

Paradoxe Verbreitungsbilder von Neuropteroidea (Insecta: Raphidioptera, Neuroptera)

Von Ulrike ASPÖCK und Horst ASPÖCK, Wien

Abstract

Paradoxical distribution patterns of Neuropteroidea (Insecta: Raphidioptera, Neuroptera)

Out of the numerous peculiar and in this respect paradoxical distributional patterns of Neuropteroidea four examples at different taxonomical levels - one order, one family, one genus, and two species - are selected. Hypotheses on the origins and formations of these patterns are discussed.

1. The order Raphidioptera (with about 200 extant species) is confined to arboreal zones of the Holarctic. It is, however, intriguing that the order does not occur in the southern hemisphere and in the northern and eastern parts of North America. Formerly accepted theories assuming an immigration of snake-flies from Asia via the Bering Strait to America are rejected. Some striking similarities between American, African, and Iberian Raphidioptera are now interpreted as an indication of relationship, which dates back to the period before the separation of the continents. Possibly the extant Raphidioptera represent - as living fossils - only that small part of the Mesozoic fauna which had become adapted to a temperate climate, whereas the rich subtropical and tropical Mesozoic Raphidiopteran fauna must have died out.

2. The Neurothidae NAKAHARA (Neuroptera) comprises only 12 known, surprisingly similar species which are assigned to three extremely vicariant genera, *Neurorthis* COSTA (Balkan Peninsula, Apennines Peninsula, Tyrrhenis and Northern Africa), *Nipponneurorthis* NAKAHARA (Japan, Taiwan), and *Austroneurorthis* NAKAHARA (southeastern parts of Australia). This distributional pattern is traced back to a formerly huge Pangean distribution which has been split and reduced in the course of the continental drift. The archaic, aquatic larvae enabled these insects to survive along the fringes of the continents. The Neurothidae are the living fossils of the Neuroptera.

3. The genus *Fibla* NAVÁS (Raphidioptera: Inocelliidae) comprises two subgenera, *Fibla* s. str. with two species occurring in western Mediterranean regions (Iberian Peninsula; Northwestern Africa; Corsica, Sardinia, Sicily) and the monotypic *Reisserella* H. ASPÖCK & U. ASPÖCK endemic to Crete. Why does *Fibla* not occur on the Apennines Peninsula, on the Balkan Peninsula, in Anatolia and on all other islands of the eastern Mediterranean? Our hypotheses are based upon the assumption that *Fibla* was originally widely distributed throughout the northern part of Africa and that it has invaded the Iberian Peninsula via a landbridge probably during the Eocene; at those times Sardinia and Corsica were far more in the west and still parts of the continent. The occurrence of *Fibla* in Sicily may be due to an invasion from Sardinia in the middle Miocene rather than from Africa. The lack of *Fibla* in other parts of Europe may be explained by the competitive occurrence of other inocelliid species.

The assumption of an immigration of a *Fibla* into Crete from the north would need several additional hypotheses and is therefore unlikely. An immigration from Africa seems therefore much more probable. This event could, however, not have been earlier than during the salinity crisis in the late Miocene, if there was really no earlier connection with Africa in the Tertiary. With respect to the archaic character of the Raphidioptera it cannot entirely be ruled out that the recent distribution reflects the remnants of the old Mesozoic fauna.

4. *Libelloides hispanicus* (RAMBUR) (Neuroptera: Ascalaphidae) is confined to the northern Iberian Peninsula and the French parts of the Pyrenees; *Libelloides ustulatus* (EVERSMANN) occurs in the Caucasus, in northeastern parts of Anatolia and northwestern parts of Iran. Conspecificity of the two taxa has been repeatedly discussed. Whether they represent two extremely vicariant subspecies or two genetically already isolated sister species is, however, not the crucial question: There is no convincing approach to an explanation of this peculiar distribution from any hypothesized historical stem species. Parallel evolution is, therefore, offered as a provocative alternative of at least heuristic value.

Key words: Biogeography, distribution, Raphidioptera, Inocelliidae, *Fibla*, Neurothidae, Ascalaphidae, *Libelloides*, *Libelloides hispanicus*, *Libelloides ustulatus*.

Die vorliegende Arbeit ist die für den Druck veränderte Fassung und Zusammenfassung von zwei Kurzvorträgen, die wir anlässlich des Fachgesprächs über "Paradoxe Verbreitungsbilder" am 23. Oktober 1993 am Institut für Zoologie der Universität Innsbruck gehalten haben. Ziel dieses Symposiums war es, Verbreitungsbilder von Organismen, insbesondere von Arthropoden, vorzustellen, deren Zustandekommen nicht ohne weiteres erklärt werden kann und für deren Verständnis daher neue Ansätze gesucht werden müssen.

Das griechische Wort paradox (*παράδοξος*) hat mehrere Bedeutungen, außer "unglaublich, unbegreiflich, unsinnig, widersinnig" heißt es auch "seltsam, sonderbar, auffallend". Genau diese Bedeutung sollte durch den Titel des Symposiums angesprochen werden. Eine weitere Vorgabe bestand in der Forderung nach einer Hypothese für die Genese eines jeden der vorgestellten paradoxen Verbreitungsbilder und dem Bemühen um die Aufdeckung biogeographisch allgemein relevanter kausaler Zusammenhänge, die möglicherweise bisher kaum oder gar nicht Beachtung erfahren haben. Aus der Fülle merkwürdiger und in diesem Sinne also paradoxer Verbreitungsbilder von Neuropteroidea haben wir jene von vier Taxa unterschiedlicher hierarchischer Kategorien - nämlich das einer Ordnung, einer Familie, eines Genus und zweier Arten - herausgegriffen, die nun auch im folgenden vorgestellt und diskutiert werden sollen.

1. Die Ordnung Raphidioptera

Die rezente Verbreitung der Ordnung Raphidioptera (mit insgesamt ca. 200 rezenten Spezies) umfaßt im wesentlichen das Arboreal der Holarktis (Abb. 1); beide Begriffe sind dabei im weitesten Sinn gemeint - das Arboreal bis in die Steppen, die Holarktis bis in ihre südlichsten Grenzgebiete. Das Verbreitungsbild induziert - auch ohne nähere Kenntnis der Gruppe - folgende Fragen:

- Warum fehlt die Ordnung auf der Südhemisphäre?
- Warum fehlt sie im Osten Nordamerikas und
- warum fehlt sie im Norden Nordamerikas, obwohl es in den genannten Gebieten riesige, ökologisch hervorragende arboreale Bereiche gibt?

Wir haben uns diese Fragen wiederholt gestellt (H. ASPÖCK & U. ASPÖCK 1971, U. ASPÖCK 1974, 1975, 1981, H. ASPÖCK 1986, H. ASPÖCK, U. ASPÖCK & RAUSCH 1991), unsere Hypothesen und Zweifel daran haben wir zuletzt in H. ASPÖCK, U. ASPÖCK & RAUSCH (1991), vor allem aber in U. ASPÖCK, H. ASPÖCK & RAUSCH (1992) zusammengefaßt. Unsere zoogeographischen Überlegungen wurden zunächst nachhaltig durch DE LATTIN (1967), vor allem durch sein Konzept der Glazialrefugien geprägt. In diesem Kontext ergeben sich Ausbreitungs- und Wanderhypothesen, die für die pleistozänen Eiszeiten bei Raphidiopteren zweifellos Gültigkeit und große Bedeutung haben. Wanderhypothesen, die frühere Perioden betreffen (z. B. Besiedlung Amerikas über die Beringstraße im Tertiär) müssen jedoch revidiert werden. Das "Refugial- und Ausbreitungs"-Konzept hat auch eine Diktion geprägt, in der nicht nur von der (aktiven) "Besiedlung Amerikas" die Rede ist, sondern auch davon, daß es "der auf der Nordhemisphäre entstandenen Ordnung nicht gelungen ist, den Äquator zu überschreiten". Zweifel an der Richtigkeit der Annahme einer Besiedlung Amerikas via Beringstraße sind uns längst gekommen. Vor allem das Fehlen der Ordnung in den riesigen Wäldern Nordkanadas und Alaskas sind ein gewichtiges Argument. Gewiß waren diese Gebiete während des Pleistozäns zum Großteil vom Eis bedeckt, aber es hätte an den Südrändern reichlich Möglichkeiten eines Überdauerns von Raphidiopteren gegeben, so daß eine Wiederausbreitung problemlos erfolgen hätte können und müssen.

