



Det här verket har digitaliserats vid Göteborgs universitetsbibliotek och är fritt att använda. Alla tryckta texter är OCR-tolkade till maskinläsbar text. Det betyder att du kan söka och kopiera texten från dokumentet. Vissa äldre dokument med dåligt tryck kan vara svåra att OCR-tolka korrekt vilket medför att den OCR-tolkade texten kan innehålla fel och därför bör man visuellt jämföra med verkets bilder för att avgöra vad som är riktigt.

This work has been digitized at Gothenburg University Library and is free to use. All printed texts have been OCR-processed and converted to machine readable text. This means that you can search and copy text from the document. Some early printed books are hard to OCR-process correctly and the text may contain errors, so one should always visually compare it with the images to determine what is correct.



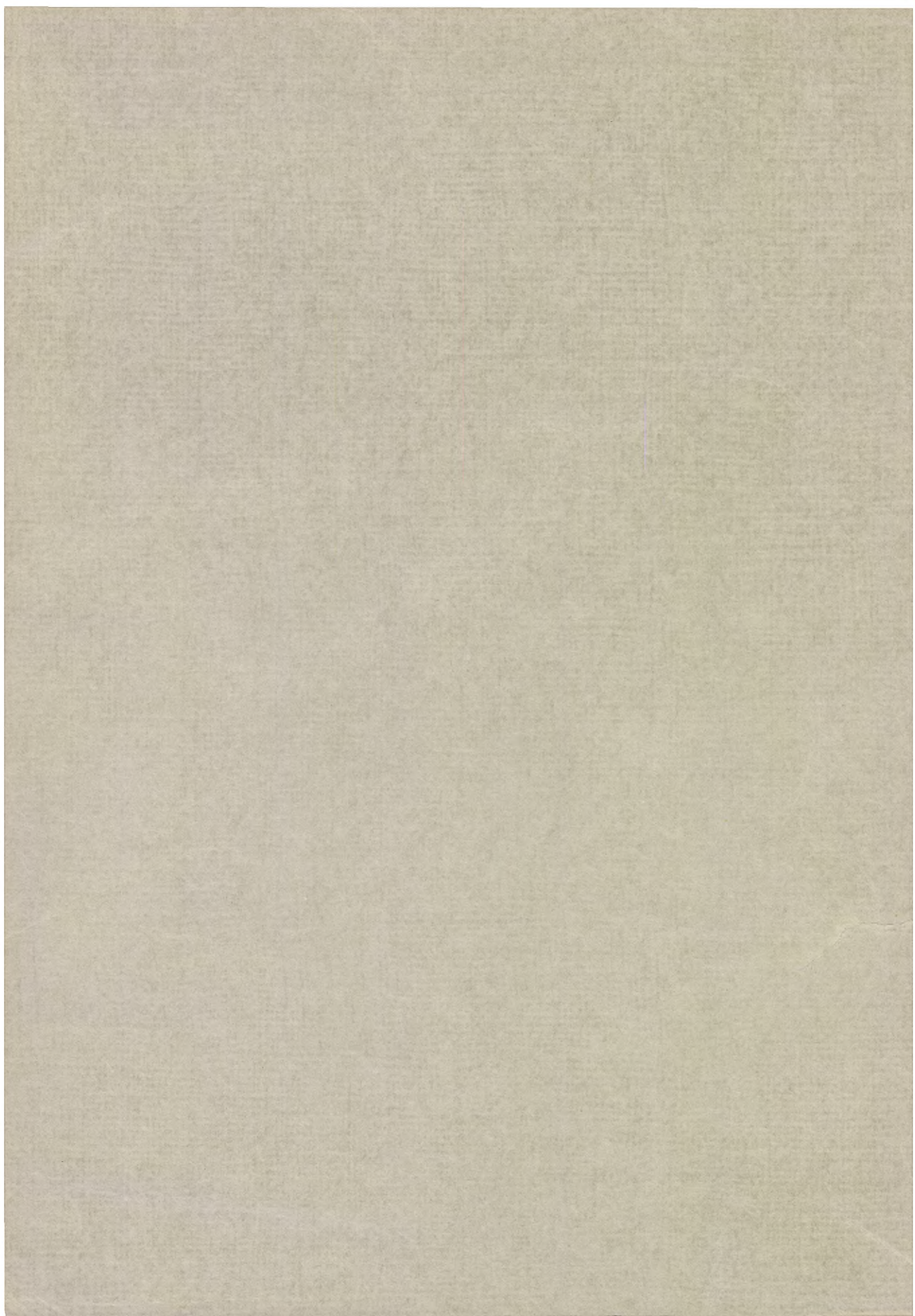
FISHERY BOARD OF SWEDEN

INSTITUTE OF FRESHWATER RESEARCH

DROTTNINGHOLM

Report No 37

LUND 1956
CARL BLOMS BOKTRYCKERI A.-B.



FISHERY BOARD OF SWEDEN

INSTITUTE OF FRESHWATER RESEARCH
DROTTNINGHOLM

Report No 37

LUND 1956
CARL BLOMS BOKTRYCKERI A.-B.

CONTENTS

	PAGES
BRUNDIN, L.: Zur Systematik der <i>Orthoclaadiinae</i> (Dipt. Chironomidae)	5—185
BRUNDIN, L.: Die bodenfaunistischen Seetypen und ihre Anwendbarkeit auf die Südhalbkugel. Zugleich eine Theorie der produktionsbiologischen Bedeutung der glazialen Erosion	186—235

Zur Systematik der *Orthoclaadiinae* (Dipt. Chironomidae)

VON

LARS BRUNDIN

Inhalt.

	Seite
Einleitung	5
Methodik, Terminologie	14
Nomenklatorisches	17
Allgemeiner Teil	20
Bestimmungstabelle der nordeuropäischen Gattungen der <i>Orthoclaadiinae</i> (♂♂)	52
Spezieller Teil	60
Literaturverzeichnis	173
Register der Gattungen und Arten	179

Einleitung.

In seinen bedeutungsvollen Arbeiten zur Theorie der biologischen Systematik betont HENNIG (1943, 1948, 1950, 1950 a), dass es das Ziel dieser Forschung sein muss, Systeme zu schaffen, die die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse ausdrücken. Ein morphologisches System, das auf quantitative Rechnung und Messung der Ähnlichkeitsbeziehungen zwischen den Organismen baut, genügt nur selten dieser Forderung, weil eine feste Korrelation zwischen dem Grad der morphologischen Ähnlichkeit und der phylogenetischen Verwandtschaft nicht vorhanden ist. Nach HENNIG gilt daher in der (phylogenetischen) Systematik grundsätzlich, dass die zwischen den Einzelorganismen bestehenden morphologischen Ähnlichkeitsbeziehungen einzeln daraufhin qualitativ geprüft werden müssen, welchen Wert sie als Indikatoren eines bestimmten phylogenetischen Verwandtschaftsgrades haben. Begreiflicherweise ist dies eine schwierige Aufgabe, die eine allseitige und zwar nicht nur morphologische Kenntnis der aktuellen Organismen voraussetzt. Diese Voraussetzungen sind aber nur selten vorhanden.

Verhältnismässig günstig sind doch die Verhältnisse unter den holometabolen Insekten, bei denen wir bei der qualitativen Beurteilung der morphologischen Ähnlichkeitsbeziehungen innerhalb jeder Art mit drei weit verschiedenen Organisationstypen — Larve, Puppe und Imago — arbeiten können. Hierdurch wird eine weitgehende Kontrolle ermöglicht, wobei der Gedanke ausschlaggebend ist, dass die Metamorphosestadien der betreffenden Arten eine genetische Einheit bilden und dass in einem System der wahren phylogenetischen Beziehungen die auf die verschiedenen Metamorphosestadien begründeten Systeme kongruent sind und sein müssen. Liegen Inkongruenzen zwischen den Systemen vor, so ist morphologische Affinität mit phylogenetischer Verwandtschaft verwechselt worden.

Sehr aktuell sind nun die Inkongruenzprobleme innerhalb der Dipterenfamilie *Chironomidae* geworden. Inkongruenzen sind dort besonders zahlreich und auffallend, und in der Literatur sind sie oft diskutiert worden, besonders von LENZ und THIENEMANN.

Die wichtigsten Inkongruenzen zwischen der Larven-Puppensystematik einerseits und der Imagosystematik andererseits begegnen uns unter den Chironomiden in der artenreichen Unterfamilie *Orthoclaadiinae*. Wegen des überaus einförmigen Baus der Arten hat die Imagosystematik hier mit speziellen Schwierigkeiten zu kämpfen. Durch zahlreiche Arbeiten von PAGAST, STRENZKE, ZAVREL und vor allem THIENEMANN ist die Kenntnis der Larven und Puppen der *Orthoclaadiinae* während der letzten Zeit rasch vorwärts gegangen. Unaufhörlich hat es sich dabei ergeben, dass der Larven-Puppenmorphologie zu ganz anderen Resultaten kommt als der Imago-morphologie. Oft handelt es sich allerdings um quantitative Inkongruenzen, d.h. um Fälle da die Auffassung hinsichtlich des Umfanges der unterschiedenen Gruppen divergiert, „wobei der Umfang der Gruppen bald in dem einen, bald im anderen Metamorphosestadium grösser sein kann, die grösseren Gruppen des einen Stadiums aber immer mehrere der kleineren Gruppen des anderen Stadiums vollständig umschliessen, ohne dass die Umgrenzungslinien der Gruppen einander an irgendeiner Stelle überschneiden“ (HENNIG 1948, p. 17). Dies ist weniger bedeutungsvoll.

Bedenklich ist aber, dass Fälle von echter, qualitativer Inkongruenz innerhalb der *Orthoclaadiinae* häufig sind. Dies bedeutet, dass Teile von den in dem einen Stadium unterschiedenen Gruppen in anderen Stadien zu ganz anderen Gruppen zu gehören scheinen (vgl. HENNIG l.c., p. 19). Aktuell sind in diesem Zusammenhang vor allem die *Metriocnemus*-Gruppe, sowie die Gattungen *Eukiefferiella* und *Orthocladius*. Ich gebe hier Beispiele von der verschiedenen Stellung einiger Arten in den beiden Systemen:

Larven-Puppensystem:	Gattung bzw. Art:	Imaginalsystem:
<i>Metriocnemus</i> -Gruppe	<i>Pseudorthocladius</i>	<i>Orthocladius s.lat.</i>
<i>Parakiefferiella</i>	<i>coronata</i>	<i>Eukiefferiella</i>
<i>Krenosmittia</i>	<i>camptophleps</i>	<i>Eukiefferiella</i>
<i>Eukiefferiella</i>	<i>devonica</i>	<i>Orthocladius s.str.</i>
<i>Eukiefferiella</i>	<i>minor</i>	<i>Orthocladius s.str.</i>
<i>Diplocladius</i>	<i>conformis</i>	<i>Orthocladius s.str.</i>
<i>Trissocladius</i>	<i>grandis</i>	<i>Orthocladius s.str.</i>

Schon diese Beispiele genügen um zu zeigen, dass die Systematik der *Orthoclaadiinae* gegenwärtig ein wahres Durcheinander darstellt. Oder mit anderen Worten: morphologische Affinität ist hier in auffallender Weise mit phylogenetischer Verwandtschaft verwechselt worden. Wenn wir dies feststellen, müssen wir aber gleichzeitig fragen, welches System das richtige ist, oder ob vielleicht beide Systeme an ernstlichen Mängeln leiden. Die Antwort

ergibt, dass die Larven-Puppensystematiker in überzeugender Weise haben zeigen können, dass ihre Auffassung über die Artenbestände innerhalb der Gattungen den wahren Verhältnissen am besten entspricht, sowie dass das Imaginalsystem von EDWARDS-GOETGHEBUER nicht acceptiert werden kann. Gleichzeitig muss aber hervorgehoben werden, dass es den Larven-Puppensystematikern noch nicht gelungen ist, das geltende Imaginalsystem durch ein anderes zu ersetzen, das die natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den *Orthoclaadiinae*-Gattungen ausdrückt.

EDWARDS und GOETGHEBUER waren sich beide des Inkongruenzproblems innerhalb der *Orthoclaadiinae* lebhaft bewusst, und keiner von ihnen scheint die Richtigkeit der von den Larven-Puppensystematikern erzielten Resultate ernstlich in Frage gestellt zu haben. Beide waren aber sehr pessimistisch hinsichtlich der Möglichkeiten, die immer mehr hervortretenden Inkongruenzen zu eliminieren.

THIENEMANN (1937) stellte die Art *conformis* (HOLMGR.) EDW. zu *Diplocladius*. Anlässlich dieses Vorgehens schreibt EDWARDS (1937, p. 361—362): „His conclusion that this pupa belongs to the genus or subgenus *Diplocladius* is surprising, because the adult certainly has the characters of *Orthoclaadius* s.str. (bare eyes, fringed squama, single ♂ style) as understood by KIEFFER and myself. With the discovery of instances such as this where the adult and pupal (or larval) characters seem to provide definite but contradictory evidence of relationships, it is becoming increasingly difficult to frame a harmonious system of classification which shall take account of all the facts. In my view cases such as this tend to confirm the conclusion that a return should be made to a wider conception of generic limits.“ — Das wäre doch eine Bankrotterklärung!

In seiner Bearbeitung der Imagines der *Orthoclaadiinae* in „LINDNER“ schreibt GOETGHEBUER 1940 (1940—50, p. 1) einleitend: „Diese Subfamilie umfasst eine beträchtliche Anzahl von Arten. Ihre Verteilung auf verschiedene Genera stösst auf grosse Schwierigkeiten . . . Die beste Einteilung ist gegenwärtig die von EDWARDS in seiner Arbeit „On British non-biting Midges“ gegebene . . . Jedoch ist sie nicht genügend auf die larvalen Charaktere begründet, die in Einklang mit den imaginalen Merkmalen stehen müssen, wie das THIENEMANN und seine Schule fordern. Ob eine solche vollkommene Klassifikation aber jemals gewonnen werden kann, ist fraglich.“

EDWARDS (1929) verteilte die *Orthoclaadiinae* auf nur 7 Gattungen, von denen *Metriocnemus*, *Cricotopus* und *Spaniotoma* sehr artenreich waren, vor allem die letztgenannte, die die Hauptmenge der Arten umfasste:

1. Genus *Eurycnemus* v. D. WULP
2. Genus *Brillia* KIEFF.

3. Genus *Metriocnemus* v. D. WULP
 Group A (*Metriocnemus s.str.*)
 Group B (*Thienemanni* KIEFF.)
 Group C (*Heterotrissocladius* SPÄRCK)
 Group D (*Paraphaenocladius* THIEN.)
 Group E (später = *Parametriocnemus* GOETGH.)
 Group F (später = *Gymnometriocnemus* GOETGH.)
4. Genus *Cardiocladius* KIEFF.
5. Genus *Cricotopus* v. D. WULP (mit 3 Gruppen)
6. Genus *Spaniotoma* (PHIL.) EDW.
 Subgenus *Trichocladius* KIEFF.
 Group A (*Acricotopus* KIEFF.)
 Group B (später = *Rheocricotopus* THIEN. et HARN.)
 Subgenus *Diplocladius* KIEFF.
 Subgenus *Psectrocladius* KIEFF.
 Subgenus *Orthocladius* (v. D. WULP) KIEFF.
 Group A (*Chaetocladius* KIEFF.)
 Group B (später = *Bryophaenocladius* THIEN.)
 Group C (*Orthocladius s.str.*)
 Group D (*Dactylocladius* KIEFF.)
 Group E (*O. flexuella* EDW.)
 Group F (*Pseudorthocladius* GOETGH. 1940—50)
 Subgenus *Eukiefferiella* THIEN.
 Subgenus *Limnophyes* EATON
 Subgenus *Smittia* HOLMGR.
 Group A (*Epoicocladius* ZAVREL)
 Group B (*Smittia s.str.*)
 Group C (*Camptocladius* v. D. WULP)
 Group D } (später = *Pseudosmittia* GOETGH.)
 Group E }
7. Genus *Corynoneura* WINN.
 Subgenus *Thienemanniella* KIEFF.
 Subgenus *Corynoneura s.str.*
 Group A (später = *Eucorynoneura* GOETGH.)
 Group B (später = *Corynoneura s.str.* GOETGH.)
 Group C (später = *Paracorynoneura* GOETGH.)

Die Gruppierung der Gattungen baute EDWARDS in erster Linie auf der Basis des Vorhandenseins oder Fehlens von Makrotrichien auf den Flügeln auf. Hinsichtlich (*Heterotanytarsus*) *apicalis* KIEFF. ging aber EDWARDS von diesem Einteilungsprinzip ab und stellte ihn — trotz des Vorhandenseins von Flügelmakrotrichien — unter Arten mit nackten Flügeln. „By this feature it might be referred to *Metriocnemus*, yet in almost every other respect it closely resembles the other species of the present group“ (Gruppe D von *Orthocladius*) (id., l.c., p. 347). Dass EDWARDS die Einteilung der *Orthoclaudiinae* auf Grund des Vorhandenseins oder Fehlens der Flügelmakrotrichien als einen Notbehelf auffasste, geht aus seiner Äusserung in der Einleitung zu *Orthoclaudiinae* hervor: „Its classification is a matter of great difficulty and is not yet satisfactorily established, owing to the lack of clear dividing lines“ (l.c.,

p. 308). — Das Studium der Morphologie der Larven und Puppen hat auch gezeigt, dass die Entwicklung der Flügelmakrotrichien bei phylogenetischen Betrachtungen nur mit grösster Vorsicht verwendet werden kann.

Der Schwächste Punkt im System von EDWARDS stellt — wie THIENEMANN durch viele überzeugende Beispiele hat zeigen können — die „Untergattung“ *Orthocladius* dar. Es ist aber eine Tatsache, dass viele der von EDWARDS unterschiedenen Artengruppen natürlich sind; und mit ihren prägnanten Artendiagnosen bleibt seine Bearbeitung der britischen Chironomiden die klassische Arbeit der Chironomidensystematik.

Einige Jahre nach der EDWARDS'schen Arbeit erschien die Bearbeitung der *Orthoclaadiinae* in „Faune de France“ von GOETGHEBUER (1932). Mit bewundernswerter Ausdauer hat GOETGHEBUER dann den undankbaren Auftrag durchgeführt, in „LINDNER“ die palaearktischen Chironomiden zu behandeln (*Orthoclaadiinae* 1940—50). Hinsichtlich der *Orthoclaadiinae* schliesst er sich im grossen ganzen dem System von EDWARDS an. Ein wichtiger Unterschied ist jedoch, dass die *Corynoneura*-Gruppe abgetrennt und als eigene Unterfamilie betrachtet wird (1932). Die übrigen *Orthoclaadiinae* werden auf 2 Tribus verteilt, *Metriocnemini* und *Orthoclaadiini* (1940—50). Als einziges trennendes Merkmal gilt dabei das Vorhandensein oder Fehlen der Flügelmakrotrichien. Dies ist so konsequent durchgeführt worden, dass auch *Heterotanytarsus apicalis* in *Metriocnemini* zu stehen kommt. Mit Recht löst GOETGHEBUER die überaus heterogene „Uebergattung“ *Spaniotoma* in mehrere Gattungen auf, Gattungen, die im grossen ganzen den Untergattungen von EDWARDS entsprechen. Die Gattung *Orthocladius* bleibt aber auch bei GOETGHEBUER ein grosser „Restkörper“ im Sinne HENNIG's, in dem solche fremde Elemente wie *Chaetocladius* und *Pseudorthocladius* eingeschlossen sind. Die Einverleibung bei GOETGHEBUER von EDWARDS' Gruppe D („*Dactylocladius*“) in „*Orthocladius s.str.*“ bedeutete einen grossen Schritt zurück.

Ueberhaupt erschwerte GOETGHEBUER in hohem Grade seine Aufgabe in „LINDNER“ dadurch, dass er die von J. J. KIEFFER beschriebenen Arten sehr weitgehend berücksichtige. Die Diagnosen von KIEFFER sind sehr ungleichmässig. Teilweise sind sie sehr gut und so detailliert, dass die Arten auch ohne Abbildung des Hypopygs sicher identifizierbar sind. Meistens sind jedoch die KIEFFER'schen Diagnosen leider sehr unvollständig. Hierzu kommt, dass Hypopygabbildungen meistens fehlen, sowie dass die KIEFFER'schen Typen mit wenigen Ausnahmen verloren gegangen sind. Es ist demnach hier von Hunderten von Arten die Rede, die niemals sicher identifiziert werden können. Trotzdem glaubte GOETGHEBUER es genug begründet, diese Arten in das System von EDWARDS zu versuchen einzuordnen. Soweit ich sehen kann, ist dieses Vorgehen teilweise die Ursache dazu, dass GOETGHEBUER gezwungen wurde, gewisse der von EDWARDS unterschiedenen Guppen zusammenzuziehen. Denn in seinen Artdiagnosen hat KIEFFER vielfach solche Merkmale nicht erwähnt, die für EDWARDS ausschlaggebend waren. Das Vorgehen von

GOETGHEBUER ist meines Erachtens fehlerhaft. Der grosse Ballast von „toten“ KIEFFER'schen Arten darf in der Literatur nicht mehr mitgeschleppt werden! Sicher gibt es gute Entomologen, denen die Lust zum Studium der Chironomidenimagines schon aus diesem Grunde genommen wurde. EDWARDS und GOETGHEBUER haben schon alles getan, was sie können, um die KIEFFER'schen Arten zu identifizieren. Die richtige Lösung scheint zu sein, jene Arten, die unaufgeklärt geblieben sind, als *nomina nuda* zu erklären.

Prinzipiell bedeutungsvoll war die hervorragende Arbeit von PAGAST (1947) über die *Diamesa*-Gruppe, in der an der Hand eines vergleichend-morphologischen Studiums der Puppen und Imagines gezeigt werden konnte, dass eine Synthese der Puppen- und Imagosystematik doch auch in schwierigen Fällen durchführbar ist. Das war ein Ansporn zu weiterer Arbeit.

Einen sehr wichtigen Beitrag zur Systematik der *Orthoclaadiinae* lieferte etwas später STRENZKE (1950) in seiner Arbeit über die Jugendstadien der terrestrischen Formen. Auch hier wurde ein ernster Versuch gemacht, die phylogenetischen Zusammenhänge zu entschleiern. Wegen der durch die terrestrische Lebensweise stark reduzierten Larven- und Puppenorgane erwies sich aber diese Aufgabe als sehr schwierig. Auf Grund der morphologischen Verwandtschaftsbeziehungen gruppierte STRENZKE die terrestrischen *Orthoclaadiinae* wie folgt:

I. Reihe

1. Genus *Paraphaenocladus* THIEN.
2. Genus *Pseudorthocladus* GOETGH.
3. Genus *Georthocladus* STRENZKE
4. Genus *Metriocnemus* v. D. WULP
- ? 5. Genus *Krenosmittia* THIEN.
- ? 6. Genus *Limnophyes* EAT.

II. Reihe

7. Genus *Smittia* HOLMGR. (*Euphaenocladus* THIEN.)

III. Reihe

- A. 8. Genus *Gymnometriocnemus* GOETGH.
9. Genus *Bryophaenocladus* THIEN.
- B. 10. „*Limnophyes*“ *flexuellus* EDW.

IV. Reihe

11. Genus *Parasmittia* STRENZKE
12. Genus *Pseudosmittia* GOETGH.
13. Genus *Camptocladus* v. D. WULP

Wie wir sehen, sind in die erste Reihe Gattungen mit Flügelmakrotrichien mit Gattungen ohne Flügelmakrotrichien zusammengeführt worden. Die vier Reihen stehen nach STRENZKE (l.c., p. 330—331) „ziemlich isoliert nebeneinander und können auf keinen Fall aufeinander und wahrscheinlich auch nicht einfach auf eine gemeinsame Basis zurückgeführt werden. Es muss also angenommen werden, dass der Uebergang zur terrestrischen Lebensweise innerhalb der *Orthoclaadiinae* mehrfach erfolgte.“

Die Frage, wo die Anknüpfungspunkte der terrestrischen Reihen an die aquatischen Verwandtschaftskreise zu suchen sind, wird von STRENZKE offen gelassen. Seine Resultate stehen aber in schärfstem Gegensatz zur Imaginalsystematik, und wenn sie richtig sind, so bedeutet dies einen ziemlich vollständigen Zusammenbruch für die Auffassung von der phylogenetischen Bedeutung der bisher verwendeten imaginalen Merkmale. Dies ist auch tatsächlich der Fall.

Wenn es zur Zeit leicht ist festzustellen, dass die Imaginalsystematik der *Orthoclaadiinae* in wesentlichem Grade auf phylogenetisch weniger bedeutungsvollen Merkmalen erbaut wurde, sowie dass morphologische Affinität vielfach mit phylogenetischer Verwandtschaft verwechselt wurde, so ist es viel schwieriger, das alte System durch ein neues zu ersetzen, das den wahren phylogenetischen Zusammenhängen besser entspricht. Ein Versuch muss doch gemacht werden!

Bei der Herausarbeitung des neuen Orthoclaadiinensystems, das hier vorgelegt wird, habe ich versucht, alle zugänglichen morphologischen Einzelheiten so allseitig und voraussetzungslos wie möglich zu prüfen. Mehrere neue Merkmale von phylogenetischer Bedeutung sind dabei herausgekommen. In Zusammenhang mit einer Umwertung der früher verwendeten Merkmale ist es dadurch möglich geworden, eine weitgehende Uebereinstimmung mit den Resultaten der Larven-Puppensystematiker zu erreichen. Demgemäss bin ich zu folgendem System gelangt:

Tribus Protanypini

1. Genus *Protanypus* (KIEFF.) EDW.

Tribus Diamesini s. PAGAST

2. Genus *Pseudodiamesa* (GOETGH.) PAG.
3. Genus *Diamesa* (MEIG.) PAG.
4. Genus *Pothastia* (KIEFF.) PAG.

Tribus Clunionini

5. Genus *Clunio* (HAL.) WIRTH

Tribus Orthoclaadini

6. Genus *Prodiamesa* (KIEFF.) BRUND.
7. Genus *Odontomesa* PAG.
8. Genus *Cardiocladius* KIEFF.
9. Genus *Abiskomyia* EDW.
10. Genus *Brillia* KIEFF.
11. Genus *Eurycnemus* v. D. WULP
12. Genus *Diplocladius* (KIEFF.) n. comb.
13. Genus *Hydrobaenus* FRIES
14. Genus *Trissocladius* (KIEFF.) n. comb.
15. Genus *Heterotrissocladius* SPÄRCK
16. Genus *Heterotanytarsus* SPÄRCK
17. Genus *Eukiefferiella* THIEN.
18. Genus *Synorthocladus* THIEN.
19. Genus *Parorthocladus* THIEN.

20. Genus *Orthocladus* (v. D. WULP) n. comb.
 - a. Subgenus *Eudactylocladius* THIEN.
 - b. Subgenus *Pogonocladus* n. subg.
 - c. Subgenus *Euorthocladus* THIEN.
 - d. Subgenus *Orthocladus* s.str.
21. Genus *Syncricotopus* n.g.
22. Genus *Cricotopus* (v. D. WULP) EDW.
23. Genus *Mesocricotopus* n.g.
24. Genus *Acricotopus* (KIEFF.) THIEN.
25. Genus *Psectrocladius* KIEFF.
26. Genus *Rheocricotopus* THIEN. et HARN.
27. Genus *Paracricotopus* THIEN. et HARN.
28. Genus *Microcricotopus* THIEN. et HARN.

Tribus Metriocnemi

- I. Reihe (Die *Chaetocladus*-Gruppe)
 29. Genus *Chaetocladus* (KIEFF.) n. comb.
 30. Genus *Bryophaenocladus* THIEN.
 31. Genus *Paralimnophyes* n.g.
 32. Genus *Limnophyes* (EAT.) n. comb.
- II. Reihe (Die *Metriocnemus*-Gruppe)
 33. Genus *Metriocnemus* v. D. WULP
 34. Genus *Thienemannia* KIEFF.
 35. Genus *Parametriocnemus* GOETGH.
 36. Genus *Paraphaenocladus* THIEN.
 37. Genus *Pseudorthocladus* GOETGH.
- III. Reihe (Die *Gymnometriocnemus*-Gruppe)
 38. Genus *Gymnometriocnemus* GOETGH.
- IV. Reihe (Die *Heleniella*-Gruppe)
 39. Genus *Heleniella* GOWIN
- V. Reihe (Die *Smittia*-Gruppe)
 40. Genus *Smittia* (HOLMGR.) s. meo
- VI. Reihe (Die *Parakiefferiella*-Gruppe)
 41. Genus *Epoicocladus* ZAVREL
 42. Genus *Parakiefferiella* (THIEN.) n. comb.
 - a. Subgenus *Parakiefferiella* s.str.
 - b. Subgenus *Rheosmittia* n. subg.
 43. Genus *Krenosmittia* THIEN.
- VII. Reihe (Die *Pseudosmittia*-Gruppe)
 44. Genus *Lapposmittia* THIEN.
 45. Genus *Camptocladus* (v. D. WULP.) n. comb.
 46. Genus *Acamptocladus* n.g.
 47. Genus *Mesosmittia* n.g.
 48. Genus *Prosmittia* n.g.
 49. Genus *Pseudosmittia* (GOETGH.) n. comb.
- VIII. Reihe (Die *Corynoneura*-Gruppe)
 50. Genus *Thienemanniella* KIEFF.
 51. Genus *Corynoneurella* BRUND.
 52. Genus *Corynoneura* (WINN.) EDW.

Die Gattungen wurden oben nach ihren vermuteten Verwandtschaftsbeziehungen geordnet — soweit dies bei einer linearen Anordnung möglich ist. Nur die nordeuropäischen Gattungen wurden mitgenommen, d.h. jene Gattungen, die hier im speziellen Teil eingehend behandelt sind. Wenn von den *Diamesini* und *Clunionini* abgesehen wird, die neuerdings von PAGAST (1947) und WIRTH (1947, 1947 a, 1949, STONE and WIRTH 1947) in hervorragender Weise revidiert worden sind, so sind es doch ganz wenige Gattungen der Weltfauna, die im obigen Schema fehlen!

Die Zahl der unterschiedenen *Orthocladinae*-Gattungen ist erheblich. Letzten Endes ist es auch in einigen Fällen Geschmacksache, ob man von Gattung oder Untergattung sprechen will. Es ist auch sehr wohl möglich, dass neues Material, vor allem aus aussereuropäischen Gebieten, allmählich zeigen wird, dass gewisse Zusammenlegungen begründet sind. Vorläufig ist es jedenfalls notwendig, die grossen, heterogenen Gattungen durch kleine, natürliche Gattungen zu ersetzen.

Die vorliegende Studie baut ganz überwiegend auf Material, das von mir während Reisen in Skandinavien und Mitteleuropa gesammelt worden ist. Auch konnte das während meiner Südamerika-Expedition 1953/54 heimgebrachte Material schon hier teilweise berücksichtigt werden.

In dem umfassenden Material fanden sich besonders unter den Orthocladiiinen viele neue Arten. Mit Rücksicht auf die verworrene Lage der Orthocladiiinen-Systematik erschien es aber ziemlich zwecklos, Neubeschreibungen zu veröffentlichen. Die neuen Arten hätte ich in vielen Fällen zu Gattungen stellen müssen, die entweder feste Grenzen entbehrten oder als klar heterogen hervortraten. Es stellte sich deswegen für mich als eine zwingende — und verlockende — primäre Aufgabe heraus, zuerst wenn möglich die phylogenetischen Beziehungen der Orthocladiiinen-Gattungen zu entwirren und dann — auf Grund der gewonnenen Resultate — die Grenzen der Imaginalgattungen zu fixieren.

Für meine Untersuchungen war sehr bedeutungsvoll ein grosses Material von Puppenhäuten in Balsampräparaten, das mir in grosszügiger Weise von Herrn Professor Dr. A. THIENEMANN, Plön, gespendet wurde. Ich spreche ihm dafür meinen tiefgefühlten Dank aus. Meinem Freund, Herrn E. J. FITTKAU, Plön, habe ich für das freundliche Ueberlassen einiger von mir nicht gefundenen Orthocladiiinen herzlich zu danken.

Die Abbildungen wurden von mir mit Hilfe eines Abbe'schen Zeichenapparates gezeichnet.

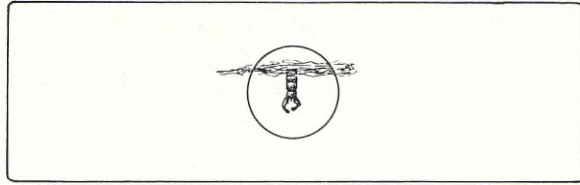
Methodik. Terminologie.

Leider ist es noch immer eine weit verbreitete Methodik, die Chironomiden-Imagines getrocknet aufzubewahren, wobei die Tiere entweder genadelt oder aufgeklebt werden. Auch TOWNES (1945) empfiehlt in seiner modernen Bearbeitung der nordamerikanischen *Chironomini* diese Methode. Ich habe mich schon früher (1947) darüber kritisch geäußert. Wegen der während des Studiums der besonders schwierigen Orthocladiinen gemachten Erfahrungen will ich diese kritische Einstellung noch schärfer betonen. Wenn die Kenntnis der Orthocladiinen-Morphologie durch diese Arbeit vorwärts geführt wurde, so ist dies zum grossen Teil darauf zurückzuführen, dass die Untersuchungen an alkoholkonserviertem Material gemacht wurden! An zusammengeschrumpften Exemplaren der kleinen Orthocladiinen ist es schlechthin nicht möglich, solche wichtige Merkmale zu sehen und zu beurteilen wie die Chaetotaxie des Kopfes, des Pronotums und des Mesonotums, den Bau der pronotalen Loben und die Strukturen des Mesonotums. Das AR. kann nicht exakt gemessen werden schon aus dem Grunde, dass die dünne Chitinhaut zwischen den Antennengliedern zusammengetrocknet ist. (An getrockneten Exemplaren geben AR.-Messungen durchgängig zu hohe Werte.) Die Untersuchung des Hypopygs wird in dem einzelnen Falle eine sehr zeitraubende Prozedur. Und doch ist es absolut notwendig, in dieser Hinsicht jedes Männchen zu prüfen.

Die alkoholkonservierten Tiere sollen unter einem Präpariermikroskop, in Wasser auf einem ausgehöhlten Objektglas liegend, untersucht werden. Es ist aber sehr wichtig, dass die Lichtquelle stark ist — ich empfehle unbedingt eine Projektionslampe — ferner, dass durchfallendes Licht bei Bedarf verwendet werden kann (bei Untersuchung des Flügelgeäders, der Behaarung des letzten Antennengliedes etc.). Ist es erwünscht, das Tier in einer gewissen Lage zu fixieren, so kann dies mit Hilfe von zwei Nadeln und etwas Baumwolle leicht erreicht werden. Im Lichte der Projektionslampe treten dann alle morphologischen Einzelheiten sehr scharf hervor. Auch ein Merkmal wie die Bereifung des Mesonotums kann vorzüglich beobachtet werden.

Oft wird es notwendig, das Hypopyg in Lauge zu kochen, um alle Einzelheiten klar sehen zu können. Die einfachste Methode um dann das Objekt für Untersuchung unter einem gewöhnlichem Mikroskop brauchbar zu machen, ist folgende. Etwas Wasser wird mit einer Pipette auf ein planes

Fig. 1. Technik der mikroskopischen Untersuchung des Hypopygs.



Objektglas überführt. Von einem feuchten Baumwolltupfer wird mit einer Pinzette ein dünner Streifen herausgezogen und in den auf dem Objektglas befindlichen Wassertropfen gelegt. Unter dem Präpariermikroskop wird dann das Hypopyg mit den hinteren Abdominalsegmenten unter den Baumwollstreifen geschoben und, in der erwünschten Lage fixiert. Wenn dann ein kleines, rundes Deckglas aufgelegt worden ist, ist das Hypopyg — etwa 2 Minuten nach dem Abtrennen — für Untersuchung bei stärkster Vergrößerung fertig (Fig. 1). Nach Untersuchung und (oder) Abzeichnen wird das Hypopyg zusammen mit dem Tier in dasselbe Röhrchen gelegt, oder man macht ein Dauerpräparat. Am besten haben sich Röhrchen mit Dimension 10×30 mm bewehrt, die am Ende plan sind, so dass sie bei der Arbeit auf den Tisch gestellt werden können.

Hinsichtlich der Terminologie der imaginalen Merkmale schliesse ich mich im grossen ganzen EDWARDS, GOETHGHEBUER und PAGAST an. Einige Abweichungen und Ergänzungen machen doch gewisse Kommentare erforderlich.

Zuerst aber eine nicht eigentlich terminologische Frage. Die genannten Verfasser legen grosses Gewicht darauf, ob an den Flügeln Mikrotrichien vorhanden sind oder fehlen. Tatsächlich scheinen aber Flügel-Mikrotrichien bei allen Orthoclaidiinen vorhanden zu sein. Im folgenden habe ich deshalb fast durchgehend vermieden, von diesem Merkmal Gebrauch zu machen. Bei vielen Arten sind diese senkrecht abstehenden Haare so klein, dass sie äusserst schwierig zu sehen sind. Viel leichter zu beurteilen ist überhaupt die Stärke der Flügelpunktierung, d.h. die Grösse der Male der Mikrotrichien, die in direkter Korrelation zur Grösse der Mikrotrichien steht.

Die bei manchen Chironomiden in der Medianlinie des Mesonotums sitzenden Borsten werden von EDWARDS (1931, p. 235) Acrostichalborsten genannt. Im Anschluss an die von PAGAST (1947) verwendete Terminologie für die Chaetotaxie des Mesonotums, ziehe ich es vor, von Dorsomedianborsten zu sprechen (vgl. Fig. 2).

PAGAST (l.c., p. 442, Fig. 3) nennt die an der Flügelbasis bei *Protanypus morio* sitzenden Borsten Postalar-, Supraalar- bzw. Praealarborsten. Diese Terminologie scheint mir wenig adäquat. So ist es nicht begründet, mit einer besonderen praealaren Gruppe im Sinne von PAGAST zu operieren, da diese immer als eine direkte Verlängerung der supraalaren Gruppe PAGAST's

erscheint. Dass PAGAST eine Lücke in der Borstenreihe bei *Protanypus* sah, muss damit zusammenhängen, dass er beschädigtes Material vor sich hatte. Es ist weiter hervorzuheben, dass die von PAGAST gegebenen Namen der tatsächlichen Lage der Borstengruppen nicht ganz entsprechen. Seine postalare Gruppe sitzt median der Flügelbasis, auf den analen Ecken des Mesonotums. Seine supraalare Gruppe sitzt unmittelbar oral der Flügelbasis. Mit dem Hinweis auf die Figur 2 von *Protanypus morio* unterscheide ich bei den Chironomiden zwischen zwei Borstengruppen an der Flügelbasis:

1. Die supraalare Gruppe (=die postalare Gruppe s. PAGAST)
2. Die praealare Gruppe (=die supraalare+praealare Gruppe s. PAGAST)

Die 2. Gruppe ist in den meisten Fällen in der Nähe der Flügelbasis konzentriert, mitunter aber oralwärts verlängert, in gewissen Fällen bis zur Höhe der Stigmaöffnung.

Mehrere bedeutungsvolle Merkmale bietet das Pronotum. Besonders wichtig ist die Entwicklung der pronotalen Loben in dem medianen Gebiet. Mitunter sind sie längs einer Sutur (Fig. 30 S) vor dem Mesonotalfortsatz (Mf) vereinigt, in den meisten Fällen aber vorn klaffend und nur gerade vor dem Mesonotalfortsatz miteinander in Kontakt, in anderen Fällen deutlich getrennt, bisweilen median stark reduziert, so dass sie durch einen breiten Zwischenraum getrennt sind. Im allgemeinen sollen diese Merkmale bei Dorsalansicht und recht stark von vorn beurteilt werden.

Einige der wichtigsten arttrennenden Merkmale finden sich bei den Orthocladiinen an den Endgliedern des Hypopygs. Es ist deshalb sehr wünschenswert, dass die verschiedenen Teile dieser Anhänge mit einer festen Terminologie belegt werden. Mit Hinweis auf Fig. 41 a schlage ich folgende Ausdrücke vor: dorsale und ventrale Seite oder Fläche (DS, VS), innere Fläche (IF), dorsale und ventrale innere Kante (Rand) (DK, VK).

Nomenklatorisches.

Bei einer Tiergruppe, die für die theoretische Ökologie und die angewandte Fischereibiologie so grosse Bedeutung hat wie die Chironomiden, und bei welcher innerhalb dieser Disziplinen eine beträchtliche Literatur angewachsen ist, sollte es selbverständlich sein, dass nomenklatorische Änderungen nur mit grösster Schonung vorzunehmen sind. Mit tiefem Bedauern muss festgestellt werden, dass es so nicht der Fall gewesen ist, sowie, dass die Nomenklatur der Chironomiden zur Zeit so verworren und unübersichtlich ist, dass es für einen Nicht-Spezialisten unmöglich ist, die Lage zu überblicken.

Schon die strikte Verwendung der Prioritätsregel bringt — wie schon öfters hervorgehoben — bedauerliche Konsequenzen mit sich, nicht zumindestens mit Rücksicht auf die ominöse Jugendarbeit MEIGEN's vom Jahre 1800, die doch MEIGEN selbst zu unterdrücken versuchte. Dem unbeweglichen Gesetz der Logik zu folgen, ist in einem Fall wie diesem wissenschaftlich nicht zu verantworten (vgl. hinsichtlich der Chironomiden THIENEMANN 1954, p. 1—2). Als Verteidigung wird oft hervorgehoben, dass Namenänderungen doch nur während einer gewissen Uebergangsperiode Lästigkeiten verursachen. Dies ist aber, da nur für die Systematiker gültig, eine cynische Erklärung. Und zwar verschweigt man, dass durch die Namenänderungen das Weiterbauen auf die Resultate der ökologischen, tiergeographischen und allgemeinbiologischen Forschung den kommenden Generationen hochgradig erschwert wird. Für den Nicht-Systematiker ist von einer Uebergangsperiode überhaupt nicht die Rede. Die Schwierigkeit, das zu verstehen, was ältere Verfasser unter ihren Namen verstanden haben, bleibt bestehen. Das Streben nach *nomina conservanda* ist somit nicht auf Konservatismus, sondern auf Voraussicht und Umsicht begründet.

Wenn ein älterer Namen wiederbelebt wird, sollte es eine unabweisbare Forderung sein, dass kein Zweifel darüber vorhanden ist, was damit ursprünglich gemeint wurde. Erstaunlicherweise hat EDWARDS diese Forderung nicht beachtet, wodurch die Nomenklatur der *Orthocladinae* unnötigerweise kompliziert worden ist. Ich denke hier an den Gattungsnamen *Spaniotoma*, den PHILIPPI (1865, p. 629, Taf. XXIV, Fig. 13, 13 a) für zwei chilenische Arten einführte. Die Diagnose lautet so:

„Thorax supra caput prominens. Antennae breves, palpos vix superantes, sex-articulatae, articulis ovatis, pilis raris verticillatis, ultimo acutiusculo. Palpi quadri-articulati, articulo primo crasso, ultimo tenuis, longiore, diviso? Alae nervis longitudinalibus quatuor, secundo crassiore, tertio furcato, praeterea nervus analis et axilliaris inchoati; cellula basalis prima brevis, secunda nulla, cellula marginalis simplex.“

Spaniotoma wurde von *Philippi* als eine Gallmückengattung aufgefasst! EDWARDS (1929, p. 327) glaubt in *S. bivittata* PHIL. einen *Psectrocladius* oder einen *Cricotopus* der *vitripennis*-Gruppe zu sehen. Einige Jahre später geht er noch weiter: „In regard to the name *Spaniotoma*, I do not think that there can be any reasonable doubt that the type-species (*S. bivittata* PHIL.) is very closely related either to *Psectrocladius turfaceous* KIEFF. or to *Dactylocladius curtistylus* GOET.“ (id. 1932, p. 141).

Die Beschreibung und die dazu gehörige Abbildung zeigen, dass PHILIPPI eine hell gefärbte *Orthoclaadiinae* vor sich gehabt hat, nichts mehr. Die von EDWARDS gemachten Identifizierungsversuche muss ich als sehr kühn betrachten. Uebrigens ist die Cu 2-Ader bei *turfaceous* und *curtistylus* deutlich geschwungen, während sie bei *bivittata* von PHILIPPI als gerade gezeichnet wurde. Beide *Spaniotoma*-Arten sind nach Weibchen beschrieben worden!

Hierzu kommt noch, dass die Sammlung PHILIPPI verschollen ist. Klarheit kann also niemals gewonnen werden. Es ist demnach nicht begründet, den Namen *Spaniotoma* überhaupt zu verwenden. *Spaniotoma* ist ein *nomen nudum*.

Eine noch bedeutungsvollere Nomenklaturfrage ist mit dem Namen *Hydrobaenus* verknüpft. Die bisher gemachten Versuche, die von FRIES schon im Jahre 1830 beschriebene Gattung *Hydrobaenus* (mit der Art *lugubris* FRIES) zu identifizieren, haben darin resultiert, dass die Unterfamilie *Orthoclaadiinae* nunmehr oft *Hydrobaeninae* genannt wird (vgl. z.B. TOWNES 1945, JOHANNSEN 1952).

In einer Arbeit des Jahres 1935 kam THIENEMANN auf der Basis der Jugendstadien zu dem Resultat, dass *Hydrobaenus lugubris* FRIES, *Trissoccladius brevipalpis* KIEFF., *Orthoccladius grandis* KIEFF. und *Dactylocladius distylus* KIEFF. einander so nahe stehen, dass sie in einer Gattung, *Trissoccladius* KIEFF., vereinigt werden müssen. (Nach den Prioritätsregeln würde doch diese Gattung den Namen *Hydrobaenus* erhalten haben). Etwas früher hatte GOETGHEBUER (1932) *Trissoccladius praticola* KIEFF. und *T. griseipennis* GOETGH. als synonym zu *Hydrobaenus lugubris* aufgefasst. Diese Identifizierung wurde aber ohne Untersuchung des *Hydrobaenus*-Typus gemacht und ist auch später von GOETGHEBUER selbst als unsicher aufgefasst worden. Noch in der letzten Lieferung von „LINDNER“ (1950) nimmt er (1940—50, p. 207) *Hydrobaenus* als besondere aber zweifelhafte Gattung auf.

In „LINDNER“ hatte aber GOETGHEBUER offenbar übersehen, dass das *Hydrobaenus*-Problem schon vorher von EDWARDS (1940, p. 154) behandelt

worden war. Dieser schreibt über die Resultate von THIENEMANN (1935, vgl. oben): „If THIENEMANN is correct in his conclusions, the consequence must be that the name *Orthocladius* will fall as a synonym of *Hydrobaenus*, and further, if the genus is to be understood in the wide sense in which I employed it in 1929, *Spaniotoma* PHILIPPI will also become a synonym, and the various subgenera of *Spaniotoma* will have to be placed under *Hydrobaenus*.“

Es ist hier zu bemerken, dass EDWARDS — der vom Imagostadium ausgehend — im Gegensatz zu THIENEMANN keine Merkmale finden konnte, die die Aufrechterhaltung von *Hydrobaenus* (*Trissocladius*) und *Orthocladius* als getrennte Gattungen begründet erscheinen liessen. *Orthocladius* sollte nach EDWARDS (1940, p. 156) höchstens als Untergattung von *Hydrobaenus* betrachtet werden. Bei dieser Erwägung ging aber EDWARDS u.a. von der fehlerhaften Voraussetzung aus, dass „*Orthocladius*“ *grandis* KIEFF., ein typischer *Trissocladius*, mit *Orthocladius glabripennis* GOETGH. identisch ist.

Ich habe nun Gelegenheit gehabt, die in der ZETTERSTEDT'schen Sammlung (Mus. Lund) sitzenden Originalexemplare von *Hydrobaenus lugubris* zu untersuchen. Durch Herrn Professor Dr. R. SPÄRCK und Herrn Dr. S. L. TUXEN (Mus. Kopenhagen) ist daneben ein grosses, alkoholkonserviertes, dänisches Material von *Hydrobaenus*, wofür ich auch hier herzlich danke, zu meiner Verfügung gestellt worden. Das Studium des vorliegenden Materials zeigt, dass GOETGHEBUER (1932) und EDWARDS (1940) die Art richtig erkannt haben, sowie dass sie mit der Gattung *Trissocladius* THIEN. sehr nahe verwandt ist.

Wie aus dem folgenden hervorgeht, ist es auch auf der Basis der Imagomorphologie gut begründet, *Trissocladius* und *Orthocladius* als getrennte Gattungen aufrechtzuerhalten. Tatsächlich stehen sie einander nicht besonders nahe.

Wie verhält sich dann *Hydrobaenus* zu *Trissocladius*? Trotz der grossen Ähnlichkeit im Puppenstadium ist es meines Erachtens angebracht, *Hydrobaenus* wegen der bemerkenswerten Merkmale der Larve und Imago (gestreifte Paralabialplatten bei der Larve, der Behorftung des Mesosternums sowie des Baus des Pronotums bei der Imago) als besondere Gattung zu betrachten. Damit fällt auch das Bedürfnis nach Namenänderung ganz weg. Die Gattungsnamen *Hydrobaenus*, *Trissocladius* und *Orthocladius* bleiben bestehen. Und ein Zwang, *Orthocladiinae* in *Hydrobaeninae* umzutaufen, weil *Hydrobaenus* älter ist als *Orthocladius*, liegt nach den Nomenklaturregeln nicht vor.

Weniger bedeutungsvolle nomenklatorische Probleme werden unten unter den betreffenden Gattungen behandelt. Der Grundgedanke ist dabei durchgehend, die verworrene *Orthocladiinae*-Nomenklatur klarer und leichtverständlicher zu machen.

Allgemeiner Teil.

Im Zusammenhang mit dem Versuch, für eine holometabole Insektengruppe ein natürliches System zu erreichen, erhebt sich in zweifelhaften Fällen zwanglos die Frage, welchem der drei Metamorphosestadien die grösste Bedeutung zugemessen werden soll.

Im Kampf ums Dasein erleiden die Jugendstadien die grössten Verluste. Es ist immer ihre Konstitution und ihr Anpassungsvermögen, die dafür ausschlaggebend werden, ob eine Art bestehen oder untergehen soll. Je mehr sich die Lebensbedingungen eines Biotops vom Normalen entfernen, um so härter werden die Existenzbedingungen, um so höher die Forderungen an Anpassung. Und diese Anpassung muss oft — um eine effektive Ausnutzung der vorhandenen ökologischen Nischen möglich zu machen — von morphologischer Natur sein. Hierzu kommt, dass die Jugendstadien und Imagines oft vor Milieuansprüche gestellt werden, die sich auch qualitativ sehr verschieden gestalten. Extrem verschieden werden die Ansprüche, wenn — wie bei den Chironomiden — die Larven und Puppen im Wasser leben, während die Imagines in der freien Luft ihr Element finden.

Vielseitiger als irgend eine andere Insektengruppe haben sich die Chironomidenlarven an limnische Milieus anpassen können. In vielen Fällen sind sie ausserdem sekundär zum Leben in typisch terrestrischen Biotopen übergegangen. Die Konsequenzen sind für unsere Fragestellung wichtig.

Im Larvenstadium werden morphologische Veränderungen in Zusammenhang mit Milieuanpassung sehr oft von vitaler Bedeutung. Fast alle morphologisch verwendbaren Larvenmerkmale sind an die Antennen, die Mundteile und an die einfach gebauten Lokomotionsorgane gebunden, und zwar gerade an die in Zusammenhang mit Milieuanpassung aktuellen äusseren Organe. Auch zeigt die Erfahrung, dass Anpassung an eine gleichartige Lebensweise in einem gleichartigen Biotop nicht selten zu weitgehenden Konvergenzen führt, und dies auch zwischen Arten, die einander systematisch fern stehen. Ein drastisches Beispiel bietet unter den Orthoclaidiinen die Gattung *Abiskomyia*, deren Larven — wie die Larven der *Stempellina*-Gruppe (*Chironominae: Tanytarsini*) — in frei beweglichen Röhren leben. Die *Abiskomyia*-Larve ist einer *Stempellina*-Larve habituell so ähnlich, dass ihre Orthoclaidiinen-Natur erst unter dem Mikroskop entschleiert werden kann (vgl. THIENEMANN 1941, p. 210). Dasselbe gilt für *Heterotanytarsus*

apicalis, der *Abiskomyia* gar nicht nahe steht, dessen Larve aber auch den charakteristischen *Tanytarsus*-Habitus hat. Ich erinnere hier auch an die Larven der terrestrischen Orthocladiinen und ihre konvergente morphologische Anpassung an eine extreme Lebensweise.

Das hier über die Larven der Chironomiden Gesagte gilt in noch höherem Grade für ihre Puppen, deren einfacher Bau eine konvergente Anpassung offenbar a priori fördert. Innerhalb der *Orthocladiinae* sind die Puppen der Gattungen *Diamesa*, *Heleniella* und *Krenosmittia* dadurch ausgezeichnet, dass die Abdominaltergite mit einer einfachen, analen Reihe kräftiger, vertikal stehender Dorne bewaffnet sind, was den Puppen ein sehr charakteristisches, gleichartiges Aussehen gibt. Wir begegnen aber demselben Puppentypus bei den Ceratopogoniden und gewissen *Brachycera*. Es ist hier durchgehend von rheophilen Formen die Rede, für die es von vitaler Bedeutung sein muss, dass sie Puppenorgane besitzen, die in der starken Wasserströmung das Wegspülen verhindern.

Bei den Puppen der in stehendem Wasser lebenden Orthocladiinen sind die Abdominaltergite meistens von feinen Dörnchen gleichartig und dicht besetzt. Bei den Puppen der rheophilen Arten begegnen wir vielfach einer klaren Tendenz zur Verstärkung der analen Dörnchen der Tergite. Die Tendenz erscheint leicht erklärbar, da an einem biegbaren Abdomen die anal sitzenden Dörnchen der respektiven Tergite am effektivsten zum Festhalten beitragen können. Nach der skizzierten Entwicklungsnorm machen demnach die Anordnung und der Typus der Dörnchen bei den Puppen der obengenannten rheophilen Chironomiden den Höhepunkt an Effektivität aus.

Ein anderer Teil der Chironomidenpuppe, der leicht nach konvergenten Linien angepasst wird, ist das Analsegment. Bei den Puppen der in stehendem Wasser lebenden Arten — unter denen die ursprünglicheren Typen in erster Linie zu suchen sind — sind die Loben des Analsegmentes bei den meisten Arten mit dicht sitzenden Schwimmhaaren ausgerüstet. Distal sitzen jederseits auch drei Terminalborsten. Das ganze bildet eine s.g. Schwimmlatte. Wir finden nun diesen Bautypus auch bei Gattungen, die auf der Basis anderer Merkmale miteinander sehr wenig zu tun haben dürften. Bei den typisch rheophilen Gattungen fehlen laterale Schwimmhaare am Analsegment, die Seitenloben sind oft reduziert, ebenso die Terminalborsten. Meistens finden diese Reduktionen innerhalb verschiedener Verwandtschaftsgruppen auffallend parallel statt. Dasselbe ist bei den terrestrischen Orthocladiinen der Fall, bei denen die Reduktionsprozesse überhaupt am weitesten gegangen sind. Es ist bezeichnend, dass STRENZKE (1950) — trotz einer in alle Einzelheiten gehenden Untersuchung — feststellen musste, dass die Puppen der terrestrischen Gattungen *Smittia*, *Pseudosmittia* und *Bryophaenocladus* generische Unterscheidungsmerkmale entbehren. Und doch müssen sie wegen der larvalen Merkmale in verschiedene Reihen gestellt werden, was bedeutet, dass sie miteinander nicht näher verwandt sind. Hier liegt demnach ein

Beispiel davon vor, dass die morphologische Anpassung alle greifbaren Merkmale von phylogenetischer Bedeutung eliminiert hat.

Bei den *Imagines* sind die Verhältnisse wesentlich verschieden. Denn hinsichtlich dieser muss vorausgesetzt werden, dass morphologische Veränderungen vom Anpassungsdruck oft fast unabhängig schehen und geschehen sind. Nach allem zu urteilen ist es z.B. wenig bedeutungsvoll, ob die Flügel behaart sind oder nicht, ob die Squama Borsten besitzt oder nicht, ob fCu proximal oder distal von r-m sitzt, ob ein Tibialsporn reduziert ist, oder ob die Loben des Pronotums getrennt sind oder nicht.

Hinsichtlich der Chironomiden kann demnach theoretisch damit gerechnet werden, dass die *Imagines* phylogenetisch bedeutungsvolle Merkmale in grösserem Ausmass bewahren als die Larven und Puppen.

Das hier gestreifte Problem ist bezüglich der holometabolen Insekten überhaupt in der Literatur sehr viel diskutiert worden. Sehr verschiedene Meinungen sind dabei zum Vorschein gekommen. Tiefer gesehen ist es doch nicht möglich, die Frage nach dem phylogenetischen Wert der verschiedenen Metamorphosestadien generell zu beantworten. Es scheint mir das klügste zu sein, das Vorhandensein von drei ganz verschiedenen Stadien innerhalb jeder Art mit Dankbarkeit zu acceptieren und jeden besonderen Fall auf der Basis aller drei Stadien kritisch zu prüfen.

