

DIE EPHEMEROPTERENFAUNA EUROPAS AUS ZOOGEOGRAPHISCHER SICHT*

UDO JACOB

Section Biowissenschaften der Karl-Marx-Universität, Bereich Taxonomie/Ökologie
Talstrasse 33, 701 Leipzig, DDR

Die Zusammensetzung der europäischen Ephemeropterenfauna ist das Resultat einer langen erdgeschichtlichen Entwicklung und kann nur unter historischem Aspekt verstanden werden. Die wechselvolle Geschichte Europas seit dem Pliozän, ganz besonders aber in Quartär, prägte unserer Ephemeropterenfauna zwei grundsätzliche Merkmale auf:

- die starke Dezimierung der tertiären Fauna
- einen relativen Reichtum an solchen Taxa im Familien- und Gattungsrang, die nur mit wenigen rezenten Formen in Europa vertreten sind.

Betrifft die Dezimierung mehr oder weniger stark alle Tier- und Pflanzengruppen Europas, so ist das gehäufte Vorkommen artenarmer Familien und Gattungen wohl weniger allgemeingültig.

Das zäsursetzende Ereignis für die gesamte holarktische Fauna und Flora war bekanntlich die Periode der Eisvorstöße während des Pleistozäns. Nehmen wir etwas vereinfacht das etwa 60–70 Millionen Jahre andauernde Tertiär als gleichmäßig tropisch bis subtropisch an, folgten dieser für die meisten Ephemeropteren günstigen Zeit mehrere Eisvorstöße mit korrelierter Klimaverschlechterung. Dazwischen lagen jeweils beträchtlich wärmere Interglaziale, und auch in den 20 000 Jahren postglazialer Geschichte wechselte das Klima laufend, bemerkenswerterweise nicht einmal gleichsinnig. Resultat des ständigen Klimawechsels seit dem Pliozän: Eine Million Jahre Zwangsmigration europäischer Ephemeropteren.

Während der Maximalvereisung waren ganz Nordeuropa und weite Teile Mitteleuropas von einer mächtigen, bis 400 m dicken Eisschicht bedeckt, die sich von Fennoskandien nach Süden schob. Als weitere Zentren der Eisbildung fungierten vor allem die Alpen, der Kaukasus und die Pyrenäen; und schließlich trugen auch die höheren Gebirgszüge der Iberischen-, der Apenninen- und der Balkanhalbinsel sowie die hohen zentralen Mittelgebirge wie Schwarzwald, Böhmerwald und Erzgebirge lokale Gletscher. Die Ränder der beiden mächtigsten Eiskalotten näherten sich während der Maximalvereisung an der engsten Stelle bis auf 270 km, das ganze eisfreie Europa nördlich der Alpen war Tundra und bot höchstens einer Mischfauna alpiner und tundraler Provenienz Lebensmöglichkeit, beispielsweise den *Metretopus*- und den *Sparrea*-Arten, *Ephemerella mucronata* (incl. *kriehhoffi*), *Ameletus inopinatus* und *Arthroplea congener*.

Der weitaus größte Teil der spätertären Ephemeropteren Europas war jedoch wärmebedürftig, und Überlebenschancen für diese Formen während des Pleistozäns boten in Europa nur die Mittelmeerländer und das pontisch-sarmatische Steppengebiet, in Asien Südsibirien. Daß nur relativ wenige Arten diese Refugialgebiete erreichen und dort überdauern konnten, erklärt sich außer den periodischen Eisvorstößen durch die für eine Migration nach Süden äußerst ungünstige West-Ost-Ausrichtung der europäischen Hochgebirge, die somit wirksame Ausbreitungsschranken bildeten. Die Folge war

* Gegenüber dem Originalvortrag leicht geändert, bedingt durch hier nicht reproduzierbare Farabbildungen.