Ähnlichkeiten nearktischer und westeuropäischer Raphidiiden-Arten sind uns früh aufgefallen (U. ASPÖCK 1974, H. ASPÖCK, U. ASPÖCK & RAUSCH 1991), aus paläogeographischen und

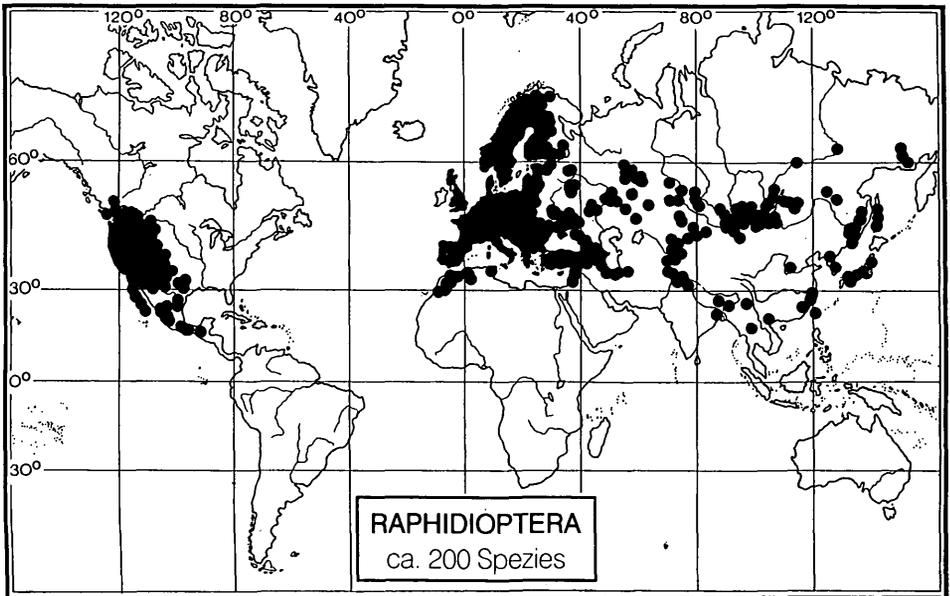


Abb. 1: Verbreitung der Ordnung Raphidioptera auf der Erde (aus H. ASPÖCK, U. ASPÖCK & RAUSCH 1991, ergänzt).

geohistorischen Gründen wagten wir jedoch bisher nicht, diese Taxa miteinander in Beziehung zu bringen und die Ähnlichkeiten im Sinne einer Verwandtschaft zu interpretieren.

Unser neuer Ansatz orientiert sich nun zusätzlich auch an Vikarianz-Konzepten (z. B. NELSON & PLATNICK 1981, WILEY 1987, NOONAN 1988) und der Hypothese, daß die heutige Raphidiopterenfauna noch viel älter ist, als ursprünglich angenommen, mit anderen Worten, daß die beiden rezenten Familien der Ordnung, Inocelliidae und Raphidiidae, wesentlich älter sein müssen, als dies bislang durch Fossilfunde belegt werden kann. Das bedeutet:

- Hypothesen über präglaziale Wanderungen werden durch Vikarianzereignisse relativiert. Konkret: Die Beringstraße war ohne Bedeutung für die Zusammensetzung der rezenten Raphidiopterenfauna Amerikas.
- Die mehrfach geäußerte Meinung, daß seit dem Mesozoikum voneinander getrennt existierende Raphidiopteren viel stärker - etwa auf dem Niveau von Familien - differenziert sein müßten (H. ASPÖCK, U. ASPÖCK & RAUSCH 1991), muß revidiert werden (vgl. WHALLEY 1988).
- Außerhalb des heutigen Verbreitungsareals liegende Fossilfunde, Labrador (CARPENTER 1967) und Brasilien (MARTINS-NETO & VULCANO 1990, OSWALD 1990, NEL, SÉMÉRIA & MARTINS-NETO 1990) stimmen mit den folgenden Überlegungen gut überein, haben sie jedoch nicht bedingt.

Wir gehen davon aus, daß es die Ordnung im Perm gegeben hat, da sichere Fossilnachweise von Neuroptera s. str. (NEW 1989) und Megaloptera (NEW & THEISCHINGER 1993) bekannt sind. Daß die aus dem Perm als Raphidiopteren beschriebenen Fossilien (zumindest die meisten von ihnen) offensichtlich anderen Ordnungen angehören (H. ASPÖCK, U. ASPÖCK & RAUSCH 1991), ist für

unsere Überlegung irrelevant. Wo auf der pangäischen Landmasse die Stammart der Raphidiopteren verbreitet war, wissen wir nicht. Die heutige Beschränkung der Verbreitung auf die Nordkontinente und die Dominanz der Fossilfunde auf der Nordhemisphäre legen die Annahme der Entstehung der Raphidiopteren auf der Nordhemisphäre nahe, sie könnten grundsätzlich aber auch die Folge einer evolutiven Radiation einer Stammart sein, die sich, aus der Südhemisphäre kommend, entfaltet hat. Ausgang für unsere Überlegungen ist, daß vor Beginn der Kontinentaldrift (vgl. BRIGGS 1987), jedenfalls bis zum Beginn des Mesozoikums Raphidiopteren auf der laurasischen Nordhemisphäre und zumindest auf einem Teil der gondwanischen Südhemisphäre, nämlich dem heutigen Südamerika und Afrika existierten. Für ein Vorkommen in anderen Gebieten der pangäischen Landmasse gibt es keine Anhaltspunkte, aber auch keine Gegenargumente. Amerika und Afrika wurden in dieser Periode nicht "besiedelt", sie hatten ihre Fauna und nahmen sie driften mit. Das gilt zunächst vor allem für Südamerika und Afrika, denn die Nordkontinente waren - zumindest was den Osten Nordamerikas und Europa betrifft - länger verbunden. Betrachtet man die pangäische Landmasse (BRIGGS 1987, map 1), ergibt sich für heute getrennte Gebiete von Südwesteuropa, Nordwestafrika, Nordost-Südamerika und dem südlichen Nordamerika ein geschlossenes Gebiet einer Fauna, deren Eigenständigkeit und Einheitlichkeit nicht weniger überzeugend ist als jene der Fauna Zentral- und Ostasiens, zumal von manchen Autoren angenommen wird, daß bis zum Beginn des Mesozoikums keine bedeutenden geographischen oder klimatischen Barrieren existierten, also auch keine großen Gebirgsketten, Wüsten oder Binnenmeere (z. B. NOONAN 1986, p. 81). In scheinbarem oder tatsächlichem (?) Widerspruch dazu steht die Darstellung von Gebirgen (Appalachen, Atlas, Ural), die viel früher schon, nämlich beim Zusammenschluß der pangäischen Landmasse gehoben worden sind (CONKLE 1992). Außer den durch die Bildung des Atlantischen Ozeans einerseits und der Tethys andererseits bedingten, also im Gefolge der Kontinentaldrift entstandenen Disjunktionen haben vermutlich noch andere, bisher zu wenig beachtete Vikarianzereignisse für Raphidiopteren eine Rolle gespielt. Gemeint sind Epikontinentalmeere, nämlich die Turgai-Senke einerseits und das große amerikanische Epikontinentalmeer andererseits. Die Turgai-Senke existierte vom mittleren Jura bis ins Oligozän und trennte Euramerika von Asien (BRIGGS, 1987). Das Epikontinentalmeer in Nordamerika bestand von der mittleren Kreide bis ins Paleozän (BRIGGS l. c.) und zerteilte den Kontinent in Nord-Süd-Richtung. Es gab also über eine lange Periode drei Nordkontinente: nämlich östliches Nordamerika+Europa (Euramerika), westliches Nordamerika und Asien. Manche Autoren (z. B. NOONAN 1986) sprechen allerdings von zwei nördlichen Landmassen, die beiden zuletzt genannten werden als Asiamerika (mit Verbindung über das heutige Sibirien und Alaska) zusammengefaßt.