Hinsichtlich der *Orthoclaadien* scheint doch die allgemeine Regel zu gelten, dass die Morphologie der Larven und Puppen bei der Abgrenzung von Gattungen und Artengruppen innerhalb der Gattungen eine besonders wertvolle Hilfe leistet. Dann ist aber oft von Gattungen (Artengruppen) die Rede, deren Larven und Puppen durch Anpassung an mehr oder weniger extreme Milieus besondere (adaptive) Merkmale erhalten haben, die in grösseren phylogenetischen Zusammenhängen von untergeordneter Bedeutung sind.

Alle Chironomidenforscher sind sich darüber einig gewesen, dass die s.g. *Diamesa*-Gruppe primitive Arten umfasst. Ueber die systematische Stellung der Gruppe sind dagegen Meinungsverschiedenheiten entstanden. KIEFFER (1906) stellte sie wegen des Vorhandenseins einer m-Cu-Querader zuerst zu den *Tanyptinae*, später (1924) auf Vorschlag von THIENEMANN zu den *Orthoclaadiinae*. Im Folgenden haben aber die Imaginalsystematiker fast durchgehend die *Diamesa*-Gruppe als eine eigene Unterfamilie, *Diamesinae*, aufgefasst, so EDWARDS (1929) und GOETGHEBUER (1932, 1939). Die Larven-Puppen-Systematiker sind dagegen immer dafür eingetreten, dass die *Diamesa*-Gruppe zu den *Orthoclaadiinae* gestellt werden soll (vgl. KIEFFER und THIENEMANN 1908, ZAVŘEL und THIENEMANN 1916, KIEFFER und THIENEMANN 1919, THIENEMANN 1934). Schon 1905 war aber JOHANNSEN auf Grund aller Metamorphosestadien zu der Ansicht gekommen, dass *Diamesa* mit den um *Orthocladius* gruppierten Formen näher verwandt ist als mit den Tanyptinen.

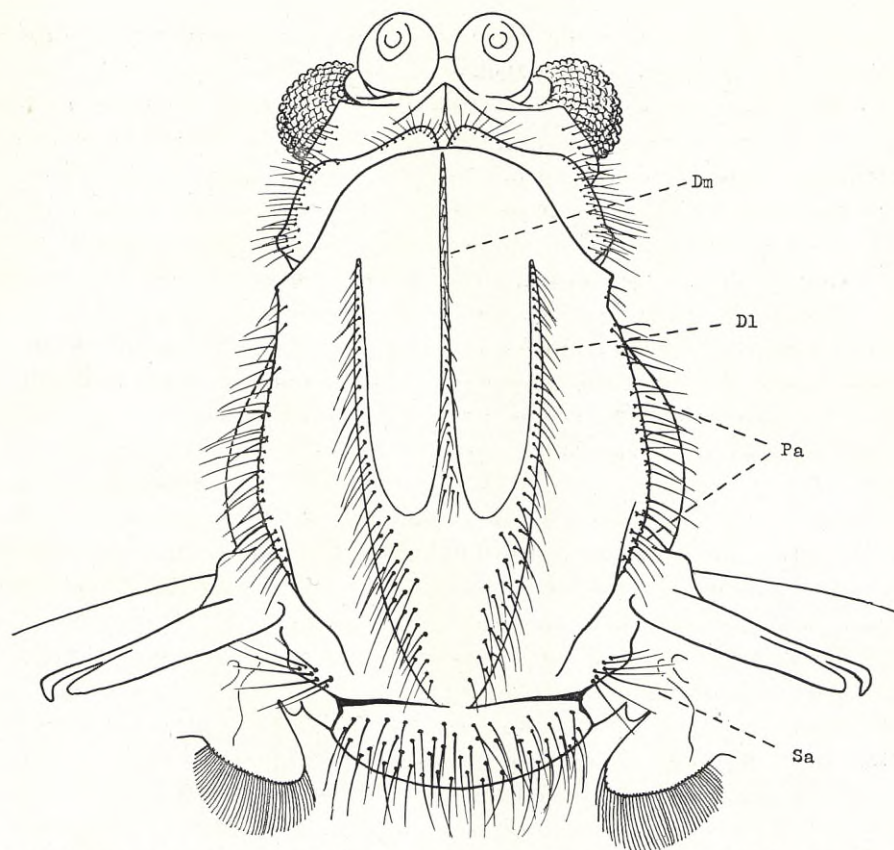


Fig. 2. *Protanypus morio* (ZETT.) ♂. Chaetotaxie des Thorax (Dorsalansicht). Dm=Dorso-mediane Borsten; Dl=Dorsolaterale Borsten; Pa=Praealare Borsten; Sa=Supraalare Borsten.

1926 (p. 212—213) schrieb ZAVŘEL über die *Diamesa*-Gruppe, „dass es sich höchstwahrscheinlich um keine natürliche Gruppe, sondern um ein Gemenge von Gattungen handelt, deren Imagines in der zweiten Transversalis ein primitives Merkmal besitzen, während die Jugendstadien typische Orthocladiinen-Organisationen aufweisen, bei einigen Arten mit Anklängen an andere Chironomiden-Unterfamilien. Dies zeigt eben, dass sie nahe am Spaltungspunkte aller dieser Unterfamilien stehen“. — Gegenüber dem letzten Satz hat sich PAGAST in seiner *Diamesa*-Revision (1947, p. 441) mit Recht kritisch gestellt.

Um die phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der *Orthocladiinae* verstehen zu können, scheint es nun sehr wichtig zu sein, dass die folgende Frage gestellt und beantwortet wird: Welche Merkmale hat die *Diamesa*-Gruppe (oder Teile dieser Gruppe) — abgesehen von der Querader m-cu — mit den ebenfalls primitiven *Tanypinae* und *Podonominae* gemein? Eine vergleichende Untersuchung zeigt folgendes:

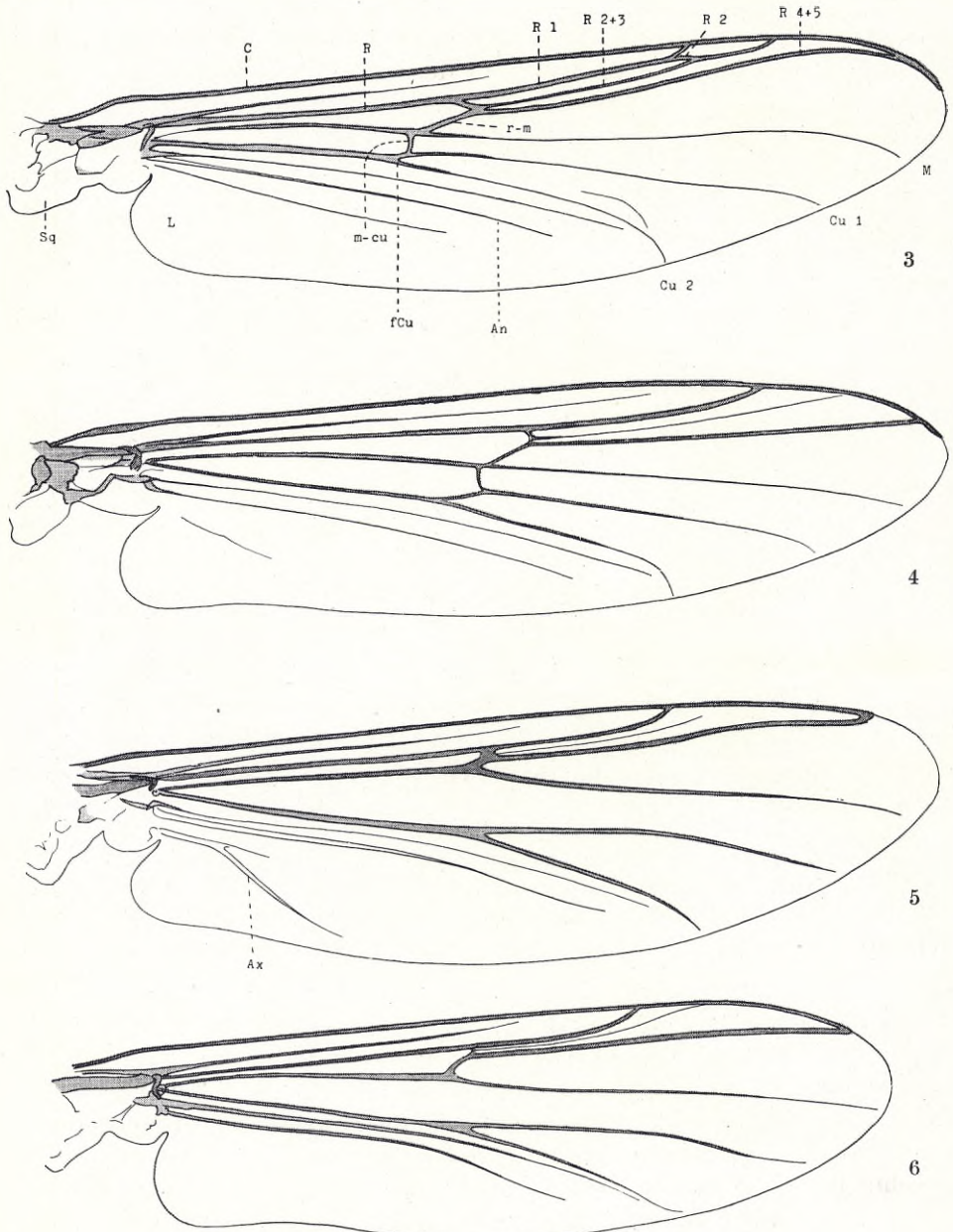


Fig. 3—6. Flügel (Behaarung ausgelassen) von *Macropelopia nebulosa* (MEIG.) (Fig. 3), *Protanypus morio* (ZETT.) (Fig. 4), *Cardiocladius capucinus* (ZETT.) (Fig. 5) und *Orthocladius oblidens* (WALK.) EDW. (Fig. 6). — L=Anallappen; Sq=Squama.

1. Fast alle *Tanyptinae*, *Podonominae* und *Diamesae* besitzen eine extrem lange Cu-Gabel, die sehr deutlich proximal von r-m beginnt (Fig. 3). Bei allen *Orthoclatidiinae* ausser *Diamesae* sitzt fCu unter oder distal von r-m

(Fig. 5—10). Dies scheint ausserordentlich bedeutungsvoll zu sein. Wir haben es hier mit einem (bisher übersehenen) Merkmal zu tun, das bei den Chironomiden als ausgeprägt primitiv (plesiomorph in Sinne HENNIG's) zu betrachten ist. In der *Diamesa*-Gruppe finden wir ein proximal von r-m sitzendes fCu bei den *Diamesini* im Sinne von PAGAST, sowie bei *Protanypus* (Fig. 4), dagegen nicht bei *Maoridiamesa*, *Lobodiamesa*, *?Heptaggyia*, *Prodiamesa-Monodiamesa* und *Odontomesa*, bei denen fCu gerade unter r-m sitzt.

Als entscheidend galt bisher die Lage von m-cu im Verhältnis zu fCu. Dieses Merkmal ist aber meistens von der Lage des fCu im Verhältnis zu r-m abhängig und hat deshalb nur einen bedingten phylogenetischen Wert.

2. Ein anderes bedeutungsvolles Flügelmerkmal wird von der Ader Cu 2 geliefert. Bei *Pentaneura (Ablabesmyia)* und mehreren anderen *Tanyptinae*-Gattungen ist diese Ader distal sehr stark gebogen und endigt in rechtem Winkel zum Flügelhinterrande (Fig. 3). Dasselbe Verhältnis finden wir bei *Protanypus*, während es bei den *Diamesini* im Sinne von PAGAST weniger ausgeprägt hervortritt. Bei *Prodiamesa* und *Odontomesa* ist Cu 2 wie in der „*Orthocladius*-Gruppe“ fast gerade und nähert sich dem Flügelhinterrande in sehr kleinem Winkel.

Unter den *Tanyptinae* besitzen die Gattungen *Procladius* und *Clinotanyptus* den am stärksten apomorphen (vorgeschrittenen) Flügeltypus. fCu sitzt bei diesen weit distal von r-m, Cu 2 ist fast gerade. Ein distal von r-m sitzendes fCu hat unter den *Podonominae* die Gattung *Boreochlus*.

3. Interessante Verhältnisse zeigt der Bau der Tibialsporne. Bei allen *Tanyptinae* und den meisten *Podonominae* sind die beiden Sporne der Hintertibien wohl entwickelt; der äussere ist fast so lang wie der innere. Dasselbe Verhältnis herrscht bei allen Gattungen der *Diamesa*-Gruppe im weiteren Sinne, während es bei den übrigen *Orthocladiinae* eine seltene Erscheinung ist (vgl. unten). Die *Tanyptinae* weichen aber von allen *Podonominae* und *Orthocladiinae* durch den speziellen Bau ihrer Tibialsporne ab (Fig. 11—12). Und zwar besitzen die Sporne der *Tanyptinae* innen eine Reihe kräftiger Zähne, die bei den anderen Unterfamilien ganz fehlen. Dieser prinzipielle Unterschied ist bisher nicht genügend beachtet worden (EDWARDS, 1929, erwähnt ihn nicht), macht aber tatsächlich das beste Imaginalmerkmal der *Tanyptinae* aus. Der Bau der Tibialsporne stellt eine wichtige Begründung der Auffassung dar (u.a. von EDWARDS, 1929, p. 286, ausgesprochen), dass die *Tanyptinae* vom Chironomidenstamm sehr früh abgezweigt sind.

Die Resultate des hier zwischen der *Diamesa*-Gruppe und den *Tanyptinae-Podonominae* gemachten Vergleichs hinsichtlich gemeinsamer imaginaler Merkmale werden von der Larven-Puppenmorphologie ganz bestätigt. Damit sind auch einige feste Ausgangspunkte für die Beurteilung dessen, was bei den *Orthocladiinae* plesiomorph bzw. apomorph ist, erhalten worden.

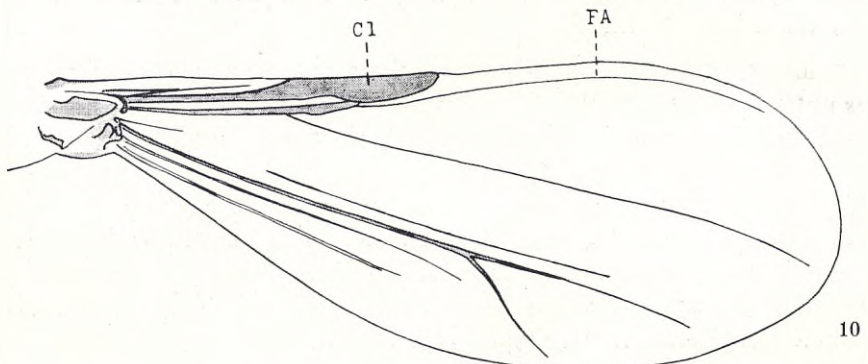
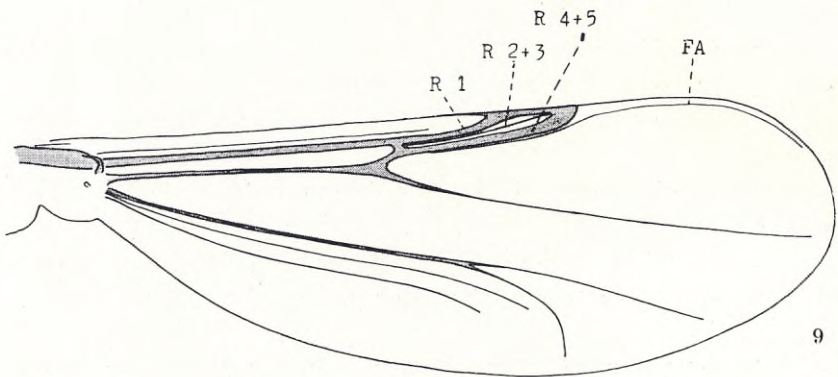
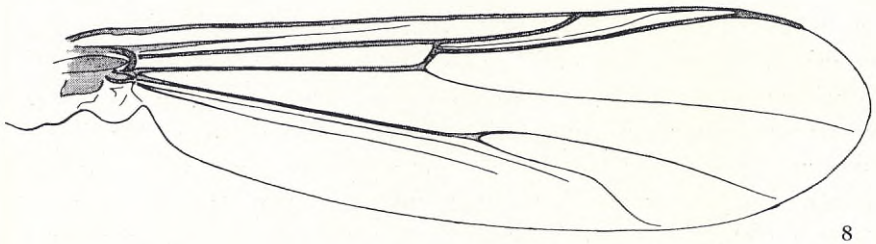
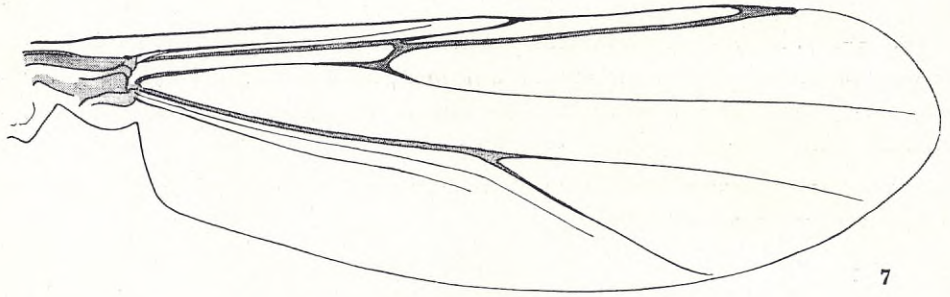


Fig. 7—10. Flügel (Behaarung ausgelassen) von *Eukiefferiella bövrensis* n.sp. (Fig. 7), *Smittia nudipennis* (GOETGH. (Fig. 8), „*Pseudosmittia*“ pr. *nigroflava* (EDW.) aus Chile (Fig. 9) und *Corynoneura minuscula* BRUND. (Fig. 10). — Cl=Clavus; Fa=falsche Ader.

Die am stärksten plesiomorphe aller bisher bekannten *Orthoclaadiinae*-Gattungen ist meines Erachtens *Protanypus*, die u.a. durch folgende beachtenswerte, aber bisher teilweise übersehene imaginale Merkmale charakterisiert wird:

1. Die Vertexborsten setzen sich unterhalb des unteren-vorderen Randes der Augen bis zu Nähe des Labrums fort.

2. Die Fühler des ♀ sind 14-gliedrig (Abweichung von allen übrigen *Orthoclaadiinae*, Ähnlichkeit mit *Tanyptinae* und *Podonominae*).

3. Das Pronotum (Fig. 2) besitzt ausser einer lateralen auch eine mediane Borstengruppe (♂), oder es ist längs des ganzen Vorderrandes mit Borsten ausgerüstet (♀). Seine Loben sind wohl entwickelt aber median deutlich getrennt.

4. Die beiden dorsolateralen Borstenreihen des Mesonotums konvergieren analwärts (Abweichung von allen übrigen Chironomiden) (Fig. 2). Das Mesonotum besitzt jederseits eine supraalare Borstengruppe. Die Dorso-medianborsten des Mesonotums sind gut entwickelt. An den Mesopleuren und am Mesosternum finden sich besondere Borstengruppen (im übrigen nur bei *Hydrobaenus* und *Heleniella*).

5. Das Postnotum ist sehr kurz (Ähnlichkeit mit *Podonominae*).

6. Die Flügel. Querader m-cu vorhanden. fCu klar proximal von r-m sitzend. Cu 2 distal stark gebogen (vgl. oben).

7. Hintertibien je mit zwei fast gleich langen Spornen, ohne Kamm (Fig. 13) (vgl. oben).

8. Analtergit sehr kurz (Ähnlichkeit mit *Tanyptinae*, *Podonominae*, *Diamesini* s. PAGAST).

9. Die Endglieder des Hypopygs subterminal sitzend (Ähnlichkeit mit gewissen *Tanyptinae*, Abweichung von allen übrigen *Orthoclaadiinae*).

Alle diese Merkmale fasse ich als mehr oder weniger plesiomorph auf. Die meisten werden bei den Tanyptinen und Podonominen wiedergefunden. In einem weiteren Zusammenhang gesehen ist wohl doch das Merkmal Nr. 8 sekundärer Natur (Reduktion).

Auch mit Rücksicht auf die Larven- und Puppenmorphologie steht *Protanypus* unter den *Orthoclaadiinae* isoliert da. Nach LENZ (1925) ist *Protanypus* dort die einzige Gattung, die bei den Jugendstadien einige mit *Tanyptinae* gemeinsame Züge aufweisen kann. Obwohl die Gattung *Protanypus* nur drei bekannte Arten umfasst, betrachte ich es als gut begründet, für sie eine besondere Tribus, *Protanypini*, aufzustellen. Die Unterfamilien *Tanyptinae* und *Podonominae* fasse ich als spezialisierte Seitenzweige zu den Vorfahren der *Protanypini* auf. — Eine nähere Beurteilung der beiden neu-seeländischen Gattungen *Maoridiamesa* PAG. und *Lobodiamesa* PAG. sowie der ebenfalls primitiven Gattung *Heptaggyia* (PHIL.) EDW. ist vorläufig nicht möglich. Dass



11



12



13



14



15



16



17



18



19

Fig. 11—19. Sporne der Hintertibien von *Macropelopia nebulosa* (MEIG.) (Fig. 11), *Procladius signatus* (ZETT.) (Fig. 12), *Protanytus morio* (ZETT.) (Fig. 13), *Prodiamesa (Monodiamesa) bathyphila* KIEFF. (Fig. 14), *Eurycnemus crassipes* (PANZ.) (Fig. 15), *Metriocnemus fuscipes* (MEIG.) (Fig. 16), *Orthocladius oblidens* (WALK.) EDW. (Fig. 17), *Chaetocladius dissipatus* EDW. (Fig. 18) und *Bryophaenocladus* sp. (Fig. 19).

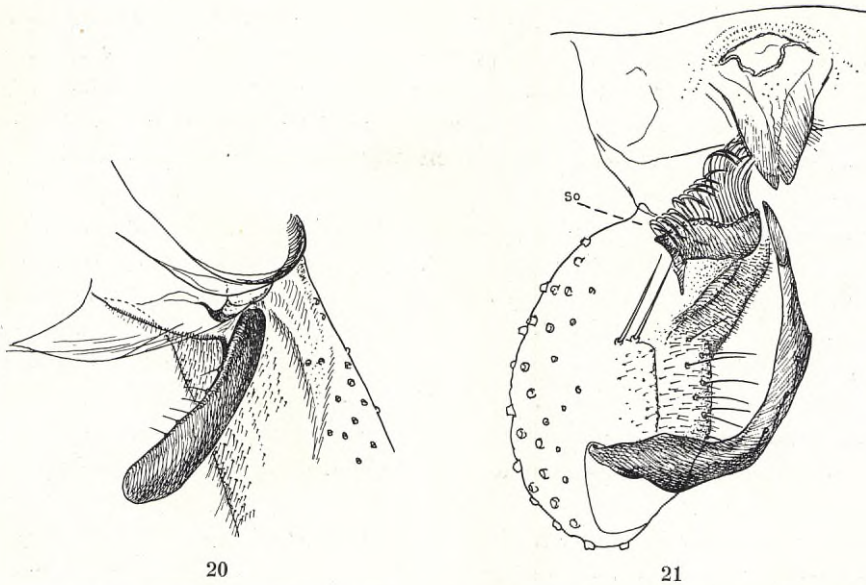


Fig. 20. *Eurycnemus crassipes* (PANZ.). Basalpartie des rechten Hypopygcoxits (Basalgliedes) mit dem dorsobasalen Innenlobus; Anallergit weggenommen. — Fig. 21. *Pentaneura melanops* WIED. Hypopyg. So=Subdorsalorgan. Man beachte die dorsale Lage der Anal- und Geschlechtsöffnungen.

das Aufstellen besonderer Tribus in diesen Fällen aktuell werden kann, betrachte ich sogar als wahrscheinlich.

Hinsichtlich der übrigen Mitglieder der „*Diamesa*-Gruppe“ schliesse ich mich der Auffassung von PAGAST (1947) an, nach der die Gattungen *Pseudodiamesa*, *Sympotthastia*, *Diamesa*, *Potthastia* und *Onychodiamesa* eine natürliche Gruppe bilden, und nach der ihre Vereinigung innerhalb einer Tribus, *Diamesini*, gut begründet ist. Diese Gattungsgruppe dürfte mit den übrigen *Orthocladinae* nicht näher verwandt sein.

Anders ist es mit den Gattungen *Prodiamesa* (einschliesslich *Monodiamesa*) und *Odontomesa* der Fall, die zweifellos einen mehr apomorphen Typus vertreten. In dem Vorhandensein einer Querader m-cu besitzen sie ein gemeinsames, plesiomorphes Merkmal, das sie von den übrigen, noch zu besprechenden *Orthocladinae* unterscheidet. PAGAST (l.c.) betrachtet sie mit Recht als nahe verwandt.

Wo haben nun diese ehemaligen *Diamesa*-Formen ihre nächsten Verwandte unter den *Orthocladinae*? Die Larven-Puppensystematiker haben in diesem Falle keine sicheren Indizien gefunden. Der Bau der Flügel und der Tibialsperne scheint mir hier entscheidende Zeugnisse zu geben (vgl. oben). Eine nähere Untersuchung zeigt, dass *Prodiamesa* und *Odontomesa* in genannter Hinsicht völlig mit *Cardiocladius*, *Abiskomyia*, *Propsilocerus*, *Brillia*, *Eurycnemus* und *Diplocladius* übereinstimmen. Der Gedanke, dass hier ein

näheres Verwandtschaftsverhältnis vorhanden ist, wird auch durch den Bau des Hypopygs gestützt. Bei *Prodiamesa* und *Odontomesa* trägt der Coxit (das Basalglied) einen bei den meisten Arten sehr langen, ventrobasalen Lobus, der mehr oder weniger ausgesprochen nach hinten gerichtet ist. Demselben charakteristischen Verhältnis begegnen wir bei *Prosilocerus* und *Diplocladius*.

Einen langen, nach hinten gerichteten Lobus an den Basalgliedern besitzen auch *Eurycnemus* (Fig. 20) und *Brillia*. Bei diesen Gattungen sitzt aber der Lobus ausgeprägt dorsobasal, weshalb es nicht ohne weiteres klar ist, dass er mit dem ventrobasalen Lobus bei *Prodiamesa*, *Odontomesa*, *Prosilocerus* und *Diplocladius* homologisiert werden kann. Diese Möglichkeit scheint mir doch am wahrscheinlichsten. In diesem Zusammenhang möchte ich hervorheben, dass das s.g. Subdorsalorgan gewisser *Pentaneura*-Arten (vgl. Fig. 21, So) einen dorsobasal sitzenden Coxitlobus darstellt, der offenbar mit dem Coxitlobus bei *Brillia* und *Eurycnemus* homolog ist. Das Subdorsalorgan ist bei gewissen *Pentaneura*-Arten als ein scheibenförmiger, mit Borstenfransen ausgerüsteter Lobus entwickelt, bei anderen tritt es nur als ein niedriger Fortsatz ohne besonderen Borstenbesatz auf. Bei vielen *Pentaneura*-Arten fehlt es ganz.

Bei *Prodiamesa olivacea* (Fig. 36) sind die Endglieder des Hypopygs je in zwei Loben geteilt. Dies ist ein sehr exklusives Merkmal, das bei den Orthoclaidiinen im übrigen nur bei *Brillia*, *Eurycnemus* (Fig. 22) und *Diplocladius* (Fig. 38—39) wiedergefunden wird. Weiter ist der Hinterrand des Analtergits bei *Prodiamesa* ausgerandet und dort mit zahlreichen Borsten versehen. Dasselbe charakteristische Merkmal haben auch die *Diplocladius*-Arten. In Anbetracht dieser weitgehenden Übereinstimmungen betrachte ich Konvergenz als ausgeschlossen.

Ich bin also darin nicht mit PAGAST (1947, p. 557) einig, das Vorhandensein eines doppelten Stylus bei *Prodiamesa olivacea* als ein Merkmal von nur diagnostischem Wert zu betrachten. Wahrscheinlich ist PAGAST zu dieser Auffassung wegen fehlerhafter Voraussetzungen hinsichtlich der systematischen Stellung der Gattung *Diplocladius* gekommen. Es ist allerdings eine Tatsache, dass *olivacea* die einzige Art der „*Prodiamesa*-Gruppe“ ist, die doppelte Styli besitzt. Dies schliesst aber gar nicht aus, dass hier von einem phylogenetisch bedeutungsvollen Merkmale die Rede ist! Und zwar braucht ein Merkmal innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe gar nicht konstant vorhanden zu sein, um als phylogenetisch wichtig betrachtet werden zu können. Denn so weit ich zu überblicken vermag, ist es sehr bedeutungsvoll, wenn innerhalb einer vermuteten Verwandtschaftsgruppe eine Tendenz zu einer gewissen morphologischen Eigenheit verspürt werden kann.

In der oben gegebenen Charakteristik von *Protanypus* wurde u.a. das Vorhandensein einer supraalaren Borstengruppe jederseits am Mesonotum erwähnt, ein primitives Merkmal, das *Protanypus* mit *Tanypinae* und *Podono-*

minae gemeinsam hat. Es ist nun von grossem phylogenetischem Interesse, dass solche Borsten nicht nur bei *Prodiamesa* und *Odontomesa* (was von PAGAST übersehen wurde), sondern auch bei *Eurycnemus* und *Brillia* vorhanden sind. Meistens gibt es aber bei diesen 4 Gattungen auf den beiden analen Ecken des Mesonotums nur je eine supraalare Borste.

Der Vergleich hat somit ergeben, dass die *Prodiamesa*-Gruppe (*Prodiamesa*, *Odontomesa*) hinsichtlich der imaginalen Merkmale sich den übrigen *Orthocladiinae* via solche Gattungen wie *Brillia*, *Eurycnemus* und *Diplocladius* natürlich anschliesst. Die Larven- und Puppenmorphologie scheint dieser Feststellung in keiner Weise zu widersprechen.

Damit werden auch die Möglichkeiten erweitert, die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb „des Gros“ der *Orthocladiinae* zu beurteilen, d.h. jener Gattungen, die die Querader m-cu entbehren. Die Imagomorphologie spricht entschieden dafür, dass die Gattungen *Brillia*, *Eurycnemus*, *Propsiocerus* und *Diplocladius* plesiomorphe Typen vertreten. Durch die gut entwickelten Sporne der Hintertbien und den übereinstimmenden Flügeltypus schliessen sich *Cardiocladius* und *Abiskomyia* diesen Gattungen an. Jedoch deutet dies wohl nicht auf nähere Verwandtschaft, sondern am ehesten auf einen primitiven (plesiomorphen) Bau im allgemeinen hin. *Cardiocladius* ist u.a. auch durch das stark verkürzte und mehr oder weniger herzförmige 4. Tarsenglied charakterisiert, was an *Diamesini* erinnert. Für *Abiskomyia* sehr charakteristisch ist ein grosses membranöses Feld hoch oben auf dem Mesonotum, ein Merkmal, das unter den Chironomiden im übrigen nur bei der Gattung *Tanyptus* (vgl. EDWARDS 1931, p. 238) bekannt ist. *Hydrobaenus* — mit *Diplocladius* und *Trissocladius* nahe verwandt — erinnert durch die auffallend kurzen und dorsodistal etwas ausgerandeten 4. Tarsenglieder an *Cardiocladius*.

Alle diese verhältnismässig plesiomorphen *Orthocladiinae* ohne Querader m-cu haben Flügel des folgenden Typus: wohl entwickelter Anallappen, weit distal reichende Costa und R 4+5, lange Cu-Gabel, fCu unter oder nur wenig distal von r-m, gerade oder fast gerade Cu 2.

Diesen Flügeltypus, den *Orthocladius*-Typus (Fig. 6), finden wir unter den übrigen *Orthocladiinae* noch bei folgenden Gattungen, die zusammen mit den schon genannten die Gruppe A bilden:

<i>Trissocladius</i>	<i>Cricotopus</i>	<i>Paracricotopus</i>
<i>Heterotrissocladius</i>	<i>Mesocricotopus</i>	
<i>Parorthocladus</i>	<i>Acricotopus</i>	<i>Chaetocladius</i>
<i>Orthocladus</i>	<i>Psectrocladius</i>	<i>Metriocnemus</i>
<i>Syncricotopus</i>	<i>Rheocricotopus</i>	<i>Thienemannia</i>

Etwas stärker plesiomorph als die übrigen sind *Cardiocladius* (Fig. 5) und *Abiskomyia* dadurch, dass die Cu 2-Ader auch distal ganz gerade ist, was

an *Prodiamesa* und *Odontomesa* erinnert. Bei den anderen Mitgliedern meiner A-Gruppe beugt Cu 2 ganz distal etwas ab und verläuft eine kurze Strecke mit dem Flügelhinterrand parallel.

Einen etwas stärker apomorphen Flügeltypus (Fig. 7) als die A-Gruppe haben einige Gattungen, bei denen fCu mehr oder weniger weit distal von r-m verschoben ist, die aber ebenfalls eine gerade Cu 2 besitzen (Gruppe A 1):

<i>Eukiefferiella</i> (part.)	<i>Microcricotopus</i>
<i>Synorthocladius</i>	<i>Heterotanytarsus</i>

Wie verhalten sich nun die übrig gebliebenen *Orthocladinae*-Gattungen? Es zeigt sich, dass sie alle — mit Ausnahme der *Corynoneura*-Gruppe, worüber mehr weiter unten — durch eine in sehr charakteristischer Weise geschwungene Cu 2 charakterisiert sind. Dieses Merkmal ist allerdings nicht in sämtlichen Fällen gleich stark entwickelt; die Tendenz ist aber sehr deutlich. Deutlich ist auch eine Tendenz zur Verkürzung der Costa und der R 4+5, Verschiebung von fCu distalwärts, sowie Reduktion des Anallappens (wie bei gewissen *Eukiefferiella*-Arten). Dieser Flügeltypus (Fig. 8), den ich den *Smittia*-Typus nenne, tritt klar als stärker apomorph als die oben erwähnten hervor. Hierher (Gruppe B) gehören:

<i>Bryophaenocladius</i>	<i>Gymnometriocnemus</i>	<i>Lapposmittia</i>
<i>Paralimnophyes</i>	<i>Heleniella</i>	<i>Camptocladius</i>
<i>Limnophyes</i>	<i>Smittia</i>	<i>Acamptocladius</i>
<i>Parametriocnemus</i>	<i>Epoicocladius</i>	<i>Mesosmittia</i>
<i>Paraphaenocladius</i>	<i>Parakiefferiella</i>	<i>Prosmittia</i>
<i>Pseudorthocladius</i>	<i>Krenosmittia</i>	<i>Pseudosmittia</i>

Wie wir sehen, umfasst diese Gruppe u.a. alle Gattungen mit terrestrischer Lebensweise. Dies kann kaum eine Zufälligkeit sein. Der übereinstimmende Bau der Flügel scheint bestimmt dafür zu sprechen, dass wir es hier mit einer natürlichen Verwandtschaftsgruppe zu tun haben. Nach allem zu urteilen, ist sie aber mit den aufgezählten 18 Gattungen nicht ganz vollständig.

In der Gruppe A mit Flügeln des *Orthocladius*-Typus stehen die Gattungen *Metriocnemus*, *Thienemannia* und *Chaetocladius* in einer besonderen Gruppe (vgl. oben). Die imaginalen Merkmale deuten nämlich darauf hin, dass diese Gattungen ihre nächsten Verwandten in der B-Gruppe haben. Durch den Besitz von kräftig entwickelten Dorsomedianborsten am Mesonotum stimmen *Metriocnemus* und *Thienemannia* mit *Parametriocnemus*, *Paraphaenocladius* und *Pseudorthocladius* überein, was phylogenetisch bedeutungsvoll erscheint. Sie weichen auch von den übrigen Mitgliedern der A-Gruppe dadurch ab, dass R 4+5 verkürzt ist, wodurch die Costa weit distal von der Mündungsstelle dieser Ader reicht. Tatsächlich zeigt auch die Larven-Puppenmorphologie, dass hier ein enges Verwandtschaftsverhältnis vorhanden ist (ZAVREL 1941, STRENZKE 1950). Auf der Basis der Imagomorphologie komme ich zu dem Ergebnis, dass *Metriocnemus* als eine verhältnismässig plesiomorphe Gattung

aufgefasst werden soll, die ein Verbindungsglied zwischen der A-Gruppe und der B-Gruppe bildet. Plesiomorphe Merkmale sind u.a. die dichte Flügelbehaarung und die kräftig entwickelte Körperbeborstung. Auch ökologisch ist *Metriocnemus* eine Uebergangsgattung, indem die Larven einiger Arten noch rein limnisch sind, während andere terrestrisch sind. *Thienemannia* ist stärker apomorph. Ihre Larven sind aber limnisch.

Chaetocladius wurde von EDWARDS (1929) als Gruppe A in die grosse Sammelgattung *Orthocladius* gestellt, was nicht zufriedenstellend ist. Die *Chaetocladius*-Flügel sind allerdings mit Rücksicht auf das Geäder vom *Orthocladius*-Typus, machen aber wegen der groben Punktierung einen fremden Eindruck. Grob punktierte Flügel ohne m-cu und ohne Makrotrichien gibt es unter den Orthocladini nur noch bei *Bryophaenocladius*, *Limnophyes* und *Paralimnophyes*. Dies kann auf nähere Verwandtschaft zwischen diesen Gattungen und *Chaetocladius* hindeuten. Unter allen Umständen spricht die Morphologie der Jugendstadien (vgl. THIENEMANN 1921, 1936 d, 1944) nicht gegen meine auf der Basis der imaginalen Merkmale begründete Auffassung, dass *Chaetocladius* eine plesiomorphe Gattung in der oben genannten „B-Gruppe“ vertritt. Die *Chaetocladius*-Puppe ist zweifellos vom *Metriocnemus*-Typus im Sinne von THIENEMANN.

In erster Linie auf die Flügelmorphologie bauend, bin ich zu dem Ergebnis gekommen, dass die Orthocladini — abgesehen von den *Protanypini* und *Diamesini* — in zwei grosse natürliche Gruppen zerlegt werden können, von denen die eine u.a. die stärker plesiomorphen Formen umfasst. Zu dieser Gruppe — Tribus *Orthocladini* in meinem Sinne — gehören die folgenden Gattungen:

<i>Prodiamesa</i>	<i>Hydrobaenus</i>	<i>Synricotopus</i>
<i>Odontomesa</i>	<i>Trissocladius</i>	<i>Cricotopus</i>
<i>Cardiocladius</i>	<i>Heterotrissocladius</i>	<i>Mesocricotopus</i>
<i>Propillocerus</i>	<i>Heterotanytarsus</i>	<i>Acricotopus</i>
<i>Abiskomyia</i>	<i>Eukiefferiella</i>	<i>Psectrocladius</i>
<i>Brillia</i>	<i>Synorthocladius</i>	<i>Rheocricotopus</i>
<i>Eurycnemus</i>	<i>Parorthocladius</i>	<i>Paracricotopus</i>
<i>Diplocladius</i>	<i>Orthocladius</i>	<i>Microcricotopus</i>

Von diesen Gattungen wird *Propillocerus* — da mangelhaft bekannt — hier nicht weiter berücksichtigt.

Die andere grosse Gruppe — Tribus *Metriocnemini* in meinem Sinne — umfasst die folgenden Gattungen:

I. Reihe

Chaetocladius
Bryophaenocladius
Paralimnophyes
Limnophyes

II. Reihe

Metriocnemus
Thienemannia
Paraphaenocladius
Parametriocnemus
Pseudorthocladius

III. Reihe	<i>Gymnometriocnemus</i>	VII. Reihe	<i>Lapposmittia</i>
IV. Reihe	<i>Heleniella</i>		<i>Camptocladius</i>
V. Reihe	<i>Smittia</i>		<i>Acamptocladius</i>
VI. Reihe	<i>Epoicocladius</i>		<i>Prosmittia</i>
	<i>Parakiefferiella</i>		<i>Pseudosmittia</i>
	<i>Krenosmittia</i>	VIII. Reihe	<i>Thienemanniella</i>
			<i>Corynoneurella</i>
			<i>Corynoneura</i>

Diese Tribus sind nicht mit den gleichbenannten Tribus bei GOETGHEBUER (1940—50) identisch, die einfach auf das Vorhandensein oder Fehlen der Flügelmakrotrichien basiert waren.

In einer so artenreichen und an prägnanten morphologischen Merkmalen so armen Gruppe wie die *Orthoclaadiinae* ist es a priori zu erwarten, dass die Charakteristik der Untergruppen grosse Schwierigkeiten bereiten kann. Andererseits ist es aber eine alte Erfahrung, dass natürliche Gruppen selten durch scharfe Scheidelinien abgegrenzt sind. Es ist auch nicht möglich, zwischen den hier unterschiedenen Tribus *Orthoclaadiini* und *Metriocnemini* scharfe Grenzen zu ziehen. Die Diagnosen müssen in der Form von Merkmalskombinationen gegeben werden, und dies gilt sowohl für die Imagines wie für die Larven und Puppen. Die unten gelieferten Diagnosen beziehen sich auf die Imagines (vgl. die Bestimmungstabelle der Gattungen sowie p. 64 und 121). Hinsichtlich der Puppen sind die Schwierigkeiten sicher nicht sehr gross. *Metriocnemini s.m.* umfasst teils alle terrestrischen Orthoclaadiinen mit ihren speziellen Merkmalen, teils eine Anzahl limnischer Arten. Für diese scheint es ein gemeinsames Merkmal zu sein, dass die Puppen eine allgemeine Tendenz zur Konzentration der abdominalen Chagrinierung zum analen Rande der respektiven Segmente zeigen (*Metriocnemus*-Typus im Sinne von THIENEMANN), eine Tendenz, deren Endstadium durch eine einfache Reihe kräftiger Dorne am analen Rande der Segmente bezeichnet wird (*Heleniella*, *Krenosmittia*).

In der generell gesehen ausgeprägter plesiomorphen Tribus *Orthoclaadiini*, wo terrestrische Formen ganz fehlen, gibt es ausser zahlreichen typischen Stillwasserformen auch viele rheophile Arten. Die Puppen dieser Arten haben aber durchgehend einen anderen Typus als jene der rheophilen *Metriocnemini*.

Nun etwas über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der

Tribus Orthoclaadiini s.meo.

Dass die Gattungen *Prodiamesa*, *Odontomesa*, *Cardiocladius*, *Abiskomyia*, *Propsilocerus*, *Brillia*, *Eurycnemus* und *Diplocladius* als verhältnismässig plesiomorphe Typen aufzufassen sind, ist schon oben erörtert worden. Wegen

der Anpassung an spezielle Lebensverhältnisse (rasch fliessende Gewässer bzw. das Leben in frei beweglichen Gehäusen) besitzen die Larven und Puppen von *Cardiocladius* und *Abiskomyia* eine Reihe eigentümlicher Merkmale. Auch die imaginalen Merkmale zeigen, dass jede für sich eine verhältnismässig isolierte Stellung einnimmt. Die übrigen bilden — wenigstens nach den imaginalen Merkmalen zu urteilen — eine ziemlich zusammenhängende phylogenetische Reihe, die zum Gros der *Orthoclaudiini* überleitet, wobei (und hierin stimmen alle Metamorphosestadien überein) *Brillia* und *Eurycnemus* mit *Heterotrissocladius*, *Diplocladius* mit *Hydrobaenus* und *Trissocladius* engere Beziehungen zeigen (hinsichtlich Larven und Puppen vgl. ZAVŘEL 1941; THIENEMANN 1944, p. 587, Fussnote). Die Puppen dieser Gattungen gehören zum plesiomorphen Typus mit zur Schwimmplatte entwickeltem Analsegment, gleichmässig verteiltem, feinem Chagrin an den Tergiten und einer dunklen Klammerlinie am Oralrande der Tergite und Sternite. Dieser Bau der Puppen hängt zweifellos mit dem Leben in stehenden Gewässern eng zusammen. Bei den Larven finden sich oft verhältnismässig gut entwickelte Paralabialplatten. (Von *Eurycnemus* sind die Larven und Puppen allerdings noch unbekannt.)

Hinsichtlich *Heterotanytarsus* ist ZAVŘEL (1941, p. 23) auf der Basis der Larven- und Puppenmerkmale zu dem Schluss gekommen, dass eine nähere Verwandtschaft mit *Heterotrissocladius* verspürt werden kann. Die Imago-morphologie widerspricht dies in keiner Weise.

Nun kommt die Gattung *Eukiefferiella*, bei deren Abgrenzung die Imaginal- und Larven-Puppensystematiker zu ganz verschiedenen Resultaten gelangt sind. Auch in diesem Falle liegen aber tatsächlich keine wahren Inkongruenzen vor, und wie gewöhnlich muss die Auffassung der Larven-Puppensystematiker als die richtige betrachtet werden.

Nach ZAVŘEL (1939, p. 17) bildet *Eukiefferiella* „eine homogene, von allen übrigen *Orthoclaudiinae* deutlich verschiedene Gruppe“. Er hebt hervor, dass gewisse Ähnlichkeiten zwischen *Eukiefferiella* und der *Diamesa*-Gruppe zu verspüren sind. „Damit soll nicht gesagt werden, dass *Eukiefferiella* nahe zu den *Diamesini* gehört, doch kann das bedeuten, dass sie sich bald von den primitiven *Orthoclaudiini* als selbständige Gruppe abgetrennt hat“ (ZAVŘEL, l.c.).

Meines Erachtens ist die Auffassung ZAVŘEL's vom phylogenetischen Alter der Gattung *Eukiefferiella* ziemlich übertrieben. Es ist hier von einer sehr artenreichen Gattung die Rede, die sich in ihrer Ganzheit dem Leben in starker Strömung angepasst hat, wobei die Larven und Puppen eine Reihe adaptiver Merkmale erhalten haben, die teilweise eine gewisse Ähnlichkeit mit den *Diamesini* vortäuschen können. Phylogenetisch gesehen ist *Eukiefferiella* sicher viel jünger als die *Diamesen*.

Sehr charakteristisch sind die *Eukiefferiella*-Puppen mit ihren stark entwickelten intersegmentalen Querreihen von Dörnchen am Abdomen.

Insbesondere auf der Basis der reich differenzierten Bewaffnung der Abdominaltergite, des Baus der Thorakalhörner sowie der Entwicklung der abdominalen Borsten haben ZAVŘEL (l.c.) und THIENEMANN (1941, 1944) 8 verschiedene Artengruppen unterscheiden können. Von diesen ist die *bavarica-lobulifera*-Gruppe als die am meisten, die *cyanea*-Gruppe (monotypisch, Imago unbekannt) als die am wenigsten spezialisierte zu betrachten.

Bei den *Eukiefferiella*-Imagines gibt es nun eine entsprechende Differenzierung in leicht charakterisierbare Artengruppen. Die ursprünglichsten Züge finden wir bei den Imagines von *longicalcar*, *minor* und den mit ihnen am nächsten verwandten Arten. Ich bin dabei geneigt, in dem bei diesen Arten vorhandenen grossen, gerade nach hinten gerichteten Innenlobus der Basalglieder des Hypopygs ein plesiomorphes Merkmal zu sehen, das an die Verhältnisse bei *Diplocladius* erinnert. Die Flügel weichen in diesen Fällen vom normalen *Orthocladius*-Typus wenig ab (eine gewisse Verkürzung der R 4+5 und der Costa). Ueberhaupt erinnert die Imagomorphologie der um *longicalcar* gruppierten Arten stark an Gattungen wie *Diplocladius*, *Trissocladius*, *Heterotrissocladius* und *Heterotanytarsus*. Bei den übrigen *Eukiefferiella* sind verschiedene Merkmale derartig miteinander kombiniert, dass es unter den übrigen Orthocladiinen wenige Gegenstücke dazu gibt. Interessant ist dabei das Verschwinden der R 2+3-Ader durch Verschmelzung mit R 4+5 bei mehreren Arten, ein Merkmal, das in der Tribus *Orthocladiini* im übrigen nur bei *Microcricotopus*, obwohl weniger ausgeprägt, vorhanden ist. Gleichzeitig sind R 4+5 und Costa stark verkürzt und fCu distalwärts verschoben, alles Merkmale, die unter den *Metriocnemini* häufig vorkommen. Die Ader Cu 2 bleibt aber bei *Eukiefferiella* immer gerade. Zu den morphologisch interessantesten *Eukiefferiella*-Arten gehören *coerulescens* und *böovens* n.sp., die durch behaarte Augen und nackte Squama ausgezeichnet sind.

Ich sehe in *Eukiefferiella* einen von primitiven *Orthocladiini* abzuleitenden Seitenzweig, dessen rezente Arten eine phylogenetische Reihe darstellen, in der eine mit den *Metriocnemini* auffallend parallel verlaufende Differenzierung der imaginalen Merkmale beobachtet werden kann.

Die systematische Stellung der monotypischen Gattung *Synorthocladus* näher zu beurteilen, ist nicht leicht. Der Bau sowohl der Imago wie der Jugendstadien spricht doch am ehesten dafür, dass die Gattung in der Nähe von *Orthocladius* ihren natürlichen Platz hat. Während der Flügelbau stark an *Heterotanytarsus* und *Eukiefferiella* (*longicalcar*-Gruppe, *rectangularis*-Gruppe) erinnert, weist der Bau des Pronotums auf *Orthocladius* hin. Es wurde nämlich bisher übersehen, dass die Loben des Pronotums bei *Synorthocladus* und gewissen *Orthocladius* median ganz vereinigt sind, wodurch sie sich von allen übrigen *Orthocladiini* unterscheiden. Dies scheint mir phylogenetisch wichtig zu sein. Ebenso die Tatsache, dass die Basalglieder des

Hypopygs bei *Synorthocladius* (Fig. 58) und einigen *Orthocladius s.str.*-Arten (Fig. 66, 68) basal zipfelig ausgezogen sind.

Eine Zwischenstellung zwischen *Synorthocladius* und *Orthocladius* nimmt die Gattung *Parorthocladius* ein (vgl. weiter unten p. 92).

Während die dorsomedianen Borsten des Mesonotums bei *Trissocladius*, *Eukiefferiella*, *Synorthocladius*, *Parorthocladius* und anderen Gattungen sehr schwach entwickelt sind und, wenn überhaupt vorhanden, erst weit ab vom Pronotum beginnen (Fig. 32, 33), sind sie in der Gattung *Orthocladius* in meinem Sinne oft stärker entwickelt und beginnen immer dicht am Pronotum (Fig. 34). Wenn auch der Bau des Pronotums und des Hypopygs berücksichtigt wird, tritt *Orthocladius* als eine im Imagostadium verhältnismässig gut charakterisierte Gattung hervor, deren Abgrenzung mit den Resultaten der Larven-Puppensystematiker in gutem Einklang steht. Jedoch besteht der Unterschied, dass meine *Orthocladius*-Untergattungen im Larven-Puppensystem Gattungen sind.

Dass die Morphologie der Larven und Puppen die Annahme einer nahen Verwandtschaft zwischen *Orthocladius* und *Cricotopus* notwendig macht, ist von THIENEMANN in mehreren Arbeiten gezeigt worden. Tatsächlich sind die Grenzen zwischen *Orthocladius s.str.* (*Rheorthocladius* THIEN.) und *Cricotopus* in den Jugendstadien ganz fließend. Bei den Imagines sind die Grenzen dagegen ziemlich scharf. Ein schönes Verbindungsglied bildet aber nach den imaginalen Merkmalen die hier aufgestellte neue Gattung *Syncricotopus* (mit der Art *rufiventris*).

Hinsichtlich der Gattung *Acricotopus* (KIEFF.) THIEN. sei auf p. 116 unten verwiesen. Die auffallenden imaginalen Merkmale machen es schwierig, ihre systematische Stellung genauer zu beurteilen.

THIENEMANN und HARNISCH (1932) und ZAVŘEL (1938) haben auf die bei den Larven und Puppen vorhandenen Ähnlichkeiten zwischen *Psectrocladius* und *Rheocricotopus* hingewiesen. Nun fällt es bei den Imagines auf, dass beide Gattungen deutliche Pulvillen besitzen. Da eine gute Entwicklung dieser Bildung bei den Orthocladiinen überhaupt selten ist, erscheint die fragliche Übereinstimmung bedeutungsvoll. Jedoch weicht *Rheocricotopus* durch behaarte Augen, den Bau des Hypopygs u.s.w. von *Psectrocladius* recht scharf ab. Unter allen Umständen muss *Psectrocladius* als die stärker plesiomorphe der beiden Gattungen betrachtet werden. Dass ziemlich enge Beziehungen zwischen *Psectrocladius* und *Trissocladius* vorhanden sind, scheint mir wahrscheinlich (vgl. ZAVŘEL 1937, p. 11).

Durch die einstimmigen Zeugnisse der Metamorphosestadien gehören die kleinen Arten der Gattungen *Paracricotopus* und *Microcricotopus* nahe zu *Rheocricotopus*. Eine Tendenz zur Verschmelzung von R 2+3 und R 4+5 ist besonders bei *Microcricotopus* deutlich. Bei beiden Gattungen ist die Körperbeborstung reduziert. Zusammen mit der *bavarica*-Gruppe der Gattung *Eukiefferiella* gehören sie zu den am stärksten apomorphen *Orthocladiini*.

Ein Zerlegen der *Orthoclaadini* in Verwandtschaftsgruppen (Reihen) wäre wegen der verwickelten phylogenetischen Zusammenhänge wenig zweckmässig. Jedenfalls scheint ein solches Vorhaben vorläufig nicht genügend begründet zu sein.

Tribus *Metriocnemini* s.meo.

Meine Ansicht, dass *Chaetocladius* als ein Mitglied dieser Tribus zu betrachten ist, wurde oben begründet. Besagt nun das Vorhandensein einer groben Punktierung an den makrotrichien-freien Flügeln bei *Chaetocladius* und *Bryophaenocladius*, dass diese Gattungen einander nahe stehen? Dieser Auffassung war offenbar EDWARDS (1929, p. 338), denn nach ihm nimmt *Bryophaenocladius* eine Zwischenstellung zwischen *Chaetocladius* und *Limnophyes* ein. GOETGHEBUER (1932, p. 77) ging sogar so weit, dass er *Bryophaenocladius* und *Chaetocladius* in eine Gattung zusammenzog. Dies wurde aber von THIENEMANN (1934 b, p. 37; THIENEMANN und STRENZKE 1940, p. 26) kritisiert, der betonte, dass hier keine nähere Verwandtschaft vorhanden ist. Die Imaginal- und Larven-Puppensystematiker sind demnach hier zu recht verschiedenen Auffassungen gelangt.

Nun ist es doch generell gesehen sehr schwierig, die Verwandtschaftsverhältnisse der terrestrischen Arten auf der Basis der stark modifizierten Jugendstadien zu beurteilen, und dies ganz besonders wenn es aktuell wird, ihre Zusammenhänge mit limnischen Verwandten zu suchen. In diesem Fall ist einerseits von einer Gattung (*Chaetocladius*), deren Jugendstadien sich dem Leben in fliessenden Gewässern angepasst haben, andererseits von einer Gattung (*Bryophaenocladius*), mit typisch terrestrischen Jugendstadien die Rede.

Auf der Basis der imaginalen Merkmale scheint es mir sehr wahrscheinlich, dass *Bryophaenocladius* von *Chaetocladius*-ähnlichen Vorfahren abzuleiten ist. Das Vorhandensein der charakteristischen Dorne an den Tibialsporne bei *Chaetocladius* spricht auch nicht dagegen, da dieses Merkmal bei einer *Chaetocladius*-Art (*grandilobus* n.sp.) nur schwach entwickelt ist. Der Bau des Hypopygs zeigt bei den beiden Gattungen gemeinsame Züge, und innerhalb *Bryophaenocladius* finden wir hinsichtlich des Flügelbaus verschiedene Uebergangsstadien zwischen dem *Orthoclaadius*-Typus und dem *Smittia*-Typus. Obwohl mit einem gewissen Zögern, stelle ich demnach *Chaetocladius* in dieselbe Reihe (I) wie *Bryophaenocladius*.

Durch die hier aufgestellte Gattung *Paralimnophyes* wird *Bryophaenocladius* mit *Limnophyes* verknüpft. Die systematische Stellung der letztgenannten Gattung wurde bisher als unsicher betrachtet (vgl. STRENZKE 1950, p. 323—324). Die *Paralimnophyes*-Imago kombiniert in auffallender Weise *Bryophaenocladius*-Merkmale mit *Limnophyes*-Merkmalen (vgl. die Diagnose p. 129). Bei *Paralimnophyes* und *Limnophyes* sind die Flügel durchgehend vom *Smittia*-Typus.

Die soeben diskutierten 4 Gattungen bilden somit die I. Reihe der *Metriocnemini*.