eine starke Dezimierung der Fauna. Deren Ausmaß vermag etwa die Anzahl der rezenten Untergattungen und Arten von *Ephemerella* innerhalb der Holarktis zu demonstrieren. Vergleichbare Verhältnisse während des späten Tertiärs innerhalb der Holarktis vorausgesetzt, verteilen sich die rezenten Vertreter von *Ephemerella* wie folgt:

<i>Nordamerika</i>	<i>Europa</i>	<i>Ostasien</i>
<i>Ephemerella</i> (28)	<i>Ephemerella</i> (6)	<i>Drunella</i> (9)
<i>Drunella</i> (15)	<i>Torleya</i> (1)	<i>Ephemerella</i> (6)
<i>Seratella</i> (13)	<i>Eurylophella</i> (1)	<i>Cincticostella</i> (6)
<i>Eurylophella</i> (11)	8 Arten	<i>Acerella</i> (4)
<i>Caudatella</i> (9)		<i>Critinella</i> (1)
<i>Attenuatella</i> (4)		<i>Torleya</i> (1)
<i>Dannella</i> (2)		27 Arten
<i>Timpanoga</i> (1)		
83 Arten		

Auch die eingangs erwähnte Relation zwischen Familien-, Gattungs- und Artenzahlen dürfte u.a. eine Folge der ständigen Zu- und Abwanderungen während des Quartärs sein, zumal ähnliche Verhältnisse auch bei den Odonaten Europas anzutreffen sind. Folgende Tabelle vermittelt einen Überblick der rezenten Ephemeropterenfamilien und ihrer Gattungen in Europa. Die Zahlen hinter den Gattungen beziehen sich auf die vom Autor angenommenen gültigen, benannten Arten, in Klammer die Artenzahlen in Anlehnung an ILLIES' *Limnofauna europaea*, Stuttgart—Jena, 1967.

Ametropodidae	<i>Ametropus</i>	1	(2)
Metretopodidae	<i>Metretopus</i>	2	(2)
Siphonuridae	<i>Siphonurus</i> (incl. <i>Siphurella</i>)	7	(8)
	<i>Sparrea</i> (= <i>Parameletus</i>)	2	(2)
	<i>Ameletus</i>	1	(2)
	<i>Metreletus</i>	3	(3)
Baetidae	<i>Pseudocentropilum</i>	1	(1)
	<i>Baetis</i>	30	(27)
	<i>Baetopus</i>	2	(2)
	<i>Centropilum</i>	10	(8)
	<i>Cloeon</i>	5	(4)
	<i>Procloeon</i>	2	(4)
Heptageniidae	<i>Epeorus</i>	6	(6)
	<i>Rhithrogena</i>	20	(13)
	<i>Ecdyonurus</i>	24	(23)
	<i>Heptagenia</i>	6	(11)
Arthropleidae	<i>Arthroplea</i>	1	(1)
Isonychiidae	<i>Isonychia</i>	1	(1)
Oligoneuriidae	<i>Oligoneuriella</i>	2	(3)
	<i>Oligoneurisca</i>	1	(1)
Leptophlebiidae	<i>Thraulius</i>	1	(1)
	<i>Choroterpes</i> (incl. <i>Euthraulius</i>)	2	(2)
	<i>Calliarcys</i>	1	(1)
	<i>Leptophlebia</i> (incl. <i>Paraleptophlebia</i>)	9	(9)
	<i>Habrophlebia</i> (incl. <i>Habroleptoides</i>)	11	(11)
Behningiidae	<i>Behningia</i>	1	(2)
Potamanthidae	<i>Potamanthus</i>	1	(1)
Polymitarciidae	<i>Ephoron</i>	2	(2)
Palingeniidae	<i>Palingenia</i>	2	(3)
Ephemeridae	<i>Ephemera</i>	5	(8)
Ephemerellidae	<i>Ephemerella</i> (incl. <i>Chitonophora</i> , <i>Torleya</i> , <i>Eurylophella</i>)	8	(11)
Neophemeridae	<i>Neophemera</i>	1	(1)
Caenidae	<i>Caenis</i>	10	(12)
	<i>Brachycercus</i>	2	(2)
Prosopistomatidae	<i>Prosopistoma</i>	1	(1)