Interpretieren wir Ähnlichkeiten von spanischen, afrikanischen und amerikanischen Raphidiopteren unter den neuen Gesichtspunkten (über Synapomorphien wird in anderem Zusammenhang und an anderer Stelle argumentiert) ergeben sich folgende Überlegungen: Bei Auflösung der pangäischen Landmasse nahmen die Kontinente ihre Faunen mit, die genannten Ähnlichkeiten zwischen amerikanischen und südwesteuropäischen und nordafrikanischen Raphidiopteren beruhen auf Verwandtschaft, die daher sehr alte Wurzeln hat, viel älter als wir je zu denken wagten. Die Raphidiopteren sind also nicht von Asien nach Amerika gewandert, sondern mit den Kontinenten gedriftet. Ob die Verdriftung via Nordamerika oder via Südamerika oder auf beiden Wegen erfolgte, läßt sich schwer beurteilen. Diese Drifthypothese erscheint im übrigen für Raphidiidae gleichermaßen plausibel, wenn nicht zwingend, wie für Inocelliidae. Rätselhaft bleibt das Aussterben der Ordnung im Osten Nordamerikas, wo es sie in der Kreide gegeben hat (Alloraphidiidae; CARPENTER 1967). Das Epikontinentalmeer ist zwar keine Erklärung für das Aussterben, hat aber offensichtlich eine Wiederbesiedlung aus dem Westen verhindert. Rätselhaft bleibt weiters das Fehlen auf der heutigen Südhemisphäre, wir schließen aber nicht völlig aus, daß es unentdeckte relikte Vorkommen in den Gebirgen Südamerikas

gibt. Das Turgai-Meer, das zweite Epikontinentalmeer der Nordhemisphäre, könnte die Eigenständigkeit der asiatischen Raphidiopterenfauna besiegelt haben.

Die Rolle folgender Faktoren kann noch nicht abgeschätzt werden, war jedoch sicher von erheblicher Bedeutung:

- Die großen Klimaänderungen in Zusammenhang mit der Kontinentaldrift, aber auch danach und
- Gebirgsbildungen und Gebirgsauffaltungen.

Soweit wir aus eigenen Untersuchungen schließen können, brauchen alle rezenten Raphidiopteren einen Kältereiz für die Entwicklung von der Larve zur Puppe (oder - ausnahmsweise - von der Puppe zur Imago). Für zumindest einige Fossilnachweise ist aber gesichert, daß sie aus tropischer Umgebung stammen. Haben sich die rezenten Raphidiopteren aus einer Stammart entwickelt, die bereits kalteabhängig war oder wurde diese Eigenschaft mehrmals unabhängig entwickelt? Wir haben noch vor kurzem (U. ASPÖCK, H. ASPÖCK & RAUSCH 1992) geschrieben, daß wir nicht wissen, welcher Anteil der fossilen Fauna zur heutigen geführt hat. Heute erscheint es uns wahrscheinlich, daß es schon früh im Mesozoikum neben den durch Fossilien belegten, unter tropischen Klimabedingungen lebenden Raphidiopteren auch kalteadaptierte Vertreter gegeben hat. Es ist durchaus möglich, daß das Phänomen der Induktion der Fortsetzung der Entwicklung durch einen Kältereiz als eine besondere Form der Kalteadaptation eine Synapomorphie der rezenten Raphidiopteren ist und daß die tropischen mesozoischen Kamelhalsfliegen (deren Fossilfunde auf eine Blütezeit der Gruppe in dieser Epoche schließen lassen) ausgestorben sind, ohne irgendeine Spur in der rezenten Raphidiopteren-Fauna hinterlassen zu haben. Wenn dies richtig ist, muß man folgern, daß die Vorfahren der rezenten Raphidiopteren Amerikas nichts mit jenen Raphidiopteren zu tun haben können, die im Mesozoikum die tropischen Teile Brasiliens bevölkerten. Diese Überlegung stützt sich unter anderem auf Befunde, die über die Verbreitung von *Pinus* vorliegen (MILLAR & KINLOCH 1991, MILLAR 1993). Das Genus ist seit dem frühen Mesozoikum aus Laurasien bekannt. Ökologische Ansprüche an gemäßigtes Arboreal (daraus resultierende Fluktuationen bei Klimaänderungen), Fossilbefunde und Verbreitungsbilder erscheinen für Raphidiopteren mit ähnlichen ökologischen Ansprüchen - ganz unabhängig von einer möglichen Bindung an *Pinus* - von größter Relevanz.

2. Die Familie Neurorthidae NAKAHARA, 1915 (Neuroptera)

Die Verbreitung der rezent sehr artenarmen Familie Neurorthidae (Abb. 2) umfaßt die Areale dreier geographisch extrem vikarianter Genera. *Neurorthus* COSTA, 1863, ist mit vier Spezies aus dem mediterranen Raum (Balkanhalbinsel, Apenninhalbinsel, Tyrrhenis und Nordafrika) bekannt (H. ASPÖCK, U. ASPÖCK & HÖLZEL 1977, 1980; U. ASPÖCK & H. ASPÖCK 1983, MALICKY 1984), *Nipponneurorthus* NAKAHARA, 1958, in Japan und Taiwan verbreitet, umfaßt sechs Spezies (NAKAHARA 1958, 1966), *Austroneurorthus* NAKAHARA, 1958, ist mit vermutlich zwei Arten auf den Südosten Australiens beschränkt (ESBEN-PETERSEN 1929, NEW 1991). Die Arten aller drei Genera sind einander verblüffend ähnlich, dies gilt für die Larven gleichermaßen wie für die Imagines. Larven und Puppen sind aquatil (ZWICK 1967, MALICKY 1984), das verdient, besonders erwähnt zu werden.

Die Frage nach dem Zustandekommen des ganz offensichtlich relikitären Verbreitungsbildes stellt sich dem Unbefangenen und dem Kenner der Gruppe gleichermaßen und umfaßt zwei Fragenkomplexe:

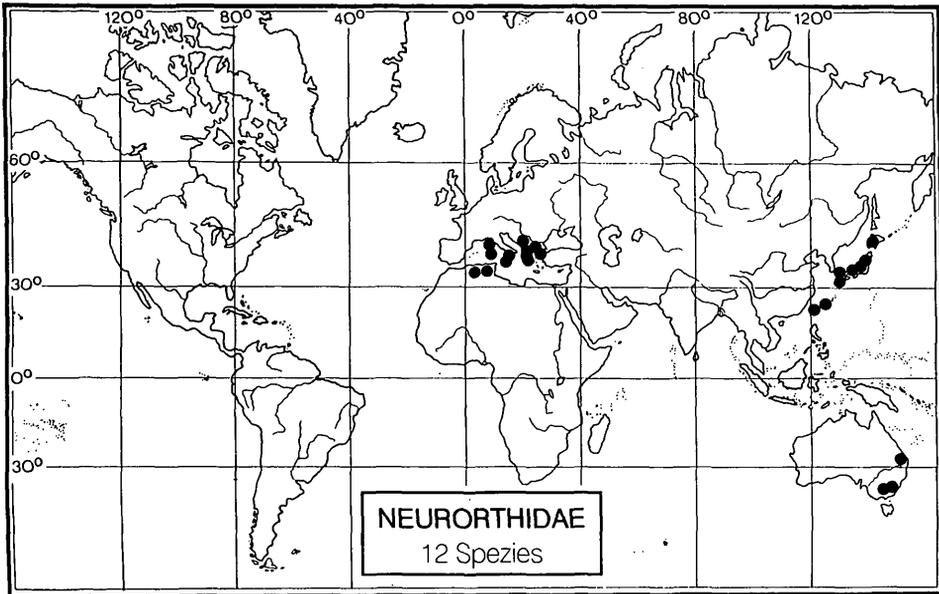


Abb. 2: Verbreitung der Familie Neurorthidae (Neuroptera) auf der Erde.

- Wie sind die Neurorthidae dorthin gekommen, wo sie heute sind?
- Welche Extinktionsereignisse haben die ursprüngliche Verbreitung auf das heutige Ausmaß reduziert?

Überlegungen zur Entstehung der heutigen Verbreitung münden in zwei konträren Denkansätzen:

- Hypothesen von Ausbreitungen in jüngerer oder weiter zurückliegender Vergangenheit stehen
- der Hypothese von Vikarianzereignissen bei einer ursprünglich pangäischen Verbreitung gegenüber.

Im folgenden argumentieren wir gegen die Ausbreitungshypothesen und für die Vikarianzhypothese. Über Zeitpunkt und auch Umfang von Extinktionsereignissen kann dabei allerdings nur spekuliert werden.