Zur II. Reihe stelle ich die Gattungen *Metriocnemus*, *Thienemania*, *Parametriocnemus*, *Paraphaenocladus* und *Pseudorthocladus*, im Imago-stadium durch die wohl entwickelten Dorsomedianborsten des Mesonotums charakterisiert. Dies geschieht ganz in Uebereinstimmung mit der Auffassung von STRENZKE (1950). Die Zusammensetzung der Reihe II zeigt klar, wie vorsichtig die systematische Bedeutung der Flügelmakrotrichien bei den Chironomiden beurteilt werden muss. Während die Flügel bei den meisten Gattungen der II. Reihe Makrotrichien tragen, sind sie bei *Pseudorthocladus*, soweit bisher bekannt, nackt. (Dasselbe ist bei der mir nicht bekannten Gattung *Georthocladus* STR. der Fall). Nun zeigt die unten beschriebene *Pseud. pilosipennis*, dass dieses Merkmal auch nicht innerhalb einer Gattung konstant zu sein braucht.

Andererseits ist aber das Vorhandensein von Flügelmakrotrichien meistens ein plesiomorphes Merkmal, und es ist bezeichnend, dass wir sowohl innerhalb der *Orthocladiini* wie innerhalb der *Metriocnemini* behaarten Flügeln vorzugsweise bei Gattungen begegnen, die auch mit Rücksicht auf andere Merkmale als plesiomorph beurteilt werden müssen.

Da die Jugendstadien von *Parametriocnemus* im Gegensatz zu jenen der am nächsten verwandten, terrestrischen Gattungen *Paraphaenocladus* und *Pseudorthocladus* die ursprüngliche, rein limnische Lebensweise haben, erweckt dies die Frage, ob sie morphologische Züge besitzen, die eine Anknüpfung an stärker plesiomorphe Orthocladiinen zulassen. Dies ist tatsächlich der Fall. In der Beschreibung der Puppe von *Parametr. stylatus* hebt THIENEMANN (1937 a, p. 30) eine interessante Eigentümlichkeit hervor, die sie mit *Brillia* und *Heterotrissocladus* gemeinsam hat, und zwar den am Analrande des VIII. Abdominalsegmentes vorhandenen Sexualdimorphismus. Diese Uebereinstimmung wird auch von ZAVŘEL (1941, p. 22) betont, der auf der Basis der Jugendstadien mit verhältnismässig engen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen *Parametriocnemus* und *Heterotrissocladus* rechnet. Dies stimmt alles sehr gut mit den Zeugnissen der Imagomorphologie überein.

Doch kann ich ZAVŘEL nicht ganz beistimmen, wenn er zu dem Resultate kommt, dass die Mitglieder der Tribus *Metriocnemini* (sensu ZAVŘEL) „in mehrere Reihen zerfallen, die sich insgesamt an *Parametriocnemus* anknüpfen lassen; damit will ich freilich nicht behaupten, dass diese Gattung direkt die ursprüngliche Ahnenform dieser Tribus darstellt“ (ZAVŘEL, l.c.). — Rechnet doch ZAVŘEL zu *Metriocnemini* in seinem Sinne auch Gattungen wie *Heterotrissocladus* und *Brillia*, die ich als erheblich stärker plesiomorphe Typen als *Parametriocnemus* und *Metriocnemus* betrachten muss. Und von diesen beiden Gattungen ist *Metriocnemus* — wie an den imaginalen Merkmalen einwandfrei gezeigt wird — die am stärksten plesiomorphe. Wenn ZAVŘEL,

von den Jugendstadien ausgehend, zu dem entgegengesetzten Resultate gelangt, so beruht dies meines Erachtens darauf, dass die *Metriocnemus*-Larven und -Puppen wegen spezieller Milieuanpassungen verschiedene adaptive Merkmale zeigen. Dies bedeutet aber an sich nicht, dass *Metriocnemus* die phylogenetisch jüngere Gattung ist!

Wegen der schwach entwickelten dorsomedianen Borsten am Mesonotum sowie der nackten Squama bildet *Gymnometriocnemus* ein Uebergangsglied zu den übrigen *Metriocnemini*. Der Bau des Hypopygs stimmt ganz auffallend mit jenem bei *Pseudorthocladius* überein. Eine nähere Verwandtschaft kann deshalb vermutet werden. Hierin stimmt aber meine Auffassung nicht mit jener der Larven-Puppensystematiker überein, die *Gymnometriocnemus* als mit *Bryophaenocladius* sehr nahe verwandt betrachten (vgl. STRENZKE 1950, 1952). Anlässlich der divergierenden Auffassungen (vgl. weiter unten p. 141—142) scheint es mir ratsam, *Gymnometriocnemus* vorläufig eine eigene Reihe (III) bilden zu lassen.

In der Nähe der *Metriocnemus*-Gruppe steht auch die interessante rheophile Gattung *Heleniella* (Reihe IV). In Bezug auf die Entwicklung der Beborstung am Pronotum und Mesothorax (Fig. 106) erinnert sie auffallend an *Protanypus*! Es ist doch erstaunenswert, dass dieser plesiomorphe Beborstungstypus des Körpers mit dem Vorhandensein einer nackten Squama kombiniert ist. — Die stark spezialisierte *Heleniella*-Puppe ist jener von *Krenosmittia* sehr ähnlich.

Mit Ausnahme der monotypischen Gattung *Mesosmittia* sind alle noch zu besprechenden *Metriocnemini* wie *Heleniella* durch eine nackte Squama charakterisiert.

Zur Reihe V stelle ich allein die artenreiche, terrestrische Gattung *Smittia*, die auch bei STRENZKE (1950) eine eigene Reihe bildet.

Die in Reihe VI vereinigten Gattungen *Epoicocladius*, *Parakiefferiella* und *Krenosmittia* bilden nach neuerdings gefundenen Arten der *Parakiefferiella*-Untergattung *Rheosmittia* m. sicher eine natürliche Gruppe limnischer Arten. Wir begegnen hier einer Tendenz zur Ausbildung eines speziellen (bisher nicht beobachteten) Merkmals, und zwar eines Höckers hoch oben auf dem Mesonotum. Es ist auch charakteristisch, dass die Costa — obwohl an sich kurz — weit distal von R 4+5 endigt, sowie dass R 2+3 dazu neigt, mit R 4+5 zu verschmelzen (wie bei *Pseudorthocladius*), was bei mehreren Arten so weit gegangen ist, dass R 2+3 nicht mehr unterschieden werden kann. Hier liegt demnach eine auffallende Ähnlichkeit (Konvergenz) mit den Verhältnissen bei *Eukiefferiella* vor.

Unter den terrestrischen Orthocladiinen bleiben noch mehrere Gattungen übrig: *Camptocladius*, *Acamptocladius*, *Mesosmittia*, *Prosmittia* und *Pseudosmittia*. Sie bilden die VII. Reihe, im Imagostadium durch die distal von R 4+5 wenig oder gar nicht verlängerte Costa gekennzeichnet. Auch in dieser Reihe ist ein Mesonotalhöcker oft vorhanden. *Pseudosmittia* und *Campto-*

cladius wurden schon früher von STRENZKE (1950) wegen wichtiger Uebereinstimmungen in der Larven-Puppenmorphologie zusammen in eine Reihe gestellt. Die hier aufgestellten Gattungen *Acamptocladius* und *Prosmittia* (bisher nur im Imagostadium bekannt) schliessen sich den beiden letztgenannten Gattungen eng an. Dasselbe gilt offenbar für *Mesosmittia* m. mit der einzigen Art *flexuella*, deren systematische Stellung bisher als unsicher betrachtet wurde (vgl. unten p. 164). STRENZKE (1950 a), der die Larven untersuchte, fand Beziehungen sowohl zu *Smittia* wie zu *Pseudosmittia*; er nahm aber keinen endgültigen Standpunkt ein.

Eine Gattung unsicherer Stellung ist bisher auch *Lapposmittia* (mit der Art *parvibarba*) aus Schwedisch-Lappland gewesen. Ihre Larven sind in austrocknenden Klein-Tümpeln gefunden worden und müssen deswegen auch in feuchtem Boden leben können (EDWARDS, KRÜGER und THIENEMANN 1939). Sowohl Larven wie Puppen sind aber für das Leben im Wasser organisiert. EDWARDS (l.c., p. 263) hebt hervor, dass die Imago gewisse Ähnlichkeiten mit *Camptocladius* und *Pseudosmittia* hat. Das Vorhandensein von Pulvillen spricht nach meiner Auffassung bestimmt dafür, dass *Lapposmittia* nahe zu *Camptocladius* gestellt werden soll. Ob ein Mesonotalhöcker vorhanden ist, geht aus der von EDWARDS gegebenen Beschreibung nicht hervor. Interessant sind die weitgehenden Ähnlichkeiten in Bezug auf Mandibeln und Labium bei den Larven von *Lapposmittia* (EDWARDS, KRÜGER und THIENEMANN, l.c., Abb. 5, 6) und *Krenosmittia* (THIENEMANN und KRÜGER 1939, Abb. 15, 16)!

Dass die Gattungen der Reihe VII unter den übrigen *Metriocnemini* ihre nächsten Verwandten in der VI. Reihe (*Parakiefferiella*-Gruppe) haben, scheint mir sicher. Ein bedeutungsvolles Zeugnis ist u.a. das Vorhandensein eines Mesonotalhöckers bei allen *Pseudosmittia*-Arten sowie bei *Acamptocladius*.

Es ist somit einige Klarheit über die Frage gebracht worden, wo die Anknüpfungspunkte der terrestrischen Gattungen an die aquatischen Verwandtschaftskreise zu suchen sind. *Bryophaenocladius* scheint am nächsten mit *Chaetocladius* und den aquatischen bis halbaquatischen Gattungen *Paralimnophyes* und *Limnophyes* verwandt zu sein. *Paraphaenocladius* und *Pseudorthocladius* stehen *Parametriocnemus* sehr nahe. Meines Erachtens gehört in diese Verwandtschaft auch *Gymnometriocnemus*. Unsicherer ist die Stellung der grossen, sehr homogenen Gattung *Smittia*, die in der rezenten Fauna ziemlich isoliert steht. Nach der Imagomorphologie zu urteilen, nimmt sie eine Mittelstellung zwischen der *Metriocnemus*-Gruppe einerseits und den *Parakiefferiella*-*Pseudosmittia*-Gruppen andererseits ein. Die Anknüpfungspunkte zur *Metriocnemus*-Gruppe scheinen dabei etwas enger zu sein. Die *Parakiefferiella*-Gruppe und die *Pseudosmittia*-Gruppe haben höchstwahrscheinlich gemeinsame Vorfahren gehabt.

Reihe VIII (Die *Corynoneura*-Gruppe). — Eine Zusammenstellung über die divergierenden Auffassungen von der systematischen Stellung

dieser Gruppe gibt ZAVŘEL (1928). Nach einer eingehenden Untersuchung der Larven und Puppen gelangt ZAVŘEL zu dem Ergebnis, dass die Gruppe als Tribus innerhalb der *Orthocla-diinae* aufgefasst werden soll. THIENEMANN ist in späteren Arbeiten derselben Meinung (1941, 1950, 1954). Zusammenfassend schreibt ZAVŘEL (l.c., p. 657): „Man findet überhaupt in der ganzen Organisation der *Corynoneurarien*-Larven und -Puppen Anklänge an Merkmale aller übrigen Unterfamilien der Chironomiden, so dass man GOETGHEBUER beipflichten kann, wenn er in seinem Stammbaumschema (1914, p. 43) *Corynoneura* als selbständige Gruppe gleich an der Wurzel von der *Orthocladius*-Urform abzweigen lässt.“ — GOETGHEBUER (1939 a) gibt der *Corynoneura*-Gruppe sogar den Rang einer Unterfamilie.

Nun spricht aber vieles dafür, dass die Auffassung von ZAVŘEL und GOETGHEBUER über den phylogenetischen Zusammenhang zwischen der *Corynoneura*-Gruppe und den übrigen Orthocla-diinen nicht richtig ist. Es sind vor allem die Zeugnisse der Imagamorphologie, die hier angeführt werden können.

Wie oben gezeigt wurde, bildet das Flügelgeäder der rezenten *Orthocla-diinae* eine zusammenhängende phylogenetische Reihe, in der der Evolutionsprozess von dem plesiomorphen *Protanypus*-Typus bis zu dem ausgeprägt apomorphen *Smittia*-Typus schrittweise verfolgt werden kann. In dieser Entwicklungskette des Orthocla-diinen-Flügels bildet der *Corynoneura*-Typus (vgl. Fig. 10) das logische Endstadium. R 1 und R 4+5 sind hier mit der verdickten, stark verkürzten Costa ganz verschmolzen. In gewissen Fällen erreicht die Costa nur ein Drittel der Flügellänge. In Zusammenhang hiermit ist eine falsche Ader ausgebildet worden, die in der Nähe des vorderen Flügelrandes distal der Costa verläuft. Weiter ist die Cu-Gabel extrem kurz und der Anallappen des Flügels ganz reduziert.

Es ist nun eine Tatsache, dass innerhalb der Gattung *Pseudosmittia* (Reihe VII) mit Rücksicht auf den Flügelbau alle Uebergänge zwischen dem *Smittia*-Typus und dem *Corynoneura*-Typus nachgewiesen werden können. Die am meisten markierten Uebergangstypen werden von den europäischen Arten *Ps. conjuncta* EDW. und *curticosta* EDW. (1929, Pl. XVIII, Fig. 14 bzw. 17) sowie von den patagonisch-südchilenischen Arten *Ps. nigroflava* EDW. und *minuscula* EDW. (1931, Fig. 52 a—c) vertreten. Nach EDWARDS fehlen aber bei diesen Arten die für *Corynoneura* charakteristische falsche Ader am vorderen Flügelrande.

Jedoch fällt auch diese Verschiedenheit als trennendes Merkmal weg! Bei einer „*Pseudosmittia*“-Art, die ich im chilenischen Seengebiet gefunden habe, und die offenbar mit *nigroflava* nahe verwandt ist, besitzen die Flügel eine deutliche falsche Ader am Vorderrande distal der Costa (Fig. 9). Diese Art entbehrt auch, wie *Corynoneura*, ein Mesonotalhöcker und ist höchstwahrscheinlich keine echte *Pseudosmittia*.

Ein interessantes und für mehrere *Corynoneura*- und *Pseudosmittia*-Arten

gemeinsames Flügelmerkmal ist das Vorhandensein einer geraden Cu 2-Ader. Dies ist sicher in allen Fällen ein sekundäres Phänomen, das mit der Verkürzung des Cu-Gabels in Zusammenhang steht. Es gibt für eine geschwungene Cu 2-Ader nicht genügend Platz! Ob es berechtigt ist, wegen dieses Merkmals eine mit den übrigen *Pseudosmittia* gleichgestellte Artengruppe, *Orthosmittia*, auszuscheiden, wie GOETGHEBUER (1940—50) es getan hat, scheint mir vorläufig unsicher.

Die Reduktion des Flügelgeäders bei den am stärksten apomorphen *Orthocladinae* (*Pseudosmittia*, *Corynoneura*-Gruppe) stellt eine auffallende Parallele zu den Verhältnissen bei z.B. den Cecidomyiden, Proctotrupiden und Chalcididen dar. Es ist hier von den kleinsten Vertretern der respektiven Gruppen die Rede, und es ist hierbei von besonderem Interesse, dass die Verkleinerung des Körpers und der Flügel nicht von einer proportionalen Verdünnung der Flügelmembranen begleitet worden ist. Eine Reduktion des Flügelgeäders ohne gleichzeitige Verminderung des Tragvermögens der Flügel ist hierdurch ermöglicht worden.

Die für die *Corynoneura*-Gruppe und *Pseudosmittia* gemeinsamen Merkmale sind aber nicht nur auf die Flügel beschränkt. Die Antennen zeigen eine übereinstimmende Tendenz zur Verlängerung der Glieder 2—13 und zur Verkürzung des letzten Gliedes, was extrem niedrige AR.-Werte zur Folge hat. Das Pronotum ist sowohl in der *angusta*-Gruppe von *Pseudosmittia* wie in der *Corynoneura*-Gruppe mehr oder weniger stark reduziert, so dass seine Loben median breit getrennt sein können. Die Körperbeborstung ist einer übereinstimmenden starken Reduktion ausgesetzt worden. Besonders gilt dies für das Abdomen, dessen Tergite in extremen Fällen (gewissen *Corynoneura*) je nur eine Borste tragen. Es verdient hier hervorgehoben zu werden, dass die *Parakiefferiella*-Gruppe (Reihe VI) übereinstimmende Tendenzen hinsichtlich der Antennen, des Pronotums und der Körperbeborstung zeigt.

Die Imagamorphologie deutet bestimmt darauf hin, dass die *Corynoneura*-Gruppe sich der *Pseudosmittia*-Gruppe und dort besonders der *angusta*-Gruppe der Gattung *Pseudosmittia* nahe anschliesst. Die einzigen Unterschiede bestehen darin, dass in der *Corynoneura*-Gruppe ein Mesonotalhöcker fehlt und dass die Costa noch stärker verkürzt und mit R 1 und R 4+5 ganz verschmolzen ist.

Auf der Basis der imaginalen Merkmale bin ich demnach zu ganz anderen Resultaten als ZAVŘEL (1928, vgl. oben), der auf die Jugendstadien baut, gekommen. Zwingt aber dann wirklich die Morphologie der Larven und Puppen zu dem Schluss, dass *Corynoneura* sich „als selbständige Gruppe gleich an der Wurzel von der *Orthocladius*-Urform“ abgezweigt hat? Mir scheint dies sehr zweifelhaft.

Die Larven sind sehr charakteristisch. Obwohl sie die kleinsten Chironomidenlarven sind, werden sie mit unbewaffnetem Auge leicht an ihren langen Antennen erkannt. Mit Rücksicht auf die äussere Morphologie sind

sie als ausgeprägt apomorph zu bezeichnen. Dass ZAVŘEL anatomische Merkmale (Tracheensystem im dritten Thorakalsegment ohne Queranastomose, Lage des Gehirns im Prothorax, etc.) nachweisen konnte, die an die Verhältnisse bei *Tanyptinae* und *Chironominae* erinnern sollen, scheint mir mit Rücksicht auf unsere sehr unvollständige Kenntnis der Anatomie der kleineren Chironomiden weniger bedeutungsvoll.

Die *Corynoneura*- und *Thienemanniella*-Larven leben ganz frei. Mit lebhaften Bewegungen klettern sie an Wasserpflanzen und anderen Substraten umher. Sie schwimmen sehr gut und können als die besten Schwimmer unter den Orthoclaidiinen-Larven bezeichnet werden. Ihre Lebensweise ist mit anderen Worten ursprünglich und hat sich wohl während der Phylogenese nicht nennenswert geändert. Dieser Umstand mag die Persistenz von mit anderen Unterfamilien gemeinsamen inneren Organisationsmerkmalen erleichtert haben.

Mit Rücksicht auf die Lebensweise der Larven ist es nicht erstaunlich, dass die Puppen den gewöhnlichen, „schwimmenden Typus“ bewahrt haben und demnach mit langen lateralen Borsten an den Abdominalsegmenten ausgerüstet sind. Die vollständige Reduktion der Thorakalhörner hängt mit dem Leben in sauerstoffreichen litoralen Biotopen zusammen. Bedeutungsvoll ist die Tatsache, dass die Abdominaltergite am analen Rande je eine Reihe mehr oder weniger kräftiger Dörnchen tragen, ein für *Metriocnemini* typisches Merkmal. Auch die Puppen geben keinen Anhalt für die Ansicht von ZAVŘEL und GOETGHEBUER, dass die *Corynoneura*-Gruppe sich direkt aus stark plesiomorphen *Orthoclaidiinae* entwickelt haben sollte.

In schärfstem Gegensatz zur *Corynoneura*-Gruppe hat die Gattung *Pseudosmittia* sich jenen von Chironomiden bewohnten Biotopen angepasst, die von dem ursprünglichen aquatischen Milieu am stärksten abweichen, und zwar den rein terrestrischen. Und *Pseudosmittia* gehört mit Rücksicht auf die Larven-Puppenmorphologie zu jenen Orthoclaidiinen, die die „im Sinne eines Angepasstseins an das terrestrische Milieu gedeuteten Formcharaktere in der extremsten Ausprägung“ zeigen (STRENZKE 1950, p. 341). Es dürfte deswegen a priori sehr schwierig sein, an den Larven und Puppen einen näheren phylogenetischen Zusammenhang zwischen der *Corynoneura*-Gruppe und der Gattung *Pseudosmittia* nachzuweisen.

Im Imagostadium bilden die *Corynoneuren* die am stärksten apomorphe Gruppe der *Metriocnemini*. Es scheint mir nicht begründet, sie als Tribus aufzufassen.

Eine nähere Behandlung der marinen Unterfamilie *Clunioninae* liegt ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit. Hier will ich deshalb nur im Anschluss an die von WIRTH (1947, 1947 a, 1949, STONE and WIRTH 1947) gemachten Revisionen über diese interessante Insektengruppe einige Reflexionen machen.

Ihre gegenwärtige natürliche Abgrenzung haben die *Clunioninae* durch EDWARDS (1929) erhalten. — „The present definition of the subfamily on

the several strong characters proposed by Edwards and accepted by nearly all present workers, as well as the lack of good characters of the immature stages to the contrary, is strongly opposed to the multiple origin idea. The subfamily is therefore considered to be a homogenous phylogenetic group" (WIRTH 1949, p. 154). WIRTH (l.c., p. 153) hebt aber gleichzeitig hervor, dass die *Telmatogeton*-Gruppe mit der *Clunio*-Gruppe nicht näher verwandt ist, und dass sie „may have been derived from a different ancestral stock, having come to occupy their present position by evolutionary convergence.“ — In seinem Stammbaumschema deutet WIRTH an, dass die *Clunioninae* sich wahrscheinlich von den *Orthoclaudiinae* abgezweigt haben. Die näheren phylogenetischen Zusammenhänge mit dieser Unterfamilie werden aber von ihm nicht diskutiert.

Die *Clunioninae* sind sicher eine alte Gruppe. Sie haben eine weltweite Verbreitung an den Küsten der Weltmeere mit dem Zentrum um den Pazifik (THIENEMANN 1954, p. 581). Die Zahl der bekannten Gattungen und Arten hat in der letzten Zeit rasch gestiegen. Die Imagines zeigen eine Reihe eigentümlicher Merkmale, die wenigstens teilweise als Anpassung an ihr spezielles Milieu — felsige Meeresküsten — gedeutet werden müssen. Wie es mit den Larven und Puppen vieler Chironomiden der Fall ist, müssen wir demnach auch hinsichtlich der Imagines der Clunioninen damit rechnen, dass phylogenetisch wichtige Merkmale durch morphologische Anpassung verschleiert worden sind, so dass phylogenetische Schlüsse unsicher bleiben.

EDWARDS (1929) legte grosses Gewicht darauf, dass die bei den übrigen Chironomiden wohl entwickelte Sutura zwischen dem Sternopleurit und dem Anepisternit (die Anepisternalisutura) bei den Clunioninen schwach entwickelt ist oder ganz fehlt. Tatsächlich ist aber dieses Merkmal nicht so exklusiv, wie von EDWARDS (und WIRTH) angenommen wird. *Hydrobaenus lugubris* (ein recht plesiomorphes Mitglied der *Orthoclaudiini*) hat eine auffallend kurze Anepisternalisutura, so auch gewisse *Corynoneura*- und *Pseudosmittia*-Arten (vgl. Fig. 133). Meines Erachtens ist die Reduktion bzw. das Verschwinden der Sutura bei den Clunioninen ein adaptives Merkmal, das mit der starken Entwicklung der Beine und besonders der Vorderhüften in Zusammenhang steht, wodurch die Mesosternalpartie stark verkürzt worden ist. Es liegt auch nahe, die starke Reduktion des Pronotums als Resultat desselben Entwicklungsprozesses zu deuten (vgl. Fig. 9 b bei EDWARDS 1929!).

Unter den von EDWARDS in der *Clunioninae*-Diagnose genannten Merkmalen dürften nur jene, die sich auf den Bau des Postnotums und der Flügel beziehen, von grösserer phylogenetischer Bedeutung sein. Ein Postnotum ohne Kiel oder Furche besitzen neben *Clunioninae* nur noch die ausgeprägt plesiomorphen *Podonominae*.

Mit Rücksicht auf das Flügelgeäder tritt die Tribus *Telmatogetonini* im Sinne von WIRTH klar als die am stärksten plesiomorphe Gruppe unter den Clunioninen hervor. Die Ähnlichkeit mit plesiomorphen *Orthoclaudiini* ist

gross. Jedoch fehlt wie bei den Podonominen die Ader R 2+3. Es ist aber hierbei zu beachten, dass die Entwicklung und Lage von R 2+3 unter den Chironomiden ein sehr launenhaftes Merkmal darstellt. Von besonderem Interesse ist der Flügel von *Telmatogeton latipennis* WIRTH ((1949, p. 172, Fig. 6 b) aus dem Pazifik. Abgesehen davon, dass die Querader m-cu fehlt, liegt grösste Ähnlichkeit mit *Protanypini* und *Diamesini* vor! (fCu proximal von r-m, Cu 2 stark gebogen, sehr lange Costa).

Tribus *Clunionini* im Sinne von WIRTH hat dagegen Flügel von einem stärker apomorphen Typus. Oft sind sie reduziert, besonders bei den ♀♀, und können sogar ganz fehlen. fCu liegt meistens deutlich distal von r-m, die Cu-Gabel ist kurz, Cu 2 bisweilen (*Clunio schmitti* STONE et WIRTH, 1947, Pl. 19: 23) kräftig geschwungen.

Die Entwicklung des Flügelgeäders stützt also keineswegs die Auffassung WIRTH's (1949, p. 155), dass *Clunionini* eine stärker plesiomorphe Gruppe als *Telmatogetonini* sein sollte. Auch andere Merkmale können dagegen angezogen werden. Die Gattung *Thalassomyia*, die von WIRTH als die am stärksten plesiomorphe Gattung unter den *Telmatogetonini* betrachtet wird, ist durch ein eigentümliches Merkmal gekennzeichnet: Das überhaupt stark beborstete Mesonotum hat nämlich eine gut entwickelte dorsomediane Borstenreihe, die sich im zweiten Drittel ihrer Länge in zwei Borstenreihen teilt; diese reichen bis zum Scutellum (WIRTH 1947, p. 121, 128, 131; 1949, Fig. 4 i—k). Ein Gegenstück dazu gibt es unter den Chironomiden überhaupt nur bei gewissen *Tanypinae*: *monilis*-Gruppe der Gattung *Pentaneura* (vgl. EDWARDS 1931, p. 248, Fig. 35 c). Diese Ueberstimmung ist bemerkenswert.

Das Hypopyg ist bei den *Telmatogetonini* deutlich stärker plesiomorph als bei den *Clunionini*, am nächsten an das unkomplizierte Hypopyg gewisser *Diamesini* erinnernd (vgl. z.B. WIRTH 1949, Fig. 4 g). Und während die Loben des Pronotums bei den meisten *Clunioninae* stark reduziert und sehr weit getrennt sind, sind sie bei *Thalassomyia africana* EDW. (*Telmatogetonini*) verhältnismässig gut entwickelt, „narrowly separated at midline by about the width of first antennal segment, each with a line of 10—12 long black setae“ (WIRTH 1947, p. 135), was wohl als stärker plesiomorph aufgefasst werden muss.

Als Beleg für seine Ansicht über die plesiomorphe Natur der *Clunionini* führt WIRTH (1949, p. 155) den einfachen Bau der Beine und das Vorhandensein eines deutlichen aber stark reduzierten Tibialkammes bei *Eretmoptera* an. Es könnte weiter hervorgehoben werden, dass die *Telmatogetonini*-Gruppe durch den ganz eigenartigen Bau des Analsegmentes als weniger plesiomorph hervorsteht. Diese Argumente scheinen doch weniger bedeutungsvoll zu sein, und das Ergebnis ist, dass die *Telmatogetonini* und dort in erster Linie die Gattung *Thalassomyia* den am stärksten plesiomorphen Typus unter den *Clunioninae* vertreten.

Wir sind damit zu der schwierigen Frage gelangt, wo die Stammformen

der Clunioninen zu suchen sind. Die Uebereinstimmung mit der *Pentaneura monilis*-Gruppe hinsichtlich der Anordnung der Dorsomedianborsten bei *Thalassomyia* kann kaum als Konvergenz aufgefasst werden. Wahrscheinlich auch nicht die Uebereinstimmung mit den *Podonominae* hinsichtlich des Baus des Postnotums (vgl. oben). Der Bau des *Thalassomyia*-Flügels deutet doch entschieden auf nahe Verwandtschaft mit plesiomorphen *Orthoclaadiini* hin. Dasselbe gilt für den Bau der Larven und Puppen, der so übereinstimmend ist, dass es Schwierigkeiten bereitet, sie von jenen anderer *Orthoclaadiinae* zu unterscheiden. ZAVŘEL (1941, p. 24), der von der Morphologie der Larven ausgeht und der bei der *Clunio marinus*-Larve „deutliche Ähnlichkeiten“ mit *Metriocnemus*, *Parametriocnemus* und *Phaenocladus* findet, betrachtet es sogar als möglich, dass die „*Clunioninae*“ (ZAVŘEL betrachtet nicht die Gruppe als Unterfamilie) sich von *Metriocnemini* in seinem Sinne abgezweigt haben. Da er aber dort auch solche Gattungen wie *Brillia* und *Trissocladius* stellt, sind unsere Ansichten nicht allzu stark verschieden. Der Unterschied liegt darin, dass die „*Clunioninae*“ meiner Meinung nach älter sind als von ZAVŘEL angenommen wird. Nach allem zu urteilen sind sie vom Orthoclaadiinenstamm später als die *Protanypini* und *Diamesini*, aber früher als die *Metriocnemini* (in meinem Sinne) abgezweigt worden. In Uebereinstimmung mit JOHANNSEN (1937), ZAVŘEL (l.c.) und THIENEMANN (1954) kann ich den um *Clunio* gruppierten Gattungen nicht den Rang einer Unterfamilie anerkennen und ziehe es vor, sie in eine Tribus, *Clunionini*, zu vereinigen.

Die Diskussion der phylogenetischen Probleme innerhalb der *Orthoclaadiinae* aktualisiert auch die Frage, wo die Stammformen der *Chironominae* zu suchen sind. Ich möchte hier in aller Kürze einige Gesichtspunkte vorlegen.

Die Morphologie der Larven, Puppen und Imagines deutet einstimmig darauf hin, dass die *Chironominae* den *Orthoclaadiinae* sehr nahe stehen. Tatsächlich ist es in allen Metamorphosestadien schwierig, klare Scheidelinien zwischen den beiden Unterfamilien aufzuziehen.

Meines Erachtens haben die *Chironominae* ihre nächsten rezenten Verwandten unter jenen Gattungen, die ich oben als plesiomorphe *Orthoclaadiini* bezeichnet habe. Aktuell sind in erster Linie die Gattungen *Prodiamesa*, *Odontomesa*, *Brillia*, *Eurycnemus*, *Diplocladius*, *Hydrobaenus* und *Trissocladius*.

Im Larvenstadium weichen die *Chironominae* von den *Orthoclaadiinae* nur durch das Vorhandensein wohl entwickelter und radiär gestreifter Paralabialplatten am Labium ab. Diese Platten fehlen meistens oder sind nur schwach entwickelt bei den Orthoclaadiinen. *Prodiamesa* und *Odontomesa* besitzen jedoch wohl entwickelte Paralabialplatten, und bei den übrigen, oben genannten *Orthoclaadiini*-Gattungen kommen auch solche Platten vor, wenn auch nur klein ausgebildet. Es ist in diesem Zusammenhang von grösstem Interesse, dass die

schmalen Paralabialplatten bei der Larve von *Hydrobaenus lugubris* gestreift sind (vgl. GOETGHEBUER 1914, p. 20 und Pl. I, Fig. 6). Und über die *Odontomesa*-Larve schreibt ZAVŘEL (1926 a, p. 275): „Stellt man sich vor, dass die basalen Teile der Borsten an die Paralabialplatten als verstärkende Leisten anwachsen, während die distalen, den Oralrand der Platte überragenden Teile verschwinden, dann würde die Paralabialplatte ganz die Gestalt und Struktur des Paralabialfächers der Chironomiden-Larven annehmen.“

Im Puppenstadium sind die *Chironominae* in erster Linie dadurch gekennzeichnet, dass die Hinterecken des VIII. Abdominalsegmentes je mit einem Dorn oder Dörnchenkamm versehen sind. Einen solchen Dorn, obwohl schwächer entwickelt, finden wir auch bei den Puppen von *Trissocladius taticus*, *torneträskensis* und *mucronatus*. — Während die Thorakalhörner bei den Puppen der *Chironominae* gabelförmig (*Pseudochironomus*) oder büschelförmig sind, sind sie bei den *Tanytarsini*- und *Orthoclaudiinae*-Puppen einfach. Doch zeigen die Thorakalhörner bei *Propiloscerus lacustris* (THIENEMANN und HARNISCH 1933, p. 4, Fig. 7), *Brillia modesta* und *B. brevinervis* (HENNIG 1950, Fig. 159 A, B) distal einen seichteren oder tieferen Ausschnitt. Eine Spaltungstendenz ist vorhanden.

Im Imago Stadium sind die meisten *Chironominae* an dem langen Metatarsus des vorderen Beinpaars (LR. > 1), dem schwachen oder ganz reduzierten Sporn der Vordertibien, den eigenartig gebauten Kämmen der Hintertibien sowie an dem Bau des Hypopygs leicht kenntlich. Es gibt aber mehrere Chironomiden mit LR. niedriger als 1, z.B. *Pseudochironomus*, *Microtendipes*, *Sergeantia*, *Lauterbornia*. Und die wohl entwickelten Sporne bei *Pseudochironomus* mit ihren basalen Dornen bilden einen Uebergang zwischen dem Spornentypus bei *Brillia-Eurycnemus* und jenem bei stärker spezialisierten Chironomiden. Hinsichtlich des Baus der Flügel liegt völlige Uebereinstimmung zwischen den Chironomiden und den stärker plesiomorphen *Orthoclaudiini* vor.

Das Hypopyg der *Chironominae* wird in erster Linie durch die nach hinten gerichteten und mit den Basalgliedern unbeweglich verbundenen Endglieder gekennzeichnet. Dieser Hypopygtypus fehlt bei den *Orthoclaudiini*. Es liegt dagegen eine gewisse Variation innerhalb der *Chironominae* vor. Den Verhältnissen unter den *Orthoclaudiini* am nächsten kommt wohl die Gattung *Stictochironomus*, bei der die ♂♂ bewegliche Endglieder besitzen; und diese sind nach innen gerichtet.

Eine nähere Anknüpfung zwischen *Chironominae* und plesiomorphen *Orthoclaudiini* kann in Bezug auf die Reduktion des s.g. Griffels der Hypopygenglieder verspürt werden. Diese eigentümliche, stiftähnliche Bildung kommt bei allen *Tanytarsinae* und *Podonominae* vor, fehlt aber bei allen *Chironominae*. Bei den *Orthoclaudiini* ist ein Griffel meistens vorhanden. Es ist aber hier von grossem Interesse, dass alle *Orthoclaudiini*, die einen Griffel entbehren, aus-

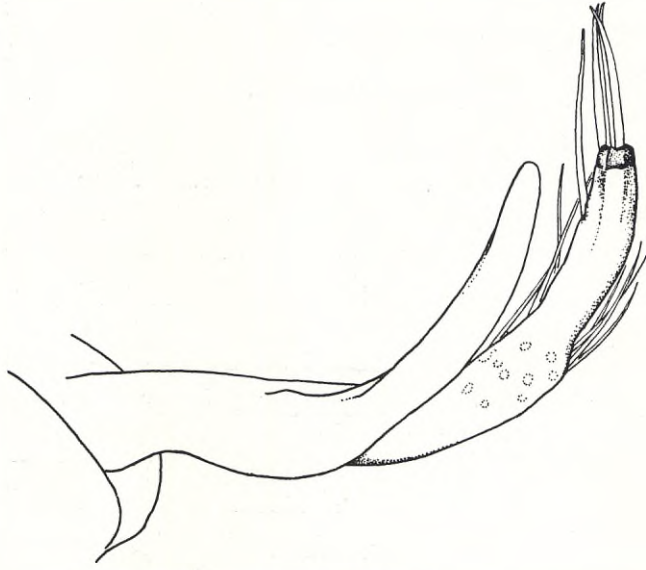


Fig. 22. *Eurycnemus crassipes* (PANZ.). Linkes Endglied des Hypopygs.

geprägt plesiomorph sind; und zwar gehören hierher: *Clunionini* s.m., einige *Diamesini* und unter den *Orthoclaadiini*: *Brillia*, *Eurycnemus*, *Diplocladius*.

Ein Griffel ist wahrscheinlich durch Umwandlung von zwei Borsten entstanden, die verkürzt, zugeplattet und in einem Male vereinigt worden sind. Bei *Eurycnemus crassipes* finden wir an den Endgliedern des Hypopygs ein interessantes ?Vorstadium einer Griffelbildung (Fig. 22). Meines Erachtens stellt dies eine der morphologischen Einzelheiten dar, die darauf hindeuten, dass *Eurycnemus* jenen *Orthoclaadiinae* nahe steht, die die Vorfahren der *Orthoclaadiini* und *Chironominae* waren.

Bei den *Chironominae* tragen die Basalglieder des Hypopygs meistens je zwei wohl abgesetzte Innenloben, einen dorsalen und einen ventralen, von denen dieser meistens länglich und mit einer distalen Borstengruppe versehen ist. Oft kommt ein kleiner dritter Lobus zwischen den beiden anderen hinzu. Auch ist der dorsale Lobus bei den *Tanytarsini* meistens in zwei Loben differenziert. Es ist nun eine Tatsache, dass wir unter den *Orthoclaadiinae* das am stärksten an den *Chironominae*-Typus erinnernde Hypopyg bei plesiomorphen *Orthoclaadiini* der Gattungen *Prodiamesa* und *Odontomesa* finden. Die Basalglieder tragen bei diesen Gattungen je zwei wohl getrennte Loben, einen dorsalen und einen ventralen, die zweifellos mit den entsprechenden Loben der *Chironominae* homolog sind. Der ventrale Lobus ist meistens lang, nach hinten gerichtet und distal erweitert, was mit den Verhältnissen bei den *Chironominae* gut übereinstimmt.

Dann noch ein Imaginalmerkmal, das die plesiomorphen *Orthoclaadiini* mit den *Chironominae* verknüpft. Bei diesen tragen die Frontalloben sehr häufig je einen kleinen, zapfenförmigen Fortsatz. Solche Frontalwarzen finden sich auch bei *Trissocladius naumanni*!

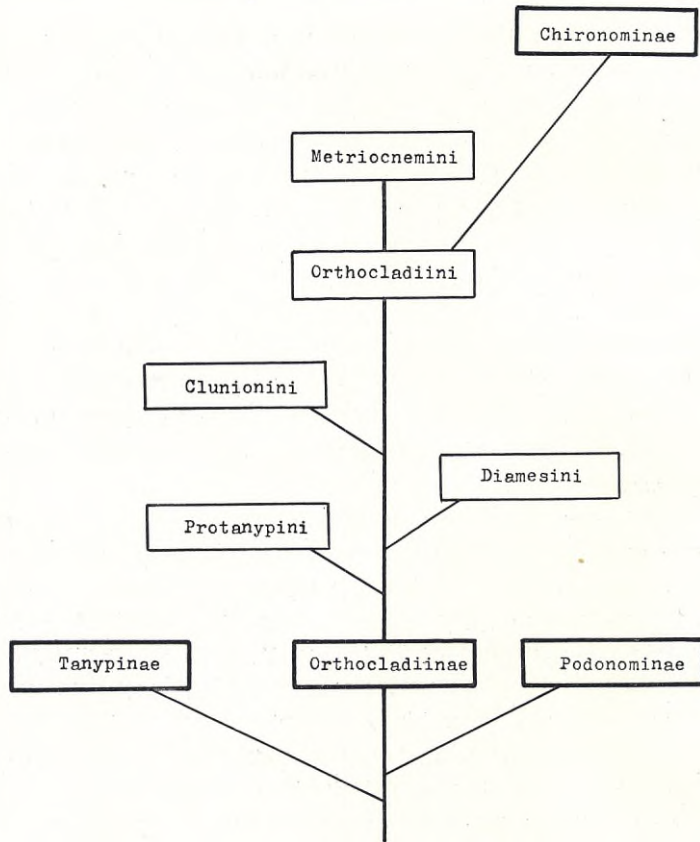


Fig. 23. Stammbaumschema der Chironomidae.

Zusammenfassenderweise bin ich zu dem Ergebnis gekommen, dass die *Orthoclaidiinae* und ihre direkte Vorfahren den zentralen Stamm während der Phylogenese der Chironomiden gebildet haben (Fig. 23). Sehr früh wurden davon die *Tanypinae* und die *Podonominae* abgezweigt, von denen jene sich am weitesten vom Orthoclaidiinen-Typus entfernt haben. Als die am stärksten plesiomorphen der rezenten *Orthoclaidiinae* fasse ich die *Protanypini* auf. Phylogenetisch jünger sind die *Diamesini*. Die marine *Clunio-Telmatogeton*-Gruppe, die ich nur als eine Tribus innerhalb *Orthoclaidiinae* auffasse, hat gewisse mit den Tanypinen und Podonominen gemeinsame plesiomorphe Merkmale bewahrt, besitzt aber andererseits verhältnismässig apomorphe Merkmale, die es wahrscheinlich machen, dass sie sich später als die *Protanypini* und *Diamesini* vom Orthoclaidiinenstamm abgezweigt haben. Die Tatsache, dass die *Clunionini* auch im Imagostadium einige eigentümliche adaptive Merkmale erhalten haben, macht doch alle Schlüsse schwierig. Eine Schlüsselgruppe für das Verständnis der Phylogenese der Chironomiden bilden einige oben mehrmals erwähnte, plesiomorphe Gattungen der Tribus

Orthoclaudiini in meinem Sinne. Sie scheinen jenen Formen sehr nahe zu stehen, die die Vorfahren der *Metriocnemini* und *Chironominae* waren. Theoretisch können sie sogar als direkte Vorfahren dieser Gruppen betrachtet werden. Die Spitze des Orthoclaudiinenstammes bilden die *Metriocnemini*. Bei Berücksichtigung des Flügelgeäders hat sich die grosse Unterfamilie *Chironominae* weit mehr plesiomorph als die *Metriocnemini* verhalten. Hinsichtlich der Tibialsporne und des Hypopygs ist sie dagegen die am stärksten apomorphe Gruppe unter den Chironomiden.

Ein Versuch, die Phylogenie der Chironomiden zu klären, ist früher von GOETGHEBUER (1914) gemacht worden. Mit Rücksicht darauf, dass die Kenntnis der Morphologie und Taxonomie dieser Insektengruppe vor 40 Jahren noch ganz in den Anfängen lag, war aber ein solches Vorhaben eine hoffnungslose Aufgabe.

Richtig war die Folgerung GOETGHEBUER's, dass die *Chironominae* von den *Orthoclaudiinae* abgezweigt wurden. Im übrigen müssen aber seine Erörterungen und Ergebnisse als unhaltbar betrachtet werden. Hinsichtlich der *Orthoclaudiinae* fasste er unglücklicherweise die Entwicklung der Schwimmhaare der Puppen als den phylogenetisch wichtigsten Merkmalskomplex auf. GOETGHEBUER ging dabei von der Erwägung heraus, dass die Puppen der *thienemanni*-Gruppe (*Euorthocladius* THIEN.), bei denen das Analsegment sowohl Schwimmhaare wie Analborsten entbehrt, einen ausgeprägt plesiomorphen Typus vertreten, einen Typus, von dem Gattungen mit besser entwickelter Chaetotaxie abgeleitet werden können. Demnach betrachtete GOETGHEBUER *Trissocladius* (mit kurzen Schwimmhaaren am Analsegment der Puppe) als eine verhältnismässig apomorphe Gattung einer phylogenetischen Serie, in der *Psectrocladius* (mit langen Schwimmhaaren) die am stärksten apomorphe Gattung der *Orthoclaudiinae* darstellt. Da die Chaetotaxie der Chironomidenpuppen vom Milieu leicht beeinflusst wird, und da schlecht entwickelte oder fehlende Schwimmhaare sicher eine sekundäre Erscheinung sind, bekam folglich GOETGHEBUER vom Anfang an eine fehlerhafte Auffassung von den phylogenetischen Zusammenhängen.

Die von GOETGHEBUER verwendeten imaginalen Merkmale beziehen sich in erster Linie auf Augenbehaarung, Flügelbehaarung, Pulvillen, Empodium und die Zahl der Palpenglieder, alles Merkmale, die bei phylogenetischen Betrachtungen mit grösster Vorsicht beurteilt werden müssen. U.a. wird er auf der Basis der fraglichen imaginalen Merkmale dazu verleitet, *Diplocladius* als eine stärker apomorphe Gattung als *Cricotopus* zu betrachten.

**Bestimmungstabelle der nordeuropäischen Gattungen
der *Orthoclaadiinae* (♂♂).**

- 1 (2) Die dorsolateralen Borstenreihen des Mesonotums analwärts konvergierend. fCu proximal von r-m sitzend. Querader m-cu vorhanden. Thorax median am Pronotum, am Mesosternum und den Mesopleuren mit Borstengruppen. (Fig. 2, 4). Tribus Protanypini
1. Genus *Protanypus* (KIEFF.) EDW. (p. 60)
- 2 (1) Die dorsolateralen Borstenreihen des Mesonotums parallel verlaufend.
- 3 (4) Postnotum median ohne Kiel oder Furche. Querader m-cu nicht vorhanden. Tribus Clunionini
5. Genus *Clunio* (HAL.) WIRTH (p. 63)
- 4 (3) Postnotum median immer mit Kiel oder Furche.
- 5 (10) fCu proximal von r-m sitzend. Querader m-cu immer vorhanden. Tribus Diamesini
- 6 (7) Augen dorsalwärts stegartig verlängert. Die Loben des Pronotums median getrennt, weit klaffend. Flügel grob punktiert, mit deutlichen Mikrotrichien. 2. Genus *Pseudodiamesa* (GOETGH.) PAG. (p. 62)
- 7 (6) Augen dorsalwärts nicht stegartig verlängert. Die Loben des Pronotums bei Dorsalansicht median teilweise in Kontakt, weniger weit klaffend.
- 8 (9) Flügel ziemlich grob punktiert, mit deutlichen Mikrotrichien. 3. Genus *Diamesa* (MEIG.) PAG. (p. 62)
- 9 (8) Flügel sehr fein punktiert, ohne sichtbare Mikrotrichien. 4. Genus *Potthastia* (KIEFF.) PAG. (p. 63)
- 10 (5) fCu unter oder distal von r-m sitzend.
- 11 (62) Cu 2 gerade oder schwach gebogen. Pronotum normal entwickelt. Die Dorsomedianborsten des Mesonotums schwach entwickelt oder fehlend. Flügel, wenn ohne Makrotrichien, niemals grob punktiert. Squama meistens mit gut entwickelter Borstenfranse, sehr selten (bei *Diplocladius*, *Eukiefferiella coerulea*, *E. bövrensis*) ganz nackt. Nur limnische Arten. Tribus Orthoclaadini
- 12 (25) Der äussere Sporn der Hintertibien wenigstens die Hälfte der Länge des inneren Sporns erreichend. Das 5. Tarsenglied niemals dorsoventral abgeplattet. Die vorderen Abdominalsegmente lateral niemals scheibenförmig erweitert.
- 13 (16) Querader m-cu vorhanden.
- 14 (15) Augen dorsalwärts stegartig verlängert. Das 2. Palpenglied distalmedian ohne Zahn. 6. Genus *Prodiamesa* (KIEFF.) BRUND. (p. 64)
- 15 (14) Augen dorsalwärts nicht verlängert. Das 2. Palpenglied distalmedian mit einem Zahn. 7. Genus *Odontomesa* PAG. (p. 65)

- 16 (13) Querader m-cu nicht vorhanden.
- 17 (18) Das 4. Tarsenglied mehr oder weniger deutlich herzförmig, viel kürzer als das 5. Glied. Eine Ax-Ader (Fig. 5, Ax) ist vorhanden. Flügel ohne Makrotrichien. Hypopyg ohne Analspitze.
8. Genus *Cardiocladius* KIEFF. (p. 66)
- 18 (17) Das 4. Tarsenglied zylindrisch, meistens nicht oder wenig kürzer als das 5. Glied. Eine Ax-Ader fehlt.
- 19 (20) Mesonotum median mit einem grossen, membranösen Feld. Hintertibien ohne Kamm. Flügel ohne Makrotrichien. Die Loben des Pronotums nur mit einer lateralen Gruppe langer Borsten, die sich aber bis zur Mitte der Loben erstreckt (Fig. 25).
9. Genus *Abiskomyia* EDW. (p. 67)
- 20 (19) Mesonotum ohne membranöses Medianfeld. Endglieder des Hypopygs in zwei Loben gespalten.
- 21 (24) Flügel mit Makrotrichien. Die Loben des Pronotums neben einer lateralen Borstengruppe auch mit einer medianen Gruppe (Fig. 26, 27). Squama beborstet. Augen nackt.
- 22 (23) Mesonotum nicht vorgezogen. Hintertibien mit Kamm.
10. Genus *Brillia* KIEFF. (p. 68)
- 23 (22) Mesonotum stark konisch vorgezogen. Hintertibien ohne Kamm.
11. Genus *Eurycnemus* v. D. WULP (p. 69)
- 24 (21) Flügel ohne Makrotrichien. Die Loben des Pronotums nur mit der gewöhnlichen lateralen Borstengruppe. Squama bisweilen nackt. Augen behaart.
12. Genus *Diplocladius* KIEFF. (p. 70)
- 25 (12) Der äussere Sporn der Hintertibien sehr kurz, nicht die Hälfte der Länge des inneren Sporns erreichend, oder ganz fehlend. Ausnahmen: *Psectrocladius obvius*, mit dorsoventral abgeplattetem 5. Tarsenglied, und *Acricotopus*, mit lateral scheibenförmig erweiterten vorderen Abdominalsegmenten.
- 26 (55) Pulvillen meistens fehlend. Wenn es solche gibt, sind entweder die Dorsolateralborsten anliegend und überaus kurz (*Cricotopus*), oder die Flügel besitzen Makrotrichien (*Heterotanytarsus*).
- 27 (48) Augen nackt. Ausnahmen: *Eukiefferiella coerulea* und *E. bövrensis*, die aber eine nackte Squama besitzen.
- 28 (41) Dorsomedianborsten des Mesonotums fehlend oder, wenn vorhanden, äusserst schwach und erst weit ab vom Pronotum beginnend bzw. sitzend.
- 29 (32) Flügel mit Makrotrichien wenigstens an der Spitze, ihr Anallappen niemals vorstehend. Die Loben des Pronotums klaffend, bei Dorsalansicht niemals längs einer Suture vereinigt. Wenn die Flügel ganz nackt sein sollten (abgeflogene Exx. von *Heterotrissocladius subpilosus*), sind die Flügel sehr dunkel und die Clypealpartie des Kopfes stark angeschwollen (Fig. 44).
- 30 (31) Augen dorsalwärts stegartig verlängert. Scutellum mit zahlreichen, mehr oder weniger zerstreut sitzenden Borsten. fCu wenig distal von r-m. Hypopyg mit konischer Analspitze.
15. Genus *Heterotrissocladius* SPÄRCK (p. 80)
- 31 (30) Augen dorsalwärts nicht stegartig verlängert. Scutellum nur mit wenigen Borsten in einfacher Querreihe. fCu ziemlich weit distal von r-m. Analspitze des Hypopygs nur schwach angedeutet.
16. Genus *Heterotanytarsus* SPÄRCK (p. 80)
- 32 (29) Flügel ohne Makrotrichien.
- 33 (34) Mesosternum an der Anepisternalisuture mit Borstengruppe. Pronotum sehr

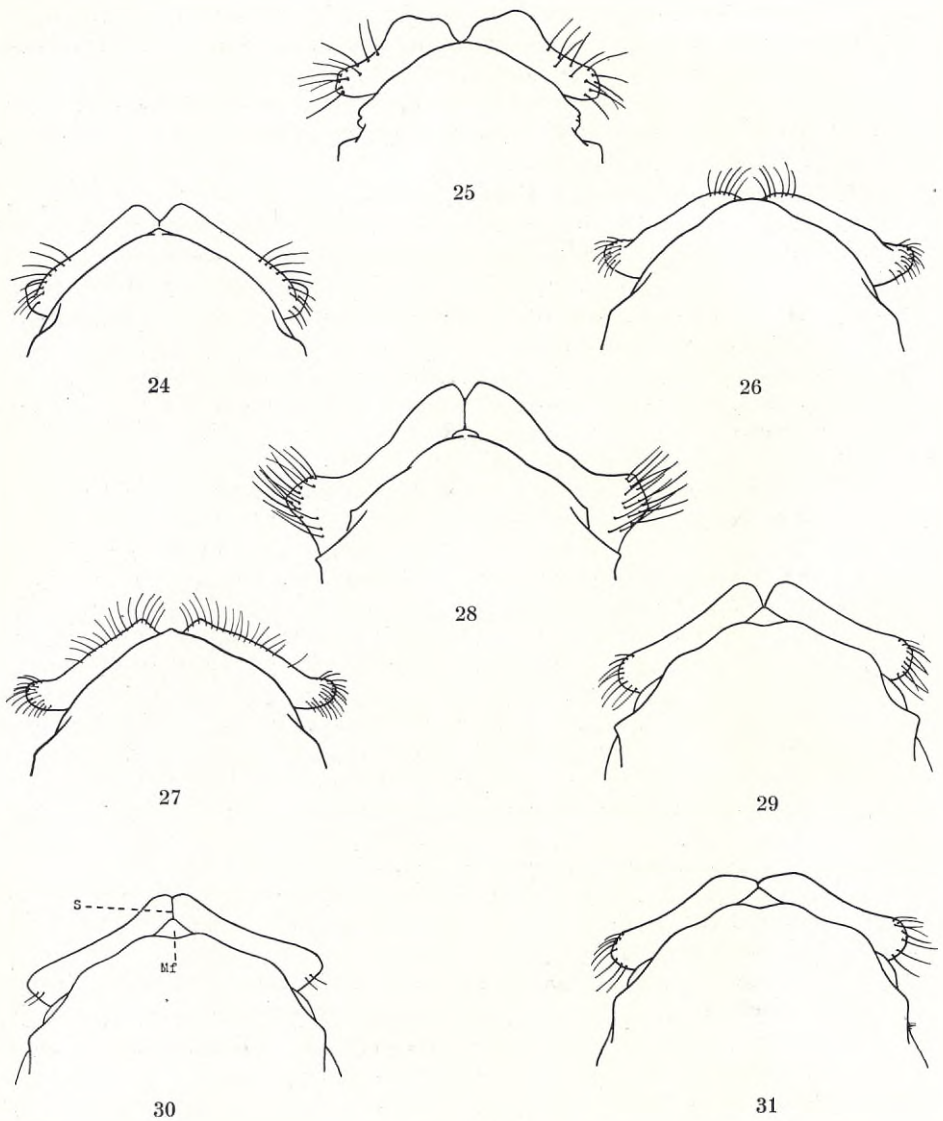


Fig. 24—31. Pronotum von *Cardiocladius capucinus* (ZETT.) (Fig. 24), *Abiskomyia virgo* EDW. (Fig. 25), *Brillia modesta* (MEIG.) (Fig. 26), *Brillia longifurca* KIEFF. (Fig. 27), *Hydrobraenus lugubris* FRIES (Fig. 28), *Trissocladius grandis* KIEFF. (Fig. 29), *Orthocladius* (*Eudactylocladius*) *gelidus* (KIEFF.) ANDERS. (Fig. 30) und *Orthocladius* (*s.str.*) *oblidens* (WALK.) EDW. (Fig. 31).