Für Europa zu tilgende Gattungen:

<i>Pseudocloeon</i>	(<i>P. inexpectatum</i> incl. <i>hyalopterum</i> → <i>Baetis</i>)
<i>Cinygma</i>	(<i>C. caucasica</i> → <i>Epeorus</i>)
<i>Centroptiloides</i>	(<i>C. ambigua</i> = nomen nudum)
<i>Caenodes</i>	(<i>C. felsinea</i> → <i>Caenis</i>)

Von den 18 bisher nachgewiesenen Ephemeropterenfamilien sind 14 (!) nur mit höchstens 2 Gattungen vertreten, davon 11 wiederum nur mit höchstens 2 Arten pro Gattung. Das sind die für Europa letzten Überbleibsel der früher sicher viel reichhaltigeren Tertiärfauna, vergleichbar mit den letzten Zinken eines alten Kammes.

Lediglich 4 Ephemeropterenfamilien, die Baetiden, die Leptophlebiiden, die Heptageniiden und die Siphonuriden, sind mit 4 oder mehr Gattungen in Europa vertreten. Mit den Ephemereiden gehören sie gleichzeitig zu den Ephemeropterenfamilien, die mehr als 75% der globalen Eintagsfliegenfauna stellen und insofern noch heute als „erfolgreich“ charakterisiert werden dürfen. Daß „Erfolg“ nicht mit „modern“ korreliert sein muß, zeigen die Leptophlebiiden, die von den genannten Familien den archaischsten Eindruck erwecken. Für ihr hohes phylogenetisches Alter spricht neben dem Fehlen von durchgängigen Synapomorphien auch deren weltweite, hauptsächlich aber tropische Verbreitung.

Daß es auf der anderen Seite augenscheinlich auch sehr junge Taxa unter den europäischen Ephemeropteren gibt, demonstrieren z. B. manche Artengruppen innerhalb von *Ecdyonurus* und um *Baetis vernus*, die jeweils eine ganze Reihe nächstverwandter, schwer abgrenzbarer Formen umfassen.

Nach dieser allgemeinen Charakteristik der europäischen Ephemeropteren nun zu deren Faunenkreiszugehörigkeit. Entscheidend dafür ist nicht nur das gegenwärtige Verbreitungsbild, das rezente Areal, sondern vor allem die Herkunft einer bestimmten Art, in Europa meist mit einem bestimmten Residualmodus während des Pleistozäns korreliert.

Den größten Anteil mit 35% stellen die Arten, die das Pleistozän in den mediterranen Refugien überdauerten und deshalb dem mediterranen Faunenkreis zugeordnet werden. Die Arten stationären Typs sind auch rezent auf die Mediterranäis oder Teile von ihr beschränkt, so beispielsweise *Calliarctus humilis* streng auf die Atlantomediterranäis und *Thraululus bellus* auf die Atlanto- und Adriatomediterranäis. Analog ist *Choroterpes balcanicus* ein stationäres Faunenelement der Pontomediterranäis. Im Gegensatz zu den genannten Beispielen sind die mediterranen Arten expansiven Typs postglazial bis Mitteleuropa vorgestoßen, etwa *Choroterpes picteti* und *Habroleptoides modesta*.

Bemerkenswerterweise sind unter den Leptophlebiiden die Gattungen *Thraululus*, *Choroterpes*, *Calliarctus*, *Habrophlebia* und *Habroleptoides* vollständig oder nahezu vollständig auf den mediterranen Faunenkreis beschränkt (Ausnahmen *Habrophlebia lauta* und *Habroleptoides auberti*). Typisch für diesen Faunenkreis sind ferner die *Oligoneuriella*-Arten, *Centroptilum pennulatum* und *C. forlivense*, *Ephemerella glaucops* und *E. zettana* (incl. *paulae*), *Rhithrogena diaphana* und *Ecdyonurus aurantiacus*, von den Endemiten mediterraner Inseln ganz abgesehen.