Die große Ähnlichkeit der Arten legt zunächst ein junges Alter der Gruppe und ihrer Verbreitung nahe. Eine Ausbreitung in jüngerer Vergangenheit - Besiedlung der West- bzw. der Ostpaläarktis von einem unbekanntem Zentrum aus im Miozän und die Kolonisation von Australien via Asien nach dem Miozän-Kontakt (15 Mio. Jahre) - sind in orographisch reich strukturierten, im Norden zuletzt von pleistozänen Eiszeiten heimgesuchten Gebieten - besonders in Anbetracht der aquatilen Larve - eine unrealistische Annahme. Ausbreitungen zu einem früheren Zeitpunkt waren auf dem laurasiatischen Kontinent durch die Turgai-Senke lange (vom mittleren Jura bis ins Oligozän) unterbrochen. Der australische Kontinent war nach der Trennung von der Antarktis (vor 38 Mio. Jahren) und vor dem Kontakt mit Asien im Miozän zwar keine "einsam im Ozean driftende Arche Noah", wie lange angenommen, sondern eskortiert von (heute asiatischen) Gondwana-Derivaten (Literatur zusammengefaßt in CRANSTON UND NAUMANN 1991). Eine

Kolonisation Australiens durch Neurorthidae über diese hypothetischen Brücken erscheint jedoch höchst unrealistisch.

Die Hypothese einer alten, riesigen pangäischen Verbreitung und deren Zerreißung durch die Kontinentaldrift bietet sich, wenn man erst einmal in der Lage ist, die daraus resultierenden Schlußfolgerungen über das Alter der Neurorthidae zu akzeptieren, hingegen als die plausibelste Lösung an.

Wir gehen also davon aus, daß die Neurorthidae - etwas vereinfachend und salopp formuliert - schon immer dort waren, wo sie heute sind, daß es sich dabei heute aber nur um spärliche Reste einer einstmals großräumigen Verbreitung handelt. Wir halten die heute lebenden Neurorthidae für Nachkommen der pangäischen Fauna, die große Ähnlichkeit der disjunkten Genera bedeutet, daß sie sehr alt, ja, daß sie "lebende Fossilien" sind. Für diese Hypothese lassen sich folgende Argumente anführen und auch Beispiele aus anderen Tiergruppen heranziehen:

Die Urtümlichkeit der Larve (ihr archaischer Kopf) wurde bisher zu wenig beachtet. Sie weist die Neurorthidae aus den Hemerobiiformia, in deren Verband sie bisher gestellt wurden. Die Neurorthidae repräsentieren vielmehr neben den Hemerobiiformia und Myrmeleontiformia eine eigene monophyletische Gruppe (U. ASPÖCK 1992a, 1992b, 1994). Vertreter der Hemerobiiformia (Chrysopidae) und Myrmeleontiformia (Psychopsidae und Nymphidae) sind seit dem mittleren Mesozoikum fossil belegt (NEW 1989), also müssen Neurorthidae zumindest schon in dieser Epoche existiert haben, auch wenn es keine Fossilnachweise aus dem Mesozoikum gibt. Nachweise aus dem baltischen Bernstein (Tertiär, unteres Oligozän) - insgesamt liegen sieben (PICET-BARABAN & HAGEN 1856) bzw. 24 (MACLEOD 1970) Fossilfunde von Adulten vor - sind für unsere Überlegung wegen ihres geringen Alters zwar irrelevant, aber als nördliche Mosaiksteine für die Verbreitung in Zusammenhang mit späterer Extinktion dennoch erwähnenswert.

Auffallend ist, daß Neurorthidae heute nur an den Kontinentalrändern vorkommen. Hier müssen zu allen Zeiten klimatische Bedingungen für das Perennieren klarer Bäche, wie sie die Larve braucht, geherrscht haben. Im Inneren der Kontinente war das offensichtlich nicht gegeben. Aquatische Habitate haben ein Überdauern auch in lebensbedrohlichen Perioden ermöglicht. Daß die Küstennähe dabei eine wesentliche Rolle spielt, erscheint besonders erwähnenswert; das Phänomen tritt auch bei Megaloptera (PENNY 1993) und jedenfalls außerhalb der Insekten auch bei anderen Tiergruppen auf (STARMÜHLNER 1982).

Das Ausmaß der ehemaligen pangäischen Verbreitung vor der Kontinentaldrift kann nicht beurteilt werden. Daß es Laurasien umfaßt hat, ist anzunehmen, welche Gondwanabereiche besiedelt waren, läßt sich hingegen nicht abschätzen. Fest steht aber, daß Extinktionsereignisse, zu welcher Zeit auch immer, eine irreversible Reduktion des Areals (ohne Wiederbesiedlung) bedeuteten. Das scheint auf überflutete Gebiete im Inneren Australiens in frühen Kreidezeiten genauso zutreffen wie für die Auslöschung der nordeuropäischen Bernstein-Neurorthidae. Welche Klimafaktoren durch Aridisierung oder indirekt durch Überflutung aber tatsächlich zum Aussterben der Neurorthidae in weiten Gebieten geführt haben, wissen wir nicht. Die Extinktionsereignisse und das Ausmaß der pangäischen Verbreitung bleiben die großen Unbekannten.

3. Das Genus *Fibla* NAVÁS, 1915 (Raphidioptera, Inocelliidae)

Die Verbreitung der Inocelliiden-Gattung *Fibla* umfaßt einerseits Teile der westmediterranen Region und andererseits die Insel Kreta (Abb. 3). Das westliche Vorkommen wird durch drei Arten des Subgenus *Fibla* s. str. repräsentiert und umfaßt die Iberische Halbinsel (*F. hesperica* NAVÁS, 1915), Korsika, Sardinien und Sizilien (*F. maclachlani* (ALBARDA, 1891)) und

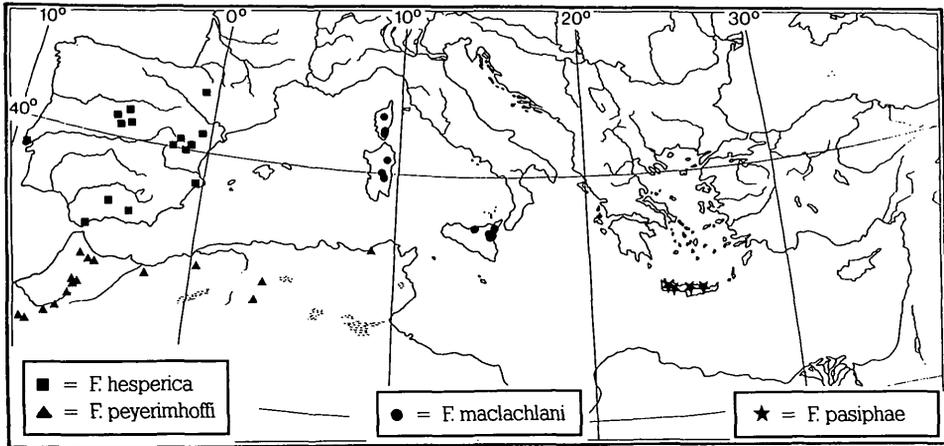


Abb. 3: Verbreitung des Genus *Fibla* NAVÁS (Raphidioptera: Inocelliidae).

Nordwest-Afrika (*F. peyerimhoffi* (NAVÁS, 1919)). Das monotypische Subgenus *Reisserella* H. ASPÖCK & U. ASPÖCK, 1971, mit *F. (R.) pasiphae* (H. ASPÖCK & U. ASPÖCK, 1971) ist ein Endemismus von Kreta (H. ASPÖCK 1990, H. ASPÖCK, u. ASPÖCK & RAUSCH 1991). Dieses Bild drängt folgende Fragen auf:

- Warum fehlt *Fibla* in Italien und auf der Balkan-Halbinsel?
- Wie ist es zu dem isolierten, endemischen Vorkommen auf Kreta gekommen?