- gross, schirmförmig vorragend (Fig. 28). Das 4. Tarsenglied erheblich kürzer als das 5. Glied.
13. Genus *Hydrobaenus* FRIES (p. 72)
- 34 (33) Mesosternum ohne Borstengruppen. Pronotum kleiner, nicht schirmförmig vorragend. Das 4. Tarsenglied nicht oder kaum kürzer als das 5. Glied.
- 35 (38) Die Loben des Pronotums medianwärts nicht verschmälert, median dem Mesonotalfortsatz sehr deutlich vorüberreichend und nicht längs einer Suture vereinigt (Fig. 29).
- 36 (37) R 4+5 distal von Cu 1 endigend.
14. Genus *Trissocladius* (KIEFF.) n. comb. (p. 73)
- 37 (36) R 4+5 vor oder (selten) über Cu 1 endigend.
17. Genus *Eukiefferiella* THIEN. (p. 82)
- 38 (35) Die Loben des Pronotums medianwärts verschmälert, dem stark entwickelten Mesonotalfortsatz kaum oder nicht vorüberreichend.
- 39 (40) Die Loben des Pronotums den Mesonotalfortsatz schmal umrahmend, median ganz vereinigt. Hypopyg mit schwacher, dreieckig zugespitzter Analspitze (Fig. 58).
18. Genus *Synorthocladius* THIEN. (p. 91)
- 40 (39) Die Loben des Pronotums jederseits des Mesonotalfortsatzes klaffend. Hypopyg mit kräftiger, paralleseitiger, distal abgerundeter Analspitze (Fig. 59).
19. Genus *Parorthocladius* THIEN. (p. 92)
- 41 (28) Dorsomedianborsten am Mesonotum immer vorhanden, weniger reduziert und ganz vorn am Pronotum beginnend (Fig. 34). Die Loben des Pronotums median bei Dorsalansicht längs einer Suture mehr oder weniger vollständig vereinigt (Fig. 30, 31). Anallappen der Flügel gut entwickelt, mehr oder weniger deutlich vorstehend. Hypopyg immer mit Analspitze.
20. Genus *Orthocladius* (v. D. WULP) n. comb. (p. 93)
- 42 (43) Die lateralen Borstengruppen des Pronotums reduziert, je nur aus 2 sehr schwachen Borsten zusammengesetzt (Fig. 30). Endglied der Antennen distal keulenförmig verdickt. Am Hypopyg ist der Griffel der Endglieder auffallend kräftig entwickelt (Fig. 60—62).
- O. Subgenus Eudactylocladius* THIEN. (p. 97)
- 43 (42) Die lateralen Borstengruppen des Pronotums nicht reduziert, je aus mehreren ziemlich kräftigen Borsten zusammengesetzt (Fig. 31). Endglied der Antennen distal nicht keulenförmig verdickt. Am Hypopyg ist der Griffel der Endglieder nur mässig entwickelt.
- 44 (45) Vorderbeine mit kräftigem Tarsalbart. Anallappen der Flügel sehr stark vorstehend.
- O. Subgenus Pogonocladius* n. subg. (p. 99)
- 45 (44) Vorderbeine ohne Tarsalbart. Anallappen der Flügel höchstens mässig vorstehend.
- 46 (47) Scutellum meistens mit wenigen Borsten in einfacher Querreihe. Analspitze des Hypopygs schmal dreieckig zugespitzt (Fig. 66—72).
- O. Subgenus Orthocladius s.str.* (p. 103)
- 47 (46) Scutellum mit zahlreichen, zerstreut sitzenden Borsten. Analspitze des Hypopygs paralleseitig, an der Spitze abgerundet (Fig. 63—65).
- O. Subgenus Euorthocladius* THIEN. (p. 101)
- 48 (27) Augen behaart. Squama niemals nackt.
- 49 (50) Dorsolateralborsten des Mesonotums stark reduziert, dem Mesonotum anliegend. Pulvillen vorhanden oder fehlend.
22. Genus *Cricotopus* (v. D. WULP) EDW. (p. 109)
- 50 (49) Dorsolateralborsten des Mesonotums normal entwickelt, aufstehend.
- 51 (54) Vertexborsten wenigstens hinter den Augen vorhanden. Palpen normal

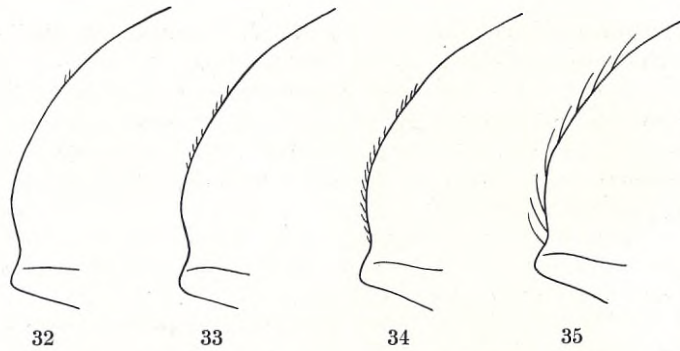


Fig. 32—35. Dorsomedianborsten des Mesonotums (bei Seitenansicht) von *Heterotanytarsus apicalis* (KIEFF.) (Fig. 32), *Trissocladius tatricus* (PAG.) (Fig. 33), *Orthocladius* (*Pogonocladius n.subg.*) *consobrinus* (HOLMGR.) EDW. (Fig. 34) und *Pseudorthocladius curtistylus* GOETGH. (Fig. 35).

entwickelt, ihr drittes Glied wenigstens $3\times$ länger als breit. Pronotum normal entwickelt.

- 52 (53) R 2+3 etwa in der Mitte zwischen R 1 und R 4+5 verlaufend.
21. Genus *Syncticotopus* n.g. (p. 106)
- 53 (52) R 2+3 nahe an R 4+5 verlaufend. 23. Genus *Mesocricotopus* n.g. (p. 114)
- 54 (51) Keine Vertexborsten vorhanden. Palpen sehr kurz, ihr drittes Glied nur $2\times$ länger als breit. Pronotum sehr kräftig entwickelt.
24. Genus *Acricotopus* (KIEFF.) THIEN. (p. 115)
- 55 (26) Pulvillen vorhanden. Die Dorsolateralborsten des Mesonotums lang und aufrecht. Flügel ohne Makrotrichien.
- 56 (57) Augen nackt. 25. Genus *Psectrocladius* KIEFF. (p. 116)
- 57 (56) Augen behaart.
- 58 (61) Augen mässig vorstehend. Schläfen nicht ausgehöhlt.
- 59 (60) Borsten der Abdominaltergite zerstreut sitzend. Grössere Arten, Flügellänge etwa 2,5 mm. 26. Genus *Rheocricotopus* THIEN. et HARN. (p. 118)
- 60 (59) Borsten der Abdominaltergite in regelmässigen Querreihen angeordnet, auf jedem Tergit eine mittlere und eine anale Querreihe bildend. Kleine Arten, Flügellänge 1,3—1,7 mm.
27. Genus *Paracricotopus* THIEN. et HARN. (p. 119)
- 61 (58) Augen stark vorstehend. Schläfen tief ausgehöhlt.
28. Genus *Microcricotopus* THIEN. et HARN. (p. 120)
- 62 (11) Diese Kombination nicht vorhanden. Cu 2 mehr oder weniger kräftig geschwungen, selten annähernd gerade. Pronotum oft mehr oder weniger stark reduziert. Die Dorsomedianborsten des Mesonotums oft wohl entwickelt. Flügel, wenn ohne Makrotrichien, oft auffallend grob punktiert. Squamafranse mehr oder weniger reduziert, oft ganz fehlend, selten mit dicht sitzenden Borsten (*Chaetocladus*, *Metricnemus*). Viele Arten terrestrisch. Tribus *Metricnemini*
- 63 (70) Flügel grob punktiert, ohne Makrotrichien. Endglieder des Hypopygs oft eigentümlich geformt. **Die Chaetocladus-Gruppe.**
- 64 (65) Sporne der Hintertibien auf der Mitte rings um mit einer Reihe von kräftigen Dornen (Fig. 18). An-Ader weit distal von fCu endigend. Costa kaum oder nur schwach verlängert. Cu 2 annähernd gerade. fCu nicht oder

nur schwach distal von r-m. Deutliche Pulvillen bisweilen vorhanden. Analspitze des Hypopygs nackt, ohne Borsten.

29. Genus *Chaetocladius* (KIEFF.) n. comb. (p. 121)
- 65 (64) Sporne der Hintertibien auf der Mitte ohne besonders markierte Dornen (Fig. 19). An-Ader kürzer, kaum distal von fCu endigend. Costa stark verlängert. Cu 2 mehr oder weniger kräftig geschwungen. fCu weit distal von r-m. Pulvillen immer fehlend.
- 66 (69) Pronotum normal entwickelt. An den Antennen enden die Federbuschhaare etwas vor der Spitze des letzten Gliedes. Analspitze des Hypopygs nackt, ohne Borsten (Fig. 94—96).
- 67 (68) LR. der Vorderbeine 0,60 oder höher. Am Mesonotum sind Dorsomedianborsten vorhanden. 30. Genus *Bryophaenocladus* THIEN. (p. 128)
- 68 (67) LR. der Vorderbeine niedriger als 0,50. Dorsomedianborsten fehlen. 31. Genus *Paralimnophyes* n.g. (p. 129)
- 69 (66) Pronotum sehr kräftig entwickelt, mehr oder weniger ausgeprägt schirmförmig vorragend. Die auffallend kräftigen Federbuschhaare der Antennen reichen bis zur Spitze des letzten Gliedes. Analspitze, wenn überhaupt vorhanden, dicht behaart und mit zahlreichen Borsten besetzt (Fig. 97). 32. Genus *Limnophyes* (EAT.) n. comb. (p. 131)
- 70 (63) Flügel mit oder ohne Makrotrichien; wenn nackt, sind sie immer fein punktiert.
- 71 (80) Lange Dorsomedianborsten wenigstens ganz vorn am Mesonotum. Squama niemals nackt. Mehrere Arten terrestrisch. **Die Metriocnemus-Gruppe.**
- 72 (75) Cu 2 annähernd gerade
- 73 (74) Augen nackt. Squama mit zahlreichen, sehr langen Randborsten. 33. Genus *Metriocnemus* (v. D. WULP) THIEN. (p. 132)
- 74 (73) Augen behaart. Squamafranse stark reduziert. 34. Genus *Thienemannia* KIEFF. (p. 134)
- 75 (72) Cu 2 deutlich geschwungen.
- 76 (79) Pulvillen fehlen. Flügel immer mit Makrotrichien.
- 77 (78) R 4+5 über dem Ende von Cu 1 endigend. Augen mit langer, parallelseitiger dorsaler Verlängerung. 35. Genus *Parametriocnemus* GOETGH. (p. 135)
- 78 (77) R 4+5 vor Cu 1 endigend. Augen dorsalwärts mässig keilförmig verlängert. 36. Genus *Paraphaenocladus* THIEN. (p. 136)
- 79 (76) Pulvillen vorhanden. Flügel mit oder ohne Makrotrichien. 37. Genus *Pseudorthocladus* GOETGH. (p. 137)
- 80 (71) Dorsomedianborsten des Mesonotums schwach oder fehlend. Squama nackt (nur bei *Mesosmittia* mit einigen Borsten).
- 81 (82) Flügel mit Makrotrichien, ziemlich grob punktiert. Terrestrische Arten. **Die Gymnometriocnemus-Gruppe.**
38. Genus *Gymnometriocnemus* GOETGH. (p. 140)
- 82 (81) Flügel immer nackt und sehr fein punktiert.
- 83 (84) Ganz Pronotum beborstet. Zahlreiche Borsten auch an den Mesopleuren und am Mesosternum (Fig. 106). Augen behaart. Limnische Art. **Die Heleniella-Gruppe.**
39. Genus *Heleniella* GOWIN (p. 144)
- 84 (83) Pronotum nur ganz lateral mit Borsten. Mesopleuren und Mesosternum ganz nackt.
- 85 (86) Letztes Antennenglied immer mit einer geraden, schwarzen Apikalborste. Kleine Dorsomedianborsten am Mesonotum meistens vorhanden. Mesono-

talhöcker immer fehlend. Augen oft behaart. Costa kräftig verlängert. R 2+3 immer frei. Analspitze des Hypopygs lang und schmal. Alle Arten terrestrisch.

Die Smittia-Gruppe.

40. Genus *Smittia* (HOLMGR.) n. comb. (p. 146)
- 86 (85) Letztes Antennenglied ohne Apikalborste (Ausnahme: *Pseudosmittia angusta*). Dorsomedianborsten selten sichtbar. Mesonotalhöcker oft vorhanden (Fig. 130—133). Augen immer nackt. R 2+3 oft mit R 4+5 verschmolzen. Analspitze des Hypopygs kurz oder fehlend.
- 87 (92) Costa distal von R 4+5 kräftig verlängert. Analspitze des Hypopygs sehr kurz und breit, am Rande mit breiter, nackter Zone, jederseits nur mit 2—3 Borsten. Limnische Arten.
- Die Parakiefferiella-Gruppe.**
- 88 (89) R 2+3 in oder vor der Mitte des Abstandes zwischen R 1 und R 4+5 mündend. 41. Genus *Epoicladius* ZAVREL (p. 147)
- 89 (88) R 2+3 sehr nahe an R 4+5 mündend oder mit dieser verschmolzen.
- 90 (91) Endglieder des Hypopygs kräftig gebogen, innen ausgerandet (Fig. 110—113). 42. Genus *Parakiefferiella* (THIEN.) n. comb. (p. 148)
- 91 (90) Endglieder des Hypopygs spulenförmig, innen konvex (Fig. 114—115). 43. Genus *Krenosmittia* THIEN. (p. 156)
- 92 (87) Costa distal von R 4+5 nicht oder nur schwach verlängert. Analspitze des Hypopygs, wenn vorhanden, anders als in der *Parakiefferiella*-Gruppe gebaut.
- 93 (104) R 4+5 mit der Costa nicht vollständig verschmolzen. Mesonotalhöcker oft vorhanden. Die meisten Arten terrestrisch. **Die Pseudosmittia-Gruppe.**
- 94 (99) Deutliche Pulvillen vorhanden.
- 95 (96) Palpen sehr kurz, Glied 3 und 4 nicht 2× länger als breit. Anallappen der Flügel stumpf abgerundet. Limnische Art. 44. Genus *Lapposmittia* THIEN. (p. 160)
- 96 (95) Palpen normal entwickelt. Anallappen der Flügel vorstehend. Alle Arten wahrscheinlich terrestrisch.
- 97 (98) Mesonotum ohne medianes Höcker. Das letzte Tarsenglied normal gebaut, nicht dorsoventral abgeplattet. Postnotum hinten zugespitzt (Fig. 129). Letztes Antennenglied wie gewöhnlich distal abgerundet. 45. Genus *Camptocladius* (v. D. WULP) n. comb. (p. 160)
- 98 (97) Mesonotum mit medianem Höcker. Das letzte Tarsenglied dorsoventral abgeplattet. Postnotum hinten abgerundet. Letztes Antennenglied distal gerade abgeschnitten (Fig. 125). 46. Genus *Acamptocladius* n.g. (p. 162)
- 99 (94) Pulvillen fehlend oder sehr klein.
- 100 (101) Squama beborstet. Anallappen der Flügel vorstehend. Mesonotalhöcker nicht vorhanden. 47. Genus *Mesosmittia* n.g. (p. 163)
- 101 (100) Squama ganz nackt. Anallappen der Flügel stumpf abgerundet.
- 102 (103) Mesonotalhöcker nicht vorhanden. R 4+5 weit distal von Cu 1 endigend. 48. Genus *Prosmittia* n.g. (p. 165)
- 103 (102) Mesonotalhöcker vorhanden. R 4+5 über oder vor Cu 1 endigend. 49. Genus *Pseudosmittia* (GOETGH.) n. comb. (p. 165)
- 104 (93) R 4+5 mit der verdickten Costa vollständig verschmolzen. Mesonotalhöcker nie vorhanden. Limnische Arten. Hierher die kleinsten Chironomiden.
- Die Corynoneura-Gruppe.**
- 105 (106) Vorderer Trochanter ohne dorsale Verlängerung. Hintertibien distal nicht angeschwollen und innen nicht verlängert. 50. Genus *Thienemanniella* KIEFF. (p. 171)

- 106 (105) Vorderer Trochanter mit dorsaler Verlängerung.
- 107 (108) Hintertibien distal nicht angeschwollen und innen nicht verlängert.
51. Genus *Corynoneurella* BRUND. (p. 171)
- 108 (107) Hintertibien distal angeschwollen und innen kräftig verlängert.
52. Genus *Corynoneura* (WINN.) EDW. (p. 172)

Spezieller Teil.

Als Ergänzung zu den unten gegebenen Gattungsdiagnosen sind zahlreiche Hypopyg-Abbildungen beigelegt worden. Der Bau des Hypopygs ist auch für die Charakteristik der Gattungen überaus wichtig. Es ist aber bei den Orthocladiinen oft sehr schwierig, die Hypopygmerkmale mit Worten zu präzisieren. Exakte und in Einzelheiten gehende Abbildungen sind deshalb in dieser schwierigen Gruppe eine Notwendigkeit. Leider ist dieser Gesichtspunkt bisher gar zu wenig beachtet worden.

Eine generelle Behandlung der Taxonomie der Arten lag ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit und wäre auch zur Zeit nicht durchführbar. Die meisten Orthocladiinen-Gattungen benötigen dringend einer eingehenden Artrevision, und es dürfte noch viele Jahre dauern, ehe auch nur die Taxonomie der nord- und mitteleuropäischen Arten als einigermaßen zufriedenstellend betrachtet werden kann.

Die hier behandelten Arten sind meistens nur solche, die ein besonderes phylogenetisches oder morphologisches Interesse haben.

Zitate der Gattungsbeschreibungen sind nur in beschränktem Masse mitgenommen worden, da sie in den meisten Fällen bei GOETGHEBUER in „LINDNER“ zu finden sind.

Tribus Protanypini.

Mit den Merkmalen der Gattung *Protanypus*.

1. Genus *Protanypus* (KIEFF.) EDW.

(*Didiamesa* KIEFF.)

Augen nackt, dorsalwärts nicht verlängert. Die Vertexborsten setzen unterhalb der Augen in zusammenhängender Reihe bis zur Nähe des Labrums fort. Antennen bei beiden Geschlechtern 14-gliedrig. Pronotum gut entwickelt, seine Loben bei Dorsalansicht median getrennt, nebst der gewöhnlichen lateralen Borstengruppe auch mit einer medianen Borstengruppe (σ), oder am Vorderrande zusammenhängend beborstet (φ). Mesonotum mit gut entwickelter dorsomedianer Borstenreihe und mit nach hinten konvergierenden dorso-lateralen Borstenreihen. Vor den Flügeln jederseits eine sich weit nach vorn

erstreckende praealare Borstengruppe. Median der Flügelbasis an den Hinterecken des Mesonotums jederseits eine besondere supraalare Borstengruppe (vgl. Fig. 2). Ausserdem finden sich Borstengruppen jederseits der Anepisternalatur am Mesosternum und an den Mesopleuren. Postnotum kurz, median gefurcht, hinten scharfeckig abgesetzt. Flügel (Fig. 4) ohne Makrotrichien, grob punktiert, mit sehr stark vorstehendem Anallappen und dichter Squamafrense. R 2+3 nicht gegabelt. Costa verlängert. R 4+5 weit distal von Cu 1 endigend. fCu weit proximal von r-m. Querader m-cu vorhanden, distal von fCu sitzend. Cu 2 distal stark gebogen und senkrecht gegen den Flügelhinterrand verlaufend. Hintertibien mit Kamm und zwei fast gleichlangen, leicht S-förmig geschwungenen Spornen, die bis über die Mitte feine, borstenähnliche Spitzen tragen (Fig. 13). Das 4. Tarsenglied einfach zylindrisch. Pulvillen nicht vorhanden. Abdomen gleichmässig beborstet.

Hypopyg (BRUNDIN 1952, Fig. 7—9). Analtergit sehr kurz. Analspitze nicht vorhanden. Basalglieder mehr oder weniger stark verlängert, ohne Innenlobus. Endglieder subterminal sitzend, mit kleinem Griffel.

Genotypus: *morio* (ZETT.) (*miriforceps* KIEFF.).

Das Verbreitungsgebiet der Gattung erstreckt sich von Europa ostwärts bis Japan. In Europa 3 Arten, von denen *morio* und *caudatus* EDW. eine nord-europäische, *forcipatus* (EGG.) BRUND. eine alpine Verbreitung haben. *P. morio* ist auch aus Nowaja Semlja bekannt. Die Larven leben als Raubtiere im Profundal der Seen, im Hohen Norden auch im Litoral. (Vgl. PAGAST 1947, BRUNDIN 1949, 1952).

Tribus Diamesini (sensu PAGAST 1947).

Antennen beim ♀ 7—8-gliedrig. Die Vertexborsten reichen unterhalb der Augen weit nach vorn. Die Loben des Pronotums bei Dorsalansicht getrennt oder basal zusammenstossend, nur mit der gewöhnlichen lateralen Borstengruppe. Die dorsolateralen Borsten des Mesonotums nach hinten nicht konvergierend. Supraalare Borsten fehlen, ebenso sind Borstengruppen jederseits der Anepisternalatur nicht vorhanden. Flügel mit oder ohne Makrotrichien. R 4+5 weit distal von Cu 1 endigend. fCu proximal von r-m. Querader m-cu vorhanden, distal von fCu sitzend. Cu 2 distal mehr oder weniger gebogen und annähernd senkrecht gegen den Flügelhinterrand verlaufend. Hintertibien mit Kamm und zwei Spornen, von denen der äussere mehr als die Hälfte der Länge des inneren erreicht. Das 4. Tarsenglied kurz, oft herzförmig. Pulvillen nicht vorhanden.

Hypopyg. Analtergit mehr oder weniger stark verkürzt. Basalglieder und Endglieder sehr verschieden geformt.

Ueber die Verwandtschaftsverhältnisse der hierher gehörigen Gattungen vgl. PAGAST 1947.

2. Genus **Pseudodiamesa** (GOETGH.) PAG.

(Trichotomesa PAG.)

Augen dorsalwärts verschmälert und verlängert, nackt. AR. hoch (2,20—3,60). Pronotum kräftig entwickelt, seine Loben bei Dorsalansicht median getrennt. Mesonotum jederseits mit dicht sitzenden Dorsolateralborsten in zwei- bis dreifacher Reihe. Dorsomediane Borsten fehlen. Die praealaren Borsten bilden jederseits eine mehrreihige, weit nach vorn reichende Gruppe. Scutellarborsten zahlreich, zerstreut sitzend. Flügel mit oder ohne Makrotrichien, grob punktiert, mit beim ♂ extrem stark vorstehendem Anallappen und dichter Squamafranse. Die Querader m-cu steht auf der vorderen Cu-Zinke weiter vor der Cu-Gabelstelle ab, als m-cu lang ist.

Hypopyg nicht aufgebogen, mit langer, schlanker Analspitze. Basalglieder mit breitem Innenlobus.

Genotypus: *branickii* (NOV.).

Artenarme Gattung mit wahrscheinlich holarktisch-circumpolarer Verbreitung (THIENEMANN 1936 c). Nach FITTKAU (mündl. Mitteilung) ist die Nomenklatur und Systematik der 3 *Pseudodiamesa*-Arten (die auch in Nordeuropa vorkommen) noch nicht völlig geklärt.

3. Genus **Diamesa** (MEIG.) PAG.

(*Syndiamesa* KIEFF. part., *Psilodiamesa* KIEFF., *Adiamesa* KIEFF.,
Brachydiamesa GOETGH.)

Augen dorsalwärts nicht oder nur schwach verlängert, behaart oder nackt. AR. niedriger als 2. Pronotum oft schwächer als bei *Pseudodiamesa*, seine Loben median mehr oder weniger vollständig in Kontakt. Mesonotum mit meistens einreihig sitzenden Dorsolateralborsten, ohne Dorsomedianborsten. Praealare Borsten nur eine kleine Gruppe (5—7 Stück) bildend. Flügel ohne Makrotrichien, ziemlich grob punktiert, mit deutlichen Mikrotrichien. Anallappen beim ♂ nie stark vorstehend. Die Querader m-cu ist länger als der Abstand ihrer Mündungsstelle von dem Gabelungspunkt der Cu. Tibialsperne wie bei *Pseudodiamesa*.

Hypopyg mehr oder weniger stark aufgebogen. Analspitze meistens vorhanden. Basalglieder mit einem oder mehreren Innenloben. Normaler Griffel oft fehlend.

Genotypus: *cinerella* (MEIG.) GOETGH., PAG. (*wattli* MEIG.).

Artenreiche holarktische Gattung. Ob die von FREEMAN (1953, p. 127) aus Ruwenzori und Kilimanjaro angegebenen zwei Arten wirklich zu *Diamesa* im Sinne von PAGAST gehören, bedarf der Bestätigung. Alle *Diamesa*-Arten sind mehr oder weniger kaltstenotherm. Die Larven leben vor allem in Hochgebirgsbächen, wo sie sich von Algen ernähren.

4. Genus *Potthastia* (KIEFF.) PAG.

Augen dorsalwärts nicht verlängert, immer nackt. AR.=2 oder niedriger. Pronotum wie bei *Diamesa*. Mesonotum und seine Chaetotaxie ebenso; jedoch reichen die praealaren Borsten oft ziemlich weit nach vorn. Flügel fein punktiert, ohne sichtbare Mikrotrichien. fCu bisweilen nur wenig proximal von der Einmündungsstelle der r-m in M gelegen. Das 4. Tarsenglied kürzer als das 5. Glied und dorsal ausgerandet.

Hypopyg nicht hochgebogen. Analspitze sehr klein, behaart, oder ganz fehlend. Basalglieder ohne Innenlobus. Griffel der Endglieder kräftig entwickelt.

Genotypus: *longimanus* (KIEFF.) PAG. (*campestris* EDW.).

Ziemlich artenarme, bisher nur aus Europa bekannte Gattung. Die Art-systematik liegt noch in den Anfängen (vgl. PAGAST 1947).

Tribus Clunionini.

♂-Antennen immer ohne Federbusch. Pronotum mehr oder weniger stark reduziert, seine Loben median immer mehr oder weniger weit getrennt. Postnotum ohne Kiel oder Furche in der Medianlinie. Anepisternalsutur stark reduziert oder fehlend. Flügel, wenn vorhanden, ohne Makrotrichien. Querader m-cu nicht vorhanden. R 2+3 kaum sichtbar. Beine meistens sehr lang, besonders die Hinterbeine. Vorderhüften vergrößert. Hintertibien ohne Kamm, mit einem oder zwei Spornen. Hypopyg mehr oder weniger stark gedreht, Endglieder ohne deutlichen Griffel. (Nach EDWARDS 1929.)

5. Genus *Clunio* (HAL.) STONE et WIRTH.

♂-Antennen 11- oder (selten) 8-gliedrig. Loben des Pronotums sehr klein, weit getrennt. Flügel wohl entwickelt, mit vorstehendem Anallappen. Squama nackt. fCu unter oder etwas distal von r-m. Cu 2 distal gebogen. Hintertibien nur mit einem Sporn. Tarsen kurz, das 2. Glied viel kürzer als das 3., das 5. Glied schwach zweilappig. Klauen einfach. Hypopyg sehr gross, 100—180° gedreht, wenigstens die halbe Länge des Abdomens erreichend. Basalglieder überaus stark vergrößert, median miteinander mehr oder weniger verschmolzen. (Zusammengestellt nach STONE und WIRTH 1947.)

Genotypus: *marinus* Hal. (Die einzige nordeuropäische Art der Gattung und der Tribus).

Zur *Clunio*-Gruppe gehören ausserdem die Gattungen *Eretmoptera* KELL., *Tethymyia* WIRTH, *Belgica* JACOBS. — Die *Telmatogeton*-Gruppe umfasst die Gattungen *Thalassomyia* SCHIN., *Telmatogeton* SCHIN., *Paraclunio* KIEFF., *Psammathiomyia* DEBY und *Halirytus* EAT. (Vgl. WIRTH 1949.)

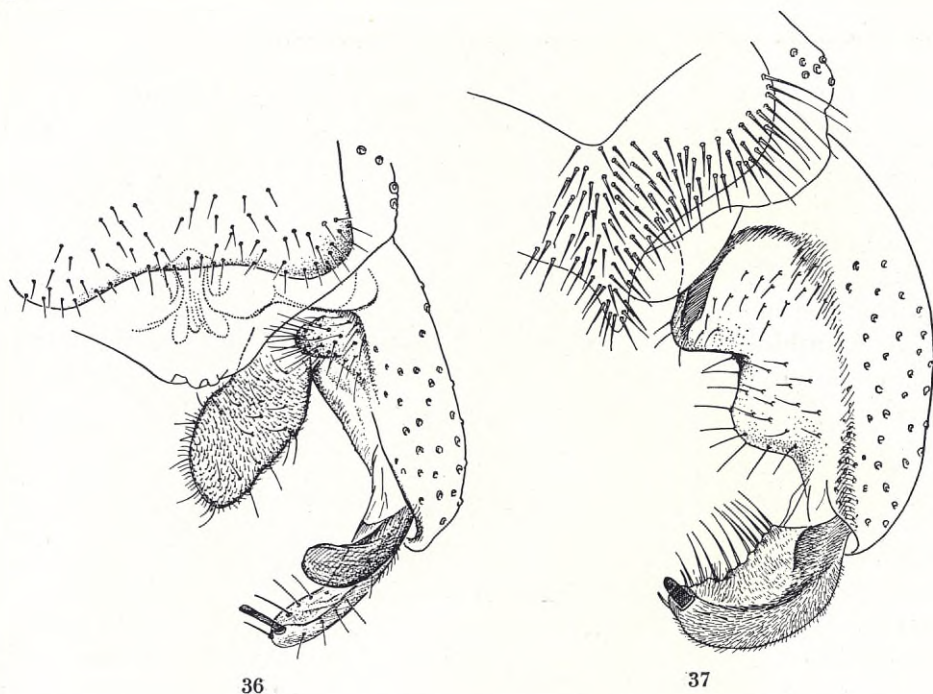


Fig. 36—37. Hypopyg von *Prodiamesa olivacea* (MEIG.) (Fig. 36) und *Hydrobaenus lugubris* FRIES (Fig. 37).

Tribus Orthocladini (sensu meo).

Pronotum mehr oder weniger normal entwickelt, niemals stärker reduziert. Dorsomedianborsten des Mesonotums schwach entwickelt oder fehlend. Flügel, wenn ohne Makrotrichien und ohne m-cu, niemals grob punktiert. Querader m-cu selten vorhanden. fCu unter oder distal von r-m. Cu 2 gerade oder schwach gebogen, nicht geschwungen. Squama mit wohl entwickelter Borstenfranse, selten ganz nackt. Nur limnische Arten.

6. Genus *Prodiamesa* (KIEFF.) BRUND. 1952.

(*Monodiamesa* KIEFF., *Trichodiamesa* GOETGH.)

Augen dorsalwärts stark verschmälert, stegartig verlängert, nackt. AR. höher als 1. Pronotum kräftig entwickelt, seine Loben medianwärts kaum verschmälert, bei Dorsalansicht median getrennt oder gerade vor dem Mesonotum zusammenstossend, vorn weit klaffend, mit der gewöhnlichen lateralen Borstengruppe. Mesonotum ohne Dorsomedianborsten, jederseits mit 1—2 supraalaren Borsten. Scutellarborsten zerstreut sitzend. Flügel ohne Makrotrichien, mehr oder weniger grob punktiert, mit vorstehendem Anallappen und dicht beborsteter Squama. R 4+5 weit distal von Cu 1 endigend, Costa darüber hinaus mässig verlängert. Querader m-cu vorhanden, basal des Cu-

Gabelpunktes sitzend. fCu unter der Einmündungsstelle von r-m in M oder sogar etwas proximal davon. Cu 2 bis zum Flügelhinterrande gerade verlaufend. Hintertibien mit Kamm und zwei Spornen, von denen der äussere mehr als die Hälfte der Länge des inneren erreicht. Beide Sporne bis über die Mitte mit dicht sitzenden borstenähnlichen Spitzen (Fig. 14). Das 4. Tarsenglied lang zylindrisch. Pulvillen nicht vorhanden. Vordertarsen bisweilen mit typischen Barthaaren.

Hypopyg (Fig. 36). Analspitze, wenn vorhanden, kurz und sehr schlank, Basalglieder mit einem dorsalen und einem ventralen Innenlobus; dieser oft stark nach hinten verlängert und distal mehr oder weniger erweitert. Basal gibt es ausserdem an den Basalgliedern je einen ventralen, stift- oder borstenförmigen Fortsatz. Endglieder immer mit Griffel, bisweilen mit einem grossen dorsobasalen Anhang, der ein zweites Endglied (Stylus) vortäuscht.

Genotypus: *olivacea* (MEIG.) (*praecox* KIEFF.).

Artenarme, hauptsächlich in der holarktischen Region vertretene Gattung. Eine Art ist auch aus Patagonien unter dem Namen „*Prodiamesa bathyphila* KIEFF.(?)“ von EDWARDS (1931, p. 268) angegeben worden. Später hat EDWARDS auf Veranlassung PAGAST's die patagonische Art wieder untersucht, wobei er zu dem Resultate kam, dass sie wahrscheinlich mit *Prodiamesa rufovittata* GOETGH. identisch ist (PAGAST 1947, p. 584). Diese Art war bisher aus Belgien, Pommern und Livland bekannt.

Im Gegensatz zu EDWARDS bin ich der Meinung, dass man bei der Identifizierung von Chironomiden aus den Südkontinenten mit europäischen bzw. holarktischen Arten ausserordentlich kritisch vorgehen muss. Von der patagonischen *Prodiamesa*-Art habe ich im südchilenischen Seegebiet ein reiches Material von Imagines und Puppenhäuten gesammelt. Sie steht den europäischen Arten *ekmani* BRUND. und *alpicola* BRUND. sehr nahe, ist aber zweifellos eine selbständige Art. Mit *rufovittata* hat sie dagegen wenig zu tun. Es ist hier demnach von einem typischen Mitglied der Untergattung *Monodiamesa* die Rede, das im südlichen Südamerika wahrscheinlich ein sehr altes, isoliertes Verbreitungsgebiet besitzt. In den Hochgebirgsseen von Peru suchte ich *Monodiamesa* vergebens.

Während die Larven der Untergattung *Prodiamesa s.str.* hauptsächlich Bachbewohner sind, leben die *Monodiamesa*-Larven im Tiefenschlamm der Seen (vgl. PAGAST 1947, p. 583—584; BRUNDIN 1949, 1952). Ueber die Systematik der Gattung vgl. BRUNDIN 1952.

7. Genus **Odontomesa** PAG.

Von *Prodiamesa* durch folgende Merkmale abweichend:

Augen dorsalwärts nicht stegartig verlängert. Das 2. Palpenglied distalmedian mit einem charakteristisch gestalteten braunen Zahn. An den Basal-

gliedern des Hypopygs gibt es nur einen langen ventralen Innenlobus. Ein dorsaler Innenlobus und ventrobasale Anhänge fehlen.

Genotypus: *fulva* (KIEFF.) (*flabellata* KIEFF.).

Monotypische, bisher aus Ungarn, Mähren, Belgien, Mark Brandenburg und Livland bekannte Gattung (PAGAST 1947, p. 587). Am 6.5.55 fand ich eine ♂-Puppe und zwei Häute in einem Bach bei Sösdala in Schonen (Südschweden).

Nach Herauspräparation der Imago konnte festgestellt werden, dass auch *Odontomesa* supraalare Borsten besitzt (eine Borste jederseits am Mesonotum).

8. Genus *Cardiocladius* KIEFF.

Augen nackt, dorsalwärts etwas verlängert, spitz ausgezogen. Vertex-Borsten bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. AR. höher als 1. Pronotum kräftig entwickelt, seine Loben bei Dorsalansicht median weit klaffend aber gerade vor dem Mesonotum durch eine kurze Suture vereinigt, lateral mit zahlreichen kräftigen Borsten, die am Vorderrande ziemlich weit medianwärts reichen (Fig. 24). Mesonotum normal gebaut, mit kurzen Dorsomedianborsten, die dicht am Pronotum beginnen, mit zahlreichen, ein- bis zweireihig angeordneten Dorsolateralborsten und etwa 10 Praealarborsten. Scutellum mit zahlreichen, zerstreut sitzenden Borsten. Flügel (Fig. 5) ohne Makrotrichien, sehr fein punktiert, mit vorstehendem Anallappen. Squama mit zahlreichen, dicht sitzenden Randborsten. Flügelgeäder vom *Orthocladius*-Typus, jedoch verläuft Cu 2 gerade bis zum Flügelhinterrande, und es ist eine Ax-Ader vorhanden. Costa zusammen mit R 4+5 deutlich distal von Cu 1 endigend. R und R 1 je mit einer Borstenreihe. Sporne der Hintertibien kräftig entwickelt, der äussere mehr als die Hälfte der Länge des inneren Sporns erreichend, beide Sporne von der Basis bis über die Mitte mit auffallend kräftigen, schuppenähnlichen Spitzen bekleidet. Hintertibien mit Kamm. Das 4. Tarsenglied mehr oder weniger deutlich herzförmig, viel kürzer als das 5. Glied. Pulvillen fehlen. Hypopyg ohne Analspitze. Endglieder ziemlich normal geformt, mit Griffel.

Genotypus: *ceylanicus* KIEFF.

Ziemlich artenarme aber weltweit verbreitete Gattung. Nordeuropäische Art *capucinus* (ZETT.); in Schweden von Schonen bis Lappland nachgewiesen. Die *Cardiocladius*-Larven leben in raschfließenden Bächen und Flüssen zusammen mit *Simulium*-Larven, von denen sie sich ernähren (THIENEMANN 1932, p. 89, Fussnote, 1954, p. 49).

Cardiocladius gehört zu den ausgeprägt plesiomorphen (ursprünglichen) *Orthocladini*-Gattungen. Nahe verwandte Arten kommen u.a. auch in Südchile und Patagonien vor. Ob der von EDWARDS (1931, p. 274) aus Südchile als ein *Cardiocladius* beschriebene Art *acuminatus* wirklich zu dieser Gat-

tung gehört, scheint mit etwas zweifelhaft. Jedenfalls ist eine von mir ebenfalls in Südchile gefundene Art mit Analspitze am Hypopyg, die mit *acuminatus* nahe verwandt zu sein scheint, kein echter *Cardiocladius*.

9. Genus *Abiskomyia* EDW.

Augen nicht dorsalwärts verlängert, nackt. AR. niedriger als 1. Pronotum kräftig entwickelt, die Loben medianwärts breiter werdend, dann aber plötzlich stark verschmälert und deshalb in der Medianlinie weit klaffend, jedoch ventral des Vorderrandes des Mesonotums mit einander in Kontakt (Fig. 25). Die lateralen Borstengruppen der pronotalen Loben auffallend stark entwickelt und sich etwa über die halbe Länge der Loben erstreckend. Mesonotum hoch und regelmässig gewölbt, auf der Mitte mit einem grossen, ovalen, membranösen Feld, wo meistens einige schwache Dorsomedianborsten zerstreut sitzen. Das mediane Feld entbehrt jede Andeutung eines Höckers. Zahlreiche Dorsolateralborsten in hellen Malen in teilweise doppelter Reihe. 8—10 Praealarborsten jederseits, dicht zusammen in hellem Feld sitzend. Scutellum mit zahlreichen, zerstreut sitzenden Borsten. Flügel ohne Makrotrichien, sehr fein punktiert, mit stumpfwinkligem oder gerundet rechtwinkligem Analappen. Squama mit dicht sitzenden Randborsten. Stammader mit 1—2 Borsten. Ganz R und R 1 mit einfacher Borstenreihe. Costa nicht verlängert, zusammen mit R 4+5 weit distal von Cu 1 endigend. R 2+3 ziemlich nahe an R 1 mündend. fCu unter r-m. Cu 2 gerade. An-Ader etwas distal von fCu endigend. Sporne der Hintertibien fast gleich lang, schwach S-förmig geschwungen, etwa bis zur Mitte mit feinen Spitzen. Kamm nicht vorhanden. Pulvillen fehlen. Das 4. Tarsenglied zylindrisch, fast so lang wie das 5. Abdominaltergite dicht und gleichmässig beborstet. Hypopyg mit Analspitze.

Genotypus: *virgo* EDW.

Die Metamorphose dieser interessanten, bisher nur aus Nordfennoskandien bekannten Gattung wurde von ihrem Entdecker, THIENEMANN, beschrieben (1937 c, p. 169, 1941, p. 205). Die eigentümlichen Larven von *paravirgo*, GOETGH. leben wie die Tanytarsarien der *Stempellina*-Gruppe in frei beweglichen Gehäusen und zeigen in ihrem Bau überraschende Ähnlichkeit mit *Stempellina*. Und die Puppen beider *Abiskomyia*-Arten erinnern durch die scharf begrenzten, dunklen Spitzenplättchen der Abdominaltergite stark an gewisse *Tanytarsini*-Puppen.

Während *paravirgo*, wie THIENEMANN nachgewiesen hat, ein Bachbewohner ist, lebt *virgo* in den Seen. Die *virgo*-Larve fand ich im Litoral des arktischen Sees Katterjaure bei Riksgränsen (Torneträskgebiet). Auch sie lebt in frei beweglichen Gehäusen und zeigt dieselben an *Stempellina* erinnernden Züge wie *paravirgo*. (Vgl. weiter THIENEMANN 1954, p. 163—164.)

Dass die Gattung zu den stärker plesiomorphen *Orthocladiinae* gehört, ist

im phylogenetischen Abschnitt mehrmals betont worden. Die an *Tanytarsini* erinnernden Merkmale der Jugendstadien fasst THIENEMANN mit Recht als durch übereinstimmende Lebensweise entstandene Konvergenz auf. Er stellt (1944) *Abiskomyia* zusammen mit den eigentümlichen, nur als Imago und Puppe bekannten Gattungen *Corynocera* und *Thienemanniola* zur „*Corynocera*-Gruppe“ der *Orthoclaadiinae*. GOETGHEBUER in „LINDNER“ (1937—1938, p. 70, 71) führt dagegen *Corynocera* und *Thienemanniola* zu den *Chironominae* und stellt sie in die Nähe der *Tanytarsini*. Selbst habe ich (BRUNDIN 1947, p. 89) *Corynocera* als eine *Tanytarsini* aufgefasst. Was richtig ist, kann wohl erst nach Entdeckung der *Corynocera*- und *Thienemanniola*-Larven beurteilt werden.

10. Genus **Brillia** KIEFF.

Augen nackt, dorsalwärts stegartig verlängert. Die Vertexborsten reichen bis zur Medianlinie des Kopfes. Distal am letzten Antennenglied einige gebogene Haare und 1—2 gerade Borsten. AR. höher als 1. Die Loben des Pronotums median verkürzt, eine breite Lücke zwischen sich lassend. Neben der aus zahlreichen Borsten zusammengesetzten lateralen Borstengruppe findet sich an jedem Lobus eine mediane Gruppe langer Borsten, die am Vorderrande eine kürzere oder längere Reihe bilden (Fig. 26, 27). Mesonotum normal entwickelt, durch reichen Borstenbesatz ausgezeichnet. Die auffallend zahlreichen Dorsolateralborsten sind mehrreihig angeordnet und beginnen dicht am Pronotum. Die ebenfalls ungemein zahlreichen Praealarborsten bilden vor der Flügelbasis eine gedrängte Gruppe. Analecken des Mesonotums je mit einer supraalaren Borste. Dorsomediane Borsten fehlen. Scutellum mit zerstreuten Borsten ziemlich dicht besetzt. Flügel mit dicht sitzenden Makrotrichien, grob punktiert. Stammader mit einem Büschel von mehreren Borsten. Squama mit zahlreichen langen Randborsten. Anallappen stumpf abgerundet. R 2+3 wegen des engen Zwischenraumes zwischen R 1 und R 4+5 nur schwer sichtbar. R 4+5 sehr weit distal von Cu 1 endigend. Costa schwach verlängert. fCu unter dem distalen Ende des sehr langen r-m. Cu 2 nicht geschwungen. An-Ader distal von fCu endigend. Schwinger besonders am Vorderrande mit Borstenbesatz. Abdomen gleichmässig und ziemlich dicht beborstet. Sporne der Hintertibien wohl entwickelt, der äussere Sporn mehr als die Hälfte der Länge des inneren erreichend. Beide in der basalen Hälfte mit breiten, kräftigen Dornen, die distal in haarförmigen, abstehenden Spitzen ausgezogen sind. Pulvillen vorhanden aber sehr klein.

Hypopyg ohne Analspitze. Basalglieder dorsobasal je mit einem langen, schief nach hinten-innen gerichteten Lobus. Endglieder je mit einem längeren oder kürzeren dorsobasalen Lobus, wodurch sie gabelförmig verzweigt erscheinen. Distal besitzen sie einige schwache Borsten. Ein echter Griffel ist nicht vorhanden.

Genotypus: *modesta* (MEIG.).

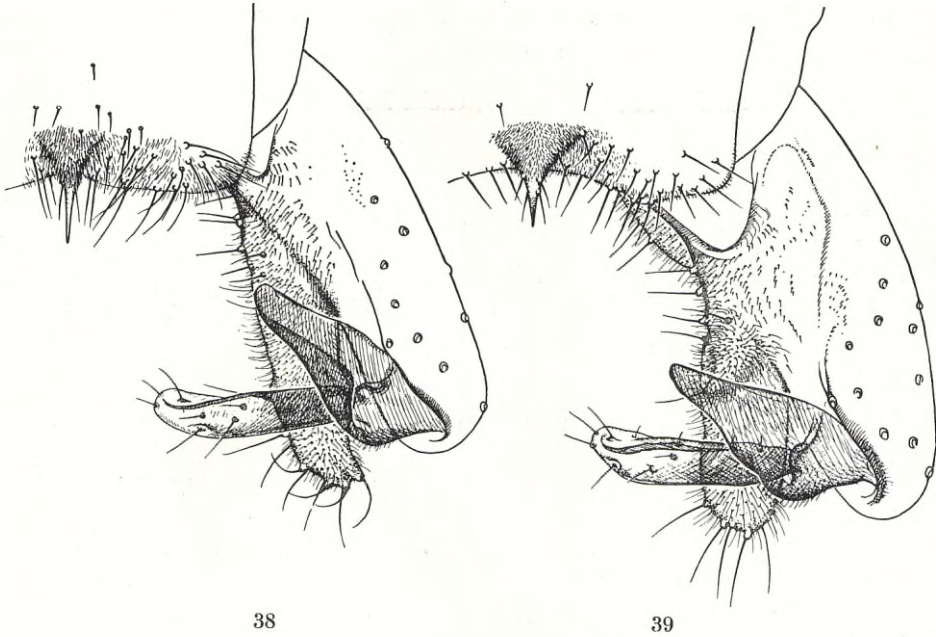


Fig. 38—39. Hypopyg von *Diplocladius cultriger* KIEFF. (Fig. 38) und *D. bilobatus* n.sp. (Fig. 39).

Artenarme Gattung, in Nordeuropa nur durch die beiden Arten *modesta* und *longifurca* KIEFF. vertreten. Die Larven in stehendem (*longifurca*) oder fließendem Wasser (*modesta*).

11. Genus *Eurycnemus* v. D. WULP.

Weitgehend mit *Brillia* übereinstimmend. Von dieser Gattung durch folgende Merkmale abweichend:

Mesonotum stark konisch vorgezogen. Die grossen Sporne der Hintertibien (Fig. 15) sind etwa gleich lang, ihre Dorne mehr anliegend und oft mehr als $\frac{2}{3}$ der Sporne bedeckend. Die Pulvillen sind gross. An der Spitze der eigentlichen Endglieder des Hypopygs sitzen drei kräftige Borsten dicht zusammen, wodurch sie bei schwächerer Vergrösserung einen Griffel vortäuschen; mehr basal, aber distal vom Spaltungspunkt sitzen an der ventralen Seite andere kräftige Borsten. (Fig. 20, 22.)

Genotypus: *crassipes* (PANZ.).

Die Larven und Puppen sind bisher unbekannt geblieben. Nach dem Vorkommen der Imagines zu urteilen, leben sie in fließendem Wasser.

12. Genus **Diplocladius** (KIEFF.) n.comb.
(*Stictocladius* EDW., syn. nov.)

Augen dorsalwärts nicht verlängert, dicht behaart. Vertexborsten an Zahl reduziert, nur hinter den Augen vorhanden. Palpen normal, 4-gliedrig. AR. 0,50—2,00. Pronotum mässig entwickelt, seine Loben bei Dorsalansicht ganz getrennt. Mesonotum vorn ohne Medianfortsatz. Dorsolateralborsten an Zahl reduziert, nur 4—7 Stück. Dorsomedianborsten stark reduziert, hoch oben auf dem Mesonotum sitzend. Zahl der Praealarborsten normal (3—4). Scutellum mit einfacher Borstenreihe. Flügel ohne Makrotrichien, sehr fein punktiert. Anallappen rechteckig oder stumpf abgesetzt. Squama ganz nackt oder nur mit 3—6 Randhaaren. R und R 4+5 mit einigen Borsten, R 1 nackt. Flügelgeäder vom normalen *Orthocladius*-Typus. Vordertibien ohne Barthaare. Hintertibien mit Kamm und zwei Spornen, von denen der äussere mehr als die Hälfte der Länge des inneren Sporns erreicht. Dieser deutlich S-förmig geschwungen. Pulvillen fehlen.

Hypopyg (Fig. 38, 39). Analspitze sehr klein und zart, ohne laterale Borsten. Analtergit jederseits davon breit abgestutzt oder ausgeschweift und dort mit auffallend zahlreichen Borsten. Innenlobus der Basalglieder sehr lang, parallelseitig, gerade nach hinten ausgezogen, meistens bis zum distalen Ende der Basalglieder reichend. Ansatzpartie der Endglieder vorgezogen und dorsal mit einem grossen, fast nackten Lobus, ein zweites Endglied vortäuschend. Die Endglieder selbst innen abgeplattet oder ausgehöhlt, ohne Griffel. An der morphologischen Stelle des Griffels eine Borste.

Genotypus: *cultriger* KIEFF.

Aus dem phylogenetischen Abschnitt dürfte hervorgehen, dass *Diplocladius* eine plesiomorphe Gattung darstellt, bei der besonders die Morphologie der Imago von grösster Bedeutung für das Verständnis der Phylogenese der *Orthoclaudiinae* ist. Wenn von den von GOWIN und THIENEMANN (1942) als *Diplocladius*-Arten aufgefassten *conformis* (HOLMGR.) EDW. und *lunzensis* GOW. abgesehen wird (vgl. unter *Trissocladius* p. 74 ff.), war *Diplocladius* bisher monotypisch. Eine zweite, mit *cultriger* sehr nahe verwandte Art aus Schwedisch-Lappland wird unten beschrieben.

Von ganz besonderem Interesse ist die Tatsache, dass *Diplocladius* auch in Patagonien und Südchile vertreten ist. In seiner Bearbeitung der Chironomiden dieser Gebiete stellt EDWARDS (1931, p. 279) die neue Gattung *Stictocladius* auf, die durch weiss geringelte Tibien und schwarz gefleckte Flügel sehr ausgezeichnet erscheint. Wegen der Ähnlichkeit des Hypopygs mit jenem bei *Diplocladius cultriger* ist doch EDWARDS etwas unschlüssig, ob es berechtigt ist, eine neue Orthoclaudiinen-Gattung auf Farbmerkmalen zu begründen. Er schreibt (l.c., p. 280): „If this course were not adopted the species would have to be placed with the European *Diplocladius cultriger*, to which they do not seem to be at all closely allied.“

Es ist erstaunlich, dass EDWARDS Farbmerkmalen eine solche grosse Bedeutung zumessen konnte. Wenn von den Farbmerkmalen abgesehen wird, zeigt die *Stictocladius*-Diagnose von EDWARDS weitgehende Uebereinstimmung mit *Diplocladius*. Die einzige Abweichung ist, dass die Squamafranse bei *Stictocladius* als „more or less reduced“ beschrieben wird (*S. pulchripennis* EDW. und *calonotum* EDW. haben etwa 6, *S. flavozonatus* EDW. hat 3—4 Randhaare an der Squama), während *D. cultriger* eine ganz nackte Squama hat. Dies ist doch nur ein Gradunterschied, und *Diplocladius* würde dadurch nur enger mit der zweifellos nahestehenden Gattung *Trissocladius* verbunden werden! *Trissocladius* wurde aber von EDWARDS niemals richtig erkannt.

Ein Vergleich zwischen den Hypopygen von *S. flavozonatus*, *S. pulchripennis*, *S. calonotum*, *D. cultriger* und *D. bilobatus* n.sp. (EDWARDS hat gute Hypopyg-Abbildungen seiner neuen Arten geliefert, l.c., Fig. 46 a, b) zeigt, dass hier durchgehend von demselben sehr charakteristischen Typus die Rede ist. Uebereinstimmend sind das Analtergit und die Analspitze, der lange, nach hinten gerichtete Innenlobus der Basalglieder sowie die charakteristischen Endglieder mit ihrem grossen basalen Anhang. Es ist dabei interessant, dass der Innenlobus der Basalglieder bei sowohl *flavozonatus* wie bei *bilobatus* einen kleinen basalen Lobus besitzt. Volle prinzipielle Uebereinstimmung ist auch in Einzelheiten vorhanden. Da Konvergenz ausgeschlossen erscheint, zögere ich nicht, *pulchripennis*, *calonotum* und *flavozonatus* mit *cultriger* in dieselbe Gattung, *Diplocladius*, zu stellen. Es scheint sogar sehr zweifelhaft, ob es begründet ist, *Stictocladius* als eine besondere Untergattung zu betrachten.

Das Vorkommen von *Diplocladius*-Arten in so weit getrennten Gebieten der Erde wie Europa und Patagonien-Südchile zeigt, dass solche *Diplocladius*-Merkmale wie behaarte Augen und doppelte Styli bei den Orthoclaadiinen mit PAGAST (1947) nicht ohne weiteres als einfache, phylogenetisch fast bedeutungslose „± Merkmale“ betrachtet werden können.

D. bilobatus n.sp. ♂. — Habituell der Art *cultriger* sehr ähnlich und mit ihr in den meisten Merkmalen übereinstimmend. Deutlich verschieden ist das AR., das bei *cultriger* 1,90—2,00, bei der neuen Art aber nur 1,30—1,40 beträgt (EDWARDS 1929, p. 331, gibt für *cultriger* „nearly 3“ an, was nicht richtig ist.) Im Bau des Hypopygs (vgl. Fig. 39) ist *bilobatus* durch folgende Merkmale charakterisiert: der grosse Innenlobus der Basalglieder erheblich breiter und plumper und dorsobasal mit einem kleinen sekundären Lobus. Der basale grosse Anhang der Endglieder basal breiter und distalwärts stärker verschmälert.

Mehrere tote und schlüpfende Imagines am 10.9.55 auf der Oberfläche eines 2 m tiefen, von Schneefeldern gespeisten, perennierenden Tümpels am Gipfel des Norddalsfjället, 1050 m, bei Riksgränsen (S c h w e d i s c h - L a p p l a n d).

Die Puppenhäute können vorläufig nicht von jenen von *cultriger* unterschieden werden.

13. Genus **Hydrobaenus** FRIES 1830.

(*Psilocerus* RUTHE 1831, *Eutrissocladius* GOETGH. 1940—50, syn. nov.)

Augen nackt, dorsalwärts verlängert. Palpen rückgebildet, sehr kurz, 3—4-gliedrig, Glieder 1 und 2 wenig länger als breit. Vertexborsten normal entwickelt, bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. Frontalwarzen schwach angedeutet. ♂-Antennen rückgebildet, kurz, ohne Federbusch, mit nur 11—13 Gliedern (meistens 13-gliedrig, wobei Glieder 2 und 3 verschmolzen sind). AR. sehr niedrig. Pronotum sehr kräftig entwickelt, schirmförmig vorstehend, seine Loben bei Dorsalansicht median klaffend, jedoch basal längs einer Suture vereinigt, lateral mit zahlreichen kräftigen Borsten (Fig. 28). Mesonotum normal entwickelt. Jederseits der auffallend kurzen Anepisternal-suture ist eine Borstengruppe vorhanden. Dorsomedianborsten gibt es nur 2—4 hoch oben auf dem Mesonotum. Dorsolateralborsten in grosser Zahl vorhanden, jederseits in zwei- bis dreifacher Reihe stehend. Praealare Borsten 6—7 jederseits. Scutellum mit zahlreichen, zerstreut sitzenden Borsten. Flügel dunkel, ohne Makrotrichien, fein punktiert. Anallappen nur schwach angedeutet. Flügelgeäder vom *Orthocladius*-Typus. R 4+5 weit distal von Cu 1 endigend. Costa verlängert. Squama vollständig gefranst. Beine auffallend kräftig. Der Sporn der Vordertibien stark gebogen. Mittel- und Hintertibien mit je zwei Spornen. An den Hintertibien ist der innere Sporn stark S-förmig geschwungen und basal mit borstenähnlichen Spitzen versehen; der äussere Sporn ist sehr kurz und erreicht nicht die Hälfte der Länge des inneren Sporns. Hintertibien mit typischem Kamm. Das 4. Tarsenglied der Hinterbeine zylindrisch, erheblich kürzer als das 5. Glied, dorsodistal etwas ausgerandet. Keine Pulvillen. Abdominaltergite sehr weitläufig beborstet, je mit einer medianen Borstengruppe und einer mehr oder weniger regelmässigen Borstenquerreihe auf der Mitte oder mehr anal.

Hypopyg (Fig. 37) gross. Analtergit dicht beborstet, kurz, median tief ausgerandet. Analspitze vorhanden, kurz und kräftig, fein behaart und mit zahlreichen Borsten. Basalglieder mit einem vorderen und einem hinteren Lobus. Endglieder kurz und kräftig, innen etwas ausgehöhlt. Griffel kurz und breit.

Genotypus: *lugubris* FRIES (*occultans* MEIG., *praticola* KIEFF., *griseipennis* GOETHG., cfr. EDWARDS 1940, p. 154).