Ökologisch sind fast alle Arten des mediterranen Faunenkreises an Rhithralbereiche gebunden. Die Thermophilen unter ihnen bevorzugen entweder das sommerwärmere Hyporhithral, so z. B. *Ecdyonurus aurantiacus*, *Rhithrogena diaphana* und *Choroterpes picteti*, oder sie finden als Epi- und Metarhithrobionten nördlich der Alpen nur lokal geeignete Entwicklungsbedingungen (*Centroptilum pennulatum*).

Mit 24% aller europäischer Eintagsfliegenarten rangiert der sibirische Faunenkreis an zweiter Stelle. Hierbei handelt es sich um postglaziale Ostimmigranten, die den mediterranen Raum höchstens teilweise besiedeln und nördlich der Alpen keilförmig nach Westen vorgestoßen sind. Charakteristisch für diesen Verbreitungstyp ist die Artabnahme von Ost nach West, d. h. von den Flußsystemen der Weichsel über Oder, Elbe, Weser und Rhein bis zur Themse. Als typische sibirische Elemente seien *Ametropus fragilis*, *Behningia ulmeri* (incl. *lestagei*), *Palingenia longicauda* (incl. *sublongicauda*) und *Prosopistoma foliaceum* genannt.

Ein großer Teil der Sibirier weist eine ausgesprochen meridionale Verbreitung auf und ist ökologisch an die planaren, schwebstoffreichen Potamalabschnitte mit hohen Sommertemperaturen gebunden, z. B. *Baetopus wartensis* und *B. balticus*, *Baetis tricolor*, *Centroptilum nanum* und *C. potamonensis*, *Ecdyonurus affinis*, *Palingenia longicauda*, *Isonychia ignota* und *Caenis pseudorivulorum*. Dem-

gegenüber bevorzugen boreale Typen wie *Siphonurus aestivalis*, *Leptophlebia* (*Paraleptophlebia*) *submarginata* und *Habrophlebia lauta* die weniger schnell erwärmbaren Klarwasserbiotope und dringen auch in montane Regionen vor.

Interessanterweise gibt es unter den Vertretern des sibirischen Faunenkreises auch Arten mit einer sogenannten Donau-Rhein-Rhone-Verbreitung in Mitteleuropa, etwa *Palingenia longicauda* und *Neophemera maxima*. Möglicherweise haben diese wenigstens das letzte Glazial auch in der Westmediterraneis überdauert und von dort aus Rhone und Rhein wiederbesiedelt, während die Ostpopulationen gegenwärtig wieder bis zur Donau, der Weichsel und der Oder vorgedrungen sind. Das Fehlen dieser Arten in den Flußsystemen der Elbe und der Weser fände so eine Erklärung.

Den dritten großen Faunenkreis bilden mit 19% diejenigen Arten, deren Entstehungszentrum in den zentraleuropäischen Hochgebirgen, namentlich den Alpen und Karpaten, liegt. Dessen Elemente sind die „südlichen Gletscherrandarten“ im Sinne von THIENEMANN mit einer bemerkenswert strengen Bindung an oligostenotherme Rhithralbereiche. Mit ganz wenigen Ausnahmen (z. B. *Ephemerella major*, *Habroleptoides auberti*) wird der alpine Faunenkreis unter den Ephemeropteren nur durch Baetiden der Gattung *Baetis* und Heptageniiden der Gattungen *Epeorus*, *Rhithrogena* und *Ecdyonurus* (sens. lat.) repräsentiert. Expansive Typen wie *Epeorus sylvicola* (= *assimilis*), *Ephemerella major*, *Baetis alpinus*, *B. melanonyx*, *B. vardarensis* und *B. lutheri* besiedeln auch die zirkumalpin-karpatischen Mittelgebirge, dagegen sind stationäre Typen wie *Epeorus alpicola* streng auf die Alpen bzw. andere Arten wie *Epeorus yougoslavicus* auf die Karpaten beschränkt.