Das Fehlen von *Fibla* auf dem europäischen Kontinent - abgesehen von der Iberischen Halbinsel - führt zu der plausiblen Schlußfolgerung, daß die rezenten Vorkommen von *Fibla* auf der Iberischen Halbinsel ebenso wie auf den Inseln des Mittelmeers auf Besiedlungen aus Afrika zurückzuführen sind. Landverbindungen zwischen Europa und Afrika hat es zu verschiedenen Zeiten gegeben, so im frühen Mesozoikum (Trias, früher Jura), also vor etwa 200 Mio. Jahren, weiters - nach einer, das gesamte weitere Mesozoikum und frühe Tertiär hindurch bestehenden, durch die Tethys bedingten Trennung der beiden Kontinente - vermutlich neuerlich im Eozän, vor etwa 40 bis 50 Mio. Jahren (BIJU-DUVAL, DERCOURT & LE PICHON 1976, 1977) und schließlich im späten Miozän, vor etwa 6 Millionen Jahren, als die Meeresverbindung vom Atlantik zum Mittelmeer unterbrochen wurde, was zu der bekannten mediterranen Salinitätskrise und zur weitgehenden Austrocknung des Mittelmeers führte. Zudem bestand im mittleren Miozän (Serravallien), vor ca 15 Mio. Jahren, eine Verbindung der tyrrhenischen Inseln mit Sizilien und von Sizilien nach Nordafria. Von Bedeutung in diesem Zusammenhang ist weiters auch, daß Korsika und Sardinien bis zum späten Alttertiär mit dem südwestlichen Teil des europäischen Kontinents (also etwa im Bereich von Nordostspanien und Südfrankreich) verbunden waren und erst im Oligozän, vor etwa 30 Millionen Jahren, ostwärts in das Meer abgedriftet sind; im späten Oligozän waren sie bereits weit im Meer (RÖGL & STEINGER 1983, 1984, BOCCALETTI et al. 1990).

Diese paläogeographischen Situationen lassen mehrere Möglichkeiten des Zustandekommens des westlichen Areals von *Fibla* zu:

Es ist möglich, daß *Fibla* bereits vor Loslösung von Korsika und Sardinien vom Festland im Südwesten Europas weit verbreitet war. Daraus würde sich ergeben, daß die tyrrhenischen Inseln von vornherein von *Fibla* besiedelt waren, weil sie sie bei ihrer Abdriftung bereits

"mitgenommen" hatten. Sizilien hätte demnach wesentlich später zum Zeitpunkt der oben erwähnten Landverbindung besiedelt werden können.

Eine andere Möglichkeit ist die Besiedlung Siziliens von Nordafrika aus im mittleren Miozän und von da aus jene der tyrrhenischen Inseln über die erwähnte Landbrücke.

Aus systematischen Gründen ist die erste Möglichkeit wahrscheinlicher. Offen bleibt jedoch die Frage, warum die Apenninhalbinsel, zu der es in eben dieser Periode im mittleren Miozän (Serravallien), also vor 15 Mio. Jahren, Landverbindungen von den tyrrhenischen Inseln und überdies weiters über die heutige Adria hinweg von Gargano zur Balkanhalbinsel gab - zumindest heute - die Gattung *Fibla* nicht beherbergt. Und eben diese Frage kann man mutatis mutandis auch für die Balkanhalbinsel stellen. Wir haben dafür nur eine einzige einigermaßen plausible Hypothese anzubieten: Sowohl die gesamte Apenninhalbinsel als auch die gesamte Balkanhalbinsel ist (und war vermutlich immer) von anderen Inocelliiden-Spezies (des Genus *Parainocellia* H. ASPÖCK & U. ASPÖCK, 1968) besiedelt. Diese Inocelliidae sind möglicherweise eine biologisch überlegene Konkurrenz für *Fibla*. In diesem Zusammenhang verdient auch in Erinnerung gebracht zu werden, daß man bisher auf der Erde keine einzige Stelle kennt, auf der mit Sicherheit mehr als eine Inocelliiden-Spezies vorkommt.

Wie ist nun das isolierte Vorkommen auf Kreta zu erklären? In unserer Monographie gingen wir davon aus, daß im mittleren Miozän (vor ca 11,5 Mio. Jahren) vermutlich eine Landbrücke zwischen Nordafrika und Kreta bestand, über die *Fibla* aus dem großen (in jener Periode gewiß noch viel größeren) afrikanischen Verbreitungsareal einwandern konnte. Diese früher angenommene Landverbindung von der Cyrenaika nach Kreta hat es nach dem heutigen Stand des Wissens nicht gegeben. Mehr noch, es gibt - wenn man von der Situation zur Zeit des ausgetrockneten Mittelmeeres zu Ende des Miozäns absieht - keinen sicheren Hinweis für eine frühere Landverbindung von Afrika nach Kreta (RÖGL, mündl. Mitt.).

Im Oberoligozän (vor ca 23 Mio. Jahren) gab es in Form der sogenannten Pindischen Kordillere eine durchgehende Landverbindung vom Pindus über die Westpeloponnes bis nach Kreta und von dort weiter über Rhodos bis Anatolien. Zu dieser Zeit war auch noch das ägäische Festland existent; zwischen diesem und der Pindischen Kordillere erstreckte sich der mesohellenisch-kykladische Trog ebenfalls bis hin zum anatolischen Festland (DERMITZAKIS & PAPANIKOLAOU 1981). Dieser kykladische Trog erlitt im Untermiozän, vor ca 22 Mio. Jahren, eine zunehmende Kontinentalisierung, so daß zu dieser Zeit Kreta möglicherweise nicht nur über die Pindische Kordillere, sondern auch durch die Verlandung des Trogs mit dem nördlichen Festland verbunden war (RÖGL, mündl. Mitt.).

Eine Besiedlung Kretas vom Norden her war daher über große Zeiträume und auf verschiedenen Wegen möglich und hat auch für die Zusammensetzung der rezenten Fauna der Insel natürlich größte Bedeutung gehabt. Eine *Fibla* hätte grundsätzlich im mittleren Miozän von der westlichen Mediterraneis über die Balkanhalbinsel auf den erwähnten Landverbindungen Kreta besiedeln können. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß dies passiert ist, weil damit postuliert werden müßte, daß sich eine *Fibla* über längere Zeiträume hinweg auf der Apenninhalbinsel auf dem Weg zur südlichen Balkanhalbinsel und auf dem ägäischen Festland hätte etablieren müssen. Ganz zurecht stellt sich zugleich die Frage, warum sie dann nicht auch heute dort vorkommt.

Wir sind also heute nach wie vor der Überzeugung, daß Kreta von Afrika aus von einer *Fibla* besiedelt worden ist, und wenn es tatsächlich vor der Salinitätskrise des Mittelmeers eine Landverbindung nicht gegeben hat, dann muß man eben annehmen, daß die Besiedlung doch erst im späten Miozän erfolgt ist. Möglicherweise hat es sich dabei bereits ungefähr um jenen Organismus gehandelt, den wir heute als *Fibla (Reisserella) pasiphae* bezeichnen, und so

gesehen würde es auch nicht überraschen, wenn in isolierten Biotopen der Cyrenaika heute eine *Reisserella* gefunden würde. In Libyen ist die Familie bisher nicht nachgewiesen worden. In diesem Zusammenhang sei auf die mit *Fibla* in wesentlichen Punkten bemerkenswert übereinstimmende Verbreitung von *Libelloides ictericus* (CHARPENTIER) mit seinen Subspezies hingewiesen (H. ASPÖCK, HÖLZEL & U. ASPÖCK 1976); *Libelloides ictericus* kommt auf der Cyrenaika vor, fehlt indes in Kreta. Im übrigen ist diese Art in Nordafrika und Südwesteuropa sowie auf Korsika, Sardinien und Sizilien verbreitet, fehlt jedoch auf der Apenninenhalbinsel.

