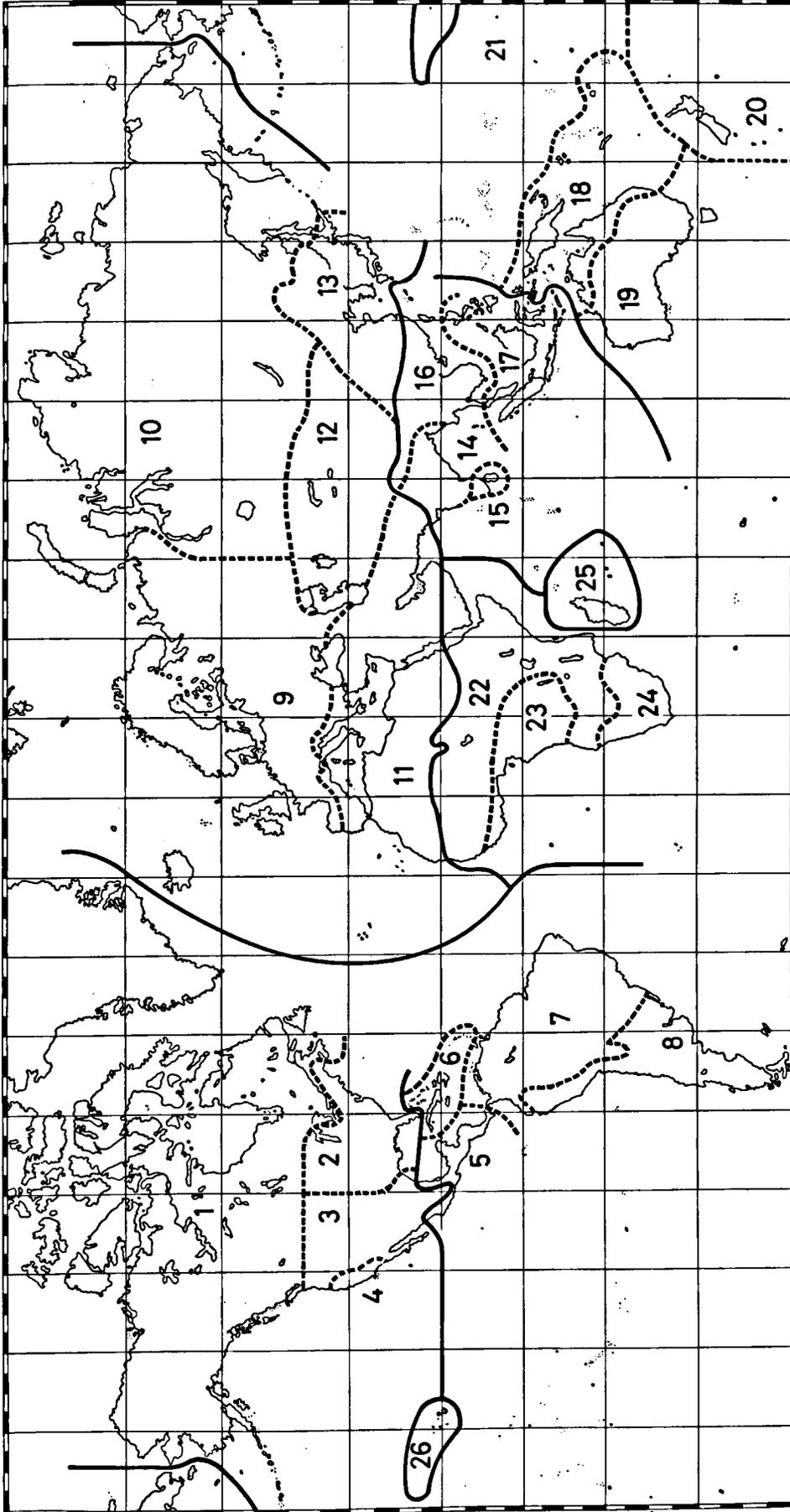
P. OOSTERBROEK, R. SCHUCKARD & B. THEOWALD
 Instituut voor Taxonomische Zoölogie
 Afd. Entomologie
 Universiteit van Amsterdam
 Plantage Middenlaan 64
 Amsterdam - Die Niederlande



Karte I. In Oberflächen von 5 zu 10 Grad ist angegeben wieviel *Nephrotoma*-Arten dort vorkommen. Die Gebiete der sommergrünen Laubwälder sind punktiert.