Bemerkenswerterweise langten die pleistozänen Arealverschiebungen nicht aus, um Eintagsfliegen vom Rand der südlichen, alpinen Eiskalotte zu dem der fennoskandischen überwechseln zu lassen; demzufolge weist keine Art alpin-karpatischer Provenienz eine alpintundrale Arealdisjunktion auf. Bemerkenswert insofern, als nämlich einigen Vertretern des folgenden Faunenkreises der Sprung in umgekehrter Richtung gelang.

Dieser tundrale Faunenkreis umfaßt die „nördlichen Gletscherrandarten“ im Sinne von THIENEMANN. 7% der europäischen Ephemeropteren gehören hierzu, darunter Arten mit paläarktischer oder gar holarktischer Verbreitung wie *Sparrea* (= *Parameletus*) *norvegica* und *S. minor*, *Metretopus alter* und *M. borealis* und *Ephemerella notata* (incl. *aurivillii*). Arten mit relativ breiter ökologischer Potenz besiedeln auch heute noch Mitteleuropa, etwa *Arthroplea congener* und *Leptophlebia* (*Paraleptophlebia*) *cincta*; andere wie *Leptophlebia* (*Paraleptophlebia*) *strandii* und *Baetis lapponicus* sind mehr oder weniger streng auf das eigentliche Tundral beschränkt.

Zwei Arten dieses Faunenkreises sind boreo-alpin verbreitet, nämlich *Ameletus inopinatus* und *Ephemerella mucronata* (incl. *kriehoffi*). Neben einem geschlossenen Nordareal besiedeln diese Arten pleistozänbedingte Exklaven in den zentraleuropäischen Mittel- und Hochgebirgen, die *Ephemerella*-Art mit breiterer ökologischer Potenz als *Ameletus*.

Über einen weiteren Faunenkreis, den armenischen, sind wir bislang am unvollständigsten unterrichtet. Entstehungszentren sind der Kaukasus und andere armenisch-persische Hochgebirge. Analog den alpinen Faunenelementen handelt es sich um Rhithralbewohner. 7% der europäischen Ephemeropteren sind diesem Faunenkreis zuzurechnen, hauptsächlich *Baetis*-Arten aus der *rhodani*- und der *pavidus*-Gruppe sowie *Epeorus caucasicus* und *E. znoikoi*, *Rhithrogena*- und *Ecdyonurus*-Arten (sens. lat.).

Die 8% der verbleibenden europäischen Ephemeropteren besiedeln weite Teile der Paläarktis oder gar der Holarktis, etwa *Centroptilum luteolum*, *Baetis fuscatus*, *Baetis rhodani*, *Cloeon dipterum* und *Ephemerella ignita*. In Europa sind diese Arten vom Mittelmeer bis weit nach Norden verbreitet. Sehr wahrscheinlich haben sie das Pleistozän sowohl in allen mediterranen als auch in den östlichen Refugien überdauert und sind postglazial von verschiedener Seite in ihr heutiges Areal eingewandert. Die Zuordnung zu einem bestimmten Faunenkreis ist deshalb nicht mehr möglich.

Abschließend sei betont, daß unsere zoogeographischen Kenntnisse über europäische Ephemeropteren teilweise bedauerndwert lückenhaft sind. Manche Arten kennt man nur von wenigen Fundorten, und infolge unzureichender taxonomischer Bearbeitung ist noch immer eine hohe Verwechslungsrate bzw. Dunkelziffer einzukalkulieren, namentlich bei Heptageniiden, Baetiden und mediterranen Leptophlebiiden. Schließlich ist ein immer größer werdender Teil unserer Fließgewässer durch

Regulierungen und Abwasserbelastung so stark geschädigt, daß Ephemeropteren dort keinerlei Lebenschancen mehr finden. Schon aus letztgenanntem Grunde dürfen wir keine großen Hoffnungen hegen, eines Tages doch noch zu einem weitgehend lückenlosen, gesicherten zoogeographischen Bild der Ephemeropterenfauna Europas zu gelangen.