Wir wollen also nochmals deutlich unsere Meinung zum Ausdruck bringen, daß *Fibla* auf mehreren Wegen von Afrika aus Inseln des Mittelmeers und Teile Europas besiedelt hat. In unserer Monographie haben wir im übrigen die Auffassung vertreten, daß Afrika primär vermutlich frei von Raphidiopteren war und daß der Kontinent irgendwann von Europa aus besiedelt worden sein muß. Wir haben diese Feststellung unter der Annahme getroffen, daß die Evolution der Raphidiopteren ihren Ausgang in dem alten Nordkontinent (Laurasia) genommen hat. Wir haben es für möglich gehalten, daß Afrika schon im frühen Mesozoikum aus dem Norden von Raphidiopteren besiedelt worden ist, wir haben aber auf Grund systematischer Überlegungen die Meinung vertreten, daß eine solche frühe Besiedlung in der rezenten Fauna keine Spuren hinterlassen haben kann. Die problemlose Zuordnung der afrikanischen Raphidiopteren zu den beiden einzigen Familien der Ordnung war Anlaß für die Forderung, daß die rezenten afrikanischen Raphidiopteren späteren, nämlich alltertiären Einwanderungen entstammen. Wie schon im ersten Abschnitt der Arbeit bei der Behandlung der Verbreitung der Ordnung auf der Erde dargelegt, sind wir heute der Meinung, daß die rezenten Raphidiopteren-Faunen auf viel frühere Ereignisse als bisher angenommen zurückzuführen sind. In aller Deutlichkeit: Wir können uns heute durchaus vorstellen, daß die rezenten afrikanischen Raphidiopteren ebenso wie verwandte Genera und Spezies (beider Familien) auf der Iberischen Halbinsel auf eine solche mesozoische Fauna zurückzuführen sind, wenngleich sie nur den äußerst verdünnten kärglichen Rest darstellen können. Die vorne erwähnte Verwandtschaft amerikanischer, westeuropäischer und afrikanischer Raphidiopteren (*Agulla* NAVÁS, 1914, in Nordamerika; *Atlantoraphidia* H. ASPÖCK & U. ASPÖCK, 1968, *Harraphidia* STEINMANN, 1963, *Hispanoraphidia* H. ASPÖCK & U. ASPÖCK, 1968, *Africoraphidia* U. ASPÖCK & H. ASPÖCK, 1969, *Ohmella* H. ASPÖCK & U. ASPÖCK, 1968 in der Westmediterraneis) ist eine gewichtige Unterstützung dieser Vorstellung.

4. *Libelloides hispanicus* (RAMBUR, 1842) und *Libelloides ustulatus* (EVERSMANN, 1850) (Neuroptera: Ascalaphidae)

Der im Norden der Iberischen Halbinsel bis hin zur französischen Seite der Pyrenäen vorkommende *L. hispanicus* und der extrem ähnliche, aus dem Kaukasus, aus dem Iran und aus Anatolien (Abb. 4) bekannte *L. ustulatus* (VAN DER WEELE 1908 und unveröff.) gelten als Schwesterarten; Konspezifität der beiden wurde jedoch nie ganz ausgeschlossen (H. ASPÖCK, U. ASPÖCK & HÖLZEL 1980). Eng verknüpft mit diesem Problem, ja, dieses eigentlich bedingend, ist die enorme Disjunktion der Taxa. Es geht also nicht so sehr um die Frage, ob genetische Isolation zweier einstmals verbundener und heute vikarianter Populationen schon erlangt ist oder noch nicht, die Frage lautet vielmehr:

- Wie ist die Disjunktion zustande gekommen und
- wann könnte sie aufgelöst worden sein?

Die Hypothese einer Extinktion der zentralen Populationen eines ehemals geschlossenen Areals läßt sich nicht begründen. Auch für die Annahme einer Ausbreitung von einem heute nicht mehr besiedelten Gebiet aus in die beiden rezenten Areale gibt es keinerlei Anhaltspunkt. Schließlich

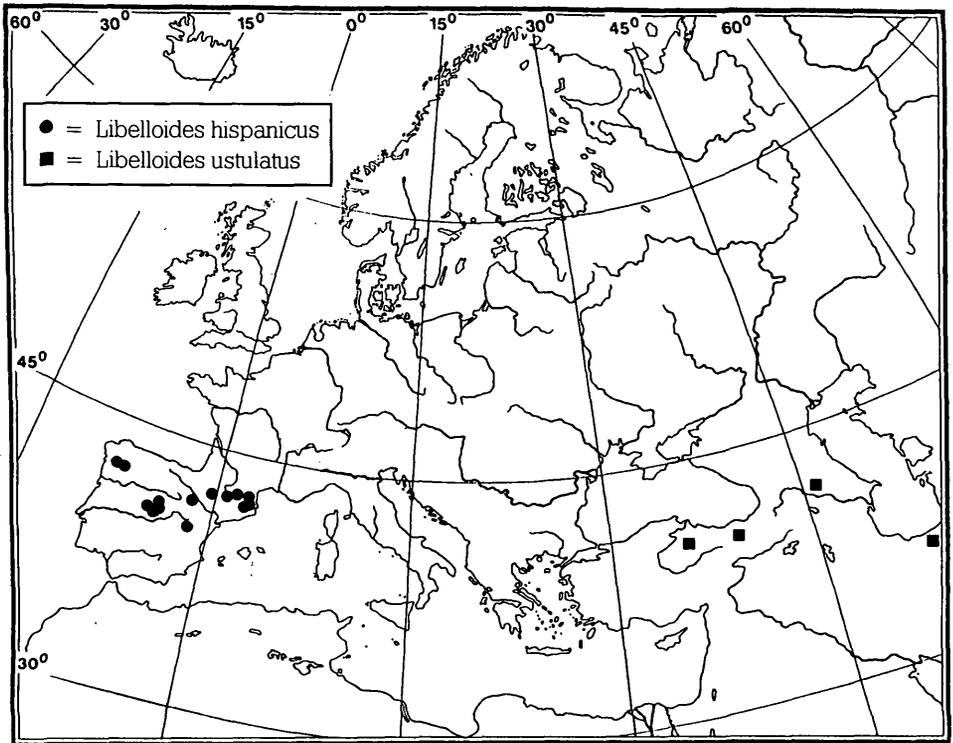


Abb. 4: Verbreitung von *Libelloides hispanicus* (RAMBUR) und *Libelloides ustulatus* (EVERSMANN) (Neuroptera: Ascalaphidae).

ist auch die Annahme, daß die Stammart von *L. hispanicus* und *L. ustulatus* von den nunmehr zwischen beiden siedelnden Arten verdrängt worden sei, durch nichts zu begründen.

Die eidonomische Übereinstimmung der beiden Taxa beruht nicht nur auf Ähnlichkeiten und Übereinstimmungen der Flügelform und des Pigmentierungsmusters der Flügel. Im besonderen ist es eine beiden Taxa eigene Verdichtung des Geädernetzes zwischen Mp2 und Cua im Hinterflügel, die bisher kaum Beachtung gefunden hat. "Synapomorphie" lautet die Diagnose, wenn wir die beiden Phäna als zwei Spezies oder Subspezies im Sinne eines Monophylums betrachten. "Parallellismus" lautet die provokante alternative Hypothese. Parallelismus wird hier sensu stricto als Parallelmutation bzw. Parallelektion an homologen Strukturen im engsten Verwandtschaftsverband verstanden (LINCOLN, BOXSHALL & CLARK 1988, MAYR & ASHLOCK 1991). Die östlichen und westlichen in Isolation geratenen Exponenten einer Stammart haben im genannten Merkmal eine Parallelevolution erfahren, die dazwischenliegenden, durch Vikarianzereignisse ebenfalls isolierten Populationen haben sich unabhängig ebenfalls differenziert. Dazu ist einzuflechten, daß *Libelloides* TJEDER, 1992, etwa 20 nahe verwandte bunte Arten, mit großteils ungeklärten Schwestergruppenverhältnissen umfaßt, die mitteleuropäische, mediterrane, zentral- und ostasiatische Gebiete besiedeln. *L. coccajus* (DENIS et SCHIFFER-MÜLLER, 1775) (Italien, südliches Mitteleuropa bis Pyrenäen) und *L. rhomboideus* (SCHNEIDER, 1845) (Ostmediterraneis) könnten auf Grund der Pigmentierung der Hinterflügel (basaler schwarzer Streifen) als Schwestergruppe von *L. hispanicus* und *L. ustulatus* in Erwägung

gezogen werden. Die zeitliche Zuordnung des Vikarianzereignisses, das die Disjunktion und damit die getrennte bzw. parallele Entwicklung induziert hat, ist allerdings völlig offen.

Zusammenfassung

Aus der Palette ungeklärter Verbreitungsbilder bei Neuropteroidea werden vier Beispiele - je eines auf dem Niveau der Ordnung, der Familie, des Genus und der Spezies - vorgestellt. Hypothesen zur Entstehung dieser Verbreitungsbilder werden angeboten.

1. Die Ordnung Raphidioptera (mit etwa 200 rezenten arborealen Arten) ist holarktisch verbreitet. Paradox erscheint das Fehlen der Ordnung auf der Südhemisphäre sowie im Norden und Osten Nordamerikas. Die früher in Erwägung gezogenen Einwanderungen von Asien über die Beringstraße nach Amerika werden verworfen. Hingegen werden die schon früher wiederholt erwähnten Ähnlichkeiten nordamerikanischer mit auf der Iberischen Halbinsel einerseits und in Nordafrika andererseits verbreiteten Raphidiopteren als Verwandtschaft interpretiert, die auf die Zeit vor der Loslösung Südamerikas von Afrika und Nordamerikas von Europa zurückgeht. Vermutlich sind aber die wärmeadaptierten mesozoischen Raphidiopteren ausgestorben, die rezenten nur der Rest einer an gemäßigte Temperaturen adaptierten mesozoischen Fauna. Das Fehlen der Ordnung im Osten Nordamerikas bleibt ein Rätsel.