Ueber das Vorkommen von *Hydrobaenus* in Nordeuropa teilt ZETTERSTEDT (1850, p. 3575) folgendes mit: „Hab. in Scandinavia, passim abundans; in Scania circa Lund supra aquas stagnantes mense Aprili certis annis copiose obvius & currens, in copula saepe deprehensus; in Dania D. Staeger.“ — Ausserdem liegen vereinzelt Funde aus Mitteleuropa vor.

Die von GOETGHEBUER (1940—1950, p. 148) als eine „*Eutrissocladius*“-Art aufgeführte *rufus* KIEFF. aus Böhmen kann ebenfalls sehr wohl mit *lugubris* synonym sein.

Das *Hydrobaenus*-Problem ist schon oben behandelt worden (p. 18—19). Ich betone hier noch einmal, dass *Hydrobaenus* mit *Trissocladius* nächst verwandt ist und mit *Orthocladius* nichts zu tun hat.

14. Genus *Trissocladius* (KIEFF.) n.comb.

(*Paratrissocladius* ZAVŘEL)

Augen dorsalwärts mehr oder weniger keilförmig verlängert, nackt. Palpen 4-gliedrig oder ausnahmsweise 3-gliedrig. Vertexborsten oft an Zahl reduziert und bisweilen nur hinter den Augen vorhanden. Federbuschhaare der Antennen bisweilen reduziert. AR. meistens höher als 1. Pronotum mässig entwickelt, seine Loben bei Dorsalansicht median ganz getrennt oder am Mesonotalfortsatz in Kontakt, jedoch niemals längs einer Suture vereinigt, lateral mit der gewöhnlichen Borstengruppe. Zahl der Dorsolateralborsten stark wechselnd, 3—30, meistens aber auffallend niedrig. Die stark reduzierten Dorsomedianborsten (Fig. 33) beginnen erst weit ab vom Pronotum. Praealarborsten niemals in grösserer Zahl vorhanden. Flügel hell, ohne Makrotrichien, sehr fein punktiert. Anallappen wohl entwickelt, bisweilen stark vorstehend. Flügelgeäder vom *Orthocladius*-Typus. R 4+5 mehr oder weniger weit distal von Cu 1 endigend. Squama mit 7—40 Randhaaren. R mit Borsten in wechselnder Zahl, R 1 und R 4+5 meistens borstenfrei. Mittel- und Hintertibien je mit zwei Spornen. An den Hintertibien ist der äussere Sporn immer sehr kurz und erreicht nicht die Hälfte der Länge des inneren Sporns. Dieser ausgeprägt S-förmig geschwungen. Pulvillen fehlen.

Hypopyg (Fig. 40—43). Analspitze fehlend oder sehr kurz, durchsichtig, selten kräftiger und mit zahlreichen Borsten besetzt. Innenlobus der Basalglieder mehr oder weniger gerundet vorstehend, niemals fingerförmig ausgezogen. Endglieder mit normal ausgebildetem Griffel aber im übrigen vom normalen Bautypus mehr oder weniger stark abweichend, distalwärts oft stark erweitert und dadurch dreieckig erscheinend.

Genotypus: *brevipalpis* KIEFF.

Ziemlich artenreiche Gattung. Die Larven leben in stehenden Gewässern oder, selten, in ruhig fliessenden Gewässern der Ebene. Es ist für die Gattung charakteristisch, dass die Imagines im Frühjahr zu den am frühesten schlüpfenden Chironomiden gehören.

Habituell sind die *Trissocladius*-Arten den *Orthocladius*-Arten überaus ähnlich. Meistens sind sie aber sofort an dem verschiedenen Bau des Pronotums zu trennen. Ein wichtiges aber nur bei guter Beleuchtung und starker Vergrösserung sicher beurteilbares Merkmal ist die verschiedene Anordnung der

Dorsomedianborsten des Mesonotums. Hierzu kommt, dass die meisten *Trissocladius*-Arten sehr charakteristische Hypopygmerkmale haben.

Als Gattungsmerkmal wenig verwendbar ist dagegen die von KIEFFER und später von GOETGHEBUER (1932, 1940—50) als einziges Unterscheidungsmerkmal gegen *Orthocladius* angegebene Dreigliedrigkeit der Palpen. Phylogenetisch bedeutungslos ist wohl aber das Merkmal nicht. Wir finden ja dieselbe Tendenz bei *Hydrobaenus* und den *Clunionini*!

Für unsere Auffassung über die natürlichen Grenzen der Gattung *Trissocladius* sehr wichtig war die Feststellung THIENEMANN's (1935), dass „*Orthocladius*“ *grandis* KIEFF. (1924) nach dem Bau der Puppe eine typische *Trissocladius*-Art ist. Weder EDWARDS noch GOETGHEBUER haben diese Art richtig erkannt. Die in meiner *Trissocladius*-Diagnose verwendeten Merkmale verweisen *grandis* ohne weiteres in diese Gattung. Demnach gehören auch Arten wie *tatricus* PAG., *naumanni* BRUND., *mucronatus* BRUND. und *conformis* (HOLMGR.) EDW. zu *Trissocladius*. Die Jugendstadien stützen auch diese Ansicht (vgl. ZAVŘEL und PAGAST 1935, ZAVŘEL 1937, BRUNDIN 1949, p. 820, 826).

Nur hinsichtlich *conformis* möchte ich hier einige Bemerkungen machen. Die Art ist vielfach verkannt worden. Ein näheres Studium hat folgende Synonymliste ergeben:

- conformis* HOLMGREN 1869, p. 42.
- conformis* EDWARDS 1924, p. 168, Fig. c; nec EDWARDS 1922, 1923.
- conformis* THIENEMANN 1937 d, p. 362, Fig. (Puppenbeschreibung).
- navigi* GOETGHEBUER 1933, p. 25, Fig. 7.
- obesus* GOETGHEBUER 1940, p. 60, Fig. 8.
- aquilonaris* THIENEMANN 1941, p. 216 (Puppenbeschreibung).
- paralaminatus* BRUNDIN 1947, p. 26, Fig. 51.

Nach dem Bau der Puppe wurde *conformis* von THIENEMANN (1937 d, p. 364) in die Gattung *Diplocladius* gestellt. Die Imaginalmerkmale zeigen doch ganz eindeutig, dass *conformis* eine typische *Trissocladius*-Art ist. Nun schreibt allerdings THIENEMANN an anderer Stelle (1944, p. 587, Fussnote), dass *Trissocladius* und *Diplocladius* einander im Puppenstadium sehr nahe stehen, so dass die Unstimmigkeit doch recht unbedeutend wäre. Nach dem Studium der *Diplocladius*- und *Trissocladius*-Puppen bin ich aber zu der Ueberzeugung gekommen, dass auch der Bau der *conformis*-Puppe am ehesten auf Verwandtschaft mit *Trissocladius* hindeutet. Hinsichtlich der Ausbildung des lateralen Borstensaums der Analloben liegen zwischen den Puppen von *Diplocladius* und *Trissocladius-Hydrobaenus* jene durchgreifende Unterschiede kaum vor, die in der THIENEMANN'schen *Orthoclaudiin*-tabelle (1944, p. 564, Nr. 46) vorgetäuscht werden. Reduziert sind die Lateralborsten der Analloben sowohl bei *Diplocladius* wie bei gewissen *Trissocladius*-Arten (z.B. *grandis*) und bei *Hydrobaenus* (vgl. THIENEMANN 1937 d, p. 364, und

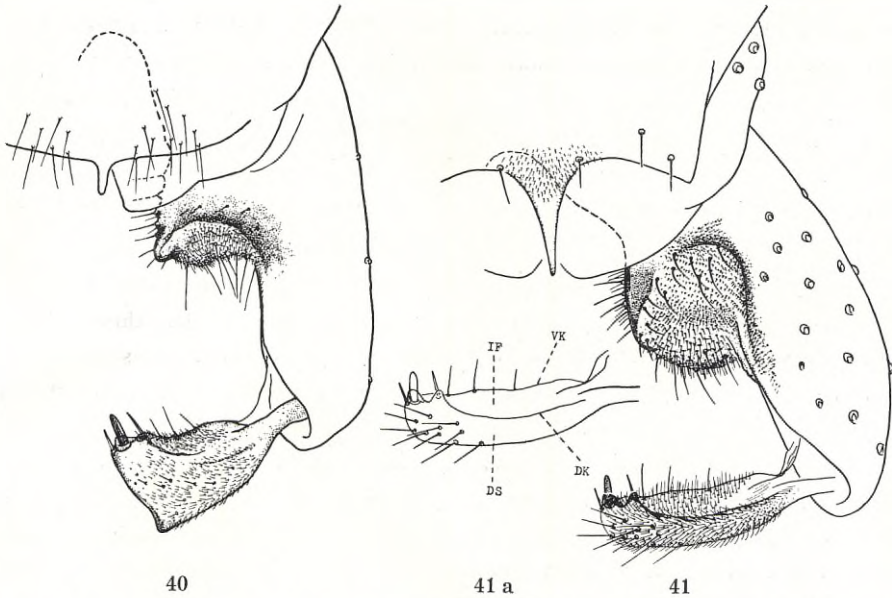


Fig. 40—41. Hypopyg von *Trissocladius conformis* (HOLMGR.) EDW. (Fig. 40) und *T. scanicus* n.sp. (Fig. 41). — Fig. 41 a. Endglied von *T. scanicus*: DS=dorsale Seite; IF=innere Fläche; DK, VK=dorsale bzw. ventrale innere Kante.

1944, p. 588). Dass die fraglichen Borsten bei *conformis* schwach sind, besagt demnach nichts über die Gattungszugehörigkeit. Dagegen unterscheiden sich die Puppen von *D. cultriger* und *D. bilobatus* recht scharf von *conformis* und *Trissocladius-Hydrobaenus* durch die charakteristische Form der Analloben (vgl. z.B. GOETGHEBUER's Fig. 87 in „Faune de France“, 1932).

GOWIN und THIENEMANN (1942) stellen auch den mit *conformis* sehr nahe verwandten *lunzensis* Gow. zu *Diplocladius*. Die Puppe lässt sich von der *conformis*-Puppe nicht unterscheiden. Die gleichzeitig beschriebene *lunzensis*-Larve wird mit der *cultriger*-Larve verglichen, und das Ergebnis ist, dass *lunzensis* „nach Larve und Puppe nächst verwandt“ mit *cultriger* ist und „unbedingt in die gleiche Gattung“ gehört (idd., l.c., p. 104). Aus der Beschreibung geht aber hervor, dass die *lunzensis*-Larve sowohl im Bau der Antenne wie des Labiums von *cultriger* verschieden ist und in dieser Hinsicht mit *Trissocladius* übereinstimmt: Antenne bei *cultriger* 4-gliedrig, bei *lunzensis* 5-gliedrig (bei *Trissocladius* 5—6-gliedrig); Labium bei *cultriger* mit Barthaaren, bei *lunzensis* (wie bei *Trissocladius*) ohne Barthaare. Auch die Tatsache, dass die Klauen der vorderen Fuss-Stummel bei der *lunzensis*-Larve gesägt sind, scheint für nähere Verwandtschaft mit *Trissocladius* zu sprechen.

Nun liegt mir die bisher unbekannte Larve von *conformis* aus dem Litoral des Katterjaure (Torneträskgebiet) vor. Sie stimmt im Bau genau mit der Beschreibung der *lunzensis*-Larve überein.

Meines Erachtens zeigen die Metamorphosestadien einstimmig, dass sowohl *conformis* wie *lunzensis* als echte *Trissocladius*-Arten aufzufassen sind.

Bestimmungstabelle der nordeuropäischen *Trissocladius*-Arten.

- 1 (2) Dorsolaterale Borsten des Mesonotums sehr zahlreich, jederseits etwa 30, in doppelter Reihe sitzend, die sich weit nach vorn erstreckt und vor dem lateralen Mesonotalband lateralwärts verbreitet. Innenlobus der Basalglieder des Hypopygs nach hinten ausgezogen. Die Loben des Pronotums median deutlich getrennt. Anallappen der Flügel deutlich vorstehend. R 4+5 nur distal mit 1—2 Borsten. *T. (Paratrissocladius) (ZAVREL) fluviatilis* GOETGH.
- 2 (1) Dorsolaterale Borsten weniger zahlreich, jederseits höchstens etwa 17 in einfacher Reihe, die lateralwärts nicht abbiegt. *Trissocalidus s.str.*
- 3 (4) Vordertarsen gebartet. AR. etwa 2,50. Anallappen der Flügel stark vorstehend. *T. grandis* KIEFF. (nec *glabripennis* GOETGH.)
- 4 (3) Vordertarsen nicht gebartet. AR. niedriger als 2. Anallappen der Flügel höchstens mässig vorstehend.
- 5 (14) Costa nicht oder wenig verlängert.
- 6 (7) Deutliche Frontalwarzen vorhanden. Innenlobus der Basalglieder des Hypopygs sehr breit aber schwach abgesetzt. Endglieder breit dreieckig. *T. naumanni* BRUND.
- 7 (6) Keine Frontalwarzen vorhanden. Innenlobus der Basalglieder weniger breit, stark abgesetzt.
- 8 (9) AR. 1,70—1,90. Augen dorsalwärts stark verlängert. Endglieder des Hypopygs dreieckig, die griffeltragende Partie weniger stark ausgezogen (Fig. 40). *T. conformis* (HOLMGR.) EDW.
- 9 (8) AR. 1,10—1,70. Augen dorsalwärts ziemlich schwach verlängert.
- 10 (11) Costa deutlich verlängert. R 1 und R 4+5 mit zahlreichen Borsten. Analspitze wohl entwickelt, nackt. Endglieder des Hypopygs distal vor dem Griffel mit einem kleinen Zahn (Fig. 41). AR. etwa 1,50. *T. scanicus n.sp.*
- 11 (10) Costa kaum verlängert. R 1 and R 4+5 ohne Borsten. AR. niedriger. Keine eigentliche Analspitze vorhanden. Endglieder des Hypopygs distal am Griffel ohne Zahn.
- 12 (13) Innenlobus der Basalglieder des Hypopygs stark vorragend. Endglieder schlanker (Fig. 42). AR. 1,30—1,45. *T. taticus* PAG.
- 13 (12) Innenlobus der Basalglieder sehr klein, schwach vorragend. Endglieder breit, oben-innen breit ausgehöhlt (Fig. 43). AR. 1,10—1,25. *T. lapponicus n.sp.*
- 14 (5) Costa verhältnismässig stark verlängert.
- 15 (16) AR. etwa 1,70. Analspitze nur schwach angedeutet. Die griffeltragende Partie der Endglieder des Hypopygs nur mässig ausgezogen (vgl. EDWARDS bei THIENEMANN 1941, p. 211, Fig. 30 b). *T. torneträskensis* EDW.
- 16 (15) AR. etwa 1,50. Analspitze kräftig, mit zahlreichen Borsten. Die griffeltragende Partie der Endglieder überaus lang ausgezogen (vgl. BRUNDIN 1949, Fig. 187). *T. mucronatus* BRUND.

T. lapponicus n.sp. ♂. — Flügellänge 2,8 mm. Tief schwarz, Abdomen etwas heller, Beine ebenso. Schwinger aschgrau. Augen dorsalwärts ziemlich

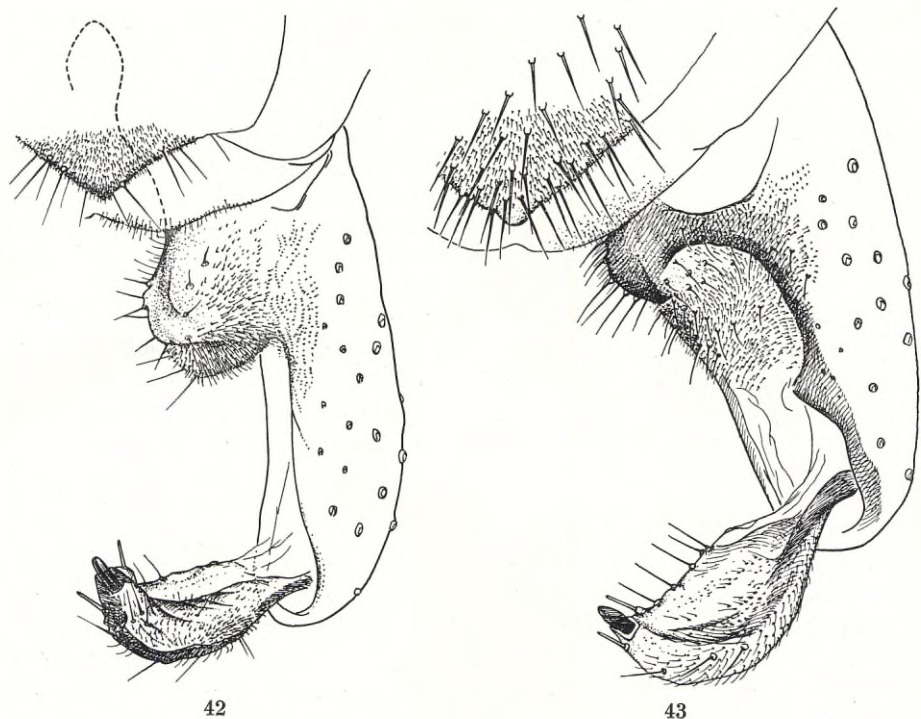


Fig. 42—43. Hypopyg von *Trissocladius tatricus* (PAG.) (Fig. 42) und *T. lapponicus* n.sp. (Fig. 43).

schwach keilförmig verlängert. AR. 1,10—1,25 (4 Ex. gemessen). Die Loben des Pronotums median etwas getrennt. Dorsolateralborsten des Mesonotums an Zahl reduziert, in jeder Reihe nur 3—8 Borsten. Anallappen der Flügel gerundet rechteckig abgesetzt. Squama nur mit 7—12 Borsten. R mit etwa 8 Borsten, R 1 und R 4+5 nackt. Costa kaum oder sehr schwach verlängert. Innerer Sporn der Hintertibien stark S-förmig geschwungen.

Hypopyg (Fig. 43). Analtergit hinten median winklig zugespitzt und in dieser Zone mit zahlreichen, ziemlich kurzen Borsten. Bei gewissen Individuen ist eine Analspitze durch eine kleine, nackte Partie angedeutet. Basalglieder breit und plump, weit vorn mit einem sehr kleinen, dorsal nackten Innenlobus, der meistens vom Analtergit verdeckt ist. Ventrale Innenkante des Lobus mit einigen langen Borsten. Distal des Lobus findet sich am Basalglied dorsal eine scharfe, dunkel chitinierte Kante, die sich in Bogen bis zur Einlenkungsstelle der Endglieder erstreckt. Endglieder breit, gebogen, innen flach ausgehöhlt. Griffel auffallend breit.

Schwedisch-Lappland, Torneträskgebiet. Zusammen liegen mir mehr als 20 ♂♂ aus stehenden arktischen Gewässern südlich Riksgränsen vor. Die meisten Exemplare stammen aus dem Katterjaure und aus von Schnee-

feldern gespeisten, perennierenden Tümpeln am Gipfel des Norddalsfjället, 1050 m. Am letztgenannten Fundort auch zwei ♂♂ mit festsitzenden Puppenhäuten.

T. lapponicus ist habituell *tatricus* sehr ähnlich. Das AR. ist aber niedriger (bei *tatricus* 1,30—1,45), die Zahl der Dorsolateralborsten durchschnittlich niedriger (bei *tatricus* 8—16, also auch hier grosse individuelle Variation), die Zahl der Borsten auf der R-Ader höher (bei *tatricus* 4—5). Die Hauptunterschiede liegen aber im Bau des Hypopygs.

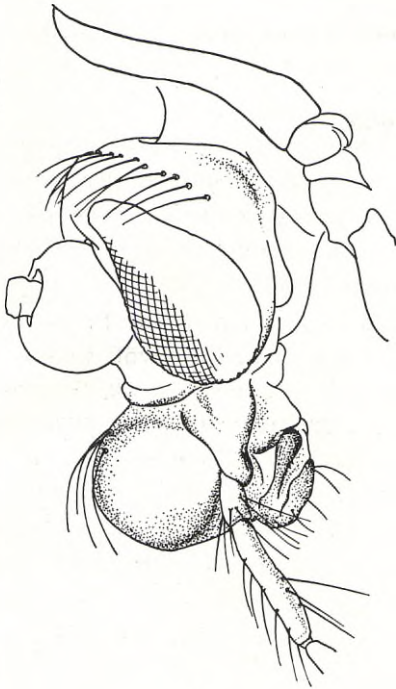
T. lapponicus n.sp., die Puppe. — Exuvienlänge 4 mm. Farbe nicht sehr hell. An der Stirn zwei sehr kleine warzenförmige Vorwölbungen, die je eine lange Borste tragen. Thorakalhorn etwa 6—7 mal länger als die grösste Breite, distalwärts wenig erweitert, distal gerundet abgestutzt oder zugespitzt, lateral und ventral in ganzer Länge mit einzelnen Spitzen besetzt. Nahtgegend fein quer gerunzelt.

Vorderrand der Segmente II—VIII dorsal wie ventral durch eine scharfe, braune Linie markiert; diese Linie auf VIII median unterbrochen. Abdominaltergite II—VI ohne anale Querwülste, je mit einem mittleren und einem analen Querband anal gerichteter Dörnchen. Die Querbänder entweder ganz getrennt oder mehr oder weniger zusammenfliessend (ind. Variation). Am Analrande der Tergite II—IV ist ausserdem ein Querband oral gerichteter Dörnchen vorhanden. VII median mit einer mehr oder weniger deutlich entwickelter Längspartie sehr feiner Dörnchen. Sternite II—VIII oral mit sehr feinen Dörnchen. Segmente II—VII lateral jederseits mit 4 Borsten. VIII mit 5 längeren Borsten jederseits.

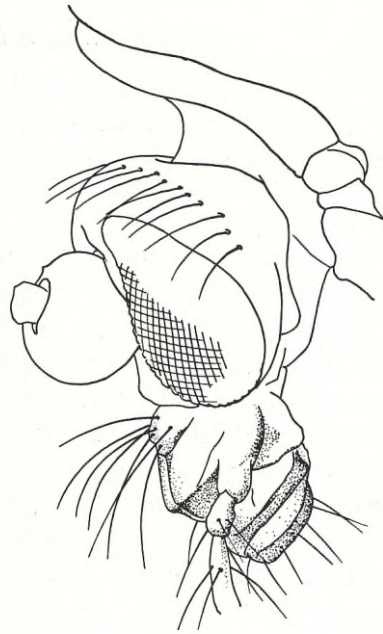
Die Loben des Analsegmentes breit getrennt, schlank, distalwärts beträchtlich verschmälert, distal je mit den gewöhnlichen 3 Borsten. Seitenränder der Loben mit kurzen Haaren in wechselnder Zahl. Gonopodenscheiden sowohl beim ♂ wie beim ♀ mit kurzfingerförmigen Fortsätzen.

Nach mir vorliegenden Präparaten gehören die von THIENEMANN (1941, p. 176) unter „*Diplocladius* ?sp.“ erwähnten Häute aus dem Torneträskgebiet zu *lapponicus*. Sie wurden von ihm auf dem kleinen, über dem Kårsajökkel gelegenen See (1055 m) gefunden.

T. scanicus n.sp. ♂. — Flügellänge 3 mm. Schwarz, Mesonotum an den Schultern und auf der Praescutellarfläche jederseits silberig bereift. Schwinger hell. Palpen normal entwickelt. AR. etwa 1,50. Augen deutlich dorsalwärts verlängert. Vertexborsten medianwärts schwächer werdend und nicht bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. Pronotum recht kräftig entwickelt, seine Loben median am Mesonotalfortsatz fast zusammenstossend, vorn aber weit klaffend. Mesonotum jederseits mit 15—17 Dorsolateralborsten in einfacher Reihe. 3—4 Praealarborsten. Von Dorsomedianborsten gibt es nur einige wenige hoch oben auf dem Mesonotum. Anallappen der Flügel nicht vorstehend, breit gerundet. Ganz R und R 1 mit dicht sitzenden



44



45

Fig. 44—45. Kopf bei Seitenansicht von *Heterotrissocladius subpilosus* (KIEFF.) (Fig. 44) und *H. grimshawi* EDW. (Fig. 45). ♂♂.

Borsten, R 4+5 distal mit 10 Borsten. Costa etwas verlängert. fCu verhältnismässig weit distal von r-m sitzend. Abdomen dicht beborstet.

Hypopyg (Fig. 41). Analspitze verhältnismässig wohl entwickelt, schmal zugespitzt, distal nackt, ohne Borsten, das Analtergit jederseits davon ausgerandet und im Randgebiet jederseits mit 3 Borsten. Innenlobus der Basalglieder gross, breit abgerundet, vorn dunkel chitiniert, hinten etwas ausgehöhlt und sehr dicht behaart, mit mehreren Borsten. Endglieder ziemlich parallelsitig, dorsodistal vor dem schlanken Griffel mit einem scharfen, zahnförmigen Fortsatz, dorsal und innen gleichmässig dicht behaart.

Schweden. 2 ♂♂ an einem Bach bei Sösdala in Schonen am 6.5.55 gefangen.

T. scanicus ist nach den in der Bestimmungstabelle gegebenen Merkmale leicht kenntlich.

T. fluviatilis GOETGH. — Schweden, Schonen: 2 ♂♂ und einige Puppenhäute am 9.6.55 im Värke-Fluss bei Brösarp und im Juleboda-Fluss bei Maglehem. Bisher nur aus Deutschland (Holstein, Weserbergland) bekannt.

T. conformis (HOLMGR.) EDW. — Von dieser hochnordischen Art habe ich Imagines an den Ufern der tiefen südschwedischen Seen Vättern und Sommen gefangen.

15. Genus **Heterotrissocladius** SPÄRCK.

Augen nackt, dorsalwärts stegartig verlängert. Vertexborsten in zusammenhängender Reihe bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. AR. höher als 1. Pronotum mässig entwickelt, seine Loben median klaffend, bei Dorsalansicht nicht längs einer Suture mit einander vereinigt, lateral mit einigen kurzen Borsten. Mesonotum mit 12—30 Dorsolateralborsten in einfachen oder doppelten Reihen. Die Praealarborsten sind zahlreicher als gewöhnlich und sitzen jederseits in einfacher Reihe, die sich ziemlich weit nach vorn erstreckt; Dorsomediane Borsten fehlen. Scutellum mit zahlreichen Borsten, die zerstreut sitzen. Flügel mit Makrotrichien wenigstens an der Spitze. Squama mit 15 bis mehr als 40 Randhaaren. Anallappen nicht vorstehend, mehr oder weniger stumpf abgerundet. Flügelgeäder des normalen *Orthocladius*-Typus. Costa genau an der Mündungsstelle der R 4+5 endigend, fCu etwas distal von r-m. Sporne der Hintertibien sehr verschieden lang, der äussere nicht die Hälfte der Länge des inneren Sporns erreichend. Pulvillen fehlen.

Hypopyg mit konischer Analspitze. Diese fein behaart. Basalglieder und Endglieder von normalem Typus. Innenlobus der Basalglieder mehr oder weniger gerundet dreieckig (vgl. BRUNDIN 1947, Fig. 31, 32; 1949, Fig. 174, 176).

Genotypus: *cubitalis* KIEFF. (? *marcidus* (WALK.) EDW.).

Wenig artenreiche Gattung. Die Larven in stehenden Gewässern, vor allem in Seen, in denen sie sowohl das Litoral wie das Profundal bevölkern. In Nordeuropa 4 Arten (*marcidus* (WALK.) EDW., *grimshawi* EDW., *määri* BRUND., *subpilosus* (KIEFF.) EDW.), die in der Bodenfauna der Seen eine wichtige quantitative Rolle spielen (BRUNDIN 1949).

Ein unter den Orthoclaadinien einzig dastehendes, aber bisher nicht beobachtetes Merkmal ist die bei *subpilosus* stark angeschwollene Clypealpartie (Fig. 44).

16. Genus **Heterotanytarsus** SPÄRCK.

Augen nackt, dorsalwärts nicht verlängert. Vertexborsten an Zahl reduziert, nur hinter den Augen vorhanden, dort etwa 5 Borsten jederseits. AR. niedriger als 1. Pronotum normal, seine Loben bei Dorsalansicht median etwas klaffend, nicht längs einer Suture vereinigt, lateral mit einigen Borsten. Mesonotum jederseits mit 7—10 Dorsolateralborsten in einfacher Reihe. Von Dorsomedianborsten (Fig. 32) gibt es nur 2 äusserst schwache Borsten hoch oben auf dem Mesonotum (ob immer vorhanden?). Schildchen mit wenigen Borsten in einfacher Querreihe. Flügel mit Makrotrichien wenigstens an der Spitze. Die Haare sind auffallend kräftig, borstenähnlich, und sitzen ziemlich aufrecht. Squama nur mit etwa 6 Borsten. Anallappen stumpf abgerundet. Costa mässig verlängert. fCu ziemlich weit distal von r-m. Cu 2 gerade. Der äussere

Sporn der Hintertibien nur $\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{7}$ der Länge des inneren Sporns erreichend. Dieser gerade und bis über die Mitte mit abstehenden, borstenähnlichen Spitzen besetzt. Kleine Pulvillen vorhanden. Die Borsten der Abdominaltergite auf die orale Tergithälfte konzentriert. Die anale Hälfte der Tergite III—VII praktisch borstenfrei.

Hypopyg (Fig. 46). Analspitze sehr kurz, breit dreieckig abgesetzt. Griffel der Endglieder lang und sehr schlank.

Genotypus: *apicalis* (KIEFF.).

Bisher monotypische Gattung. Die Larven in stehenden Gewässern (vgl. BRUNDIN 1949, p. 702—704).

Trotz des Vorkommens von Makrotrichien an den Flügeln stellte EDWARDS (1929) *apicalis* zusammen mit *semivirens* KIEFF. (*tripilatus* EDW.), *veralli* EDW., *minor* EDW., *devonica* EDW. und *ilkleyensis* EDW., die alle nackte Flügel besitzen, in seine Gruppe D von *Orthocladus*. Er wies dabei auf die eigenartige, von *Metriocnemus* abweichende Behaarung der Flügel und die grosse morphologische Ähnlichkeit überhaupt mit den genannten Arten hin. In „Faune de France“ (1932) folgte GOETGHEBUER EDWARDS, während er in „LINDNER“ *Heterotanytarsus* als Untergattung von *Metriocnemus* stellte, was einen Schritt rückwärts bedeutete.

Während die Jugendstadien von *Heterotanytarsus* und *Eukiefferiella* wegen Spezialisierung in ganz verschiedenen Milieus höchst bedeutende morphologische Differenzen zeigen, sind die Imagines einander sehr ähnlich. Abgesehen von den Flügelmakrotrichien und dem Bau des Hypopygs finde ich bei *Heterotanytarsus* kein Merkmal, das diese Gattung von der *rectangularis*-Gruppe der Gattung *Eukiefferiella* klar unterscheidet. Wenn auch EDWARDS den Zusammenhang zwischen *minor-veralli-ilkleyensis-devonica* und *Eukiefferiella* in seinem Sinne nicht erkannte, so stellte er doch meines Erachtens *apicalis* mit einem gewissen Recht in die Nähe von *minor*. Andererseits braucht nicht der Gedanke ZAVŘEL's (1941), dass *Heterotanytarsus* mit *Heterotrissocladus* näher verwandt sein könnte, in schärferem Gegensatz zu der Ansicht von EDWARDS stehen! Denn die Imagamorphologie stützt die Annahme, dass sowohl *Heterotanytarsus* wie *Eukiefferiella* von Arten des *Heterotrissocladus-Trissocladus*-Typus abzuleiten sind.

EDWARDS (1932 a, p. 141) stellte sich gegenüber dem Verwenden des Namens *Heterotanytarsus* für *apicalis* sehr skeptisch. Er war nämlich zu der Auffassung gelangt, dass die *Stempellina*-ähnliche *apicalis*-Larve eine echte *Stempellina* wäre (id., 1929, p. 348). Nach EDWARDS muss demnach *Heterotanytarsus* als synonym zu *Stempellina* BAUSE betrachtet werden. Hier hat sich EDWARDS geirrt. Vgl. THIENEMANN 1941, p. 210—211, Fig. 29, sowie oben p. 20—21.

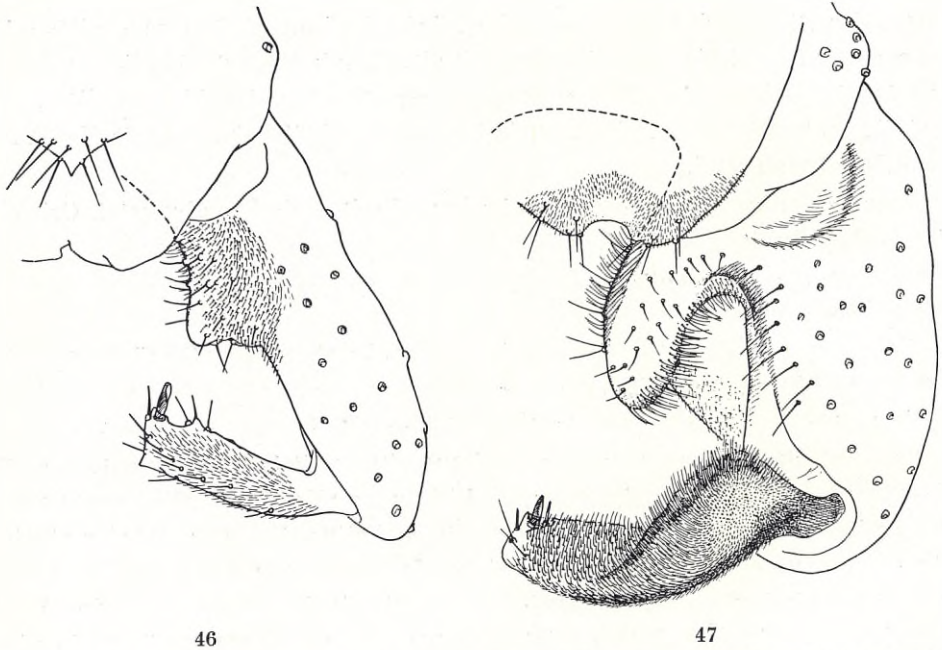


Fig. 46—47. Hypopyg von *Heterotanytarsus apicalis* (KIEFF.) (Fig. 46) und *Eukiefferiella longicalcar* (POTTH.) nec KIEFF. (Fig. 47).

17. Genus *Eukiefferiella* THIEN.

(*Eukiefferiella* EDW. 1929, part.; GOETGH. 1932, part.; id. 1940—50, part.;
Orthocladius EDW., GOETGH., part.; *Akiefferiella* THIEN.)

Augen nackt oder, selten, behaart, dorsalwärts oft deutlich verlängert. Vertexborsten an Zahl stark wechselnd, oft aber bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. Letztes Antennenglied distal bisweilen keulenförmig verdickt, ohne gerade Apikalborste. AR. überaus variabel, meistens aber niedriger als 1. Pronotum immer normal entwickelt, seine Loben bei Dorsalansicht mehr oder weniger klaffend, oft schmal getrennt, niemals längs einer Suture mit einander verwachsen. Mesonotum ohne Dorsomedianborsten, mit langen abstehenden Dorsolateralborsten in meistens einfachen Reihen, mit 3—4 Praealarborsten. Scutellum mit Borsten in einfacher Querreihe, selten mit zerstreut sitzenden Borsten. Flügel ohne Makrotrichien, fein punktiert. Analappen meistens mehr oder weniger reduziert, sehr selten vorstehend. Squamafrense sehr verschieden entwickelt, bisweilen ganz fehlend. Flügelgeäder von mehr oder weniger modifiziertem *Orthocladius*-Typus. R 4+5 immer vor Cu 1 endigend. fCu meistens deutlich distal von r-m. Die Lage von R 2+3 sehr verschieden: entweder mündet diese Ader vor der Mitte des Abstandes zwischen R 1 und R 4+5, oder sie verläuft in Kontakt mit R 4+5 und ist

mit dieser mehr oder weniger vollständiger verschmolzen. Der kleinere äussere Sporn der Mittel- und Hintertibien bisweilen fehlend. Pulvillen immer fehlend.

Hypopyg (Fig. 47—57). Analspitze fehlend oder mehr oder weniger schwach entwickelt, niemals mit Borsten. Innenlobus der Basalglieder gross, oft zungenförmig nach hinten ausgezogen. Endglieder distalwärts niemals stärker erweitert.

Genotypus: *longicalcar* (POTTH.), nec KIEFFER („*Orthoclad. s.str. gracei* EDW., syn. nov.).

Artenreiche Gattung. Die Larven sind ausgesprochen rheophil und spielen in der Fauna der Bergbäche eine hervortretende Rolle.

Die natürliche Umgrenzung der Gattung *Eukiefferiella* war bisher ausschliesslich auf die von THIENEMANN (1926, 1936 a) und ZAVŘEL (1939) gefundenen Larven-Puppenmerkmale basiert. In ihrer gegenwärtigen Fassung weicht die Larven-Puppengattung *Eukiefferiella* ganz erheblich von der von EDWARDS (1929) und GOETGHEBUER (1940—50) auf der Basis der Imaginalmerkmale charakterisierten Gattung ab. Die Arten *bicolor* ZETT., *coronata* EDW. und *camptophleps* EDW. stehen im Larven-Puppensystem in anderen Gattungen: *Microcricotopus*, *Parakiefferiella* bzw. *Krenosmittia*. Ausser durch Neubeschreibungen sind Arten hinzugekommen (*minor* EDW., *devonica* EDW.), die die Imaginalsystematiker wegen des Verlaufs der Ader R 2+3 zu *Orthocladus* gestellt haben. Eine solche Art ist auch „*Orth. veralli* EDW., höchstwahrscheinlich ebenfalls „*Orth. ilkleyensis* EDW. (vgl. unten).

Und nun zeigt es sich zuletzt, dass die von EDWARDS (1929) zu *Orthocladus s.str.* gestellte Art *gracei* EDW. synonym ist mit *longicalcar* „KIEFF.“, dem von THIENEMANN designierten Genotypus seiner Gattung *Eukiefferiella*! Im Frühjahr 1955 erhielt ich in meinen Fangnetzen im Bach bei Forsakar in Schonen (Südschweden) gleichzeitig Imagines von *gracei* (das Hypopyg ist sehr charakteristisch, vgl. Fig. 47) und Puppenhäute von *longicalcar*. Wegen der Imaginomorphologie habe ich *gracei* seit langem als eine mit *Eukiefferiella* nahe verwandte Art aufgefasst. Der Fund bei Forsakar war doch nicht beweisend, da weder reife Puppen, noch Häute mit festsitzenden Imagines erhalten wurden. Erst später bemerkte ich, dass GOETGHEBUER in einer kleinen Arbeit (1936a) die Hypopygien einiger von THIENEMANN erhaltenen KIEFFER'schen Imaginaltypen abgebildet hatte, darunter jenes von *longicalcar*. Die Identität mit *gracei* steht damit ausser jedem Zweifel.

Auffallenderweise scheint GOETGHEBUER später seine Arbeit vergessen zu haben, denn in „LINDNER“ (1940—50, Taf. XVI, Fig. 206) bildet er unter *longicalcar* das Hypopyg einer Art ab, die unmöglich mit *gracei* identisch sein kann.

Das *longicalcar*-Problem ist aber noch verwickelter. EDWARDS (1929, p.

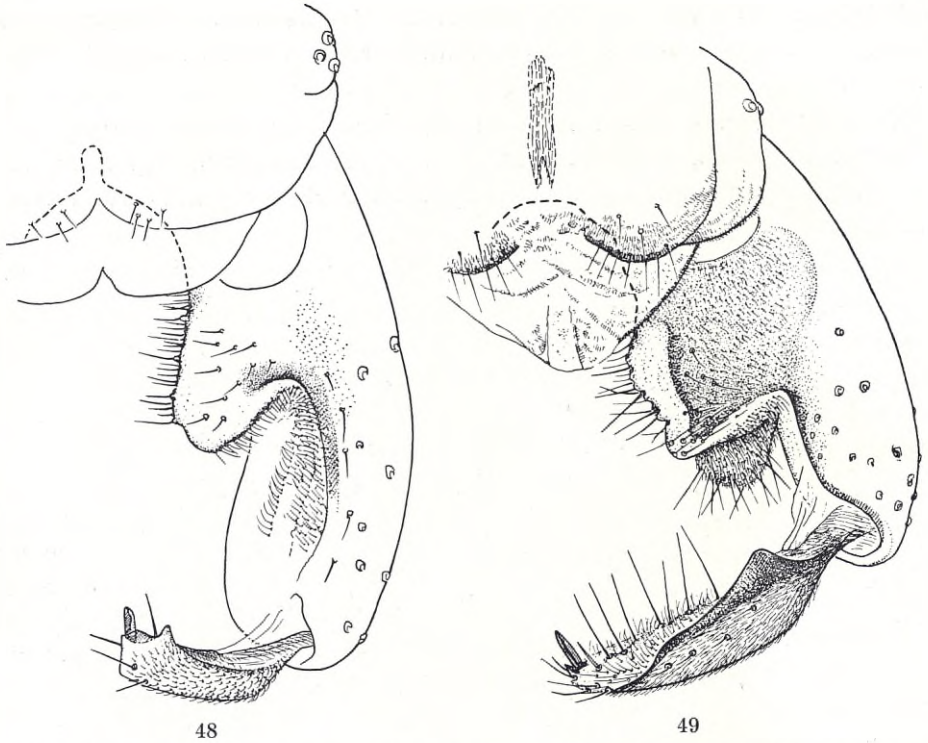


Fig. 48—49. Hypopyg von *Eukiefferiella minor* (EDW.) (Fig. 48) und *E. excellens n.sp.* (Fig. 49).

350) schreibt über *longicalcar* und *brevicalcar*: „Unfortunately the diagnoses of both these species are totally inadequate for recognition, and the specimen kindly sent me by THIENEMANN as *longicalcar* (the only one he possessed) proved to have been wrongly named, as it did not correspond even with the few characters indicated by KIEFFER. I have, however, examined several specimens of *D. brevicalcar*, KIEFF., and these must be taken as typical of the genus until fresh material of *D. longicalcar* is available (presumably it can be recognised from POTTHAST's description of the larva and pupa).“

In seiner Beschreibung von *longicalcar* schreibt KIEFFER (1911, p. 183), dass die Mitteltibien zwei lange und gleichlange Sporne besitzen, sowie dass diese so lang sind wie die Dicke der Tibien beträgt. Nun ist es ein Hauptmerkmal von *gracei*, dass die Mitteltibien nur einen Sporn besitzen. Und aus der von POTTHAST (1914, p. 291) gegebenen Beschreibung und Abbildung der Puppenmerkmale von *longicalcar* geht hervor, dass das fadenförmige Ende des Thorakalhorns dunkel geringelt ist. Es ist damit bewiesen, dass *longicalcar* im Sinne von POTTHAST mit *gracei* identisch ist. Hieraus kann geschlossen werden, teils dass KIEFFER irgendeine Verwechslung gemacht und unter

dem Namen *longicalcar* eine Art beschrieben hat, die mit *longicalcar* POTTH. (*gracei* EDW.) nicht identisch sein kann, teils dass EDWARDS in dem ihm von THIENEMANN gesandten *longicalcar*-Typus seine *gracei* nicht erkannt hat. (Alkoholkonserviertes Material machte ihm immer Schwierigkeiten!).

Da die Frage, was KIEFFER unter dem Namen *longicalcar* beschrieb, niemals beantwortet werden kann, ist *longicalcar* KIEFF. als *nomen nudum* aufzufassen. Typus der Gattung *Eukiefferiella* wird stattdessen *longicalcar* POTTHAST 1914.

In seiner Studie über die *Eukiefferiella*-Metamorphose führte THIENEMANN (1936 a) eine Gruppierung der Larven und Puppen der Gattung durch. Diese wurde von ZAVŘEL (1939), der die Arten auf 7 Typen und mehrere Untertypen verteilte, weiter ausgebaut. Später hat THIENEMANN einen 8. Typus hinzugefügt.

Hinsichtlich dieser Gruppierung möchte ich hervorheben, dass die *discoloripes*-Gruppe ZAVŘEL's (=die *bavarica-lobulifera*-Gruppe THIENEMANN's) am ehesten als gleichwertig mit den übrigen aufzufassen ist. Sowohl Larven wie Puppen und Imagines haben innerhalb dieser Gruppe einen Typus, der von den übrigen klar abweicht. Charakteristisch für die Larven sind die hohen analen s.g. Borsträger, für die Puppen besonders die paarigen dörnchentragenden Querwülste der Abdominalsegmente und das kräftige mediane Borstenpaar des Analsegmentes, für die Imagines die Merkmale des Hypopygs: Vorhandensein einer Analspitze, der gerundet dreieckige Innenlobus der Basalglieder. Im Imagostadium bildet *veralli* EDW. (*nigrofasciata* GOETGH.) einen abweichenden Typus, bei dem die R 2+3 von R 4+5 wohl getrennt ist und in der Nähe von R 1 mündet.

Unter den übrigen *Eukiefferiella*-Arten begegnen uns mehrere mehr oder weniger gut charakterisierte Typen, bei denen es am einfachsten ist, mit einer entsprechenden Zahl von Artengruppen zu operieren. Der Parallelismus zwischen den Puppen und Imagines ist im allgemeinen sehr gut. Eine allgemeine Diskussion der gegenseitigen Verwandtschaftsverhältnisse der Arten wäre aber auf der Basis der gegenwärtigen Kenntnis kaum möglich. Leider ist die als Puppe überaus charakteristische *cyanea* THIEN. im Imagostadium unbekannt geblieben.

Eine der interessantesten *Eukiefferiella*-Arten ist zweifellos *longicalcar*. Dass diese Art nichts näheres mit *Orthocladus* zu tun hat, beweist der Bau des Pronotums, die Entwicklung der Tibialsporne, der Bau des Hypopygs und das Fehlen der Dorsomedianborsten am Mesonotum. Von den übrigen Arten unterscheidet sich *longicalcar* auffallend durch ihre Grösse, das hohe AR. und den vorstehenden Anallappen der Flügel. Abgesehen vom Bau des Hypopygs nähert sich *longicalcar* ziemlich stark den *Trissocladius*-Arten. Sie ist als eine verhältnismässig plesiomorphe Form zu betrachten.

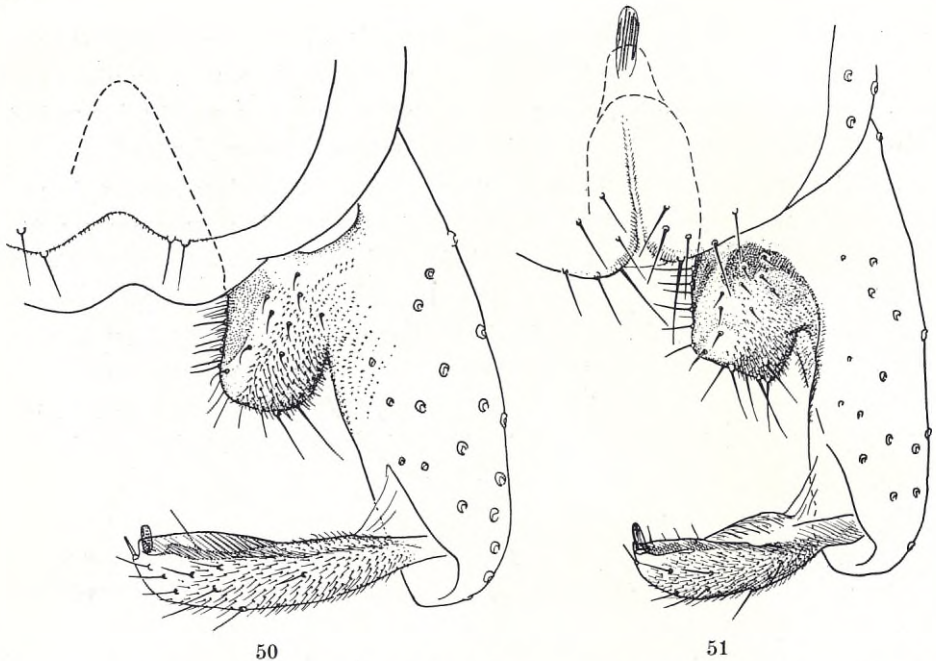


Fig. 50—51. Hypopyg von *Eukiefferiella scutellata* n.sp. (Fig. 50) und *E. rectangularis* (GOETGH.) (Fig. 51).

Bestimmungstabelle der nordeuropäischen *Eukiefferiella*-Arten.

Mit Rücksicht darauf, dass die Imagines der wirklich zu *Eukiefferiella* gehörenden Arten hier zum ersten Male zusammengeführt worden sind, erscheint eine Bestimmungstabelle der Imagines besonders wünschenswert.

- 1 (12) fCu unter oder wenig distal r-m. R 2+3 mündet vor der Mitte des Abstandes zwischen R 1 und R 4+5. Hypopyg ohne Analspitze, Innenlobus der Basalglieder zungenförmig ausgezogen.
- 2 (5) Costa distal von R 4+5 nicht verlängert. **(Die longicalcar-Gruppe)**
- 3 (4) Sehr grosse Art, Flügellänge etwa 3,5 mm. AR. etwa 1,80. Anallappen der Flügel vorstehend. Endglieder des Hypopygs proximal stark erweitert (Fig. 47). *E. longicalcar* (POTTH.), nec KIEFFER (*gracei* EDW.)
- 4 (3) Kleinere Art, Flügellänge etwa 2,3 mm. AR. etwa 0,80. Anallappen der Flügel nicht vorstehend, etwa rechteckig. Endglieder des Hypopygs proximal nicht erweitert, dorsodistal vor dem Griffel mit einem zahnförmigen Fortsatz (Fig. 48). *E. minor* EDW. (*montana* GOETGH.)
- 5 (2) Costa distal von R 4+5 etwas verlängert. **(Die rectangularis-Gruppe)**
- 6 (11) Augen dorsalwärts deutlich verlängert. Vertexborsten jederseits eine Reihe bildend, die sich bis zur Nähe der Medianlinie des Kopfes erstreckt. Am Hypopyg ist der Innenlobus der Basalglieder rechteckig abgesetzt.
- 7 (8) Der innere Sporn der Hintertibien mit abstehenden Spitzen. Innenlobus der Basalglieder nicht zungenförmig ausgezogen, Endglieder proximal stark erweitert (Fig. 49). AR. 0,60—0,70. *E. excellens* n.sp.

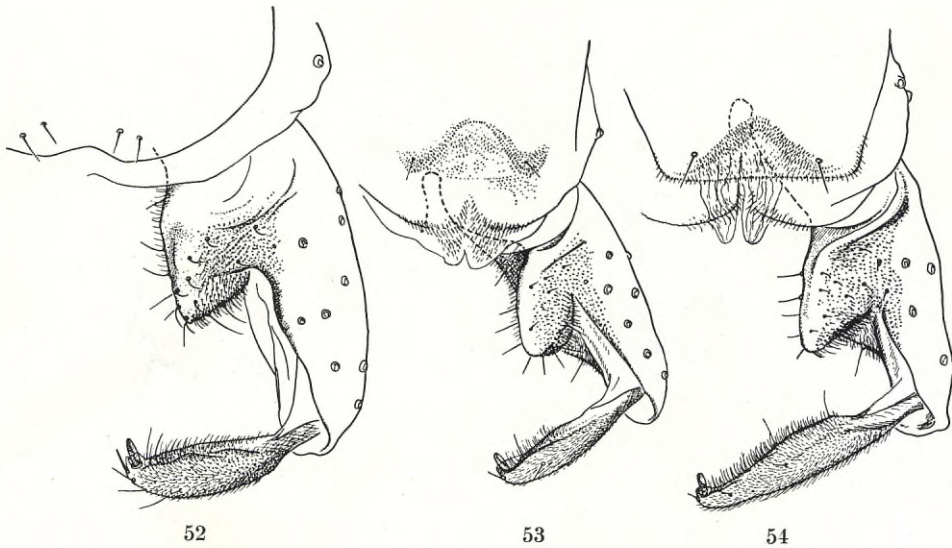


Fig. 52—54. Hypopyg von *Eukiefferiella devonica* (EDW.) (Fig. 52), *E. coerulescens* (KIEFF.) (Fig. 53) und *E. bövrensis* n.sp. (Fig. 54).

- 8 (7) Der innere Sporn der Hintertibien ohne abstehende Spitzen. Innenlobus der Basalglieder zungenförmig ausgezogen, Endglieder proximal nicht erweitert. AR. 0,80 oder höher.
- 9 (10) Hintertibien nur mit einem Sporn. Scutellum mit mehr als 10 zerstreut sitzenden Borsten. Analtergit hinten mit 12 Borsten (Fig. 51).
E. rectangularis GOETGH.
- 10 (9) Hintertibien mit zwei Spornen, der äussere $\frac{1}{3}$ der Länge des inneren Sporns erreichend. Analtergit hinten mit nur 4 Borsten (Fig. 50). *E. scutellata* n.sp.
- 11 (6) Augen dorsalwärts nicht verlängert. Vertexborsten an Zahl reduziert, eine Gruppe von nur 2—3 Borsten hinter jedem Auge bildend. Innenlobus der Basalglieder des Hypopygs distal schräg abgestutzt (Fig. 52) AR. etwa 0,60.
E. devonica EDW.
- 12 (1) Diese Kombination nicht vorhanden.
- 13 (16) Augen behaart. Squama nackt. R 2+3 mit R 4+5 verschmolzen. Hypopyg ohne Analspitze.
(Die coerulescens-Gruppe)
- 14 (15) AR. nur etwa 0,30. Hypopyg (Fig. 53): Innenlobus der Basalglieder ausgeprägt zungenförmig, Endglieder erheblich kürzer als die Basalglieder. Kleinere Art, Flügellänge 1,3 mm.
E. coerulescens (KIEFF.)
- 15 (14) AR. etwa 0,70. Hypopyg (Fig. 54): Innenlobus der Basalglieder schräg abgestutzt, Endglieder so lang wie die Basalglieder. Flügellänge 1,5 mm.
E. bövrensis n.sp.
- 16 (13) Augen nackt. Squama mit mehreren Borsten.
- 17 (20) Hypopyg ohne Analspitze. Basalglieder ventral des schlanken, fingerförmigen Innenlobus medianwärts erweitert (Fig. 55).
(Die brevicar-Gruppe)
- 18 (19) Costa deutlich proximal von Cu 1 endigend. AR. etwa 0,90. Hinter jedem Auge eine Gruppe von nur 2—3 Vertexborsten. Griffel der Endglieder des Hypopygs mässig entwickelt (Fig. 55).
E. hospita EDW.

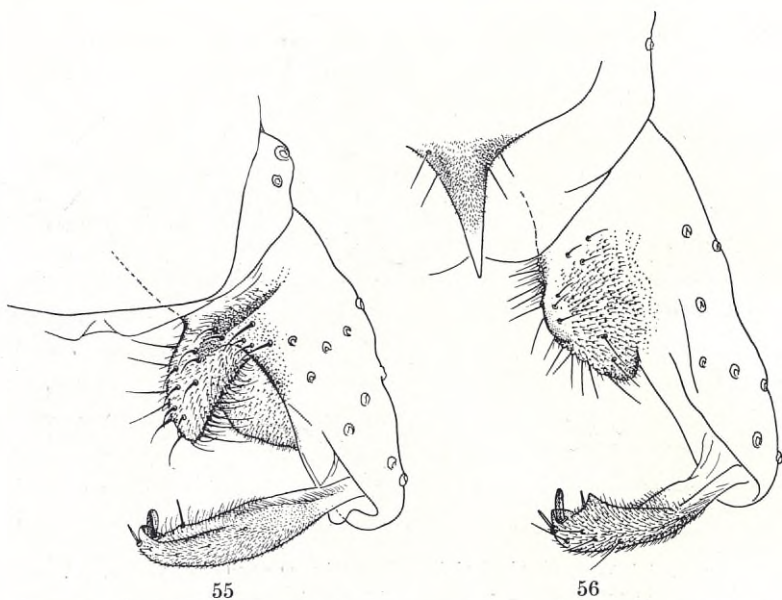


Fig. 55—56. Hypopyg von *Eukiefferiella hospita* EDW. (Fig. 55) und *E. veralli* (EDW.) (Fig. 56).

- 19 (18) Costa kaum proximal von Cu 1 endigend. AR. 0,60—0,70. Hinter jedem Auge eine Gruppe von 5 Vertexborsten. Griffel der Endglieder des Hypopygs auffallend klein. *E. brevicar* (KIEFF.) EDW.
- 20 (17) Hypopyg mit Analspitze. Basalglieder ventral des breit dreieckigen Innenlobus nicht medianwärts erweitert (Fig. 56, 57). **(Die bavarica-Gruppe)**
- 21 (22) R 2+3 endigt vor der Mitte des Abstandes zwischen R 1 und R 4+5. AR. 0,85—0,90. Endglieder dorsodistal vor dem Griffel mit einem kräftigen Zahn (Fig. 56). *E. veralli* EDW. (*nigrofasciata* GOETGH.)
- 22 (21) R 2+3 mit R 4+5 verschmolzen. — Hierher mehrere, einander äusserst nahestehende Arten, bei denen die Artgrenzen noch nicht endgültig festgelegt sind: *bavarica* GOETGH., *calvescens* EDW., etc. (Fig. 57).