SUMMARY

The European mayfly fauna from the zoogeographical aspect

The composition of European mayfly fauna is considered as a result of the eventful history of Europe since the late Pliocene. There are the following characteristics:

1. A heavy loss of species in comparison with Eastern Palearctic or Nearctic.
2. A relative abundance of such taxa in families and genera range which contain only few recent species in Europe.

So far 18 families of mayflies are known in Europe, but 14 of them with one or two genera only and 11 with one or two species in the genus. They are regarded as the last relicts of the rich Tertiary fauna. The successful recent mayfly families in Europe are the *Baetidae*, *Heptageniidae*, *Leptophlebiidae*, and *Siphonuridae*, which contain both groups of old age and young species flocks, e. g. particular *Ecdyonurus* groups or the *Baetis vernus* group. The valid species are arranged in faunal groups according to the residual mode during the Pleistocene glaciation and their postglacial origin.

37 per cent of species constitute the Mediterranean group. These species show a distinct ecological binding on more or less temperate rhithral habitats.

24 per cent of species are Siberian elements, which immigrated after the glacial periods from the East. Species with meridional distribution are typical inhabitants of potamal reaches, e. g. *Baetopus balticus* and *B. wartensis*, *Palingenia longicauda*, *Ephoron virgo*, *Heptagenia flava*, and *Caenis pseudorivulorum*, and on the other hand the boreal elements prefer cold clear water habitats and push on to mountain region.

19 per cent form the third great faunal group, which have their centre of origin in the Alps and in the Carpathians. All these species are epi- and metarhithrobiontic, none of the species is alpine, tundraally distributed.

7 per cent of species are tundra elements, some of them with palearctic or holarctic distribution. *Ameletus inopinatus* and *Ephemerella mucronata* show a tundra-alpine disjunction.

7 per cent form the Armenian faunal circle, essentially species of the genera *Epeorus* (*E. caucasicus*, *E. znoikoi*), *Rhithrogena*, *Ecdyonurus* sens. str. and sens. lat., and species of the *Baetis rhodani* group and the *B. pavidus* group.

8 per cent of European mayfly species occur in wide areas of the palearctic region or the holarctic realm without discernible postglacial origin.

DISCUSSION

U. HUMPECH: Im Gegensatz zu Prof. Illies würde ich meinen, dass die Ordnungen mit langer Imaginalphase (*Plecoptera*, *Trichoptera*) eher eine Luftverbreitung erfahren, als solche mit einer kurzen (*Ephemeroptera*). Der Grund für die hohe Endemitenzahl der Trichopteren dürfte also woanders zu suchen sein.

Für den alpinen Bereich werden von Ihnen vorwiegend Baetiden und Ecdyonuriden angegeben, ganz abgesehen von der geringen Kenntnis, die wir über die alpine Ephemeropterenfauna haben,

sind in der Alpen auch andere Familien zu finden z. B. *Leptophlebiidae*, *Caenidae*, *Ephemeridae* etc. Möglicherweise beziehen sich Ihre Angaben vorwiegend auf die Artenzahl. Dazu meine ich jedoch, dass solange es keine Revision der entsprechenden Gattungen gibt, die Vergleiche mir eher spekulativ erscheinen.

U. JACOB: *Heptagenia lateralis* und Verwandte sind hier in die Gattung *Ecdyonurus* einbezogen worden, weil sie die plesiomorphen Formen sind, aus denen sich *Ecdyonurus* s. str. entwickelt hat. Ferner nannte ich auch beispielweise *Leptophlebia (Paraleptophlebia) auberti* und Ephemerelliden als Vertreter des alpinen Faunenkreises. Nicht jede in den Alpen vorkommende Art muss allerdings diesem Faunenkreis angehören, Kriterium ist die Herkunft derselben. Die Angaben beziehen sich auf die Artenzahlen und zwar entsprechend der gegenwärtig bekannten gültigen Arten.