2. Die Familie Neurorthidae NAKAHARA (Neuroptera) umfaßt nur 12 bekannte, überraschend ähnliche Arten, die drei extrem vikarianten Genera, *Neurorthus* COSTA (Balkanhalbinsel, Apenninenhalbinsel, Tyrrhenis und Nordafrika), *Nipponeurorthus* NAKAHARA (Japan, Taiwan) und *Austroneurorthus* NAKAHARA (südöstliches Australien), zugeordnet werden. Die Hypothese einer einst riesigen pangäischen Verbreitung und deren Auflösung und Einschränkung im Zuge der Kontinentaldrift wird vorgetragen. Die urtümlichen, aquatilen Larven ermöglichen ein Überleben entlang der Kontinentalränder. Die Neurorthidae sind die lebenden Fossilien der Neuroptera.

3. Das Genus *Fibla* NAVÁS (Raphidioptera: Inocelliidae) umfaßt zwei Subgenera, *Fibla* s. str. mit drei in der Westmediterraneis (Iberische Halbinsel; Nordwestafrika; Korsika, Sardinien und Sizilien) verbreiteten Arten und die monotypische *Reisserella* H. ASPÖCK & U. ASPÖCK mit einer auf Kreta endemischen Art. Warum fehlt *Fibla* auf der Apenninenhalbinsel, in Süd-Europa, in Anatolien und auf allen übrigen Inseln der Ostmediterraneis? Unsere Hypothesen gehen davon aus, daß *Fibla* ursprünglich in Nordafrika weit verbreitet war und vermutlich im Alttertiär im Zuge einer Landverbindung mit der Iberischen Halbinsel nach Europa, in dessen Verband sich auch die tyrrhenischen Inseln befanden, gelangt sein könnte. Eine Besiedlung Siziliens via Tyrrhenische Inseln im mittleren Miozän halten wir aus systematischen Gründen für wahrscheinlicher, als eine via Afrika zu dieser Zeit. Für das Fehlen einer *Fibla* im übrigen Europa könnte Konkurrenz durch andere Inocelliidae im Sinne einer biologischen Überlegenheit verantwortlich sein. Eine Besiedlung Kretas vom Norden her mit einer *Fibla* erfordert mehrere Zusatzhypothesen. Plausibler ist eine Einwanderung aus Afrika, die allerdings erst im Zuge der Salinitätskrise im späten Miozän möglich ist. Da die Raphidiopteren nun einmal lebende Fossilien sind, kann nicht ausgeschlossen werden, daß alle heutigen Vorkommen Reste einer mesozoischen Verbreitung sind.

4. *Libelloides hispanicus* (RAMBUR) (Neuroptera: Ascalaphidae) ist auf der nördlichen Iberischen Halbinsel, einschließlich der französischen Pyrenäen, verbreitet, *Libelloides ustulatus* (EVERSMANN) ist aus dem Kaukasus, aus dem Iran und aus Anatolien bekannt. Konspezifität der nahe verwandten, sehr ähnlichen Taxa wurde immer wieder diskutiert. Ob es sich nun um zwei geographisch vikariante Subspezies oder tatsächlich um genetisch isolierte Schwesterarten

handelt, ist hier nicht so sehr die Frage. Es läßt sich nämlich keine sinnvolle Ausgangssituation einer gemeinsamen Stammart für die Erklärung der rezenten Konstellation rekonstruieren. Die Hypothese einer Parallelevolution wird als provokante Alternative zumindest mit heuristischem Wert zur Diskussion gestellt.

Dank

Wir danken den Herren Dr. Niels P. Kristensen (Zoologisk Museum, Kopenhagen), Friedrich Lauria (Wien) und Dr. Fred Rögl (Naturhistorisches Museum Wien) für fruchtbringende Diskussionen und für wertvolle Literaturhinweise sowie unserem Freund Hubert Rausch (Scheibbs) für die Bereitstellung von Fundpunkten aus seiner Sammlung.

LITERATUR

- ASPÖCK, H. (1986): The Raphidioptera of the world: A review of present knowledge. - In: J. GEPP, H. ASPÖCK & H. HÖLZEL (Eds.): Recent Research in Neuropterology. Proc. 2nd Int. Sympos. Neuropterol. Hamburg, 1984: 15-29. Graz.
- ASPÖCK, H. (1990): The Raphidioptera of Africa: a review of present knowledge (Insecta: Neuropteroidea). - In: M. W. MANSELL & H. ASPÖCK (Eds.): Advances in Neuropterology. Proc. 3rd Int. Sympos. Neuropterol. Berg en Dal, Kruger National Park (R. S. A.), 1988: 47-61. Pretoria.
- ASPÖCK, H. & U. ASPÖCK (1971): Raphidioptera (Kamelhalsfliegen). - Handb. Zool., Berl. 4 (2), 25: 1-50.
- ASPÖCK, H., U. ASPÖCK & H. HÖLZEL (1977): *Neurorthis apatelioides* n. sp. - eine verkannte europäische Neurothiden-Species (Neuroptera-Planipennia). - Ent. Z. (Stuttgart) 87: 53-57.
- ASPÖCK, H., U. ASPÖCK & H. HÖLZEL (unter Mitarbeit von H. RAUSCH) (1980): Die Neuropteren Europas. Eine zusammenfassende Darstellung der Systematik, Ökologie und Chorologie der Neuropteroidea (Megaoptera, Raphidioptera, Planipennia) Europas. - 2 Bde.: 495pp.; 355pp., Goecke und Evers, Krefeld.
- ASPÖCK, H., U. ASPÖCK & H. RAUSCH (1991): Die Raphidiopteren der Erde. Eine monographische Darstellung der Systematik, Taxonomie, Biologie, Ökologie und Chorologie der rezenten Raphidiopteren der Erde, mit einer zusammenfassenden Übersicht der fossilen Raphidiopteren (Insecta: Neuropteroidea). 2 Bde.: 730pp.; 550pp., Goecke und Evers, Krefeld.
- ASPÖCK, H., H. HÖLZEL & U. ASPÖCK (1976): Taxonomie und Chorologie von *Libelloides ictericus* (Charpentier) s. l. (Neuroptera, Planipennia, Ascalaphidae) - ein Beitrag zur Biogeographie des westlichen Mitteleuropas. - Z. ArbGem. Öst. Ent. 28: 17-32.
- ASPÖCK, U. (1974): Die Raphidiopteren der Nearktis (Insecta, Neuropteroidea). - Diss. Univ. Wien 1974, 238pp.; 285pp.
- ASPÖCK, U. (1975): The present state of knowledge on the Raphidioptera of America (Insecta, Neuropteroidea). - Polskie Pismo ent. 45: 537-546.
- ASPÖCK, U. (1981): Die Raphidiopteren der Erde - eine zoogeographische Analyse (Insecta: Neuropteroidea). - Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 3: 171-173.
- ASPÖCK, U. (1992a): Crucial points in the phylogeny of the Neuroptera (Insecta). - In: M. CANARD, H. ASPÖCK & M. W. MANSELL (Eds.): Current Research in Neuropterology. Proc. 4th Int. Sympos. Neuropterol. Bagnères-de-Luchon, France, 1991: 63-73. Toulouse.
- ASPÖCK, U. (1992b): The systematic position of the Neurothidae (Neuroptera). - Proc. XIX. Int. Congr. Entomology, Beijing, China, 1992. Abstracts: 65.
- ASPÖCK, U. (1994): Geklärtes und Ungeklärtes im System der Neuroptera (Planipennia) (Insecta: Holometabola). - Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 8: im Druck.
- ASPÖCK, U. & H. ASPÖCK (1983): Über das Vorkommen von *Neurorthis* COSTA in Nordafrika (Neuropteroidea, Planipennia, Neurothidae). - Nachrbl. Bayer. Ent. 32: 48-51.
- ASPÖCK, U., H. ASPÖCK & H. RAUSCH (1992): Rezenten Südgrenzen der Ordnung Raphidioptera in Amerika (Insecta: Neuropteroidea). - Entomol. Gener. 17: 169-184.
- BIJU-DUVAL, B., J. DERCOURT & X. LE PICHON (1976): La genèse de la Méditerranée. - La Recherche 7 (71): 811-822.
- BIJU-DUVAL, B., J. DERCOURT & X. LE PICHON (1977): From the Tethys ocean to the Mediterranean Seas: A plate tectonic model of the evolution of the Western Alpine System. - In: B. BIJU-DUVAL & L. MONTAUDERT (Eds.): International Symposium on the structural history of the Mediterranean basins. Split (Yugoslavia): 143-164. Editions Technip, Paris.