E. longicalcar (POTH.), nec KIEFF. (*gracei* EDW.). — Schweden, Schonen: Am 8.5.55 Häute und verunglückte Imagines im Bach bei Forsakar. Jämtland: Einige Imagines im Mai 1946 am Junsterforsen (leg. A. MÄÄR). — Bisher aus England (Ilkley, Yorks.), Rügen, Holstein, Westfalen, Böhmen-Mähren und Nieder-Österreich bekannt.

E. minor EDW. (*montana* GOETGH.) — Eine in Fließgewässern in Skandinavien häufige Art. Material liegt mir sowohl aus den Bächen des südschwedischen Flachlandes (Schonen) wie aus den Hochgebirgsbächen und Jokks im zentralen Norwegen und nördlichen Lappland (Torneträskgebiet) vor. Die von THIENEMANN (1941, p. 182) aus dem Torneträskgebiet angegebenen Häute von „*sp. cf. minor-montana*“ gehören sicher zu *minor*. Bisher aus England, Lettland, den Alpen und der Hohen Tatra bekannt. — Dass die von GOETGHE-

BUER (1934, p. 343) aus Ober-Bayern beschriebene *montana*, deren Puppenhäute nicht von *minor* zu unterscheiden sind (THIENEMANN 1936 a, p. 61), mit *minor* identisch ist, scheint mir trotz einiger Unstimmigkeiten in der Beschreibung als ziemlich sicher.

E. excellens n.sp. ♂. — Grösse, Färbung und Flügelbau wie bei *rectangularis* GOETGH. Wie bei dieser Art ist an den Hintertibien nur ein Sporn (der innere) vorhanden. Sehr charakteristisch sind die abstehenden Spitzen auf der Mitte dieses Sporns, was an *Chaetocladius* erinnert. Squama mit 6—8 Borsten. AR. etwa 0,60—0,70. Scutellum mit 8 Borsten in einfacher Querreihe.

Hypopyg (Fig. 49) überaus charakteristisch. Basalglieder auffallend kräftig gebaut, mit sehr grossem, hinten rechteckig abgesetztem Innenlobus. Die Randpartien des Lobus hell, seine Fläche im übrigen dunkel. Ventral schliesst ein kleinerer, sehr dicht behaarter und mit zahlreichen Borsten versehener Lobus an. Endglieder dorsobasal stark eckig ausgezogen und dadurch in ihrer Gesamtform ausgeprägt dreieckig, mit schlankem Griffel, basal davon an der ventralen Innenkante mit einer Reihe sehr langer Borsten. Eine Analspitze ist nicht vorhanden. Das Analtergit ist hinten ausgerandet und jederseits der Medianlinie mit einer Gruppe von etwa 10 Borsten versehen.

Im September gehört diese Art zu den häufigsten der im Katterjokk (Reg. arctica) bei Riksgränsen (Schwedisch-Lappland) schlüpfenden Chironomiden. In den Fangnetzen sind zahlreiche Puppen und verunglückte Imagines mit festsitzenden Puppenhäuten erbeutet worden. Die Puppenhäute sind jenen von *E. rectangularis* sehr ähnlich.

E. scutellata n.sp. ♂ — Diese Art steht *rectangularis* und *excellens* sehr nahe. Sie ist in erster Linie durch das Vorhandensein von 2 Spornen an den Hintertibien gekennzeichnet. Der äussere Sporn ist auffallend lang und erreicht etwa $\frac{1}{3}$ der Länge des inneren Sporns. Scutellum gedrungener als bei *rectangularis*, mit 6—8 Borsten in einfacher Querreihe. AR. etwa 0,90—0,95.

Hypopyg (Fig. 50). Analspitze nicht vorhanden. Analtergit hinten ausgerandet, jederseits der Medianlinie mit 2 Borsten. Innenlobus der Basalglieder kurz zungenförmig, distal gerundet abgestutzt. Endglieder schlank, distalwärts schwach erweitert, mit kleinem Griffel.

Schwedisch-Lappland: 1 ♂ (Typus) 19.7.52 an einem kleinen Bach am See Vassijaure gekeschert. — Norwegen; Jotunheimen: zahlreiche Imagines, Puppen und Häute am 31.7.55 mit Fangnetzen in einem Hochgebirgsbach oberhalb des Bövra-Flusses, 1000 m, erbeutet. — Die Puppen sind jenen von *rectangularis* und *excellens* überaus ähnlich.

E. rectangularis (GOETGH.) — Die Art wurde von Goetghebuer (1940—50) wegen des Verlaufs der Ader R 2+3 fehlerhaft zu *Orthocladius s.str.* gestellt. Die Puppen zeigen, dass sie mit THIENEMANN's „*Akiefferiella* Typ *Abisko*“ (id. 1944, p. 595; vgl. auch id. 1941, p. 183; sp. 110, p. 221) identisch

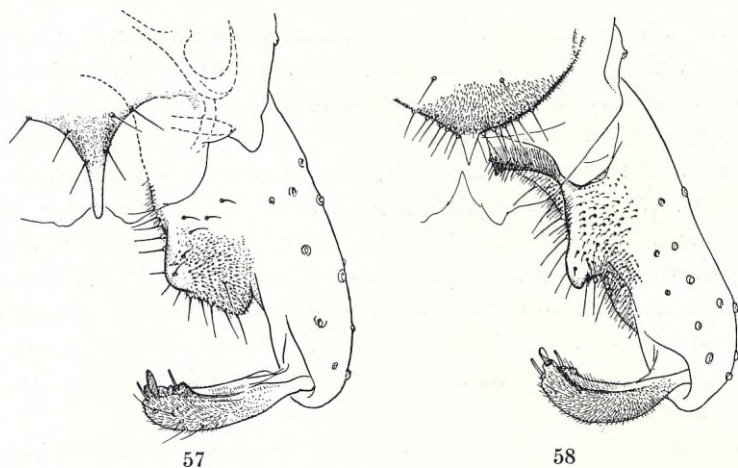


Fig. 57—58. Hypopyg von *Eukiefferiella* sp. cfr. *calvescens* EDW. (Fig. 57) und *Synorthocladus semivirens* (KIEFF.) (Fig. 58).

ist. Sie ist in den Gebirgsgegenden Skandinaviens weit verbreitet. THIENEMANN's Originalmaterial stammt aus dem Torneträskgebiet. Selbst habe ich ein reiches Material in diesem Gebiet sowie im zentralen Norwegen: Jotunheimen, gesammelt. — Es scheint mir ziemlich wahrscheinlich, dass *ilkleyensis* EDW. (1929, p. 349, Fig 6u) mit dieser Art identisch ist.

E. devonica (EDW.) — In Schweden bisher nur aus dem Torneträskgebiet in Lappland bekannt (THIENEMANN 1941, p. 183) aber wahrscheinlich über das ganze Land verbreitet. Im Frühjahr 1955 konnte ich die charakteristischen Puppenhäute in mehreren Bächen in Schonen und Småland nachweisen.

E. coerulescens (KIEFF.). — Norwegen, Jotunheimen: Imagines und Puppenhäute am 29.7.55 im Bach Bessa bei Bessheim gerade in der Waldgrenze. — In Skandinavien bisher nur aus dem Torneträskgebiet bekannt (THIENEMANN 1941, p. 183).

E. bövrensis n.sp. ♂ — Ganz schwarze Art. Flügellänge 1,5 mm. AR. etwa 0,70. Mit *coerulescens* weitgehend übereinstimmend, aber durch die Grösse, das viel höhere AR., sowie durch den Bau des Hypopygs (Fig. 54) abweichend. Der grosse Innenlobus des Hypopygs ist ausgeprägt dreieckig, und die Endglieder sind auffallend lang und schlank, so lang wie die Basalglieder, was unter den Orthocladiniin einzig dastehend ist.

Norwegen, West-Jotunheimen: 6 ♂♂ am 31.7.55 am Hochgebirgsfluss Bövra in der obersten Birkenregion, 950 m, gekeschert.

E. hospita EDW. — Eine über ganz Skandinavien verbreitete Art. — In den Hochgebirgsgebieten auch in den Bächen der arktischen Region häufig vertreten.

E. brevicar (KIEFF.) EDW. — Scheint wenigstens im Frühjahr die häufigste *Eukiefferiella* der südschwedischen humusreichen Bäche zu sein.

E. veralli (EDW.) (*nigrofasciata* GOETGH., n. o. v. s. y. n.). — Schweden, Schonen: Puppen und schlüpfende Imagines am 8.5.55 im Bach bei Forsakar.

Es muss als sehr bemerkenswert betrachtet werden, dass dieses im übrigen typische Mitglied der *bavarica*-Gruppe eine getrennt verlaufende und näher an R 1 als an R 4+5 mündende R 2+3-Ader hat. Offenbar wurde dies von GOETGHEBUER bei der Beschreibung von *nigrofasciata* nicht bemerkt. Meine Puppenhäute gehören sicher zu *nigrofasciata*, und die dazu gehörenden Imagines zeigen meines Erachtens klar, dass *veralli* mit *nigrofasciata* identisch ist. — Die Art war bisher aus Wales und Nieder-Österreich (Ybbs-Gebiet) bekannt.

E. cyanea THIEN. — Norwegen, Jotunheimen: mehrere Puppenhäute am 30.7.55 im Hochgebirgsfluss Leirungsaae, 1100 m, bei Gjendesheim gefangen. — Bisher aus dem Torneträskgebiet in Schwed.-Lappland und aus Oberbayern bekannt (THIENEMANN 1941, p. 183).

18. Genus *Synorthocladius* THIEN.

Augen nackt, dorsalwärts etwas verlängert. AR. niedriger als 1. Das letzte Antennenglied distal mit einigen sehr langen, gebogenen Sinnesborsten. Die Loben des Pronotums medianwärts etwas verschmälert, den grossen Mesonotalfortsatz schmal umrahmend, median ganz vereinigt, lateral nur mit 1—2 sehr schwachen Borsten. Mesonotum nur mit 2 äusserst schwachen Dorsomedianborsten, die hoch oben auf dem Mesonotum sitzen, jederseits mit wenigen Dorsolateralborsten in einfacher Reihe. Flügel ohne Makrotrichien, sehr fein punktiert, mit etwa rechtwinklig abgesetztem Anallappen. Squama mit etwa 9 Randhaaren. Flügelgeäder von etwas modifiziertem *Orthocladius*-Typus: R 4+5 endet etwas proximal von Cu 1, fCu sitzt deutlich distal von r-m. Aderborsten finden sich nur auf R (2—3 Stück). Hintertibien mit 2 Spornen, der innere Sporn sehr stark S-förmig geschwungen, der äussere sehr kurz, nur schwer sichtbar. Pulvillen fehlen. Abdomen sehr weitläufig beborstet.

Hypopyg (Fig. 58). Analspitze kurz, zugespitzt. Basalglieder basal zipfelig ausgezogen. Endglieder ohne besondere Kennzeichen.

Genotypus: *semivirens* (KIEFF.) (*tripilatus* EDW.).

Artenarme Gattung aus Europa. Die Larven leben in fliessenden Gewässern.

Synorthocladius wurde von THIENEMANN (1935, p. 211) auf der Basis der Larven- und Puppenmerkmale aufgestellt. Bei EDWARDS (1929) steht die Art *tripilatus* in der heterogenen Gruppe D seiner Gattung *Orthocladius*. Ueber die systematische Stellung der Gattung vgl. p. 36 und p. 92 unter *Parorthocladius*.

Es scheint mir wahrscheinlich, dass die von THIENEMANN (l.c., p. 213) ebenfalls zu *Synorthocladus* gestellten Arten *breviradius* KIEFF., *miricornis* KIEFF. und *tetrachaetus* KIEFF. mit *semivirens* synonym sind.

19. Genus *Parorthocladus* THIEN.

Augen nackt, dorsalwärts nur schwach verlängert. Vertexborsten beim ♂ nur hinter den Augen vorhanden. AR. 0,65 bis etwa 1,00. Pronotum ziemlich schwach entwickelt, seine Loben median etwas klaffend, nicht längs einer Sutura mit einander vereinigt, oralwärts nur bis zur Spitze des kräftig entwickelten Mesonotalfortsatzes reichend. Mesonotum ohne sichtbare Dorso-medianborsten, jederseits mit abstehenden, mässig kräftigen Dorsolateralborsten in einfacher Reihe. Scutellum mit wenigen Borsten in einfacher Querreihe. Flügel vom *Orthocladus*-Typus. fCu doch deutlich distal von r-m. R 4+5 über Cu 1 endigend; Costa darüber hinaus ziemlich stark verlängert. Abdominaltergite ziemlich weitläufig beborstet. Tibialsporne wie bei *Orthocladus*.

Hypopyg (Fig. 59) mit Analspitze des *Euorthocladus*-Typus.

Genotypus: *nudipennis* (KIEFF.).

Parorthocladus ist eine von den Imaginalsystematikern bisher völlig verkannte Gattung. Die Larven leben auf Steinen der Bergbäche (THIENEMANN 1935, p. 214). Die wenigen bisher bekannten Arten sind in den Alpen und in den deutschen Mittelgebirgen nachgewiesen worden. Einige nicht sicher bestimmbare Puppenhäute einer *Parorthocladus*-Art fand ich auf der Oberfläche des polyhumosen Moorkolkes Grimsgöl in Südschweden (BRUNDIN 1949, p. 717). Sie stammen sicher aus dem kleinen Zuflussbach.

Die oben gegebene Gattungsdiagnose ist nach Material des Gattungstypus *nudipennis* (aus dem Fulda-Gebiet, leg. E. J. FITTKAU) gemacht worden, und hat wohl nur bedingte Gültigkeit. Andere *Parorthocladus*-Arten sind *nigritus* GOETGH. (aus Lunz in Nieder-Österreich) und *torrentium* GOETGH. (aus den Westalpen). Wahrscheinlich sind dagegen *atroluteus* GOETGH. und *curtistylatus* GOETGH. mit *nudipennis* synonym.

Die nähere systematische Stellung von *Parorthocladus* ist schwierig zu beurteilen. Durch die Barthaare am Labium und die einfachen Setae anteriores des Labrums erinnern die Larven an *Synorthocladus* (vgl. THIENEMANN 1935, p. 212, 214). Die Puppen können wegen der gleichmässigen Chagrinerung der Abdominaltergite vom phylogenetischen Gesichtspunkt aus als ein Vorstadium der bei *Orthocladus* herrschenden Typen betrachtet werden. Bei der Imago fällt es auf, dass die dorsomedianen Borsten des Mesonotums fehlen, was einen Unterschied gegen *Orthocladus* bedeutet und an *Synorthocladus* erinnert. An diese Gattung erinnert auch die verhältnismässig schwache Entwicklung des Pronotums. Am Hypopyg ist die Analspitze der *Ortho-*

cladius-Untergattung *Euorthocladius* auffallend ähnlich, während der Innenlobus der Basalglieder recht eigenartig gebaut ist. Die Endglieder wiederum erinnern an *Euorthocladius*. Sowohl von *Synorthocladius* wie *Orthocladius* abweichend ist die ziemlich starke Verlängerung der Costa.

Ich komme zu dem Ergebnis, dass *Parorthocladius* zwischen *Synorthocladius* und *Orthocladius* zu stellen ist.

20. Genus *Orthocladius* (KIEFF.) n.comb.

(*Euorthocladius* THIEN., *Eudactylocladius* THIEN., *Lapporthocladius* THIEN., *Rheorthocladius* THIEN., part.)

Augen dorsalwärts mehr oder weniger ausgeprägt keilförmig verlängert, immer nackt. Vertexborsten in vollständiger Reihe bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. AR. höher als 1. Letztes Antennenglied distal mit mehreren feinen Sinneshaaren, ohne gerade Apikalborste.

Pronotum mässig bis kräftig entwickelt, seine Loben bei Dorsalansicht median mehr oder weniger vollständig längs einer Suture mit einander vereinigt. Mesonotum mit meistens sehr deutlich erkennbaren Dorsomedianborsten, die ganz vorn am Pronotum beginnen. Dorsolateralborsten normal entwickelt, aufrecht stehend, in sehr verschiedener Zahl vorhanden, jederseits 8—30 Stück, die in einfacher, doppelter oder dreifacher Reihe sitzen können. Praealarborsten niemals in grösserer Zahl vorhanden.

Flügel nackt, sehr fein punktiert, mit wohl entwickeltem, oft vorstehendem Anallappen. Squamafranse aus 12 bis mehr als 30 Haaren zusammengesetzt. Flügelgeäder vom *Orthocladius*-Typus (Fig. 6). R 4+5 über oder etwas distal von Cu 1 endigend. Costa kaum oder nur schwach darüber hinaus verlängert. R 2+3 etwa in der Mitte zwischen R 1 und R 4+5 mündend. fCu unter oder etwas distal von r-m, Cu-Gabel lang. Cu 2 gerade oder schwach gebogen. R mit 3—14 Borsten, R 1 und R 4+5 nur ausnahmsweise mit Borsten.

Vordertibien bisweilen mit typischen Barthaaren. Hintertibien mit Kamm und zwei Spornen (Fig. 17), von denen der äussere immer sehr kurz ist und niemals die Hälfte der Länge des inneren Sporns erreicht. Dieser ist schlank und verhältnismässig stark S-förmig geschwungen und in der basalen Hälfte mit feinen, borstenähnlichen Spitzen bewehrt. Pulvillen nicht vorhanden.

Hypopyg (Fig. 60—72). Analspitze immer vorhanden, nackt, mit mehreren lateralen Borsten. Basalglieder innen mit zwei zusammenhängenden Loben, einem dorsalen und einem ventralen, von denen jener mehr oder weniger ausgeprägt fingerförmig ausgezogen ist, während dieser zu einem breit abgerundeten, mehr oder weniger vertikal gestellten Lappen ausgeformt ist. Bisweilen erscheinen die Loben in horizontaler Richtung verschoben, wobei der dorsale Lobus eine vordere, der ventrale eine hintere Lage erhält. In extremen Fällen sind die Loben kaum angedeutet. Endglieder sehr verschieden geformt. Nicht selten ist die dorsale innere Kante vor dem Griffel zahnförmig ausgezogen,

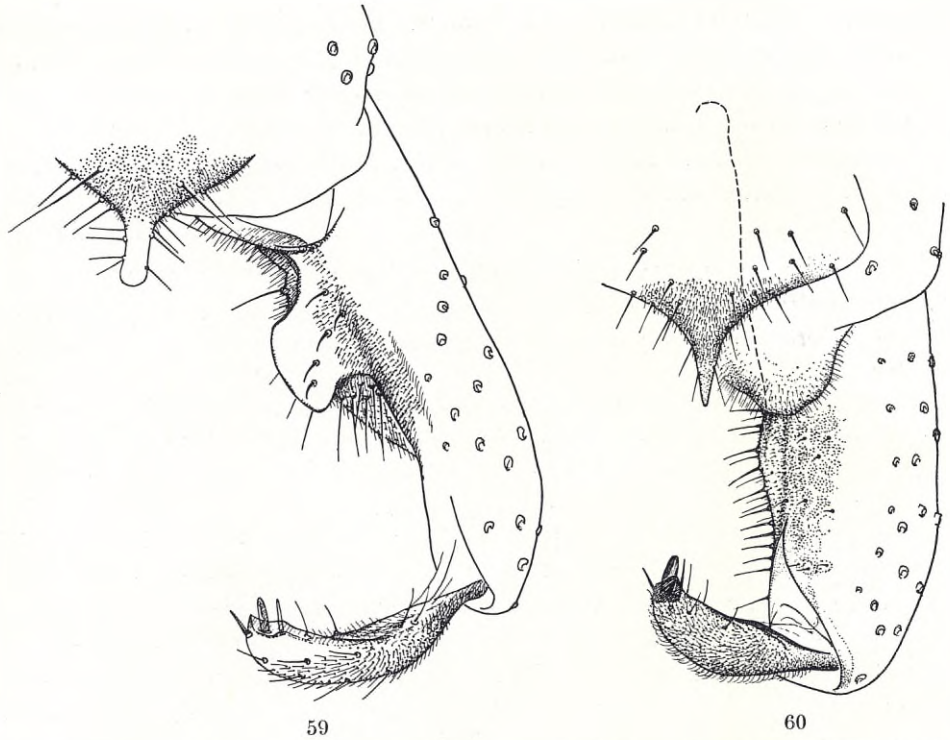


Fig. 59—60. Hypopyg von *Parorthocladius nudipennis* (KIEFF.) (Fig. 59) und *Orthocladius* (*Eudactylocladius*) *mixtus* (HOLMGR.) EDW. (Fig. 60).

im Extremfall (bei *trigonolabis*) so stark, dass das ganze Endglied eine dreieckige Form erhält (Fig. 72).

Genotypus: *oblidens* (WALK.) EDW. (cfr. EDWARDS 1929, p. 335).

Wenige Chironomidengattungen haben den Imaginalsystematikern so grosse Schwierigkeiten bereitet bei dem Versuch, sie in zufriedenstellender Weise abzugrenzen, wie *Orthocladius*. Fälle von Inkongruenz zwischen dem Imago-system und dem Larven-Puppensystem sind hier besonders zahlreich gewesen.

Nach einer genauen Stellungsnahme bestimmte EDWARDS (l.c.) *oblidens* (WALK.) EDW. als Gattungstypus. Dagegen ist nichts einzuwenden. Die Kerngruppe innerhalb *Orthocladius* wird demnach von *oblidens* und den mit diesem am nächsten verwandten Arten gebildet. EDWARDS beschränkte aber *Orthocladius* nicht nur auf diese Gruppe C (*Orthocladius s.str.*), sondern stellte dort auch *Chaetocladius* KIEFF., *Dactylocladius* KIEFF. und jene Artgruppen, die später die Gattungen *Bryophaenocladius* THIEN. und *Pseudorthocladius* GOETGH. bildeten. *Orthocladius* im Sinne von EDWARDS wurde deshalb sehr heterogen.

Noch heterogener und ein noch mehr typischer Restkörper im Sinne

HENNIG's wurde *Orthocladius* (mit dem Gattungstypus *brevicornis* KIEFF., vgl. weiter unten) bei GOETGHEBUER in „LINDNER“. Denn dort umfasst *Orthocladius* neben den EDWARDS'schen Gruppen auch *Chasmatocladius* KIEFF. (= *Metriocnemus*!), *Amblycladius* KIEFF. (monotypische Gattung aus Nowaja Semlja, die mit *Chaetocladus* nahe verwandt sein dürfte) und *Tvetenia* KIEFF. (ebenfalls monotypische Gattung aus Nowaja Semlja und nach allem zu urteilen eine ziemlich apomorphe *Metriocnemini* in meinem Sinne). Bedenklich ist auch, dass GOETGHEBUER *Eudactylocladius* und *Bryophaenocladius* in eine Untergattung zusammenführte.

Dass *Chaetocladus*, *Bryophaenocladius* und *Pseudorthocladius* als Mitglieder der Tribus *Metriocnemini* aufzufassen sind, ist oben hervorgehoben worden. Dorthin gehört auch die Gruppe E von *Orthocladius* bei EDWARDS mit der Art *flexuella* EDW. (*Mesosmittia* n.g., vgl. p. 163).

Was *Dactylocladius* KIEFF. betrifft, so ist das in erster Linie ein nomenklatorisches Problem. EDWARDS (1929, p. 335—336) beschäftigt sich eingehend mit dem, was KIEFFER mit dieser Gattung bezweckt hat. Als Gattungstypus muss nach EDWARDS *brevicornis* KIEFF. (aus Frankreich) betrachtet werden. Mit diesem Feststellen ist aber wenig gewonnen, denn die Diagnose bezieht sich auf das Weibchen und ist vollkommen nichtssagend. Und die Type ist verschollen. EDWARDS betrachtete es jedoch als wahrscheinlich, dass KIEFFER eine *Orthocladius*-Art der Gruppe D im Sinne von EDWARDS beschrieb. „Many of the species subsequently placed by KIEFFER in *Dactylocladius* belong to this same group, and the name may be applied to this group pending the identification of *brevicornis*“ (id., l.c., p. 336).

Was ist dann die Gruppe D im Sinne von EDWARDS? Es ist schon oben hervorgehoben worden, dass EDWARDS zu ihr einige Arten stellte, die von den Larven-Puppensystematikern als zu *Heterotanytarsus*, *Synorthocladus* bzw. *Eukiefferiella* gehörig betrachtet werden. Und als solche haben sie auch seit zwei Dezennien eine nicht unbeträchtliche Rolle in der limnischen Ökologie und Tiergeographie gespielt. Welche dieser Gattungen wäre nun in *Dactylocladius* umzutaufen?

Trotz der Versuche EDWARDS', das Problem zu klären, hängt der Begriff *Dactylocladius* ganz in der Luft. Ich schlage deshalb vor, dass *Dactylocladius* als *nomen nudum* betrachtet werden soll.

Von den von EDWARDS zu *Orthocladius* gestellten Gruppen bleibt damit nur die Gruppe C (*Orthocladius* s.str.) zurück. Dass auch diese Gruppe heterogen ist, ist schon früher von THIENEMANN (z.B. 1939, p. 8—9) gezeigt worden. Mit *oblidens* (Gattungstypus) mehr oder weniger nahe verwandt sind unter den von EDWARDS aufgenommenen britischen Arten: *rubicundus* (MEIG.), *rhyacobi* KIEFF., *frigidus* (ZETT.), *thienemanni* KIEFF. und *glabri-pennis* GOETGH. Fremde Elemente sind dagegen *dentiforceps* EDW. — ein typischer *Chaetocladus* — und *gracei* EDW., der, wie oben (p. 83—85) nach-

gewiesen wurde, synonym zu *longicalcar* (POTTH.) — dem Gattungstypus der Gattung *Eukiefferiella* — ist.

Da EDWARDS keine genügenden Unterschiede gegenüber *Orthocladius s.str.* finden konnte, stellte er später (1940, 1941) dorthin auch solche Arten wie *Hydrobaenus lugubris* FRIES, *Trissocladius brevialpis* KIEFF. und *T. torne-träskensis* EDW., wodurch die Gruppe (Untergattung) noch heterogener wurde. Besser begründet was es, *gelidus* (KIEFF.) EDW. (*grampianus* EDW.) und *mixtus* (KIEFF.) EDW. als Mitglieder der C-Gruppe zu betrachten (vgl. EDWARDS 1933 a, 1941).

Später hat GOETGHEBUER (in „LINDNER“) die Verwirrung innerhalb *Orthocladius s.str.* wesentlich dadurch gesteigert, dass er dort auch die EDWARD'sche D-Gruppe stellte, die ja an sich heterogen ist.

Das Dilemma der Imaginalsystematik hängt in erster Linie mit der Schwierigkeit zusammen, phylogenetisch wichtige Merkmale zu finden, die die Trennung der um *oblidens* gruppierten Arten von *Trissocladius* und *Eukiefferiella* ermöglichen. Auf der Basis der Anordnung der Dorsomedianborsten, des Baus des Pronotums und des Hypopygs ist dies, wie hier gezeigt worden ist, doch möglich.

Im Gegensatz zu den Imagines besitzen die Puppen der fraglichen Formen markante Merkmale von wahrscheinlich überwiegend adaptiver Natur, die eine Verteilung der Arten auf klar abgegrenzte Gruppen leicht machen. Dies wurde schon 1914 von POTTHAST in seiner grundlegenden Arbeit über die Metamorphose der Orthocladiinen nachgewiesen. Auf der Basis der von POTTHAST erzielten Resultate sowie eines grossen neuen Materials von Larven und Puppen legte THIENEMANN 1935 seine Auffassung über die Systematik der hier aktuellen Artgruppen hervor. U.a. stellte THIENEMANN die neuen Gattungen *Euorthocladius* (Genotypus *thienemanni* KIEFF.), *Rheorthocladius* (Genotypus *saxicola* KIEFF.) und *Eudactylocladius* (Genotypus *fuscimanus* KIEFF.) auf.

Diese drei Larven-Puppengattungen bilden zusammen unzweifelhaft eine natürliche Verwandtschaftsgruppe. Die Larven sind einander so ähnlich, „dass sich wirklich scharfe Gattungsunterschiede nur schwer finden lassen. . . . So würde die Aufstellung der 3 Gattungen überflüssig, ja vielleicht sogar unberechtigt erscheinen, wenn nicht die Puppenmorphologie diese unbedingt rechtfertigt. Denn die drei Puppentypen sind grundverschieden“ (THIENEMANN, l.c., p. 210).

Nun zeigen aber die Imagines wie die Larven sehr geringfügige Gruppenunterschiede, und in einem System, das alle Metamorphosestadien berücksichtigen soll, scheint es kaum begründet, die drei fraglichen Gruppen als verschiedene Gattungen aufzufassen. Die Tatsache, dass ihre Puppen grundverschieden zu sein scheinen, zeigt meines Erachtens nur, wie vorsichtig die genetischen Zusammenhänge auch der niederen systematischen Kategorien auf der Basis des Puppenstadiums — besonders bei rheophilen Orthocladiinen —

beurteilt werden müssen. Gerade *Euorthocladius*, bei dem die Puppen besonders charakteristisch sind, ist ja eine für das Leben in extrem starker Strömung angepasste Gruppe.

Ich betrachte demnach *Euorthocladius*, *Rheorthocladius* und *Eudactylocladius* als Untergattungen meiner Gattung *Orthocladius*. Von nomenklatorischem Gesichtspunkt aus ist es jedoch nicht möglich, den Namen *Rheorthocladius* zu behalten. Denn dieser Begriff umfasst u.a. auch *oblidens*, der als Typus der Gattung *Orthocladius* aufgefasst werden muss. *Rheorthocladius* soll deshalb *Orthocladius s.str.* benannt werden.

In seiner Uebersicht des Orthocladiinen-Systems setzt HENNIG (1950) *Eudactylocladius* als synonym zu *Dactylocladius*. Dies scheint mir nicht genügend begründet zu sein. Auch ist es nicht richtig, *Euorthocladius* mit *Orthocladius s.str.* zu identifizieren, wie HENNIG es tut (l.c.).

Ueber die neue Untergattung *Pogonocladus* vgl. unten p. 99—100.

Orth. Subgenus *Eudactylocladius* THIEN.

Letztes Antennenglied distal etwas keulenförmig verdickt. Die Loben des Pronotums median längs einer Sutur ganz vereinigt. Die lateralen Borstengruppen des Pronotums jederseits nur durch 2 sehr schwache Borsten vertreten. Mesonotum mit Dorsolateralborsten in einfachen Reihen, mit sehr kurzen, kaum sichtbaren Dorsomedianborsten. Scutellarborsten in einfacher Querreihe sitzend. Anallappen der Flügel nur etwas vorstehend.

Hypopyg (Fig. 60—62). Analspitze schmal zugespitzt, mit mehreren lateralen Borsten, nicht selten auch mit einzelnen dorsalen und ventralen Borsten. Analtergit jederseits der Spitze mit zahlreichen Borsten. Basalglieder schlank, ihre Innenseite entweder fast gerade oder mit 2 ganz getrennten Loben, einem vorderen und einem hinteren, mit zahlreichen Randborsten. Endglieder immer normal entwickelt, dorsodistal ohne Zahn. Griffel schwarz, breit, auffallend kräftig.

Typus subgeneris: *fuscimanus* KIEFF.

Eine Diagnose lag bisher nur für die Larven und Puppen vor (THIENEMANN 1935, p. 206—207). Von den Imaginalsystematikern ist *Eudactylocladius* verkannt worden. In seiner Bearbeitung der britischen Chironomiden erwähnt EDWARDS (1929) keine hierher gehörende Art. *Eudactylocladius* im Sinne von GOETGHEBUER (1940—50) ist eine Sammelgattung, die am nächsten *Bryophaeocladus* entspricht.

Im Imagostadium sind die *Eudactylocladius*-Arten den Arten der Untergattungen *Orthocladius s.str.* und *Euorthocladius* so ähnlich, dass es schwierig ist, durchgreifende Unterschiede zu finden. Die besten Merkmale liegen zweifellos im Bau des Hypopygs. Es ist aber interessant, dass auch bei *Euorth. saxosus* TOK. getrennte Innenloben an den Basalgliedern vorhanden

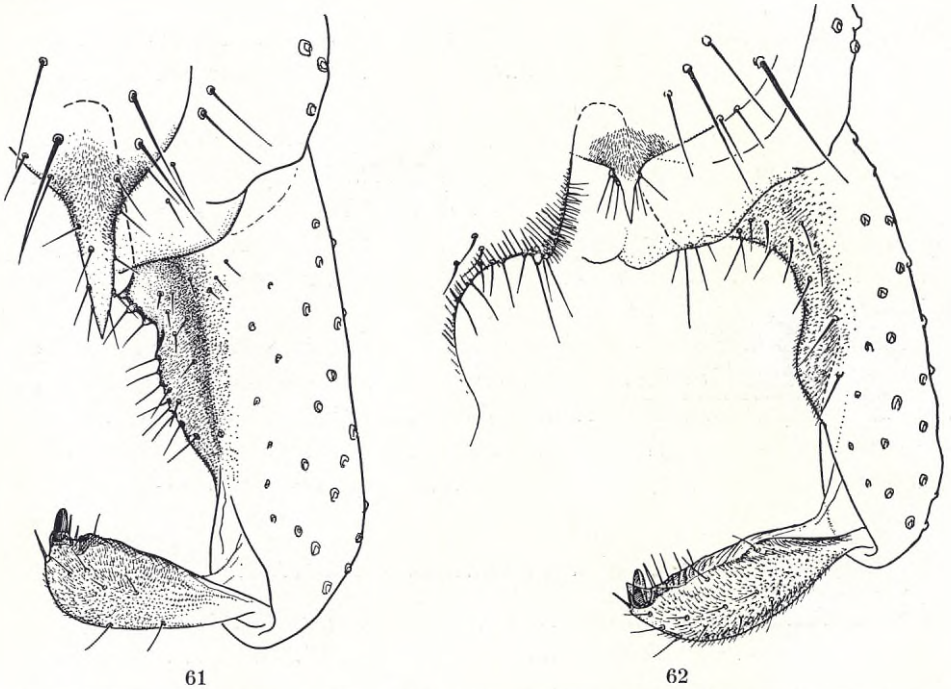


Fig. 61—62. Hypopyg von *Orthocladus (Eudactylocladius) gelidus* (KIEFF.) ANDERS. (Fig. 61) und *O. (Eudactylocladius) obtexens* n.sp. (Fig. 62).

sind. Median ganz vereinigte Loben besitzt auch das Pronotum von *Orth. s.str. lignicola* KIEFF. und *?rubicundus* (MEIG.) EDW.

Die Larven der wenigen bisher sicher unterschiedenen *Eudactylocladius*-Arten leben im Hohen Norden gern in stehenden Gewässern, weiter südlich vorwiegend in schnellfließenden Bächen und in kalten Quellen. Zur Kenntnis der nordischen Arten folgendes:

E. mixtus (HOLMGR.) EDW. (bei THIENEMANN 1941, p. 224, Fig. 30 d). — Hauptmerkmal: Innenseite der Basalglieder des Hypopygs praktisch ohne Andeutung eines Lobus (Fig. 60). — Eine auf den arktischen Inseln und in den skandinavischen Hochgebirgen weit verbreitete Art.

E. gelidus (KIEFF.) ANDERS. (1937, p. 66, Fig. 34). — Von *mixtus* durch einen basal sitzenden, ganz kleinen, aber deutlich markierten und am Rande mit kräftigen Borsten versehenen Innenlobus an den Basalgliedern abweichend (Fig. 61.) — Bisher bekannte Verbreitung: Nowaja Semlja (loc. cl.), Ost-Grönland (ANDERSEN l.c.). Die Art liegt nun auch aus Norwegen, Jotunheimen, und Schwed.-Lappland, Torneträskgebiet, vor. Höchstwahrscheinlich ist *grampianus* EDW. (1933, p. 89, Fig. 1 c) aus Ben More und Ben Alder in Schottland mit *gelidus* identisch.

E. obtexens n.sp. — Habituell *mixtus* und *gelidus* sehr ähnlich, von diesen aber im Bau des Hypopygs scharf abweichend (Fig. 62): ziemlich

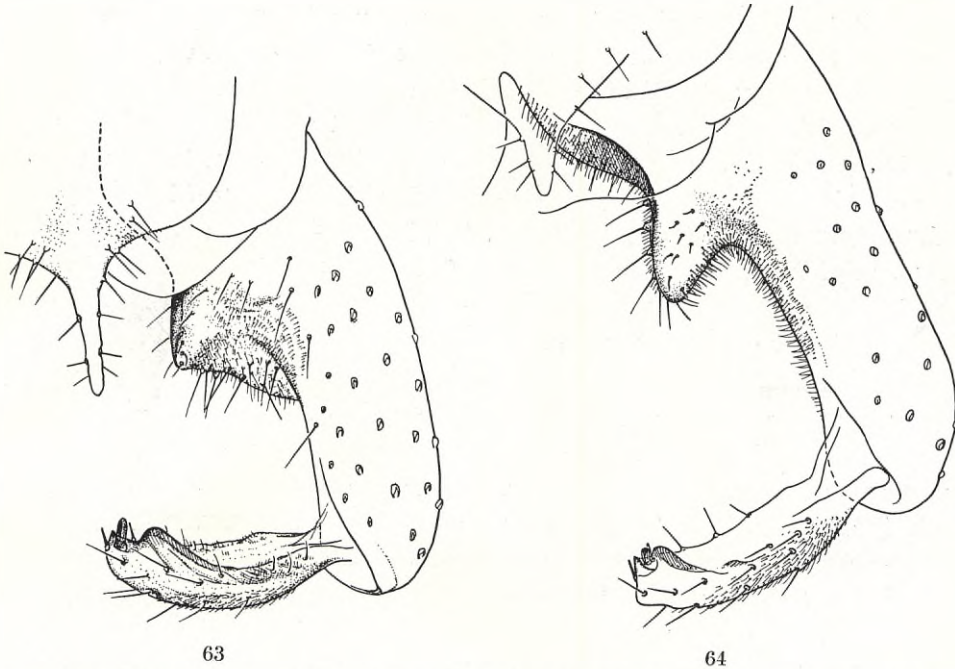


Fig. 63—64. Hypopyg von *Orthocladus* (*Euorthocladus*) *thienemanni* KIEFF. (Fig. 63) und *O.* (*Euorthocladus*) *rivulorum* KIEFF. (Fig. 64).

weit basal an den Basalgliedern und vom Analtergit normalerweise verdeckt, findet sich ein grosser, rechtwinklig vorstehender Innenlobus.

Mein Material stammt aus dem Torneträskgebiet in Schwed.-Lappland, wo einige ♂♂, darunter der Typus, am Ufer des Katterjaure und des Vassijaure gefangen wurden, sowie aus Südschweden: Ufer des Vättern bei Gränna; Huskvarna-Fluss in der Nähe des Vättern.

Orth. Subgenus *Pogonocladus* n.subg.

Letztes Antennenglied distal nicht keulenförmig erweitert. Pronotum kräftig entwickelt, seine Loben bei Dorsalansicht median nur ganz vorn klaffend, die lateralen Borstengruppen aus mehreren kräftigen Borsten zusammengesetzt. Dorsomedianborsten des Mesonotums sehr klein. Scutellarborsten in einfacher Querreihe. Anallappen der Flügel sehr stark vorstehend. Vorderbeine mit kräftigem Tarsalbart.

Analspitze des Hypopygs lang und schlank, distal zugespitzt. Endglieder dorsodistal vor dem Griffel zahnförmig ausgezogen.

Typus subgeneris: *consobrinus* (HOLMGR.) EDW. 1922 (*crassicornis* GOETGH., syn. nov., ?*glabripennis* GOETGH.).

Die Puppe von *crassicornis* GOETGH. wurde von THIENEMANN nach Material aus Schwed.-Lappland, Island und Holstein beschrieben. Sie ist u.a. durch den originellen Bau der Thorakalhörner leicht kenntlich. Die Anordnung des Chagrins der Abdominaltergite erinnert an *Eudactylocladius* und *Acricotopus* (vgl. THIENEMANN 1937 c, p. 173, Fig. 6). Später hat HUMPHRIES die *crassicornis*-Larve nach Material aus Irland beschrieben (GOETGHEBUER, HUMPHRIES und FITZGERALD 1949, p. 417, Fig. 18—22). Die Larvenmorphologie zeigt nach HUMPHRIES Übereinstimmungen sowohl mit *Eudactylocladius* wie mit *Acricotopus* und *Euorthocladius*. Eine nähere Verwandtschaft mit der erstgenannten Gattung ist nach HUMPHRIES am wahrscheinlichsten.

Ehe auf die Zeugnisse der Imagomorphologie eingegangen wird, ist es notwendig, die Nomenklatur der Art zu behandeln. Das mir aus Spitzbergen vorliegende Originalmaterial von *consobrinus* HOLMGR. zeigt, dass die von mir (BRUNDIN 1947, p. 20, Fig. 37) als *glabripennis* GOETGH. aufgefasste Art mit *consobrinus* identisch ist. Der Fund einer ♂-Puppe in Semningsjön, Schweden: Jämtland (BRUNDIN 1949, p. 712) zeigt weiter, dass *crassicornis* dieselbe Art ist wie *consobrinus*. Daraus folgt, dass die GOETGHEBUER'sche Beschreibung und Abbildung von *crassicornis* (1937, p. 508) in einem sehr wichtigen Punkt fehlerhaft sind. Denn bei *crassicornis* sollte keine Analspitze vorhanden sein. Tatsächlich besitzt die Art eine lange Analspitze, die allerdings ziemlich durchsichtig ist. Dass GOETGHEBUER sich so irren konnte, ist wohl nur dadurch zu erklären, dass er unreife Imagines oder Puppen vor sich hatte, an denen die Untersuchung des Hypopygs Schwierigkeiten bereitete. Seine Beschreibung der Farbenmerkmale der ganz schwarzen Art scheint dies zu bestätigen.

Ich glaube auch, dass *glabripennis* GOETGH. (1921, p. 85) mit *consobrinus* identisch ist. Die von GOETGHEBUER und EDWARDS (1929, p. 345) gegebenen Beschreibungen von *glabripennis* sprechen entschieden dafür, und es scheint mir a priori sehr unwahrscheinlich, dass in Westdeutschland-Belgien-England zwei durch starken Tarsalbart, das gleiche AR. und ähnliche Hypopygmerkmale ausgezeichnete Arten vorhanden sein sollten.

Der Bau des Pronotums verweist *consobrinus* in die Gattung *Orthocladius* s.m. Dort weicht er durch den langen Tarsalbart und den sehr stark vorstehenden Anallappen der Flügel von den übrigen Arten klar ab. Meines Erachtens werden wir auch den Merkmalen der Jugendstadien genügend gerecht, wenn die Art als Vertreter einer besonderen Untergattung betrachtet wird.

Der von THIENEMANN (1939, 1944) auf der Basis der Puppenmerkmale zu *Orthocladius* s.str. (*Rheorthocladius*) gestellte „*glabripennis*“ kann nicht mit *consobrinus* identisch sein. Wahrscheinlich liegt hier eine Verwechslung oder Fehlbestimmung der Imagines vor.

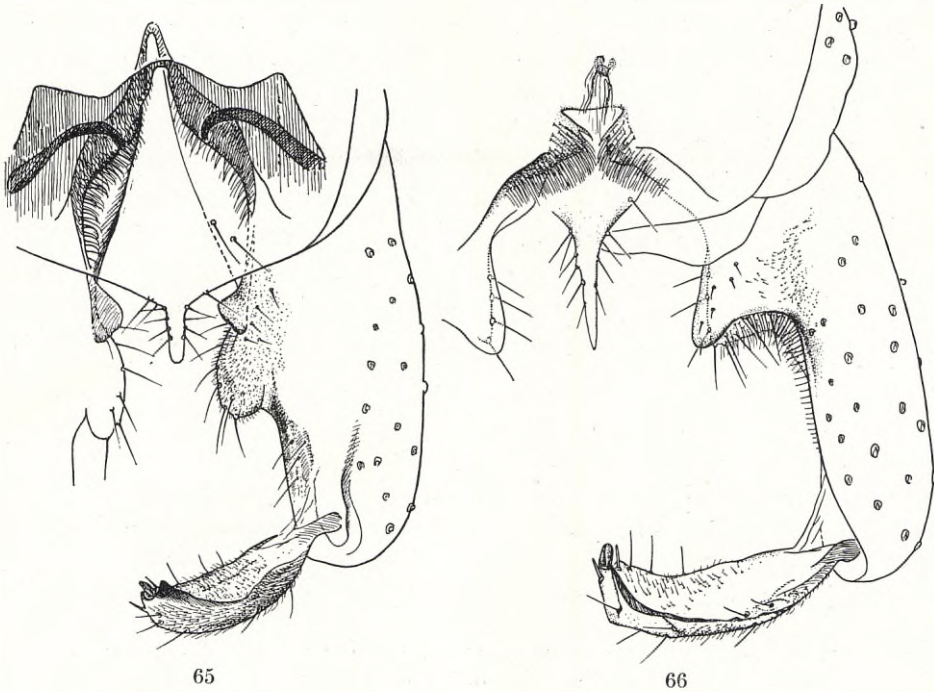


Fig. 65—66. Hypopyg von *Orthocladus* (*Euorthocladus*) *saxosus* TOK. (Fig. 65) und *O. (s.str.) oblidens* (WALK.) EDW. (Fig. 66).

Orth. Subgenus *Euorthocladus* THIEN.

(?*Lapporthocladus* THIEN.)

Endglied der Antennen distal nicht keulenförmig verdickt. Pronotum kräftig entwickelt, seine Loben median, bei Dorsalansicht, nur ganz vorn klaffend, mit aus mehreren, verhältnismässig kräftigen Borsten zusammengesetzten lateralen Borstengruppen. Dorsomedianborsten des Mesonotums verhältnismässig wohl entwickelt. Die zahlreichen Scutellarborsten zerstreut sitzend. Anallappen der Flügel höchstens mässig vorstehend. Vorderbeine ohne eigentlichen Tarsalbart.

Analspitze des Hypopygs parallelseitig, an der Spitze abgerundet, mit mehreren mehr oder weniger senkrecht gegen die Medianlinie gerichteten lateralen Borsten (Fig. 63—65).

Typus subgeneris: *thienemanni* KIEFF.

Hierher einige echt rheobionte Arten, deren Larven die Steine schnellfließender Bäche bewohnen. Aus Schweden kenne ich folgende Arten: *thienemanni* KIEFF., *rivicola* KIEFF., *rivulorum* KIEFF., *saxosus* TOK., *frigidus* (ZETT.) EDW.

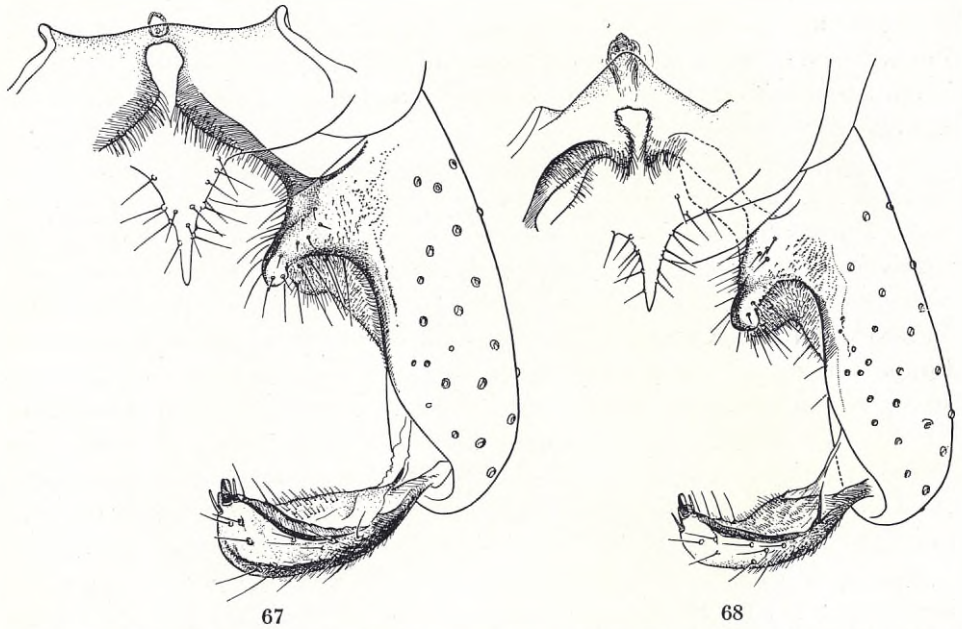


Fig. 67—68. Hypopyg von *Orthocladius* (*s.str.*) *excavatus* BRUND. (Fig. 67) und *O. (s.str.) decoratus* (HOLMGR.) EDW. (Fig. 68).

Die systematische Stellung von *frigidus* erscheint nach der Literatur nicht ganz klar. ZAVŘEL (1938, p. 7) kommt nach eingehender Analyse der Morphologie der Jugendstadien zu dem Ergebnis, dass sie Merkmale sowohl von *Euorthocladius* wie von *Orthocladius s.str.* zeigen. Doch hebt er gleichzeitig hervor, dass die Larve „fast in allen Merkmalen“ mit *Euorth. thienemanni* übereinstimmt. Obwohl die *frigidus*-Puppe einige Sonderzüge zeigt, ist sie doch im grossen ganzen vom *Orthocladius s.str.*-Typus. THIENEMANN (vgl. z.B. 1941, p. 181; 1949, p. 135) stellt auch die Art in eine besondere Gruppe (die *frigidus*-Gruppe) von *Orth. s.str.* (*Rheorth.*). Die Imago zeigt aber die typischen *Euorthocladius*-Merkmale.

Entwicklungsgeschichtlich sind diese scheinbaren Divergenzen vielleicht in folgender Weise zu erklären. Die Puppen der *Orthocladius s.str.*-Gruppe vertreten einen ursprünglicheren Typus. Die dorthin gehörenden Arten leben auch teilweise in stehenden Gewässern und finden sich in Fließgewässern nicht an Stellen extrem starker Strömung. Die *Euorthocladius*-Gruppe hat sich dagegen solchen Stellen besonders angepasst. Zeugnisse davon sind solche Merkmale wie die Reduktion der Thorakalhörner und der Loben des Analsegmentes, sowie die spezielle Anordnung der Chagrinerung der Abdominaltergite. Eine Ausnahme bildete *frigidus*. Von mir in den skandinavischen Hochgebirgen gemachte Beobachtungen deuten an, dass diese Art sich ökologisch näher an die *Orthocladius s.str.*-Arten anschliesst. Obwohl phylogene-

tisch mit den *Euorthocladius*-Arten eng verbunden, hat deshalb die *frigidus*-Puppe typische Merkmale der *Orthocladius s.str.*-Gruppe behalten.

Ich komme demnach zu dem Ergebnis, dass *frigidus* zu *Euorthocladius* zu stellen ist.

Als ein typischer Fall von Inkongruenz zwischen Larven-, Puppen- und Imagomorphologie ist der von EDWARDS (1937) aus Schwedisch-Lappland beschriebene *Lapporthocladius abiskoensis* betrachtet worden. Während die Imago nach EDWARDS (l.c.) nur mit Schwierigkeit von *Orthocladius (s.str.) rubicundus* (MEIG.) EDW. unterschieden werden kann, steht die Larve nach THIENEMANN und KRÜGER (1937) *Euorthocladius* am nächsten, während die Puppe von diesen Autoren als ganz eigenartig hervorgehoben wird. Etwas später ist aber ZAVŘEL (1938) zu der Ansicht gelangt, dass die *abiskoensis*-Larve *Euorthocladius* noch näher steht als die *frigidus*-Larve, sowie dass *abiskoensis* und *frigidus* „trotz aller Verschiedenheiten ihrer Puppen *Euorthocladius* viel näher stehen, als die auch dorthin gerechnete Art *rivulorum*“ (id., l.c., p. 9).

Um zu diesem Problem Stellung nehmen zu können, habe ich zwei aus dem British Museum (Natural History) erhaltenen Paratypen von *abiskoensis* untersucht. Leider war aber das Material (eine junge ♂-Puppe und ein beschädigtes, noch nicht ausgehärtetes ♂) in solchem Zustande, dass wichtige Merkmale nicht beurteilt werden konnten. Jedenfalls zeigte es sich, dass das Scutellum bei *abiskoensis* zahlreiche, zerstreut sitzende Borsten hat, was die Art von *rubicundus* scharf unterscheidet und am ehesten für nähere Verwandtschaft mit *Euorthocladius* spricht. Vorläufig ist doch die systematische Stellung von *abiskoensis* als unsicher zu betrachten.

Orth. Subgenus *Orthocladius s.str.*

(*Rheorthocladius* THIEN.: *rhyacobius*-Gruppe, *lignicola*-Gruppe)

Endglied der Antennen distal nicht keulenförmig verdickt. Pronotum mäsig bis kräftig entwickelt, seine Loben median bei Dorsalansicht meistens etwas klaffend, bisweilen aber ganz vereinigt, lateral mit einer Gruppe ziemlich kräftiger Borsten. Scutellum meistens mit wenigen Borsten in einfacher Querreihe. Dorsomedianborsten des Mesonotums verhältnismässig wohl entwickelt. Anallappen der Flügel höchstens mässig vorstehend.

Hypopyg (Fig. 66—72). Analspitze schmal dreieckig zugespitzt, mit mehr oder weniger schräg nach hinten gerichteten lateralen Borsten. Griffel der Endglieder normal entwickelt.

Typus subgeneris: *oblidens* (WALK.) EDW.

Artenreiche Untergattung, die sowohl im Seenlitoral wie in fließenden Gewässern vertreten ist.

Aus Schweden kenne ich vorläufig 11 Arten: *oblidens* (WALK.) EDW., *deco-*

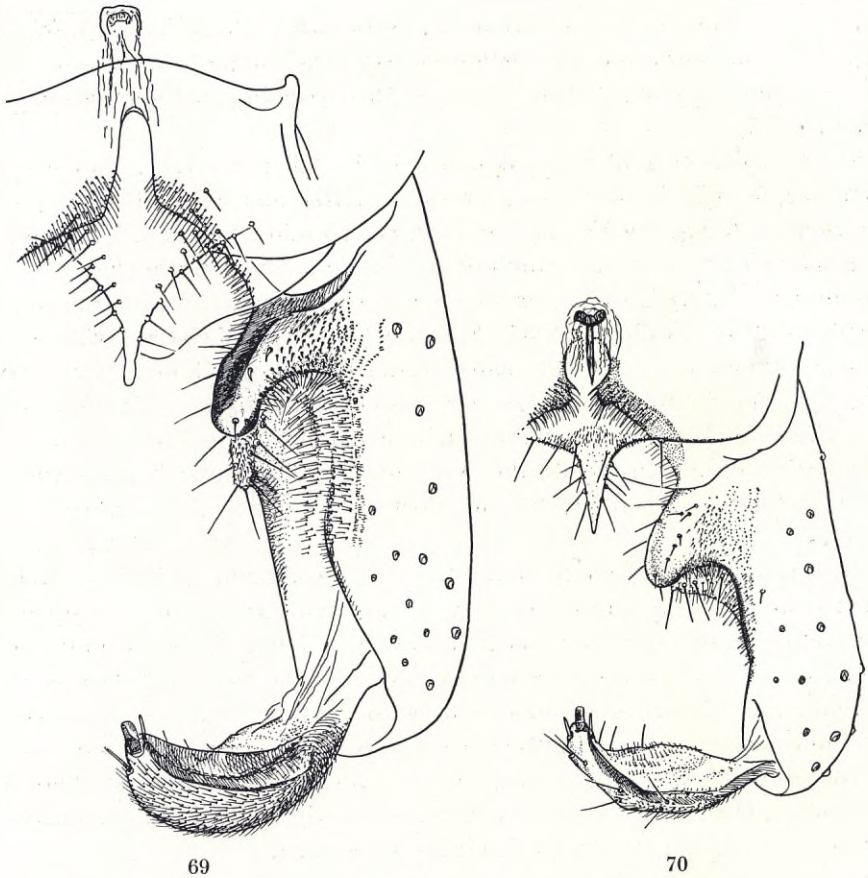


Fig. 69—70. Hypopyg von *Orthocladius* (s.str.) *wetterensis* n.sp. (Fig. 69) und *O.* (s.str.) *saxicola* KIEFF. (Fig. 70).

ratus (HOLMGR.) EDW., *excavatus* BRUND., *wetterensis* n.sp., *saxicola* KIEFF., *lignicola* KIEFF., *?rubicundus* (MEIG.) EDW., *?rhyacobius* (KIEFF.) EDW., *smolandicus* BRUND., *dentifer* BRUND., *trigonolabis* EDW. (*aquilonaris* GOETGH., nec THIEN.).