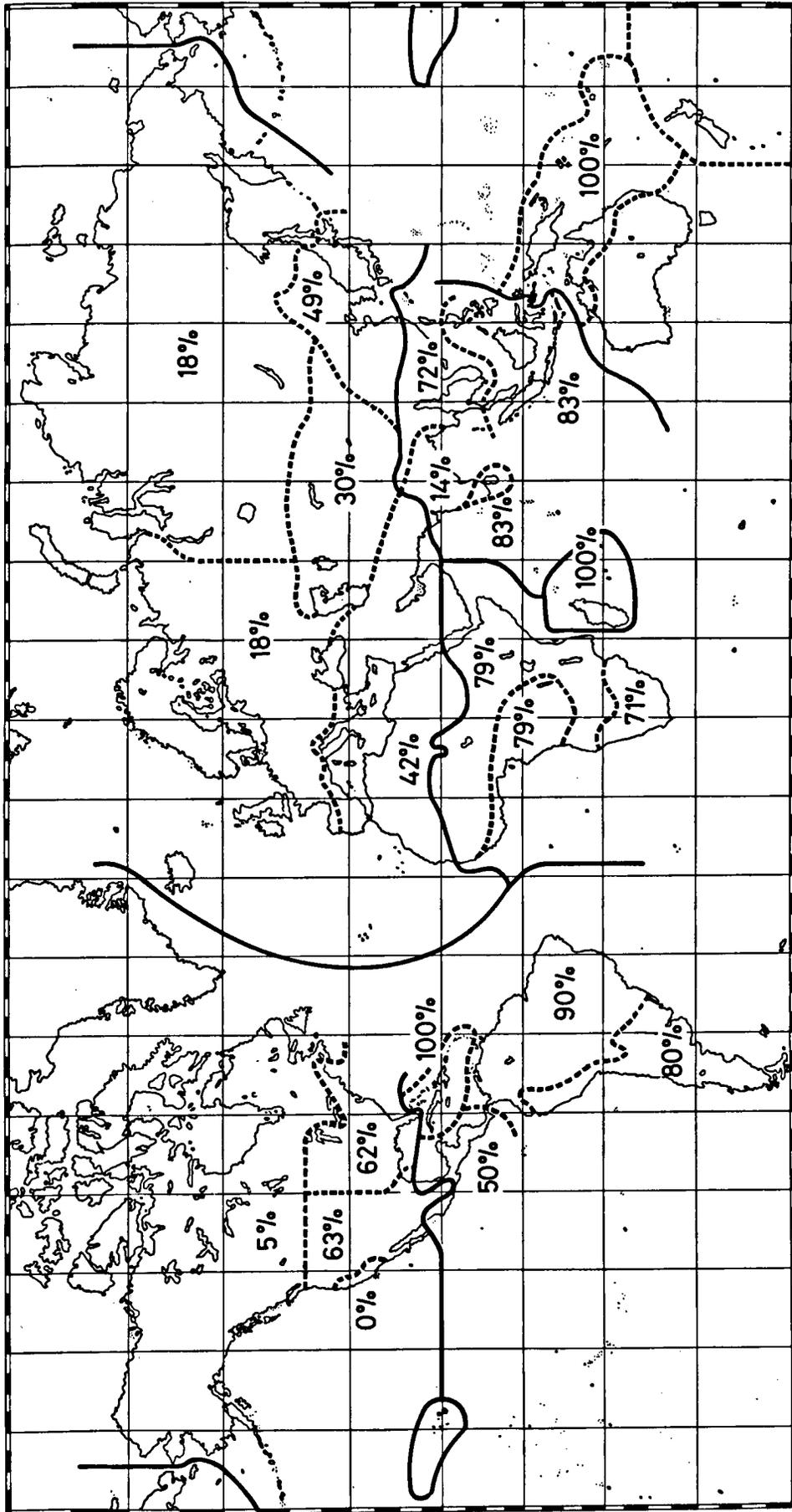


Karte II. Verbreitung der Untergattung *Limonia* (*Geranomyia*): für jede Art ein Punkt im Zentrum des Verbreitungsgebietes.



Karte III. Die tiergeographischen Regionen und Subregionen (nach Oosterbroek & Schuckard, 1976).

NEARKTISCHEN REGION: 1, kanadische; 2, alleghanische; 3, sonorische; 4, kalifornische Subregion. NEOTROPISCHE REGION: 5, mexikanische; 6, andinische; 7, brasilianische; 8, chilenische Subregion. PALAEARKTISCHE REGION: 9, europäische; 10, sibirische; 11, mediterrane; 12, turkmenische; 13, mandchurische Subregion. ORIENTALISCHE REGION: 14, indische; 15, zeylonische; 16, chinesische; 17, malayische Subregion. AUSTRALISCHE REGION: 18, melanesische; 19, australasische; 20, neuseeländische; 21, polynesische Subregion. ÄTHIOPISCHE REGION: 22, ostafrikanische; 23, westafrikanische; 24, madagassische Subregion; 25, hawaiische Subregion; 26, hawaiische Subregion.



Karte V. Der Prozentsatz endemischer *Nephrotoma*-Arten jeder Subregion.