- BOCCALETTI, M., R. NICOLICH & L. TORTORICI (1990): New data and hypothesis on the development of the Tyrrhenian basin.- In: BOCCALETTI, M. & G. MORATTI (Eds.): Neogene Palaeogeography of the Perityrrhenian Area. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 77: 15-40.
- BRIGGS, J. C. (1987): Biogeography and plate tectonics. - In: Developments in Palaeontology and Stratigraphy, 10: 1-204. Elsevier, Amsterdam.
- CARPENTER, F. M. (1967): Cretaceous insects from Labrador. 2. A new family of snake-flies (Neuroptera: Allographidiidae). - Psyche, Camb. 74: 270-275.
- CONKLE, M. T. (1992): Genetic diversity - seeing the forest through the trees. - New Forests 6: 5-22.
- CRANSTON, P. S. & I. D. NAUMANN (1991): Biogeography. - In: I. D. Naumann & al (Eds.): The Insects of Australia. A textbook for students and research workers; vol. 1: 180-197; Melbourne University press.
- DERMITZAKIS, M. D. & D. J. PAPANIKOLAOU (1981): Paleogeography and geodynamics of the Aegean region during the Neogene. -In: A. MACROPOULOU-DIACANTONI, E. GEORGIADES-DIKEOULIA & G. STOURNARAS (Eds.): Proc. Vllth Int. Congr. Mediterranean Neogene. Athens, Sept. 27-Oct. 2, 1979. - Ann. Géol. Pays Hellén., Hors Série, 4: 245-266.
- ESBEN-PETERSEN, P. (1929): Australian Neuroptera. VI. - Queensland Naturalist 7: 31-35.
- LATTIN, G. DE (1967): Grundriß der Zoogeographie. - 602pp., G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- LINCOLN, R. J., G. A. BOXSHALL & P. F. CLARK (1982): A dictionary of ecology, evolution and systematics. - 198pp., Cambridge University Press, Cambridge.
- MACLEOD, E. G. (1970): The Neuroptera of the Baltic amber. I. Ascalaphidae, Nymphidae, and Psychopsidae. - Psyche, Camb. 77: 147-180.
- MALICKY, H. (1984): Ein Beitrag zur Autökologie und Bionomie der Netzflüglergattung *Neurorthus* (Insecta, Neuroptera, Neurorthidae). - Arch. Hydrobiol. 101: 231-246.
- MARTINS-NETO, R. G. & M. A. VULCANO (1990): Primeiro Registro de Raphidioptera (Neuropteroidea) na Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. - Revta bras. Ent. 34: 241-249.
- MAYR, E. & P. D. ASHLOCK (1991): Principles of systematic zoology. - 2nd ed. - 475pp., McGraw-Hill, Inc., New York.
- MILLAR, C. I. (1993): Impact of the Eocene on the evolution of pinus L. - Ann. Missouri Bot. Gard. 80: 471-498.
- MILLAR, C. I. & B. B. KINLOCH (1991): Taxonomy, phylogeny, and coevolution of pines and their stem rusts. - In: Y. HIRATSUKA, J. SAMOIL, P. BLENIS, P. CRANE & B. LAISHLEY (Eds.): Rusts of Pines. Proc. IUFRO Rusts of Pine Working Party Conference Sep. 18-22. 1989, Banff, Alberta, Canada. Forestry Canada, Edmonton, Alberta. Inf. Rep., 1-38.
- NAKAHARA, W. (1958): The Neurorthinae, a new subfamily of the Sisyridae (Neuroptera). - Mushi 32: 19-32.
- NAKAHARA, W. (1966): Hemerobiidae, Sisyridae and Osmylidae of Formosa and Ryukyu Islands (Neuroptera). - Kontyû 34: 193-207.
- NEL, A., Y. SÉMÉRIA & R. G. MARTINS-NETO (1990): Un Raphidioptera fossile du Crétacé inférieur du Brésil (Neuropteroidea). - Neuroptera International 6: 27-37.
- NELSON, G., & N. PLATNICK (1981): Systematics and biogeography. Cladistics and vicariance. - 567pp; Columbia University Press, New York.
- NEW, T. R. (1989): Planipennia (Lacewings). - Handb. Zool. 4(30): 1-132. Walter de Gruyter, Berlin.
- NEW, T. R. (1991): Neuroptera (Lacewings). - In: I. D. NAUMANN & al. (Eds.): The Insects of Australia - A textbook for students and research workers, vol. 1: 525-542; Melbourne University press.
- NEW, T. R. & G. THEISCHINGER (1993): Megaloptera (Alderflies, Dobsonflies). - Hand. Zool. 4(33): 1-97. Walter de Gruyter, Berlin.
- NOONAN, G. R. (1986): Distribution of insects in the Northern Hemisphere: continental drift and epicontinental seas. - Bull. Entomol. Soc. Am. 31: 80-84.
- NOONAN, G. R. (1988): Biogeography of North American and Mexican insects, and a critique of vicariance biogeography. - Syst. Zool. 37: 366-384.
- OSWALD, J. D. (1990): 8. Raphidioptera. - In: GRIMALDI, D. A. (ed): Insects from the Santana formation, Lower Cretaceous, of Brazil. - Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 195: 154-163.
- PICTET-BARABAN, F.J. & H. HAGEN (1856): Die im Bernstein befindlichen Neuropteren der Vorwelt. In: G. C. Berendt: Die im Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt. Zweiter Band, II. Abteilung 41-121. Berlin, Nicolaische Buchhandlung.
- PENNY, N. D. (1993): The phylogenetic position of *Chloroniella peringueyi* (Megaloptera: Corydalidae) and its zoogeographic significance. - Ent. News 104: 17-30.
- RÖGL, F. & F. F. STEININGER (1983): Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys. Die neogene Paläogeographie und Palinspastik des zirkum-mediterranen Raumes. - Annln naturh. Mus. Wien 85/A: 135-163.
- RÖGL, F. & F. F. STEININGER (1984): Neogene Paratethys, Mediterranean and Indo-pacific seaways. Implications for the paleobiogeography of marine and terrestrial biotas. - In: P. BRENCHLY (Ed.): Fossils and climate: 171-200. John Wiley & Sons Ltd.

- STARMÜHLNER, F. (1982): Auf der Suche nach "lebenden Fossilien". - Zool. Garten N. F. (Jena) 52: 152-160.
- VAN DER WEELE, H. W. (1908): Ascalaphiden monographisch bearbeitet. - Colln. zool. Selys Longchamps 8: 326 pp. Hayez Bruxelles.
- WHALLEY, P. (1988): Insect evolution during the extinction of the Dinosauria. - Entomol. Gener. 13: 119-124.
- WILEY, E. O. (1987): Methods in vicariance biogeography. - In: P. HOVENCAMP, (Ed.): Systematics and Evolution: a matter of diversity, 283-306. - Utrecht University Press; Utrecht.
- ZWICK, P. (1967): Beschreibung der aquatischen Larve von *Neurorthus fallax* (RAMBUR) und Errichtung einer neuen Planipennierfamilie Neurorthidae fam. nov. - Gewässer und Abwässer 44/45: 65-86.

Anschrift der Autoren:

Dr. Ulrike ASPÖCK,
2. Zoologische Abteilung,
Naturhistorisches Museum Wien,
Burgring 7, A-1014 WIEN;

Univ.-Prof. Dr. Horst ASPÖCK,
Abteilung Medizinische Parasitologie,
Klinisches Institut für Hygiene,
Universität Wien, Kinderspitalgasse 15,
A-1095 WIEN; Österreich (Austria).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen](#)

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [46](#)

Autor(en)/Author(s): Aspöck Ulrike, Aspöck Horst

Artikel/Article: [Paradoxe Verbreitungsbilder von Neuropteroidea \(Insecta: Raphidioptera, Neuroptera\). 30-44](#)