Zu gewissen Arten dieses Subgenus einige Bemerkungen:

O. decoratus (HOLMGR.) EDW. (1924, p. 169, nec 1922; *festivus* EDW. 1922, p. 207, Fig. 6, nec 1924). — Ich habe mich von der Identität der Art durch Untersuchung der HOLMGREN'schen Original Exemplare (Reichsmuseum, Stockholm) überzeugt. *O. decoratus* ist eine arktische Art, bisher aus Spitzbergen, Ost-Grönland und der Bäreninsel bekannt. Sie liegt mir in zahlreichen Exemplaren aus arktischen Gewässern in Norwegen: Jotunheimen, und Schwed.-Lappland: Torneträskgebiet, vor. Hypopyg: Fig. 68.

O. excavatus BRUND. (1947, p. 20, Fig. 38). — Ein neues, umfassendes Material liegt aus den Seen Ivösjön (Schonen), Sommen und Vättern vor. Die

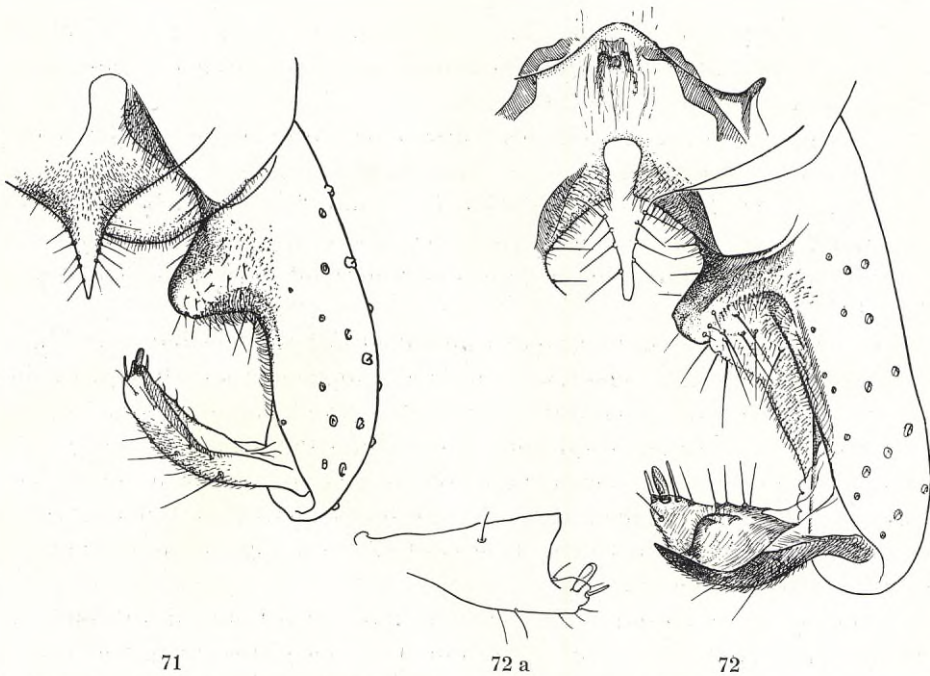


Fig. 71—72. Hypopyg von *Orthocladius* (*s.str.*) *lignicola* KIEFF. (Fig. 71) und *O. (s.str.) trigonolabis* EDW. (Fig. 72). Links unten (Fig. 72a) Kontur des Endgliedes bei anderer Lage.

Art steht *decoratus* sehr nahe und weicht von ihm durch folgende Merkmale ab (vgl. Fig. 67): Die basalmediane Partie der Basalglieder des Hypopygs ist sanft gerundet vorgezogen, während diese Partie bei *decoratus* in eine scharfe Spitze ausgezogen ist. Weiter ist der ventrale Lobus der Basalglieder bei Dorsalansicht weniger winklich abgesetzt. Die Form der Endglieder ist aber so individuell variabel, besonders bei *excavatus*, dass hier sichere Unterschiede fehlen. Recht verschieden ist das AR.: bei *decoratus* 1,50—1,96 ($M=1,69$; 12 Ex. gemessen), bei *excavatus* 2,00—2,35 ($M=2,16$; 36 Ex. gemessen). Für die Messungen habe ich Herrn Cand. real. E. J. FITTKAU herzlich zu danken.

O. wetterensis n.sp. ♂. — Grosse, ganz schwarze Art, habituell stark an *decoratus* und *excavatus* erinnernd. Von diesen durch das wie bei *Euorthocladius* unregelmässig und zerstreut beborstete Scutellum und den Bau des Hypopygs (Fig. 69) abweichend. Die basalmediane Partie der Basalglieder des Hypopygs stumpfwinklig vorstehend, der Innenrand distal davon kaum ausgeschweift. Der obere Lobus der Basalglieder kräftig entwickelt, teilweise dunkel chitinisiert, fast gerade, nach hinten gerichtet. Der ventrale, untere, mit dem oberen zusammenhängenden Lobus vertikal sitzend und gerade nach hinten gerichtet. Endglieder sehr charakteristisch: leicht gebogen, die dorsale innere Kante in breiter Zone durchsichtig, nackt. Die dorsale Fläche der End-

glieder im übrigen dicht und sehr gleichmässig behaart, ohne vortretende Borsten, ein Merkmal, wodurch *wetterensis* von allen übrigen *Orthocladius*-Arten abweicht. — AR. 2,00—2,15.

Südschweden: am Ufer des Vättern bei Gränna am 17.4.52 häufig schwärmend.

O. saxicola KIEFF. — Schweden, Lappland: Katterjokk bei Riksgränsen, Östergötland: am Ufer des Vättern bei Alvastra. — Bisher bekannt aus Nieder-Österreich: Lunz, Oberbayern und Sauerland in Westfalen (THIENEMANN 1949, p. 134).

Eine hell gefärbte Art, die grosse Ähnlichkeit mit *oblidens* hat. Das AR. ist aber niedriger, etwa 1,50—1,55, und die Endglieder des Hypopygs sind anders gebaut: distal in charakteristischer Weise verschmälert (Fig. 70).

O. lignicola KIEFF. — Reiches Imago- und Puppenmaterial wurde im Frühjahr 1955 im Abflussbach des polyhymosen Kolkes Grimsgöl in Südschweden erhalten (über die Lage und Natur des Grimsgöl vgl. BRUNDIN 1949). Die Art ist bisher nur aus dem Sauerland in Westfalen bekannt (THIENEMANN 1944, p. 598, etc.).

Als Imago ist die Art durch die gar nicht klaffenden Loben des Pronotums, sehr niedriges AR., etwa 1,20—1,40, und die langen Hinterrandborsten der Endglieder des Hypopygs (Fig. 71) gekennzeichnet.

O. smolandicus BRUND. (1947, p. 22, Fig. 43). — Weicht von allen übrigen *Orthocladius*-Arten durch die zahlreichen Dorsolateralborsten des Mesonotums ab. Es finden sich jederseits 24—30 Borsten, die zwei- bis dreireihig angeordnet sind.

O. trigonolabis EDW. — Eine sehr charakteristische, aber bisher verkannte hochnordische Art. Die Beschreibung und Abbildung des Hypopygs von *aquilonaris* GOETGH. (1940, p. 63, Fig. 11) aus dem Torneträskgebiet zeigen, dass diese Art mit *trigonolabis* identisch ist. Die Puppe wurde durch Verwechslung als zu „*Trichocladius*“ *thienemanni* GOETGH. (= *Mesocricotopus n.g. thienemanni*, vgl. unten p. 114) gehörig beschrieben (von THIENEMANN, 1941, p. 217, Fig. 34). Hypopyg: Fig. 72.

Verbreitung. Spitzbergen (loc. cl.); Schwed.-Lappland, Torneträskgebiet (THIENEMANN 1941, Verf.); See Vättern bei Gränna in Südschweden 26.4.52. — Die Art gehört im arktischen See Katterjaure bei Riksgränsen (Schwed.-Lappl.) zu den häufigeren litoralen Chironomiden.

21. Genus *Syncricotopus* n.gen.

Augen dicht behaart, dorsalwärts etwas verlängert. Pronotum normal entwickelt, seine Loben median mehr oder weniger klaffend, bisweilen ganz verschmolzen und in diesem Fall medianwärts ziemlich stark verschmälert. Mesonotum mit deutlichen Dorsomedianborsten, die ganz vorn am Pronotum beginnen. Dorsolateralborsten des Mesonotums normal entwickelt, aufstehend,



Fig. 73. Hypopyg von *Syncricotopus* (n.g.) *rufiventris* (MEIG.) EDW.

einreihig angeordnet. Praealarborsten eine kleine Gruppe bildend. Humeralgrübchen bisweilen grösser als normal. Scutellarborsten mehr oder weniger zerstreut sitzend. Flügel ohne Makrotrichien, mit Geäder des normalen *Orthocladius*-Typus. Squama vollständig gefranst. R 4+5 etwas distal von Cu 1 endigend, Costa darüber hinaus nur wenig verlängert. Auf den Abdominaltergiten zeigt die Beborstung eine Tendenz zur Anordnung in oralen und analen Querreihen. Sporne und Kämme der Hintertibien wie bei *Orthocladius-Cricotopus*.

Hypopyg (Fig. 73) ohne Analspitze. Die dorsale Kante der Endglieder distal vor dem Griffel zahnförmig ausgezogen.

Genotypus: *rufiventris* (MEIG.) EDW.

Wahrscheinlich ziemlich artenarme Gattung. Spielt in den Hochgebirgsseen der Anden eine hervorragende physiognomische Rolle.

Wie THIENEMANN (vgl. z.B. 1936 b, p. 540—541) nachgewiesen hat, zeigen die Larven von *Orthocladius s.str.* (*Rheorthocladius*) und *Cricotopus* überhaupt keine prinzipiellen Unterschiede. Auch gibt es nach THIENEMANN einige „*Rheorthocladius*“-Arten, deren Puppen so indifferente Merkmale besitzen, dass es schwierig ist zu entscheiden, ob sie zu *Rheorthocladius* im Sinne THIENEMANN's oder zu *Cricotopus* gestellt werden sollen. THIENEMANN vereinigt diese Arten — *rufiventris* (MEIG.) EDW., *rivinus* KIEFF., *atripluma* KIEFF. — in die „*connectens*-Gruppe“ seiner Gattung *Rheorthocladius*. (Wegen der unvollständigen Imaginalbeschreibungen können *rivinus* und

atripluma hier nicht weiter berücksichtigt werden; auch nicht die später hierher gestellte, aber als Imago unvollständig bekannte *majus* GOETGH. aus Lunz; vgl. THIENEMANN 1949, p. 134).

Die von THIENEMANN hinsichtlich der *rufiventris*-Puppe gemachten Befunde sind im Lichte der Imagomorphologie von grossem phylogenetischem Interesse.

EDWARDS (1929) stellte *rufiventris* zusammen mit *lucidus* (STAEG.) EDW. und *skirwithensis* EDW. in die Gruppe A (*Acricotopus* KIEFF.) seines „subgenus“ *Trichocladius*. Eine nähere Verwandtschaft liegt aber zwischen *lucidus* und *rufiventris* nicht vor.

Wie aus meiner obigen Gattungsdiagnose hervorgeht, nimmt *rufiventris* eine fast ideale Mittelstellung zwischen *Orthocladius s.str.* und *Cricotopus* ein. Die normal entwickelten, aufrecht stehenden Dorsolateralborsten erinnern an *Orthocladius s.str.*, die behaarten Augen, der Bau des Hypopygs und die Anordnung der abdominalen Tergitborsten an *Cricotopus*. Meines Erachtens stehen die *Syncricotopus*-Arten den Stammformen der Gattungen *Orthocladius* und *Cricotopus* sehr nahe.

Vorläufig stelle ich zu *Syncricotopus* auch die aus dem Schweizer Nationalpark beschriebene Art *nivalis* GOETGH. (1938, p. 61). Neuerdings hat FITTKAU (1954) an der Hand eines reichen Materials aus kalten Quellen in der Rhön (Wasserkuppe) eine genaue Beschreibung der Larve und Puppe von *nivalis* geliefert und gleichzeitig die unvollständige Originalbeschreibung der Imago in wichtigen Punkten ergänzt. FITTKAU erwähnt auch Funde aus dem Sauerland und dem Schwarzwald: Feldberg, 1450 m. An allen drei Stellen in den Mittelgebirgen handelt es sich nach FITTKAU um besonders hochgelegene und besonders kalte Quellen. Neuerdings habe ich selbst die Art (1 ♀ + Puppenhaut) im Hochgebirgsbach Katterjokk in der arktischen Region im Torne-träskgebiet (Schwed.-Lappl.) gefunden. *S. nivalis* ist demnach zweifellos eine kaltstenotherme boreoalpine Art mit relikartigen Vorkommnissen in den deutschen Mittelgebirgen. Wahrscheinlich ist *nivalis* mit der von EDWARDS (1929, p. 329, Fig. 5 a) aus Cumberland beschriebenen *skirwithensis* EDW. identisch!

Die *nivalis*-Larve stimmt nach FITTKAU weitgehend mit dem für *Orthocladius s.str.* und *Cricotopus* gemeinsamen Typus überein, während die Puppe durch die gleichmässige Chagrinerung der II.—VIII. Abdominaltergite von allen *Orthocladius*- und *Cricotopus*-Arten abweicht. Die Imago stimmt in wichtigen Zügen mit den übrigen mir bekannten *Syncricotopus*-Arten überein.

Ich bin geneigt, in der *nivalis*-Puppe einen plesiomorphen Typus zu sehen, von dem die Chagrinerungstypen der *Orthocladius*- und *Cricotopus*-Puppen abzuleiten sind. Auffallende Parallelen zur *nivalis*-Puppe bilden die Puppen von *Eukiefferiella cyanea* und *Parorthocladius*.

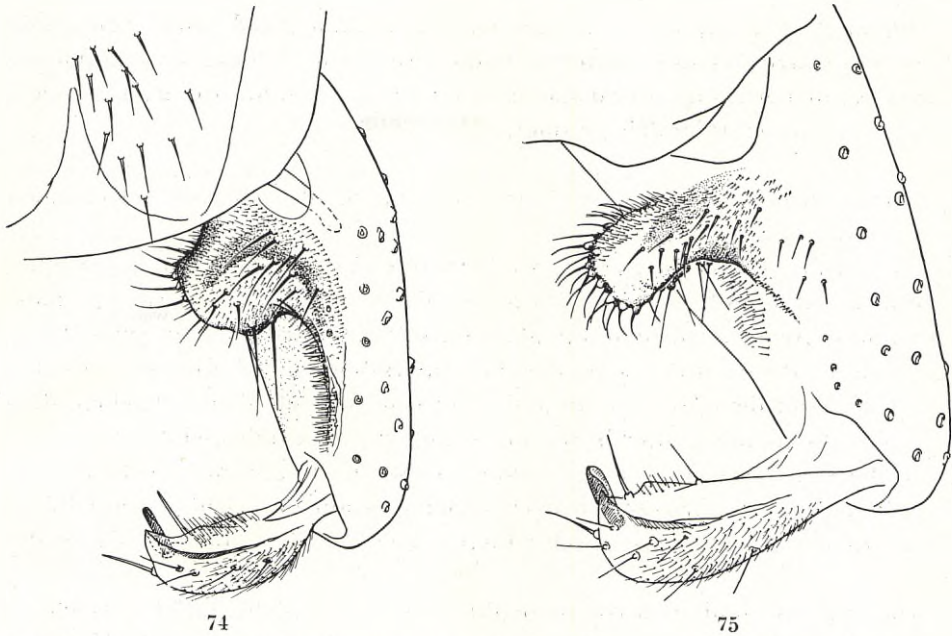


Fig. 74—75. Hypopyg von *Cricotopus lacuum* Edw. (Fig. 74) und *C. pilosellus* n.sp. (Fig. 75).

22. Genus *Cricotopus* (V. D. WULP) EDW.

(*Eucricotopus* THIEN., *Trichocladus* KIEFF., part., THIEN.; *Isocladus* KIEFF.; *Paratrichocladus* THIEN. nec SANTOS).

Augen dicht behaart, dorsalwärts niemals kräftig verlängert. Vertexborsten nur bei gewissen Arten bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. AR. fast durchgehend höher als 1. Pronotum mässig entwickelt, seine Loben bei Dorsalansicht median mehr oder weniger klaffend, bisweilen getrennt, bisweilen aber ganz vereinigt, lateral mit der gewöhnlichen Borstengruppe. Mesonotum glänzend, bisweilen jederseits mit einem kleinen Humeralzahn. Dorsomedianborsten immer vorhanden, ganz vorn am Pronotum beginnend. Dorsolateralborsten stark reduziert, sehr klein, anliegend, in sehr verschiedener Zahl vorhanden, bei gewissen Arten den ganzen Zwischenraum zwischen den Mesonotalstreifen deckend. Praealare Borsten und Scutellarborsten ebenfalls in sehr verschiedener Zahl vorhanden. Flügel mit Geäder des *Orthocladus*-Typus, ohne Makrotrichien, mit wohl entwickeltem, oft etwas vorstehendem Analappen. Squama vollständig gefranst. R 4+5 mehr oder weniger deutlich distal von Cu 1 endigend, Costa darüber hinaus nur selten deutlich verlängert. Tibien in der Mitte meistens mit hellem Ring. Hintertibien mit Kamm und Spornen wie bei *Orthocladus*. Kleine Pulvillen bisweilen vorhanden. Beborstung der Abdominaltergite bei den verschiedenen Artengruppen sehr verschieden entwickelt.

Hypopyg. Analtergit hinten meistens ausgerandet und ohne Andeutung einer Analspitze. Wenn vorhanden, ist diese sehr schwach entwickelt. Dorsale innere Kante der Endglieder distal mehr oder weniger zahnförmig ausgezogen.

Genotypus: *sylvestris* (FABR.).

Sehr artenreiche Gattung. Die Larven leben ganz überwiegend in stehenden Gewässern.

Die Gattung *Cricotopus* wurde von VAN DER WULP (1874) für jene Orthocladiniinen aufgestellt, die weiss geringelte Tibien besitzen. Eine Gruppe nahe verwandter Arten wurde dadurch abgegrenzt. Später machte EDWARDS (1929) die wichtige Beobachtung, dass die Dorsolateralborsten bei allen diesen Arten sehr klein und dem Mesonotum anliegend sind, konnte aber feststellen, dass es einige Arten mit einfarbigen Tibien gibt, die ebenfalls reduzierte Dorsolateralborsten besitzen. Dieses Merkmal fasste EDWARDS mit Recht als das wichtigere auf. Die *Cricotopus*-Arten verteilte er auf drei Gruppen mit Rücksicht auf das Vorhandensein oder Fehlen von Pulvillen und die Farbe der Tibien.

Komplizierter und auch von nomenklatorischem Gesichtspunkt abweichend ist jene Systematik der Gattung *Cricotopus*, zu der THIENEMANN (1936 b, 1942, 1944) auf der Basis der Larven- und Puppenmorphologie gekommen ist. Er verteilt die Arten auf drei Gattungen: *Eucricotopus* THIEN., *Trichocladius* (KIEFF.) THIEN. und *Paratrachocladius* THIEN., wobei er innerhalb *Trichocladius* drei und innerhalb *Paratrachocladius* zwei Artgruppen unterscheidet.

Entscheidende Larvenmerkmale sind nach THIENEMANN in erster Linie das Vorhandensein (bei *Eucricotopus*) oder Fehlen (bei *Trichocladius* und *Paratrachocladius*) von lateralen Borstenpinseln am Abdomen, in zweiter Linie die Form der Mandibeln und die Entwicklung der Zähne des Labiums, wodurch sich *Trichocladius* von *Paratrachocladius* unterscheidet.

Die Puppen werden von THIENEMANN mit Rücksicht auf die Chagrinierung der Abdominaltergite II—VI in zwei Typen eingeteilt: bei dem *Trichocladius*-Typus gibt es an jedem Tergit einen analen und einen davon getrennten vorderen Querstreifen feiner Dörnchen, bei dem *Eucricotopus*-Typus ist das Chagrin der Tergite gleichmässiger verteilt und nahe dem Analrande durch dörnchenfreie „Fensterflecke“ unterbrochen.

Nun zeigte es sich allmählich, dass diese Larven- und Puppenmerkmale bei mehreren Arten in einer sehr verwickelten Weise miteinander kombiniert sind. THIENEMANN spricht in diesen Fällen von Mosaikarten. Noch verwickelter wird das Mosaikmuster, wenn auch gewisse imaginale Merkmale berücksichtigt werden. Diese geben nach THIENEMANN drei Typen:

1. Pulvillen vorhanden, Analspitze fehlt (*Eucricotopus*)
2. Pulvillen fehlen, Analspitze ebenso (*Trichocladius*)
3. Pulvillen fehlen, Analspitze vorhanden (*Paratrachocladius*)

Am zahlreichsten — nicht weniger als 14 (2 mit ? bezeichnet) — finden

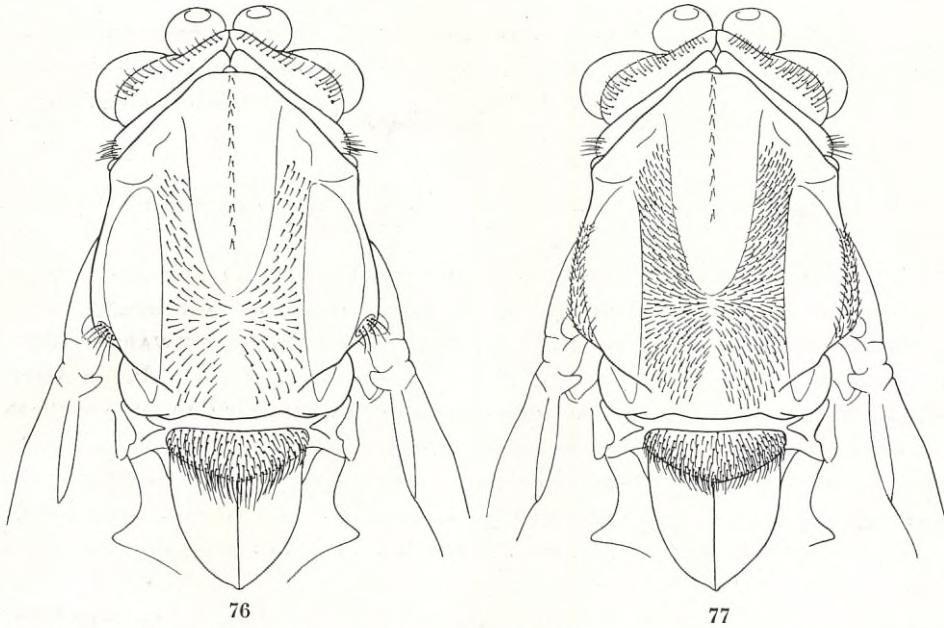


Fig. 76—77. Chaetotaxie des Thorax (Dorsalansicht) von *Cricotopus lacuum* Edw. (Fig. 76) und *C. pilosellus* n.sp. (Fig. 77).

sich die Mosaikarten in den „*Connectentes*-Gruppen“ a und b der Gattung *Trichocladius*. Sie besitzen entweder Larven vom *Cricotopus*-Typus und Puppen vom *Trichocladius*-Typus oder vice versa. Es ist dabei zu bemerken, dass zu den „*Trichocladii genuini*“ nur 6 Arten gehören (vgl. THIENEMANN 1942, p. 313). Die eigentümlichste Mosaikart ist nach THIENEMANN (1942 a) *Paratrachocladius holsatus* GOETGH., die mit *Paratrachocladius*-Merkmale bei der Imago *Eucricotopus*+*Paratrachocladius*-Merkmale bei der Larve und *Trichocladius*-Merkmale bei der Puppe kombiniert.

HENNIG (1950, p. 157—158) kommt theoretisch zu dem Schluss, dass das Widersprüchliche in diesen Mosaikbildern auf das Verwenden von phylogenetisch wenig bedeutungsvollen Merkmalen zurückzuführen ist. Nach allem zu urteilen hat HENNIG hier Recht. Zweifelhafte Merkmale sind in diesem Zusammenhang wahrscheinlich nicht nur das Vorhandensein oder Fehlen einer Analspitze beim ♂, sondern auch die Chagriniierung der Tergite bei der Puppe und das Vorhandensein oder Fehlen von Borstenpinseln bei den Larven. Die Entwicklung der Borstenpinsel dürfte in engem Zusammenhang mit Anpassung an verschiedene litorale Biotope stehen und also von adaptiver Natur sein. Das Vorhandensein einer Analspitze beim ♂ von *C. tygropis* (EDW.) BRUND. sowie bei zwei neuen, noch unbeschriebenen Arten aus Schweden zeigt, dass dieses Merkmal nicht nur für *Paratrachocladius* kennzeichnend ist.

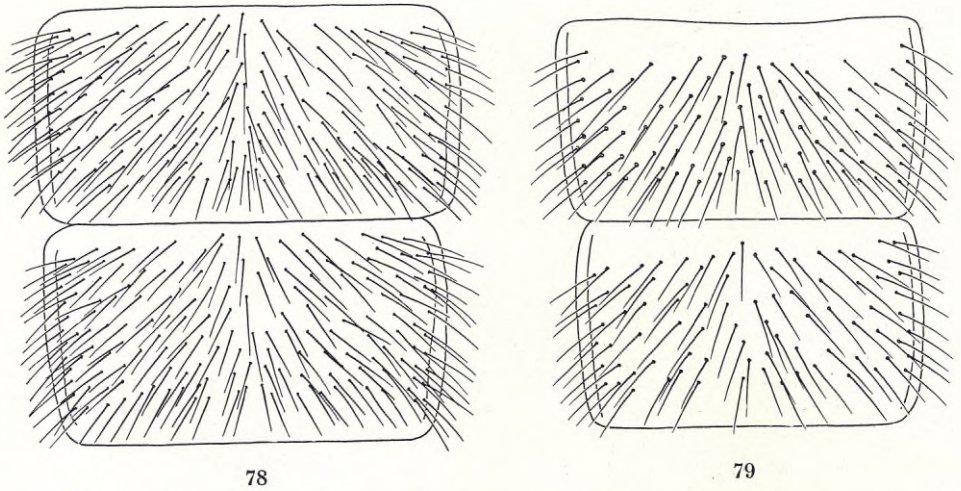
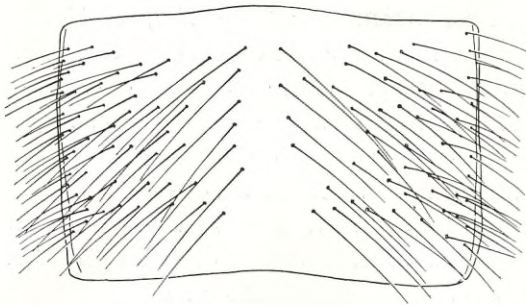


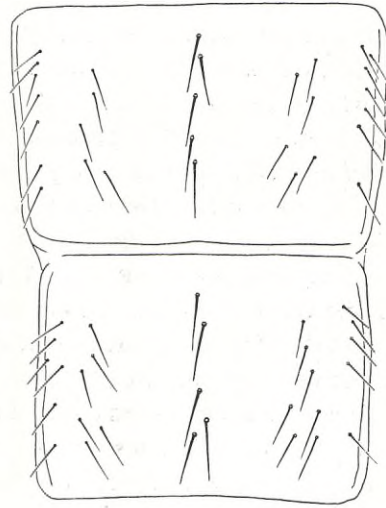
Fig. 78—79. Chaetotaxie des III. und IV. Abdominaltergits von *Cricotopus pilosellus* n.sp. (Fig. 78) und *C. lacuum* EDW. (Fig. 79).

Meines Erachtens sprechen die Metamorphosestadien recht einstimmig dafür, dass die Gattung *Cricotopus* im Sinne von EDWARDS beibehalten werden soll. Die um *sylvestris* gruppierten Arten bilden sicher eine natürliche Verwandtschaftsgruppe. Diese verdient aber kaum den Rang als Gattung. Dasselbe gilt für *Paratrichocladus* im Sinne von THIENEMANN, wobei *holsatus* vielleicht ein fremdes Element bildet, das eventuell sogar von *Cricotopus* ausgetrennt werden muss.

Die Gattung *Cricotopus* bedarf sehr einer eingehenden Revision der Imagines. Die von mir gemachten Vorarbeiten zeigen, dass die Imagomorphologie sehr gute, aber bisher nicht ausgenützte Möglichkeiten zu einem besseren Verständnis der phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Gattung gewährt. Ein wertvolles, bisher übersehenes Merkmal ist z.B. die Anordnung der Behaarung der Abdominaltergite. So wird die „*lacuum*-Gruppe“ (mit den Arten *lacuum*, *pilosellus* n.sp., *humeralis* (ZETT.) EDW., *bilobatus* STOR., *basalis* (STAEG.) EDW., *biformis* EDW.) durch die dicht und gleichmässig behaarten Tergite charakterisiert (Fig. 78—79). Bei der „*alpicola*-Gruppe“ finden wir einen weniger ursprünglichen Behaarungstypus, der durch eine mediane borstenfreie Zone an den Tergiten gekennzeichnet ist (Fig. 80). Hierher gehören *alpicola* (ZETT.) EDW., *obtexens* (WALK.) EDW. und *inserpens* (WALK.) EDW. Die übrigen *Cricotopus*-Arten zeigen verschiedene Stadien einer Borstenreduktion, die an jedem Tergit im grossen ganzen analwärts fortschreitet. Das Extrem wird von der „*sylvestris*-Gruppe“ gebildet, bei der die Tergite III und IV (ausser der konstant vorhandenen lateralen Borsten) je nur etwa 2—5 kräftige Medianborsten und jederseits davon einige schwächere Borsten tragen (Fig. 81).



80



81

Fig. 80—81. Chaetotaxie des III. bzw. III. und IV. Abdominaltergits von *Cricotopus obtexens* (WALK.) EDW. (Fig. 80) und *C. sylvetris* (FABR.) (Fig. 81).

Wichtige Merkmale bieten auch die sehr kleinen Dorsolateralborsten des Mesonotums, die bei verschiedenen Arten und Artgruppen in sehr verschiedener Zahl und Anordnung vorhanden sind. Unter allen bisher bekannten Chironomiden besitzt die unten beschriebene Art *pilosellus* der *lacuum*-Gruppe die grösste Anzahl Dorsolateralborsten. Eine spezifische Chaetotaxie hat auch oft das Scutellum. Phylogenetisch wichtig ist schliesslich der Bau des Hypopygs.

Nomenklatorisches. Während niemals Zweifel darüber geherrscht hat, was unter dem Namen *Cricotopus* zu verstehen ist, ist *Trichocladius* in so verschiedenem Sinne gebraucht worden, dass seine Verwendung leicht Missverständnisse zur Folge hat.

Trichocladius wurde von KIEFFER (1906) für die Art *fissicornis* KIEFF. aus Chile aufgestellt. Diese Art ist demnach als Typus der Gattung zu betrachten. KIEFFER stellte dazu allmählich eine bedeutende Anzahl von Arten, die wie *Cricotopus* behaarte Augen haben, aber durch das Fehlen der Pulvillen ausgezeichnet sind. Durch die Kombination dieser Merkmale wurde *Trichocladius* bei KIEFFER eine sehr heterogene Gruppe, die neben einigen *Cricotopus*-Arten auch Arten der Gattungen *Eukiefferiella* und *Smittia* umfasste (vgl. EDWARDS 1929, p. 318, 328). Was KIEFFER ursprünglich unter *Trichocladius* verstand, ist sehr unsicher. Die Beschreibung des Gattungstypus *fissicornis* ist sehr unvollständig, und Sicherheit kann niemals gewonnen werden, da das Originalmaterial verschollen ist.

Leider wurde *Trichocladius* von EDWARDS und THIENEMANN sehr verschieden aufgefasst. Jener führte unter diesem Namen zwei Artgruppen zusammen,

die von den Larven-Puppensystematikern mit Recht als getrennte Gattungen aufgefasst werden, und zwar *Acricotopus* und *Rheocricotopus*. GOETGHEBUER (1932, 1940—50) schliesst sich EDWARDS an. In seiner Arbeit über patagonisch-chilenische Chironomiden stellte EDWARDS (1931, p. 277) zu *Trichocladius* auch eine Artgruppe, die nach meiner Auffassung eine Zwischenstellung zwischen *Orthocladius* und *Cricotopus* einnimmt (vgl. oben unter *Syncricotopus*). *Trichocladius* im Sinne von EDWARDS ist eine heterogene Gattung. Dass THIENEMANN *Trichocladius* als einen Teil von *Cricotopus* im Sinne von EDWARDS auffasst, geht aus dem oben angeführten hervor.

Da die Typusfrage unlöslich ist und der Name *Trichocladius* bisher in ganz verschiedenen Sinnen gebraucht wurde, scheint es das richtige zu sein, *Trichocladius* fallen zu lassen und als *nomen nudum* zu betrachten.

C. pilosellus n.sp. ♂. — Flügellänge 3 mm. Glänzend schwarz, Pronotum, Pleuralmembranen, eine kleine Fläche an den Schultern und die Trochanter gelblich, Schwinger weisslich. Tibien in der Mitte etwas aufgehellt. Augen ausgeprägt stegartig verlängert. Vertexborsten mehrreihig angeordnet. AR. 1,40—1,60. Pronotum kräftig entwickelt, seine Loben median nach vorn zugespitzt vorgezogen, schmal getrennt.

Dorsolateralborsten (Fig. 77) des Mesonotums ausserordentlich zahlreich, den ganzen Zwischenraum zwischen den Mesonotalstreifen ausfüllend, im analen Drittel des Mesonotums jederseits unregelmässig 6—7-reihig angeordnet. Praealarborsten ebenfalls unnormal zahlreich vorhanden, jederseits etwa 50, die mehrreihig angeordnet sind und weit nach vorn reichen. Scutellum sehr dicht beborstet, die Borsten verhältnismässig kurz. Anallappen der Flügel schwach vorstehend, breit abgerundet. Costa kaum verlängert. Abdominaltergite (Fig. 78) sehr dicht und gleichmässig beborstet.

Hypopyg (Fig. 75) mit jenem bei *lacuum* EDW. (Fig. 74) und *humeralis* (ZETT.) EDW. weitgehend übereinstimmend, aber durch den erheblich schlankeren und längeren Innenlobus der Basalglieder deutlich abweichend.

Schweden, Småland: 3 ♂♂ 1 ♀ am 6.5.46 am Ufer des Sees Fiolen bei Aneboda gefunden.

Die neue Art ist ein Mitglied der *lacuum*-Gruppe in meinem Sinne (vgl. oben). Sehr auffallend ist die ausserordentlich starke Entwicklung der Beborstung des Mesonotums. Bei dem wahrscheinlich nahestehenden *lacuum* sind die allerdings ungemein zahlreichen Dorsolateralborsten des Mesonotums jederseits höchstens 4-reihig angeordnet (Fig. 76), und die Zahl der Praealarborsten ist für die Gruppe normal.

23. Genus *Mesocricotopus* n.gen.

Augen dicht behaart, dorsalwärts stark verlängert. Vertexborsten nur hinter den Augen vorhanden. AR. etwa 1. Pronotum kräftig entwickelt, seine Loben median klaffend. Mesonotum mit ganz kleinen Humeralgrübchen.

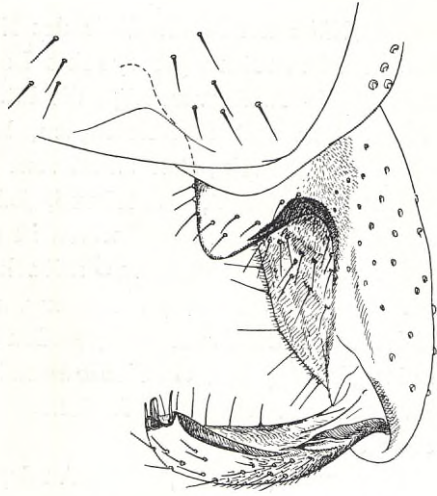


Fig. 82. Hypopyg von *Acricotopus lucidus* (STAEG.) EDW.

Dorsomedianborsten: nur zwei äusserst kleine Borsten hoch oben auf dem Mesonotum. Dorsolaterale Borsten normal entwickelt, abstehend, jederseits in einfacher Reihe vorhanden. Scutellum mit wenigen Borsten in einfacher Querreihe. Flügel ohne Makrotrichien, fein punktiert, mit stumpfwinkligem Anallappen. Squama nur mit etwa 8 Borsten. Flügelgeäder von modifiziertem *Orthocladius*-Typus: R 2+3 verläuft mit R 4+5 parallel und reicht un deutlich bis zur Costa (BRUNDIN 1947, Fig. 10). Diese nur schwach verlängert. R 4+5 etwas distal von Cu 1 endigend. Hintertibien mit zwei Spornen sehr verschiedener Länge; der innere, längere ist gerade. Pulvillen fehlen.

Hypopyg (BRUNDIN 1947, Fig. 36). Analtergit am Hinterrande median breit abgestutzt und dort mit zahlreichen Borsten. Basalglieder mit zwei Loben, von denen der ventrale sehr schlank und nach hinten gerichtet ist. Griffel der Endglieder sehr lang.

Genotypus: *thienemanni* GOETGH. (1940, p. 69, Fig. 20) (*obesus* THIEN. 1941, p. 218, cfr. BRUNDIN 1949, p. 826).

Die einzige Art der Gattung ist ein Seebewohner. Bisher nur aus Skandinavien bekannt (BRUNDIN l.c., p. 695).

Die näheren Verwandtschaftsbeziehungen sind schwierig zu beurteilen. Nach dem Bau sowohl der Imago wie der Puppe (THIENEMANN 1941, p. 218, Fig. 36, 37) steht *thienemanni* ziemlich isoliert. Leider ist die Larve unbekannt geblieben. Ich habe früher (1947, 1949) die Art provisorisch zu *Acricotopus* gestellt.

24. Genus *Acricotopus* (KIEFF.) THIEN. 1935.

(*Acricotopus* EDW. 1929, part.; GOETGH. 1932, 1940—50, part.)

Augen dicht behaart, dorsalwärts nicht verlängert. Palpen 4-gliedrig aber auffallend kurz, ihr 3. Glied nur etwa $2 \times$ länger als breit. Vertexborsten nur

in der Nähe der Medianlinie des Kopfes vorhanden, hinter den Augen ganz fehlend. Pronotum gross, seine Loben median weit klaffend aber vor dem Mesonotalfortsatz vereinigt, die lateralen Borstengruppen kräftig entwickelt. Mesonotum mit den normalen, kleinen Humeralgrübchen. Dorsomedianborsten sehr klein, etwas anal vom Pronotum beginnend. Dorsolateralborsten normal entwickelt, aufstehend, jederseits in kurzer, unregelmässiger Reihe sitzend. Scutellum mit Borsten in dichter Querreihe. Flügel ohne Makrotrichien, fein punktiert, beim ♂ mit sehr stark vorstehendem Anallappen. Squama mit dichter Haarfranse. Geäder vom normalen *Orthocladus*-Typus. Hintertibien mit Kamm und zwei geraden Spornen, von denen der äussere verhältnismässig kräftig und etwa halb so lang wie der innere ist. Pulvillen nicht vorhanden. Die vorderen Abdominalsegmente des ♂ lateral scheibenförmig erweitert.

Hypopyg (Fig. 82) ohne Analspitze. Basal- und Endglieder normal entwickelt, diese dorsodistal mit einem zahnförmigen Vorsprung.

Genotypus: *lucidus* (STAEG.) EDW. (*sagittalis* KIEFF., *grandis* KIEFF. 1921, forte).

Die Larven leben in stehenden Gewässern verschiedener Typen.

Wahrscheinlich sind alle von POTTHAST (1914) zur *sagittalis*-Gruppe und von THIENEMANN (1935) zu *Acricotopus* gestellten Arten mit *lucidus* identisch. *Acricotopus* sollte demnach eine europäische und eine nordamerikanische Art (*senex* JOH.) besitzen.

Auf der Basis der imaginalen Merkmale möchte ich *Acricotopus* als eine ziemlich isoliert stehende Gattung beurteilen, die etwa in der Mitte zwischen *Psectrocladius* und *Syncricotopus* steht. Die Entwicklung der Tibialsporne erinnert an *Psectrocladius obvius*. Hinsichtlich des Baus der Larve und Puppe vgl. POTTHAST (l.c.), THIENEMANN (l.c.) und JOHANNSEN (1937).

25. Genus *Psectrocladius* (KIEFF.) EDW.

Augen nackt, nicht oder nur schwach dorsalwärts verlängert. Vertexborsten bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. AR. höher als 1. Pronotum normal bis kräftig entwickelt, seine Loben median mehr oder weniger weit klaffend, lateral mit der gewöhnlichen Borstengruppe. Mesonotum ohne sichtbare Dorsomedianborsten. Dorsolateralborsten in stark wechselnder Zahl vorhanden, meistens einreihig, mitunter aber zwei- bis dreireihig sitzend. 3—10 praealare Borsten jederseits. Scutellum meistens mit Borsten in einfacher Querreihe, bisweilen aber mit ziemlich zerstreut sitzenden Borsten. Flügel ohne Makrotrichien, fein punktiert. Anallappen gut entwickelt, mehr oder weniger stark vorstehend. Squama vollständig gefranst. Flügelgeäder vom *Orthocladus*-Typus. Costa höchstens schwach verlängert. Sporne der Mittel- und Hintertibien verschieden entwickelt. Meistens ist der äussere Sporn

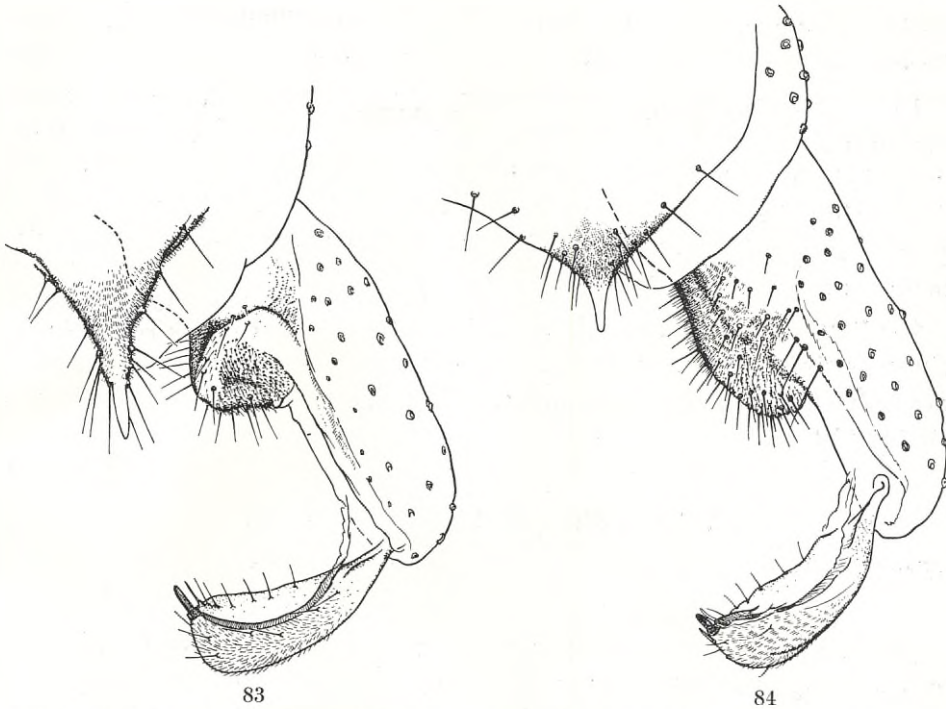


Fig. 83—84. Hypopyg von *Psectrocladius calcaratus* EDW. (Fig. 83) und *P. fennicus* STOR. (Fig. 84).

schwach entwickelt oder sogar ganz reduziert. Der innere Sporn der Hintertibien meistens etwas S-förmig geschwungen. Hintertibien immer mit Kamm. Das 5. Tarsenglied bei gewissen Arten dorsoventral abgeplattet. Grosse Pulvillen immer vorhanden. Vordertarsen bisweilen deutlich bebartet.

Hypopyg (Fig. 83—84). Analspitze distal zugespitzt, farblos, bisweilen fehlend. Basal- und Endglieder ohne besondere Merkmale.

Genotypus: *psilopterus* KIEFF.

Ziemlich artenreiche Gattung. Die Larven leben in stehenden Gewässern.

Die Imagines sind den *Orthocladius*-Arten habituell sehr ähnlich, weichen aber von ihnen durch den Besitz von Pulvillen und die ganz reduzierten Dorsomedianborsten konstant ab. Während die Larven einheitlich gebaut sind, teilen die Imaginal- und Puppenmerkmale *Psectrocladius* in zwei scharf getrennte Gruppen (vgl. EDWARDS 1929, THIENEMANN 1944).

Sowohl die Larvenmerkmale (vgl. ZAVŘEL 1938, p. 6) wie die Puppenmerkmale (THIENEMANN und HARNISCH 1933) zeugen von einer gewissen Verwandtschaft zwischen *Psectrocladius* und *Rheocricotopus*. Ein auffallendes gemeinsames Imaginalmerkmal ist das Vorhandensein von Pulvillen. Im

übrigen sind aber die beiden Gattungen im Imagostadium recht verschieden. *Psectrocladius* ist zweifellos die primitivere Gattung.

Die auch in Nordeuropa nachgewiesenen Arten *obvius* (WALK.) EDW. und *platypus* EDW. weichen auffallend von den übrigen Arten durch die dorsoventral abgeplatteten 5. Tarsenglieder ab. Besonders interessant ist die grosse Art *obvius*, die an den Hintertibien Sporne desselben Typus wie bei den primitiven (plesiomorphen) *Orthoclaadini* besitzt (der äussere Sporn erreicht mehr als die Hälfte der Länge des inneren).

Die *Psectrocladius*-Arten gehören in taxonomischer Hinsicht zu den schwierigsten Chironomiden. Die bisher vorliegenden Artbeschreibungen der Imagines sind zum grossen Teil sehr unbefriedigend, und eine Revision der ganzen Gattung ist dringend erwünscht.

26. Genus **Rheocricotopus** THIEN. et HARN.

(*Trichocladus*, Gruppe B, EDW. 1929; *Trichocladus s.str.*, part., GOETGH. 1932; cfr. THIENEMANN 1935, p. 90)

Augen behaart, dorsalwärts nicht verlängert. Palpen normal entwickelt. Vertexborsten auch hinter den Augen vorhanden. AR. 1 oder höher. Pronotum mässig entwickelt, seine Loben median ziemlich schmal und am Mesonotalfortsatz klaffend, lateral mit schwachen Borsten. Mesonotum oft glänzend und mit grossen, hellen Humeralgruben. Dorsomedianborsten sehr kurz aber deutlich sichtbar, ziemlich nahe am Pronotum beginnend. Dorsolateralborsten normal, aufrecht, jederseits in einfacher Reihe in hellen Malen sitzend. Scutellarborsten in einfacher Querreihe. Flügel ohne Makrotrichien, fein punktiert, mit Geäder vom normalen *Orthocladus*-Typus. Anallappen nur stumpfwinklig abgesetzt. Squama vollständig gefranst. Hintertibien mit zwei Spornen, der innere schwach S-förmig geschwungen, der äussere sehr klein, nur schwer sichtbar. Pulvillen vorhanden.

Hypopyg (Fig. 85) immer mit Analspitze. Endglieder dorsodistal mit zahnförmigem Vorsprung.

Genotypus: *effusus* (WALK.) EDW. (*fuscipes* KIEFF.).

Die Larven der wenig artenreichen Gattung leben in Bächen und Quellen.

Rheocricotopus bildet eine Gruppe nahe verwandter Arten, die eine Mittelstellung zwischen *Psectrocladius* und *Paracricotopus* einzunehmen scheint.

Aus Nordeuropa (Schweden) kenne ich ausser *effusus*, *dispar* (GOETGH.) und *chalybeatus* (EDW.) noch zwei Arten, deren Identität aber vorläufig nicht sicher feststellbar ist.

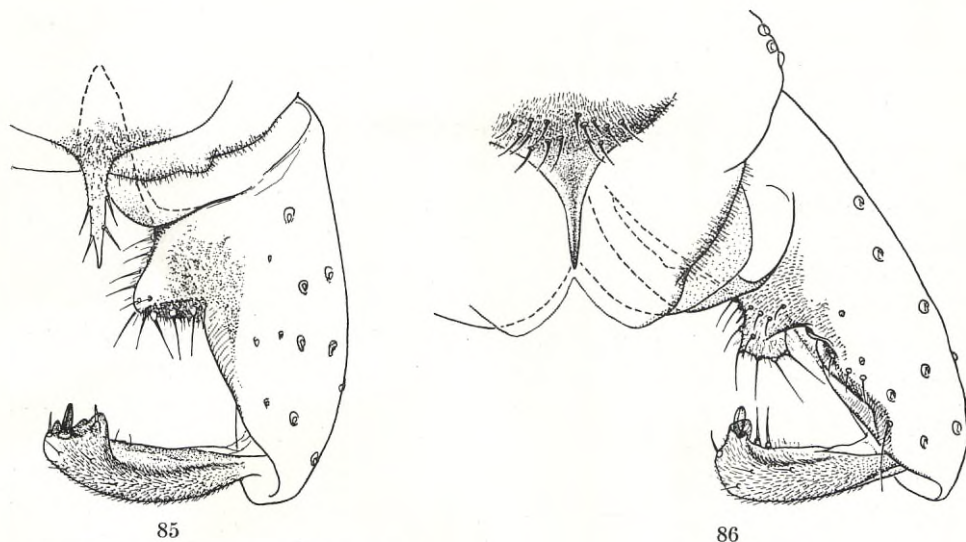


Fig. 85—86. Hypopyg von *Rheocricotopus* sp. (Fig. 85) und *Microcricotopus bicolor* (ZETT.) EDW. (Fig. 86).

27. Genus *Paracricotopus* THIEN. et HARN.

Kleine Arten, Flügellänge höchstens etwa 1,7 mm.

Augen dorsalwärts nicht verlängert, dicht behaart, mässig vorstehend. Schläfen nicht ausgehöhlt. Vertexborsten nur in geringer Zahl und nur hinter den Augen vorhanden. AR. weniger als 1. Die Loben des Pronotums median mehr oder weniger klaffend. Mesonotum mit einer Reihe von sehr kleinen Dorsomedianborsten, die vorn am Pronotum beginnen. Dorsolateralborsten normal entwickelt, jederseits in einfacher Reihe. Jederseits 3—4 Praealarborsten. Scutellarborsten in einfacher Querreihe. Abdominaltergite je mit zwei sehr regelmässigen Querreihen von Borsten, einer oralen und einer analen. Flügel ohne Makrotrichien, sehr fein punktiert, mit stumpf abgerundetem Anallappen. Squama mit etwa 6—8 licht sitzenden Randhaaren. Flügelgeäder von etwas modifiziertem *Orthocladius*-Typus. R 4+5 ziemlich kurz, etwas vor oder über Cu 1 endigend. Costa mässig verlängert. R 2+3 sehr schwach entwickelt, anfangs mit R 4+5 parallel verlaufend, dann aber deutlich abbiegend. fCu mässig distal von r-m. An-Ader kurz, vor oder unter fCu endigend. Hintertibien mit zwei Spornen von sehr verschiedener Länge, der innere gerade. Pulvillen vorhanden, sehr deutlich entwickelt.

Hypopyg (vgl. BRUNDIN 1947, Fig. 35). Analspitze kurz, konisch, behaart, mit mehreren Borsten. Innenlobus der Basalglieder rechtwinklig vorstehend. Endglieder normal gebaut, dorsodistal vor dem Griffel aber mit einem Zahn.

Genotypus: *niger* (KIEFF.).

Artenarme, bisher nur aus Mitteleuropa bekannte Gattung. Die Larven leben nach THIENEMANN (1944, p. 622) in den Moosen von Flüssen und Bächen.

Für diese Larven-Puppengattung lag bisher keine Diagnose der Imagines vor. Diese sind aber tatsächlich sehr charakteristisch und an der folgenden Merkmalskombination leicht zu erkennen: behaarte Augen, deutliche Pulvillen, zwei sehr regelmässige Borstenquerreihen an jedem Abdominaltergit.

Paracricotopus ist mit *Rheocricotopus* und *Microcricotopus* nahe verwandt und scheint zwischen diesen Gattungen etwa in der Mitte zu stehen.

In Nordeuropa gibt es zwei *Paracricotopus*-Arten, die wie folgt zu unterscheiden sind:

- 1 (2) Grösser, Flügellänge etwa 1,7 mm. Die Loben des Pronotums bei Dorsalansicht median nicht ganz getrennt. Hypopyg: THIENEMANN 1950, Fig. 30—31.
P. niger KIEFF.
- 2 (1) Kleiner, Flügellänge 1,3—1,4 mm. Die Loben des Pronotums bei Dorsalansicht median getrennt. Hypopyg: BRUNDIN 1947, Fig. 35. *P. uliginosus* BRUND.

P. niger ist bisher aus Holstein, Westfalen und Lunz in Nieder-Österreich bekannt (THIENEMANN 1949, p. 129). Im Frühjahr 1955 fand ich zahlreiche Puppen, Häute und schlüpfende Imagines im Juleboda-Fluss in Schonen (Südschweden).

P. uliginosus wurde von mir (1947, p. 18) vorläufig zu *Rheocricotopus* gestellt. Ich hob dabei hervor, dass die Art ein Bindeglied zwischen *Rheocricotopus* und *Microcricotopus* bildet. Nachdem ich nun auch *niger* kennen gelernt habe, zeigt es sich, dass *uliginosus* ein typischer *Paracricotopus* ist.

Der Originalfundort ist das Hochmoor Vinninge bei Gårdsby in Småland (Südschweden). Später habe ich die Art am Moorkolk Grimsgöl, ebenfalls bei Gårdsby, gesammelt, sowie an einem Moorkolk bei Noppikoski in Dalarna (Mittelschweden). Es scheint somit möglich, dass die *uliginosus*-Larven in nassem *Sphagnum* leben. Jedenfalls ist die Art für echt dystrophe Milieus charakteristisch. Ihre Jugendstadien sind noch unbekannt.

28. Genus *Microcricotopus* THIEN. et HARN.

Kleine Arten.

Augen dicht behaart, dorsalwärts nicht verlängert, stark vorragend. Schläfen tief ausgehöhlt. Nur 1—2 Vertexborsten hinter jedem Auge vorhanden. AR. 1 oder niedriger. Pronotum ziemlich kräftig entwickelt, seine Loben median klaffend. Mesonotum mit normalen Dorsolateralborsten in einfachen Reihen. Von Dorsomedianborsten gibt es nur zwei sehr kurze Borsten hoch oben auf dem Mesonotum. Scutellum mit 4 (6) Borsten in Querreihe. Die spärlichen Abdominalborsten sind unregelmässig angeordnet oder bilden auf der Mitte der respektiven Tergite ein Querband. Flügel ohne Makrotrichien, sehr fein punktiert, mit gerundet rechteckigem Anallappen. Squama mit

wenigen, licht sitzenden Randhaaren. R 4+5 über Cu 1 endigend. Costa mässig verlängert. R 2+3 sehr schwach entwickelt, parallel mit und nahe an R 4+5 verlaufend, allmählich undeutlicher werdend. fCu mässig distal von r-m. Hintertibien mit zwei Spornen sehr verschiedener Länge, auch der innere längere Sporn gerade. Pulvillen vorhanden.

Hypopyg (Fig. 86). Analspitze mässig lang, von der breiten Basis plötzlich verschmälert, schmalspitzig endigend, nackt, ohne Borsten. Innenlobus der Basalglieder zapfenförmig vorstehend. Endglieder normal gebaut, dorsodistal vor dem Griffel zahnförmig vorragend. Analtergit an der Basis der Analspitze mit zahlreichen Borsten.

Genotypus: *bicolor* (ZETT.) EDW.

Artenarme Gattung. Die Larven in stehenden und fliessenden Gewässern.

Obwohl die nahe Verwandtschaft mit *Paracricotopus* nicht bezweifelt werden kann, nimmt *Microcricotopus* wegen der tief ausgehöhlten Schläfen unter den *Orthocladini* eine Sonderstellung ein.

M. bicolor stellte EDWARDS (1929) wegen des Verlaufs der Ader R 2+3 zu *Eukiefferiella*. Dass diese Übereinstimmung keineswegs auf nähere Verwandtschaft hindeutet, wurde bald danach von THIENEMANN und HARNISCH (1933, p. 141—142) auf der Basis der Larven und Puppen nachgewiesen. Wenn GOETGHEBUER in „LINDNER“ *Microcricotopus* als Untergattung von *Eukiefferiella* stellte, so bedeutete das kaum eine Verbesserung des Imago-systems.

Die nordeuropäische Fauna enthält ausser *bicolor* noch wenigstens zwei Arten. Ob sie mit gewissen KIEFFER'schen Arten identisch sind, ist vorläufig ungewiss.

Tribus *Metriocnemi* (sensu meo)

Pronotum oft mehr oder weniger stark reduziert, seine Loben median bisweilen breit getrennt. Dorsomedianborsten des Mesonotums nicht selten wohl entwickelt. Flügel, auch wenn ohne Makrotrichien, oft grob punktiert. Cu 2 mehr oder weniger kräftig geschwungen, selten annähernd gerade. fCu meistens weit distal von r-m. Squamafranse meistens mehr oder weniger stark reduziert, oft ganz fehlend. Viele Arten terrestrisch.

29. Genus *Chaetocladus* (KIEFF.) n.comb.

(*Chaetocladus* GOETGH. 1940—50, part.; *Dyscamptocladus* THIEN.; *Orthocladus* Gruppe A, EDW., part.; *Pachycladius* KIEFF.)

Augen nackt, dorsalwärts mehr oder weniger verlängert. Vertexborsten bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. AR. stark schwankend. Letztes Antennenglied ohne gerade Apikalborste. Pronotum wohl entwickelt, seine Loben median klaffend und nicht längs einer Suture vor dem Mesonotalfortsatz ver-

einigt, lateral mit Borstengruppen. Mesonotum mit sehr kurzen Dorsomedianborsten, die vorn am Pronotum beginnen. Dorsolateralborsten normal entwickelt. Praealare Borsten ebenso. Scutellarborsten in einfacher Querreihe. Flügel ohne Makrotrichien, auffallend grob punktiert. Anallappen sehr selten vorstehend. Squamafranse oft weniger vollständig. Geäder vom normalen *Orthocladius*-Typus. Costa niemals stark verlängert. Hintertibien mit Kamm und zwei Spornen sehr verschiedener Länge. Diese tragen basal die gewöhnlichen borstenähnlichen Spitzen. Die am weitesten distal sitzenden Spitzen sind aber sehr kräftig und mehr oder weniger abstehend (Fig. 18). Kleine Pulvillen bisweilen vorhanden.

Hypopyg (Fig. 87—93). Analtergit hinten mit zahlreichen Borsten. Analspitze vorhanden, meistens ganz nackt, durchsichtig, immer ohne Borsten. Innenlobus der Basalglieder kräftig entwickelt und mit einem mehr oder weniger deutlich abgesetzten ventralen Lobusanhang. Endglieder oft stark differenziert, oft dreieckig erweitert und innen ausgehöhlt.

Genotypus: *perennis* (MEIG.) EDW.

Ziemlich artenreiche Gattung. Die Larven leben hauptsächlich in fließenden Gewässern, in der Arktis und im Hochgebirge vielfach auch in stehenden Gewässern.

Schon 1921 vereinigte THIENEMANN in seiner Gattung *Dyscamptocladius* einige Orthocladiinen, deren Imagines von KIEFFER zu den Gattungen *Camptocladius*, *Dactylocladius* subg. *Chaetocladius* und *Psectrocladius*(?) gestellt worden waren. Darunter befanden sich u.a. *perennis*, *piger* GOETGH. und *suecicus* KIEFF. Später bestimmte EDWARDS (1929, p. 336). — offenbar auf guten Gründen — *perennis* als Typus der KIEFFER'schen Gattung *Chaetocladius* und erklärte gleichzeitig, dass *Dyscamptocladius* THIEN. wahrscheinlich mit *Chaetocladius* sensu EDWARDS identisch ist. In seinen Chironomidenarbeiten hat aber THIENEMANN den Namen *Dyscamptocladius* konsequent verwendet. Dies war auch an sich richtig, denn tatsächlich konnte die von EDWARDS gegebene Diagnose seiner A-Gruppe (vgl. oben) die mit *perennis* am nächsten verwandten Arten nicht zusammenhalten. So stellte EDWARDS (l.c., p. 346) *dentiforceps* EDW. — eine typische *Chaetocladius*-Art — in die Gruppe C (*Orthocladius s.str.*) (vgl. THIENEMANN 1938, p. 90). Und *exerptus* (WALK.) EDW. kan andererseits unmöglich ein *Chaetocladius* sein (vgl. EDWARDS l.c., p. 338, Fig. 6 e).

Durch die oben gegebene *Chaetocladius*-Diagnose werden die um *perennis* gruppierten Arten erstmalig auch im Imagostadium zufriedenstellend zusammengehalten. Ganz wie die Larven und Puppen sind tatsächlich auch die *Chaetocladius*-Imagines leicht erkennbar. Das gemeinsame Merkmal ist in erster Linie der Bau der Tibialsporne (vgl. die Diagnose). Es ist nun bemerkenswert, dass sowohl KIEFFER wie EDWARDS den charakteristischen

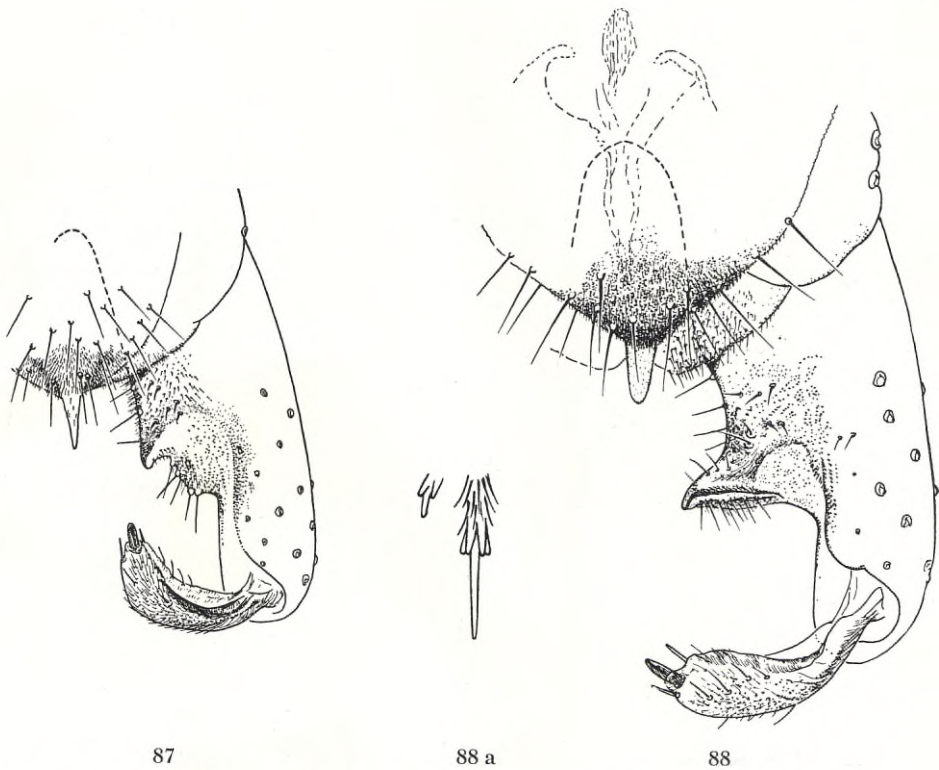


Fig. 87—88. Hypopyg von *Chaetocladius gracilis* n.sp. (Fig. 87) und *C. acuminatus* n.sp. (Fig. 88). — Fig. 88 a. Sporne der Hintertibien von *C. acuminatus*.

Spornbau bei gewissen *Chaetocladius*-Arten beobachtet haben, jedoch ohne das Merkmal in einer Gattungsdiagnose zu verwenden.

So schreibt THIENEMANN (1921, p. 833, Fussnote): „Bei Gelegenheit der Bestimmung der Art aus der Diekseequelle (*D. longistylus*) teilt mir Prof. Dr. KIEFFER mit, dass diese Art Sporen von besonderer Gestalt hat, die noch bei folgenden Arten vorkommt: *macrochaetus*, *setiger*, *brevistylus*, *pectinatus*, *ellipsoidalis*, *tibialis*, *vitellinus* . . .“ — Und EDWARDS (1933, p. 619) teilt über eine „*Spaniotoma* (*Orthocladius*) sp.“ aus der Akpatok Island, Hudson's Strait, folgendes mit: „This species is rather peculiar in having a small tooth on each side of the spur on the hind tibia at about the middle; the front tibial spur also has a single very minute tooth in the middle. Similar tibial spurs are found in the British *S. (O.) dentiforceps* EDW., a fact not noticed at the time the species was described; it is possible that the Akpatok species is related to *S. dentiforceps*, though it is not the same, having a shorter terminal antennal segment.“

Ein wichtiges *Chaetocladius*-Merkmal ist auch die verhältnismässig grobe Punktierung der Flügel. Es ist wahrscheinlich phylogenetisch bedeutungsvoll,

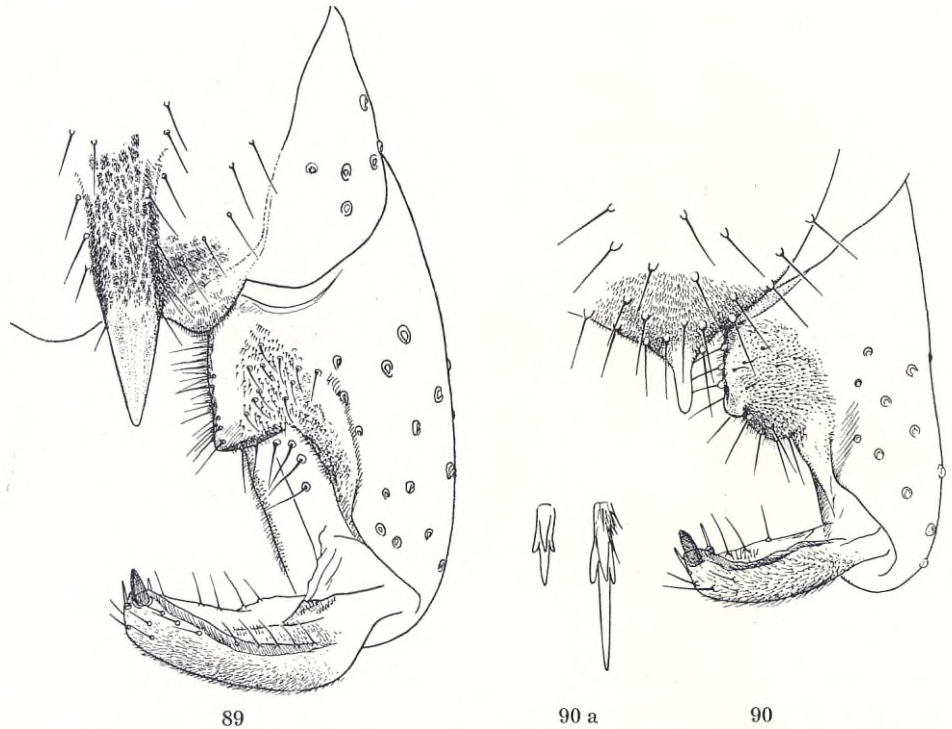


Fig. 89—90. Hypopyg von *Chaetocladius validus* n.sp. (Fig. 89) und *C. gelidus* n.sp. (Fig. 90). — Fig. 90 a. Sporne der Hintertibien von *C. gelidus*.

dass die Gattung dieses Merkmal mit *Bryophaenocladius*, *Paralimnophyes* und *Limnophyes* gemeinsam hat (vgl. oben p. 38). Ueber die taxonomische Bedeutung der Flügelpunktierung und das Vorkommen von Mikrotrichien an den Flügeln der Orthocladinen vgl. oben p. 15.

C. gracilis n.sp. ♂. — Flügellänge 2,0 mm. Schwarz, Abdomen und Beine heller, Schwinger graulich. Mesonotum nicht silberig bereift. Federbuschhaare der Antennen normal entwickelt. AR. 1,10—1,15. Pronotum mässig entwickelt, seine Loben median mehr oder weniger deutlich getrennt, wenig klaffend. Mesonotum mit langen, abstehenden Dorsolateralborsten in einfachen Reihen. Anallappen der Flügel stumpfwinklig abgesetzt. Squama mit weniger als 10 Borsten. R mit etwa 10 Borsten, R 1 mit 1—2 Borsten proximal, R 4+5 ohne Borsten. Abdominaltergite weitläufig beborstet. Sehr kleine Pulvillen vorhanden.

Hypopyg (Fig. 87). Analspitze zart, schmal zugespitzt, dorsal mit vereinzelten Haaren. Spitze des Innenlobus der Basalglieder gerade nach hinten gerichtet. Endglieder stark gebogen, innen ausgehöhlt, an *festivus* (Fig. 93) erinnernd.

Schwedisch-Lappland, Torneträskgebiet: 1 ♂ am 9.9.50 an der

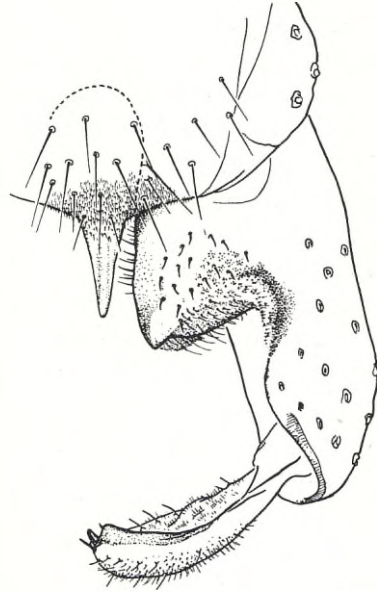


Fig. 91. Hypopyg von *Chaetocladius grandilobus n.sp.*

Nordböschung des Riksgränsfjället fliegend. Zahlreiche ♂♂ am 11.9.50 an einer Bachmündung am Ufer des Vassijaure gekeschert.

An dem Bau des Hypopygs leicht kenntlich. Die Art erinnert durch den Besitz von Pulvillen an *dissipatus* und *acuminatus n.sp.*; doch sind diese Bildungen bei *gracilis* erheblich kleiner.

C. acuminatus n.sp. ♂. — Flügellänge 2,1 mm. Körper schwarz, Beine heller, Schwinger weisslich. Mesonotum nicht silberig bereift. Fühlerhaarbusch reduziert. AR. nur etwa 0,70. Pronotum weniger stark entwickelt, seine Loben medianwärts etwas verschmälert, median weit klaffend aber gerade vor dem Mesonotalfortsatz miteinander in Kontakt. Dorsolateralborsten in einfachen Reihen, lang, abstehend. Anallappen der Flügel gerundet rechteckig. Squama mit etwa 6 Borsten. R, R 1 und R 4+5 je mit Borstenreihe. Deutliche Pulvillen vorhanden.

Hypopyg (Fig. 88). Analspitze kurz, distal abgerundet, ganz nackt. Innenlobus der Basalglieder stark vorstehend, gerade medianwärts gerichtet, scharf zugespitzt. Endglieder distalwärts erweitert, mässig gebogen.

Schwedisch-Lappland, Torneträskgebiet: 2 ♂♂ am 15.8.52 an den kleinen Schmelzwasser-Seen auf dem Nuolja-Plateau, 1000 m, gekeschert. 1 ♂ 1 ♀ am 10.9.50 auf der Oberfläche eines von Schneefeldern gespeisten, perennierenden Tümpels auf dem Gipfel des Norddalsfjället, 1050 m, bei Riksgränsen. 1 ♂ am 9.9.50 am Ufer des arktischen Sees Katterjaure bei Riksgränsen.

Eine durch den reduzierten Fühlerhaarbusch, den Besitz von Pulvillen sowie durch den Bau des Hypopygs leicht kenntliche Art.

C. gelidus n.sp. ♂. — Flügellänge 2 mm. Schwarz, Abdomen heller, die Beine ebenso; Schwinger weisslich. Mesonotum nicht silberig bereift. Federbusch der Antennen normal entwickelt. AR. 1,25. Pronotum mässig entwickelt, seine Loben klaffend aber am Mesonotalfortsatz kaum getrennt. Die Dorsolateralborsten des Mesonotums normal entwickelt, jederseits in einfacher Reihe. Anallappen der Flügel gerundet rechteckig. Squama mit etwa 8 Randhaaren. R mit Borstenreihe, R 1 proximal mit Borsten, R 4+5 borstenfrei. Pulvillen fehlen. Abdominaltergite ziemlich weitläufig beborstet.

Hypopyg (Fig. 90). Analspitze ziemlich kurz, parallelseitig, distal abgerundet. Innenlobus der Basalglieder mit gerade nach hinten gerichteter kurzer Spitze. Endglieder normal geformt. Griffel sehr kräftig.

Norwegen, Jotunheimen: 1 ♂ am 11.8.52 am Ufer des Juvvatnet, 1840 m (des am höchsten gelegenen Sees von Nordeuropa).

Eine in erster Linie durch die Hypopygmerkmale charakterisierte Art.

C. validus n.sp. ♂. — Kräftig gebaute Art. Flügellänge 2,3 mm. Körper schwarz, Beine heller, Schwinger graulich. Mesonotum an den Schultern silberig bereift. Augen dorsalwärts kurz stegartig verlängert. Fühlerhaarbusch stark reduziert. AR. sehr niedrig, bei den vorliegenden 2 ♂♂ 0,67 bzw. 0,76. Pronotum kräftig entwickelt, seine Loben median getrennt, aber wenig klaffend. Mesonotum mit deutlichen Dorsomedianborsten in doppelter Reihe. Dorsolateralborsten zahlreich, teilweise in doppelten Reihen, auffallend kurz, teilweise fast anliegend. Flügel reduziert, nach hinten bis zum VIII. Abdominalsegment reichend, dunkel, mit rechtwinklig abgesetztem Anallappen. Squama mit etwa 12 ziemlich kurzen Randhaaren. R, R 1 und R 4+5 je mit einer Borstenreihe. Abdominaltergite weitläufig beborstet. Pulvillen fehlen.

Hypopyg (Fig. 89). Die Mikrotrichien des Analsegmentes ausserordentlich fein und kurz. Analspitze lang und kräftig, zugespitzt. Innenlobus der Basalglieder wenig vorstehend, hinten rechteckig abgesetzt. Endglieder plump gebaut, basal gebogen, dorsal sehr fein und dicht behaart, die dorsale und ventrale Innenkante je mit 5 langen, abstehenden Borsten.

Schwedisch-Lappland, Torneträskgebiet: 2 ♂♂ 1 ♀ am 16.7.52 an einem von Schneefeldern gespeisten, perennierenden Tümpel am Gipfel des Norddalsfjället, 1050 m, bei Riksgränsen.

Eine durch die reduzierten Flügel, den schwachen Fühlerhaarbusch, die Chaetotaxie des Mesonotums und den Bau des Hypopygs ausgezeichnete Art.

C. grandilobus n.sp. ♂. — Flügellänge 2,0 mm. Körper tief schwarz, Beine erheblich heller, Schwinger graulich. Mesonotum an den Schultern schwach silberig bereift. Haarbusch der Antennen normal entwickelt. AR. etwa 1,90. Pronotum mässig entwickelt, seine Loben weit klaffend, aber vor dem Mesonotalfortsatz miteinander in Kontakt. Dorsolateralborsten des Mesonotums teilweise in doppelten Reihen sitzend, lang, abstehend. Anallappen der Flügel sehr deutlich vorstehend. R mit Borstenreihe, R 1 und R 4+5 ohne Borsten. Squama mit zahlreichen Borsten. Cu 2 leicht ge-

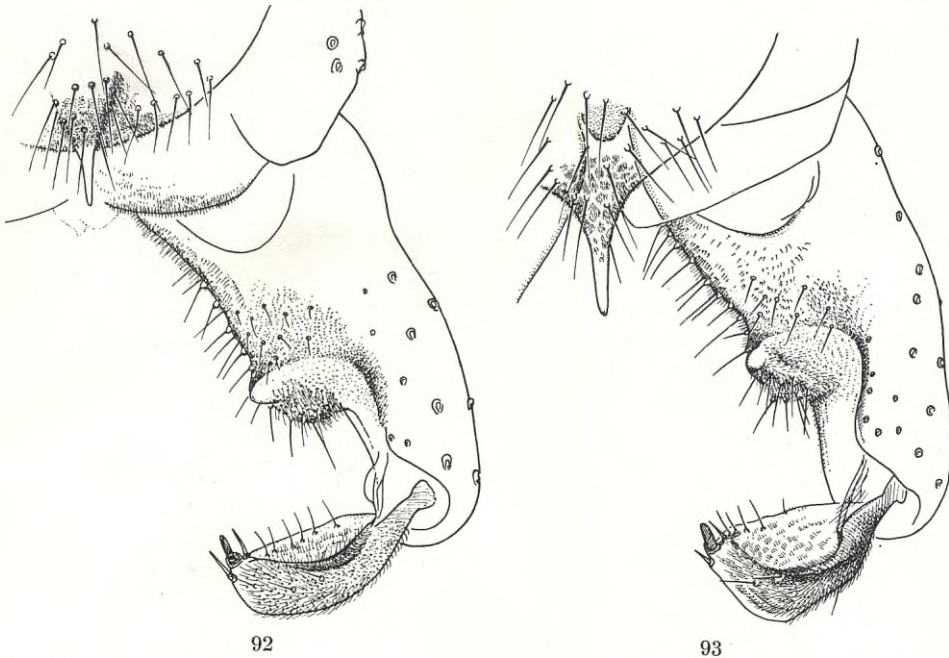


Fig. 92—93. Hypopyg von *Chaetocladus dissipatus* EDW. (Fig. 92) und *C. festus* (HOLMGR.) EDW. (Fig. 93).

schwungen. Abdominaltergite ziemlich dicht beborstet. An dem langen inneren Sporn der Hintertibien sind die am weitesten distal sitzenden Dornen verhältnismässig schwach entwickelt. Pulvillen nicht vorhanden.

Hypopyg (Fig. 91). Analspitze kräftig, zugespitzt. Innenlobus der Basalglieder sehr gross, hinten rechteckig abgesetzt. Endglieder normal geformt, mit auffallend kleinem Griffel.

Schwedisch-Lappland, Torneträskgebiet: zahlreiche ♂♂ am 16.7.52 an einem von Schneefeldern gespeisten, perennierenden Tümpel am Gipfel des Norddalsfjället, 1050 m, bei Riksgränsen.

Eine durch den grossen Anallappen der Flügel und den Bau des Hypopygs leicht kenntliche Art. Bemerkenswert ist die verhältnismässig schwache Entwicklung der Dorne am inneren Sporn der Hintertibien.

Aus Nordeuropa kenne ich zusammen 13 *Chaetocladus*-Arten, und zwar ausser den oben beschriebenen 5 Arten noch: *perennis* (MEIG.) EDW., *suecicus* KIEFF., *dissipatus* EDW., *festus* (HOLMGR.) EDW. 1924 (*holmgreni* JAC., *conformis* EDW. 1922, 1923), *määri* BRUND., *tenuistylus* BRUND., *laminatus* BRUND., *dentiforceps* (EDW.).

C. festus ist bisher aus Spitzbergen, der Bäreninsel und Jan Mayen bekannt. Wie bei *dissipatus* (vgl. Fig. 92 und 93) ist der Innenlobus der Basal-

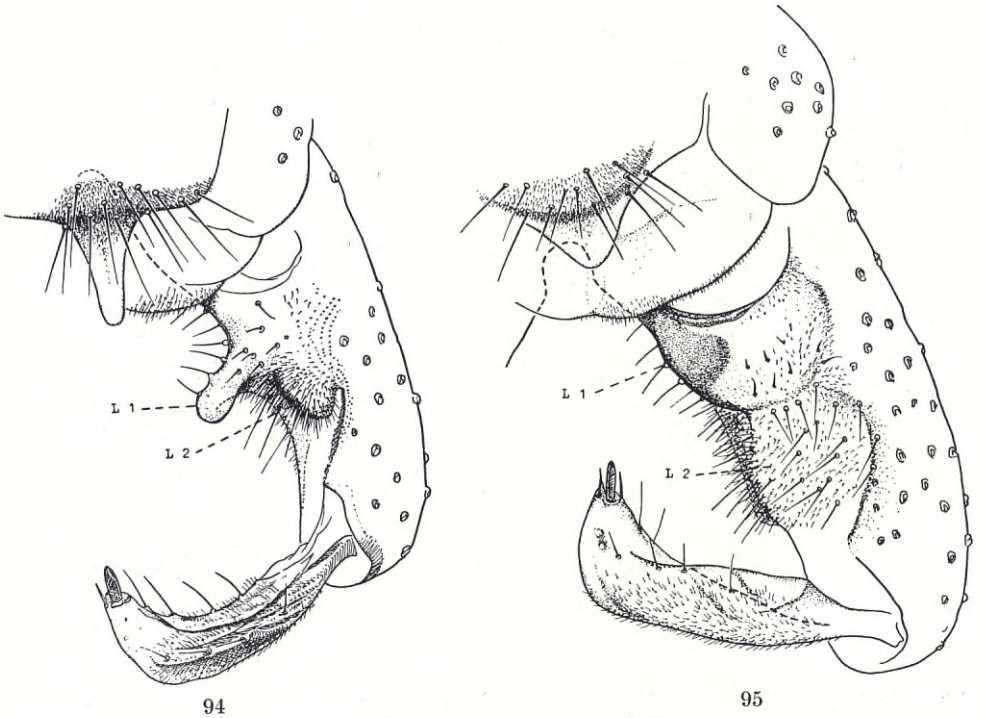


Fig. 94—95. Hypopyg von *Bryophaenocladius* sp. (Schwedisch-Lappland) (Fig. 94) und *B. inconstans* BRUND. (Fig. 95).

glieder weit distal verschoben. Sehr verschieden geformt sind die Endglieder (bei *festivus* distalwärts kräftig erweitert). Ausserdem weicht *festivus* durch das Fehlen der Pulvillen ab.

Einige von mir (1947) früher zu *Chaetocladius* gestellte Arten gehören nicht hierher: *flexidens* BRUND. ist ein *Bryophaenocladius*, *paralaminatus* BRUND. ein *Trissocladius* (= *conformis* sensu EDWARDS), *crassistylus* BRUND. ebenfalls ein *Trissocladius* (= *grandis* KIEFF.), *conjugens* BRUND. ein *Psectrocladius*.

30. Genus **Bryophaenocladius** THIEN.

(*Orthocladius* Gruppe B, EDWARDS; *Eudactylocladius* GOETGH.
1940—50, part.)

Augen nackt. Vertexborsten bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. AR. höher als 1. Letztes Antennenglied distal ohne gerade Apikalborste. Die Federbuschhaare der Antennen lassen wie gewöhnlich die Distalpartie des letzten Gliedes frei. Pronotum mässig entwickelt, seine Loben median klaffend. Mesonotum mit Dorsomedianborsten. Diese oft verhältnismässig stark entwickelt. Dorsolateralborsten normal entwickelt, jederseits in ein- bis dreifacher Reihe sitzend. Scutellarborsten in einfacher Querreihe. Flügel ohne

Makrotrichien, auffallend grob punktiert, schmaler als bei *Chaetocladus*. Squamafranse mehr oder weniger reduziert, bisweilen ganz fehlend. Analappen der Flügel ebenfalls mehr oder weniger reduziert. Flügelgeäder eine mehr oder weniger ausgeprägte Mittelstellung zwischen dem *Orthocladus*-Typus und dem *Smittia*-Typus einnehmend. R 4+5 gewöhnlich über oder etwas distal von Cu 1 endigend. Costa darüber hinaus meistens kräftig verlängert. fCu meistens weit distal von r-m. Cu 2 mehr oder weniger deutlich geschwungen. An-Ader kurz, gewöhnlich unter oder proximal von fCu endigend. LR. der Vorderbeine 0.60 oder höher. Sporne der Hintertibien von sehr verschiedener Länge, gerade, auf der Mitte ohne besonders markierten Dornenkranz. Pulvillen fehlend.

Hypopyg (Fig. 94, 95). Analspitze nackt, borstenfrei, durchsichtig, meistens sehr breit. Innenlobus der Basalglieder oft stark markiert. Endglieder wie bei *Chaetocladus* oft vom normalen Typus abweichend.

Genotypus: *muscicola* (KIEFF.) (cfr. THIENEMANN 1934 b, p. 37).

Artenreiche Gattung. Die Larven haben eine ausgeprägt terrestrische Lebensweise.

Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung vgl. p. 38 und 141—142.

Fast alle der aus Nordeuropa bekannten Arten wurden im Anschluss an GOETGHEBUER (1940—50) fehlerhaft unter dem Gattungsnamen *Eudactylocladius* angeführt (THIENEMANN 1941, p. 179; *vernalis* GOETGH.; BRUNDIN 1947, p. 28—31).

31. Genus *Paralimnophyes* n.gen.

Augen dorsalwärts nicht verlängert, nackt. Vertexborsten in zusammenhängender Reihe nur hinter den Augen vorhanden. Die Federbuschhaare der Antennen lassen wie gewöhnlich die Distalpartie des letzten Gliedes frei. Dort eine schwache gerade Apikalborste. AR. weniger als 1. Pronotum normal entwickelt, seine Loben median etwas klaffend, mit lateralen Borstengruppen. Mesonotum jederseits mit zahlreichen Dorsolateralborsten in unregelmässig doppelter Reihe, ohne Dorsomedianborsten und scalpelförmige Borsten. Scutellarborsten immer in einfacher Querreihe. Flügel ohne Makrotrichien, sehr grob punktiert, mit stumpf abgerundetem Anallappen. Squama mit etwa 3—6 Randhaaren. Flügelgeäder vom *Smittia*-Typus. R 4+5 distal von Cu 1 endigend. Costa darüber hinaus ziemlich stark verlängert. R 2+3 getrennt verlaufend. fCu weit distal r-m. Cu 2 mehr oder weniger stark geschwungen. An-Ader unter fCu endigend. LR. der Vorderbeine sehr niedrig, < 0,50. Pulvillen fehlen. Sporne der Hintertibien ohne stärkere Dorne auf der Mitte. Abdominaltergite dicht und gleichmässig beborstet.

Hypopyg (Fig. 96; BRUNDIN 1947, Fig. 58). Analspitze vorhanden, klein, nackt, durchsichtig, ohne Borsten. Endglieder ohne auffallende Merkmale. Genotypus: *hydrophilus* (GOETGH.) (*longiseta* THIEN. et KIEFF.).

Wie schon oben (p. 38) ausgeführt wurde, nimmt diese Gattung eine sehr interessante Mittelstellung zwischen der rein terrestrischen Gattung *Bryophaenocladus* und der halbtterrestrisch-limnischen Gattung *Limnophyes* ein. Als ich die ersten Imagines der neuen Art *arcticus* fand, hielt ich sie auch nach näherer Untersuchung und Abzeichnen des Hypopygs für eine allerdings etwas ungewöhnlich aussehende *Bryophaenocladus*-Art. Erst als ich später an demselben Fundort (vgl. unten) ein ♂ mit festsitzender Puppenhaut des *Limnophyes longiseta*-Typus im Sinne THIENEMANN's erbeutete, wurde der wahre Zusammenhang klar.

Schon früher hat EDWARDS (1929, p. 355) hervorgehoben, dass *hydrophilus* (= *longiseta*, vgl. STRENZKE 1950, p. 245) sowohl durch den Bau des Hypopygs wie durch die weniger vollständige Behaarung des letzten Antennengliedes von allen übrigen *Limnophyes* abweicht. Hierzu kommt das noch nicht beobachtete Merkmal, der Bau des Pronotums. Die Art *arcticus* schliesst sich überhaupt eng an *hydrophilus*.

Die Larven und Puppen des *longiseta*-Typus unterscheiden sich klar von anderen *Limnophyes* durch die langen Einzelborsten des Abdomens und die satt veilchenblaue Farbe bzw. durch die sehr langen Borsten vor dem Thorakalhorn (THIENEMANN 1921, 1944). Nun liegt mir auch die Larve von *arcticus* vor. Sie ist ganz typisch.

Das Aufstellen der neuen Gattung scheint demnach auf Zeugnissen aller Metamorphosestadien begründet zu sein.

P. arcticus n.sp. ♂. — Flügellänge 1,45—1,50 mm. Ganz schwarz, auch die Schwinger sehr dunkel, Flügel ebenso. AR. etwa 0,80. Federbusch der Antennen schwächer entwickelt als normal. Squama mit 3—6 Randhaaren. Mesonotum jederseits mit zahlreichen kräftigen Dorsolateralborsten in unregelmässig doppelter Reihe. Scutellum mit 6 Borsten. Beborstung des Abdomens auffallend kräftig.

Hypopyg (Fig. 96). Analtergit hinten steil abfallend. Analspitze hoch oben sitzend. Basalglieder weit distal in der Nähe der Endgliederbasis mit einem kleinen, dicht behaarten Innenlobus (L 2), proximalwärts davon sanft gerundet vorgezogen und dort fast nackt (L 1). Dabei entspricht dieses Gebiet (L 1) dem eigentlichen Innenlobus (L 1) bei z.B. *Bryophaenocladus* sp. (Fig. 94), während der distale Innenlobus (L 2) von *arcticus* mit dem viel weiter proximalwärts sitzenden zweiten Innenlobus derselben *Bryophaenocladus*-Art homolog ist. Bei *Bryoph. inconstans* Brund. (Fig. 95) ist das proximale Gebiet des Innenrandes (L 1) ganz wie bei *arcticus* entwickelt.

Schwedisch-Lappland, Torneträskgebiet: mehrere Imagines, einige Puppenhäute und eine Larve im August 1950 und Sept. 1955 an und in einem

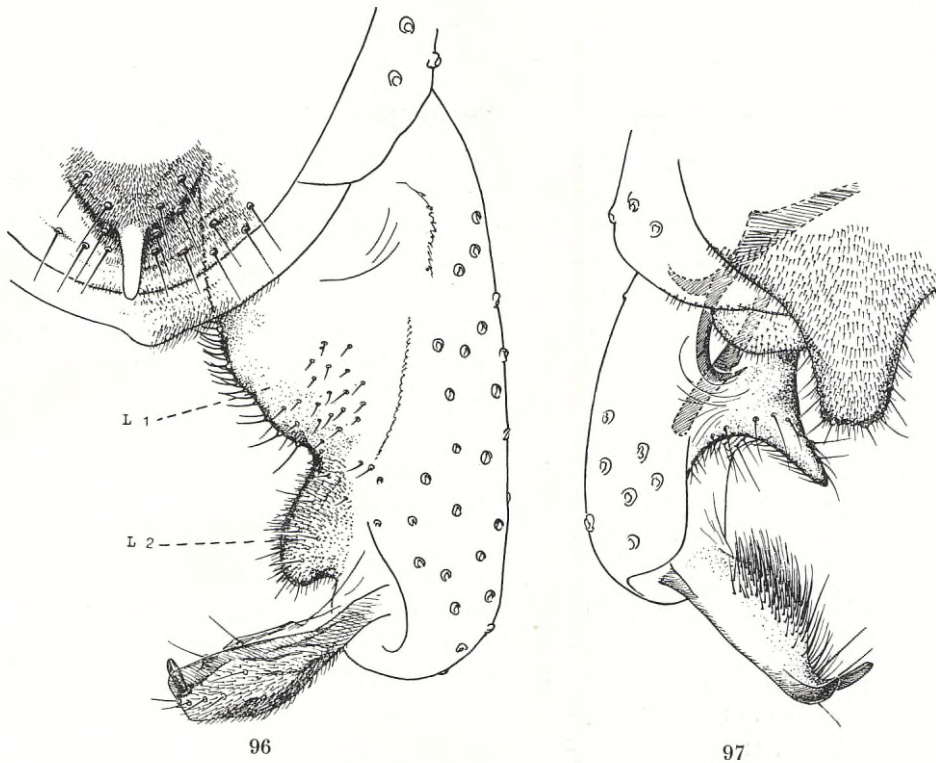


Fig. 96—97. Hypopyg von *Paralimnophyes arcticus* n.g., n.sp. (Fig. 96) und *Limnophyes truncorum* GOETGH. (Fig. 97).

von Schneefeldern gespeisten, perennierenden Tümpel am Gipfel des Norddalsfjället, 1050 m, bei Riksgränsen. Der Tümpel ist eigentlich ein riesiger Rock-Pool, ohne Andeutung einer höheren Vegetation. Es kann angenommen werden, dass die *arcticus*-Larven dort eine rein limnische Lebensweise führen müssen.

Von *hydrophilus* ist *arcticus* u.a. durch die Grösse, den reduzierten Fühlerhaarbusch, die dunklen Flügel und den Bau des Hypopygs leicht zu unterscheiden.

32. Genus *Limnophyes* (EAT.) n.comb.

Augen dorsalwärts nicht verlängert, nackt. Vertexborsten in zusammenhängender Reihe nur hinter den Augen vorhanden. Die auffallend groben Federbuschhaare der Antennen reichen bis zur Spitze des letzten Gliedes. Dort keine gerade Apikalborste. AR. niedriger als 1. Pronotum sehr kräftig entwickelt, schirmförmig vorragend, seine Loben median ganz wenig klaffend. Mesonotum vorn mit auffallend grossem Mesonotalfortsatz. Dorsolateralborsten in wechselnder Zahl und Anordnung vorhanden. Oft finden sich kleine scalpellförmige Borsten in besonderen Gruppen. Dorsomediane Borsten

fehlen. Scutellarborsten in einfacher Querreihe sitzend. Abdominaltergite dicht und gleichmässig beborstet. Flügel oft dunkel, sehr grob punktiert, ohne Makrotrichien, mit mehr oder weniger stumpf abgesetztem Anallappen. Flügelgeäder vom *Smittia*-Typus. Costa mässig verlängert. R 2+3 von R 4+5 immer wohl getrennt. Cu 2 mässig geschwungen. fCu weit distal von r-m. An-Ader etwa unter fCu endigend. Squama mit 2—6 Randhaaren. LR. der Vorderbeine sehr niedrig. Der grössere Sporn der Hintertibien gerade. Pulvillen fehlen.

Hypopyg (Fig. 97). Analspitze, wenn vorhanden, immer beborstet und dicht und fein behaart. Endglieder meistens abgeflacht und seicht ausgehöhlt und dorsodistal in einen Fortsatz ausgezogen. Die flache innere Fläche der Endglieder oft auffallend lang und dicht beborstet. Griffel oft auffallend gross, bisweilen aber fehlend.

Genotypus: *pusillus* EAT. (??*exiguus* GOETGH., *hexatomus* KIEFF.).

Bemerkung. Die Gattung *Limnophyes* wurde von EATON für eine Art von den Kerguelen (Antarktis) aufgestellt. Die Typen, 6 ♀♀, wurden von EDWARDS mit *exiguus* GOETGH. (*hexatomus* KIEFF.), einer in Europa weit verbreiteten Art, identifiziert. „It is probable that the species was introduced to Kerguelen from Europe“ (id., 1929, p. 354). — Ich betrachte es als sehr kühn, diese Schlüsse auf ♀♀ der auch im ♂-Geschlecht sehr kritischen *Limnophyes* zu ziehen, und kann die von EDWARDS gemachte Identifizierung nicht anerkennen. Vgl. hierzu auch p. 65 oben.

Limnophyes ist eine artenreiche Gattung mit weltweiter Verbreitung. Die Larven „leben meist nicht eigentlich im Wasser, sondern an feuchten Stellen am Rande der Gewässer, auf faulenden feuchten Stoffen oder terrestrisch, z.T. auch im Seenlitoral“ (THIENEMANN 1944, p. 571). Die terrestrisch lebenden *Limnophyes*-Larven zeigen im Gegensatz zu anderen terrestrischen *Orthocladinae*-Larven keine besonderen morphologischen Anpassungen (vgl. STRENZKE 1950, p. 342).

Trotz des Artenreichtums stellt *Limnophyes* in allen drei Metamorphosestadien eine sehr einheitliche Gattung dar. Einzig dastehend sind die bei mehreren Arten auftretenden scalpell- oder lanzettförmigen Borsten am Mesonotum. Zweifellos sind sie als besonders differenzierte Dorsolateralborsten zu betrachten.

Eine Uebersicht der bisher aus Fennoskandien bekannten *Limnophyes*-Arten gab ich 1947 (p. 32—39).

33. Genus *Metriocnemus* (v. D. WULP) THIEN. 1937 c.

(*Metriocnemus* s.str. Edw., GOETGH., ZAVŘEL 1941; *Chasmatocladius* KIEFF., n o v. s y n.)

Körperbeborstung sehr stark entwickelt. Augen nackt, dorsalwärts nur schwach verlängert. AR. etwa 1,00—3,00. Pronotum normal entwickelt, seine

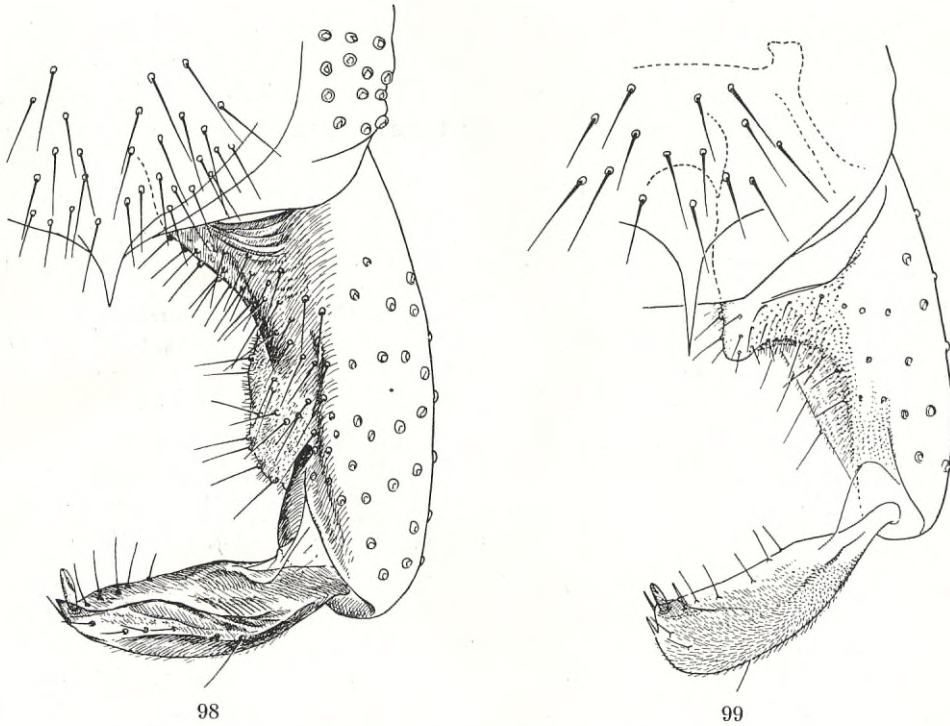


Fig. 98—99. Hypopyg von *Metriocnemus fuscipes* (MEIG.) (Fig. 98) und *Thienemannia gracilis* KIEFF. (Fig. 99).

Loben median klaffend, lateral mit kräftigen Borsten. Mesonotum mit kräftig entwickelten Dorsomedianborsten, die gleich am Pronotum beginnen. Dorsolateralborsten jederseits in zwei- bis dreifacher Reihe, die sich weit nach vorn erstreckt und sich (?immer) vor dem lateralen Mesonotalband lateralwärts verbreitert. Scutellarborsten mehr oder weniger unregelmässig zerstreut sitzend. Flügel von etwas modifiziertem *Orthocladius*-Typus, immer mit dicht sitzenden Makrotrichien, dazwischen oft ziemlich grob punktiert. Squama mit sehr langen Randhaaren. Stammader mit mehreren langen Borsten. Analappen mehr oder weniger stumpf abgesetzt. R 4+5 verkürzt, deutlich vor Cu 1 endigend. Costa darüber hinaus kräftig verlängert. fCu deutlich distal r-m. Cu 2 nur schwach geschwungen. Sporne der Hintertibien gerade, der äussere fast halb so lang wie der innere, beide bis über die Mitte mit sehr dicht sitzenden, dicht anliegenden, borstenähnlichen Spitzen besetzt (Fig. 16). Erstes Tarsenglied der Hinterbeine bisweilen auffallend kurz. Pulvillen fehlen. Abdominaltergite dicht und abstehend beborstet.

Hypopyg (Fig. 98). Analspitze nackt, borstenfrei. Innenlobus der Basalglieder oft sehr schwach entwickelt. Endglieder ziemlich normal geformt.

Genotypus: *fuscipes* (MEIG.) (cfr. EDWARDS 1929, p. 310).

Eine ziemlich artenreiche, auch in der Arktis durch mehrere Arten vertretene Gattung. Sie ist von besonderem ökologischem und phylogenetischem Interesse, da die Larven — obwohl überwiegend limnisch — bei mehreren Arten zu einer halbtterrestrischen oder terrestrischen Lebensweise übergegangen sind.

Metriocnemus gehört meines Erachtens zu den primitiveren Gattungen unter den *Metriocnemiini*. Als Imago und Larve zeigt die Gattung gewisse Anklänge an primitive (plesiomorphe) *Orthocladiini*-Gattungen wie *Brillia* und *Heterotrissocladius* (vgl. ZAVŘEL 1941, p. 22).

In seiner grossen Gattung *Metriocnemus* unterscheidet EDWARDS (1929) 6 Artengruppen. „These groups are so distinct that they should probably be regarded as separate subgenera, but names are not available for all of them and I refrain from proposing any“ (id. l.c., p. 310). Von den Larven-Puppen-systematikern sind diese Gruppen seit langem als getrennte Gattungen aufgefasst worden, und zwar: *Metriocnemus* (s.str.) (Gruppe A), *Thienemannia* KIEFF. (Gruppe B), *Heterotrissocladius* SPÄRCK (Gruppe C), *Paraphaenocladus* THIEN. (Gruppe D), *Parametriocnemus* GOETGH. (Gruppe E), *Gymnometriocnemus* GOETGH. (Gruppe F). Die Imagomorphologie bestätigt durchaus diese Auffassung.

Die Taxonomie der echten *Metriocnemus*-Arten liegt noch in den Anfängen, und die Zahl der nordeuropäischen und besonders der hocharktischen Arten kann gegenwärtig auch nicht annähernd angegeben werden. Die Jugendstadien einiger mit *atratus* ZETT. verwandten Arten deuten an, dass die bisher bei *Metriocnemus* benutzten Merkmale ganz unzureichend sind (vgl. STRENZKE 1950 b, p. 162).

34. Genus **Thienemannia** KIEFF.

(*Symmetriocnemus* THIEN., forte)

Augen behaart, dorsalwärts mässig verlängert. Vertexborsten nur hinter den Augen vorhanden. Antennen nur 12—13-gliedrig, mit reduziertem Federbusch, an jedem Glied nur mit einem Haarquirl. AR. sehr niedrig. Pronotum normal entwickelt, seine Loben median klaffend. Mesonotum mit langen Dorsomedianborsten, die ganz vorn am Pronotum beginnen. Dorsolateralborsten jederseits in doppelter Reihe, die sich weit nach vorn erstreckt, aber vor dem lateralen Mesonotalband lateralwärts nicht verbreitert ist. Etwa 5 praealare Borsten vorhanden. Die wenigen Scutellarborsten in einfacher Querreihe. Flügel von modifiziertem *Orthocladus*-Typus, über die ganze Fläche mit wenig dicht sitzenden Makrotrichien, mit sehr stumpf abgesetztem Anallappen. Squama nur mit etwa 2 Randhaaren. R 4+5 lang, deutlich distal von Cu 1 endigend. Costa darüber hinaus kräftig verlängert. fCu nur wenig distal r-m. Cu 2 nur schwach geschwungen. An-Ader distal von fCu endigend. Sporne der Hintertibien gerade, an Länge sehr verschieden, der äussere Sporn viel kürzer als die halbe Länge des inneren Sporns. Dieser nur basal mit

borstenähnlichen Spitzen. Pulvillen fehlen. Abdominaltergite ziemlich weitläufig beborstet.

Hypopyg (Fig. 99). Analspitze lang, nackt, ohne Borsten. Endglieder normal geformt.

Genotypus: *gracilis* (KIEFF.) EDW. (*borealis* KIEFF., *clavicornis* KIEFF. mit var. *lobatus* KIEFF., forte).

Nach SPÄRCK (1922, p. 101) leben die Larven auf feuchten Felswänden und in Quellen. Auch in Bachmoosen (THIENEMANN 1936, p. 202).

Wahrscheinlich monotypische Gattung.

Verbreitung. Schweden, Schonen: Quellrinnal bei Hälsingborg (POTTHAST 1914, p. 343), Blekinge: 1 ♂ am 27.4.46 an der Stromschnelle bei Mörrum, Jämtland: 1 ♂ am 16.5.46 am Junsterforsen (leg. MÄÄR). — Im übrigen aus Deutschland, Belgien, England und Island bekannt.

35. Genus *Parametriocnemus* GOETGH.

Augen nackt, dorsalwärts stark stegartig verlängert. Vertexborsten kräftig entwickelt, in zusammenhängender Reihe bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. Letztes Antennenglied ohne gerade Apikalborste. Pronotum normal entwickelt, seine Loben aber median von dem stark entwickelten Mesonotalfortsatz teilweise verdeckt, lateral mit einigen schwachen Borsten. Mesonotum jederseits mit zahlreichen Dorsolateralborsten in doppelter Reihe, die weit vorn beginnt. Dorsomedianborsten lang und kräftig, dem Mesonotum dicht anliegend, etwa den ersten Drittel der Medianlinie des Mesonotums einnehmend. Praealarborsten etwa 7, in einfacher Reihe sitzend. Scutellum mit 10—14 Borsten in einfacher Querreihe. Abdomen ziemlich weitläufig beborstet, Tergite III—IV mit Ausnahme der oralen Zone median borstenfrei. Flügel mit Makrotrichien, sehr fein punktiert. Anallappen stumpf abgerundet. Squama mit mehreren Randhaaren. R 4+5 etwa über dem Ende von Cu 1 endigend, Costa darüber hinaus kräftig verlängert. fCu kaum distal von r-m. R 2+3 mit R 4+5 fast parallel verlaufend und viel näher an dieser als an jener Ader mündend. Cu 2 kräftig geschwungen. An-Ader weit distal fCu endigend. Pulvillen nicht vorhanden.

Hypopyg (Fig. 100). Analspitze kräftig, fein behaart, mit einigen Borsten. Basal- und Endglieder normal gebaut.

Genotypus: *stylatus* (KIEFF.).

Die Larven der beiden bisher bekannten *Parametriocnemus*-Arten, *stylatus* und *boreoalpinus* GOW., leben rein limnisch. Sie ziehen fließende Gewässer vor.

Ein interessanter Unterschied zwischen den Puppen der beiden Arten ist von GOWIN und THIENEMANN (1942, p. 105) nachgewiesen worden. Während

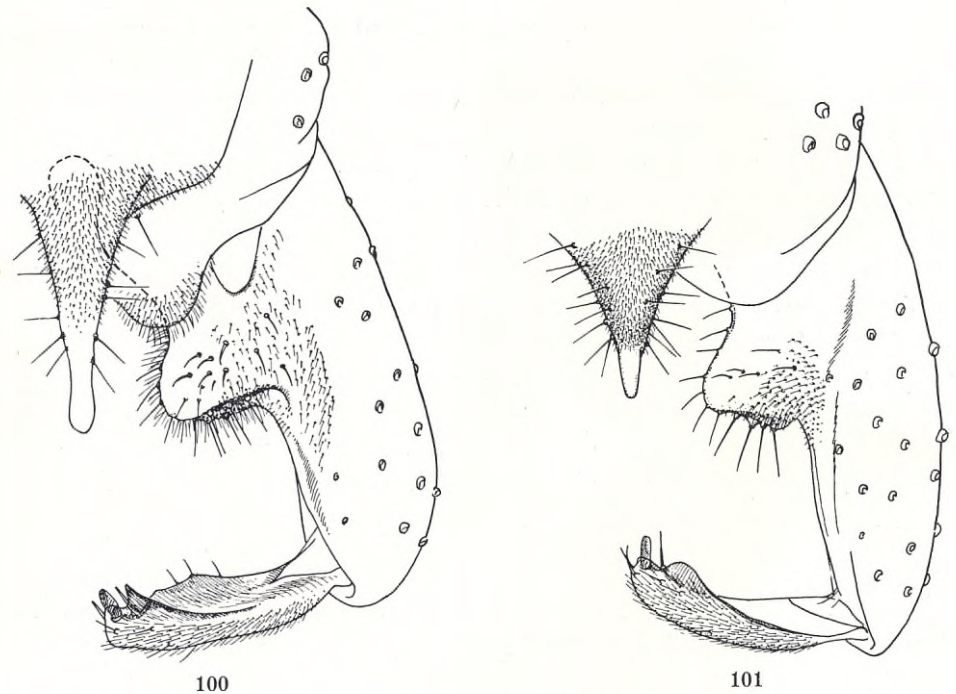


Fig. 100—101. Hypopyg von *Parametrioctenemus stylatus* (KIEFF.) (Fig. 100) und *Paraphaenocladus impensus* (WALK.) EDW. (Fig. 101).

ein wohl entwickelter Borstensaum an den Analloben der *stylatus*-Puppe vorhanden ist, fehlt ein solcher bei der *boreoalpinus*-Puppe ganz. Unter den Chironomiden ist dies — soweit bisher bekannt — einzig dastehend. Wahrscheinlich ist das Verhältnis darauf zurückzuführen, dass *boreoalpinus* sich für ein Leben in stärker strömendem Wasser angepasst hat.

Beide Arten kommen in Fennoskandien vor.

36. Genus *Paraphaenocladus* THIEN.

Augen nackt, dorsalwärts mehr oder weniger stark keilförmig verlängert. Die langen Vertexborsten reichen bis zur Medianlinie des Kopfes. AR. etwa 1 oder niedriger. Letztes Antennenglied distal mit zahlreichen kräftigen Sinneshaaren, und einer kurzen, wenig hervortretenden Apikalborste. Pronotum ziemlich schwach entwickelt, seine Loben median klaffend, bisweilen (bei Dorsalansicht) unter dem Mesonotalfortsatz verdeckt. Dorsomedianborsten lang, paarweise sitzend, ganz vorn am Pronotum beginnend und nur eine kurze Reihe bildend. Zahlreiche Dorsolateralborsten in einfachen bis doppelten Reihen. Praealarborsten ebenfalls zahlreich. Scutellarborsten in einfacher Querreihe. Flügel immer mit Makrotrichien, sehr fein punktiert. Anallappen reduziert, mehr oder weniger stumpf abgesetzt. Squamafranse reduziert, die

Borstenzahl aber recht variabel. Flügelgeäder von weniger ausgeprägtem *Smittia*-Typus. R 4+5 kurz, immer vor Cu 1 endigend. Costa darüber hinaus mehr oder weniger verlängert. fCu deutlich distal r-m. Cu 2 geschwungen. An-Ader distal fCu endigend. Sporne der Hintertibien gerade. Pulvillen fehlen. Abdominaltergite weitläufig beborstet.

Hypopyg (Fig. 101). Analspitze deutlich entwickelt, breit dreieckig, fein und dicht behaart, mit zahlreichen Borsten. Innenlobus der Basalglieder schlank, schräg nach hinten gerichtet. Endglieder normal gebaut, dorsodistal am Griffel mit einem mehr oder weniger deutlichen kleinen Zahn.

Genotypus: *impensus* (WALK.) EDW. (*ampullaceus* KIEFF.).

Mässig artenreiche Gattung. Die Larven leben terrestrisch (vgl. STRENZKE 1950).

STRENZKE (l.c., p. 322) kommt auf der Basis der Jugendstadien zu dem Schluss, dass *Paraphaenocladius* unter den terrestrischen Orthoclaadiinen jene Gattung ist, die *Parametriocnemus* am nächsten steht (vgl. hierzu auch ZAVŘEL 1941). Die Imagamorphologie bestätigt dies durchaus.

Aus Schweden sind bisher 4 Arten bekannt geworden: *impensus*, *irritus* (WALK.) EDW., *pseudirritus* STRENZKE, *intercedens* BRUND.

37. Genus **Pseudorthocladius** GOETGH. 1943 (1940—50).

(*Pseudorthocladius* GOETGH. 1932, part.; *Spaniotoma* EDW. 1932 a;
Pseudokiefferiella LAURENCE 1951)

Augen nackt, dorsalwärts etwas verlängert, keilförmig auslaufend. Letztes Antennenglied distal mit mehreren gebogenen und geraden Sinnesborsten, wovon eine als typische, gerade Apikalborste ausgebildet sein kann. AR. 0,70—1,20. Lange Vertexborsten in zusammenhängender Reihe bis zur Medianlinie des Kopfes reichend. Pronotum normal entwickelt, seine Loben bei Dorsalansicht auch median sichtbar, lateral mit mehreren schwachen Borsten. Mesonotum jederseits mit 12—30 Dorsolateralborsten in einfacher oder doppelter Reihe, die weit vorn beginnt. Dorsomedianborsten lang, paarweise sitzend, anliegend, eine kurze Reihe bildend. Praealarborsten verhältnismässig zahlreich, bis 15. Scutellarborsten wenigstens 8, entweder in einfacher Querreihe oder zerstreut sitzend. Abdominaltergite nicht sehr weitläufig beborstet, die Borsten am Oralrande der Tergite eine Querreihe bildend, im übrigen zerstreut sitzend. Deutliche Pulvillen vorhanden. Flügel mit Makrotrichien oder nackt, nur mässig fein punktiert. Anallappen der Flügel stumpf abgerundet. Squama mit 2—10 Borsten. Flügelgeäder vom *Smittia*-Typus. R 4+5 über oder etwas distal von Cu 1 endigend. Costa darüber hinaus mehr oder weniger stark verlängert. R 2+3 entweder in der Mitte zwischen R 1 und R 4+5 in die Costa mündend, oder nahe an R 4+5 und mit dieser parallel verlaufend und ganz in der Nähe von ihr mündend. fCu wenig bis weit

distal von r-m sitzend. Cu 2 deutlich geschwungen. An-Ader wenigstens bis unter fCu reichend.

Hypopyg (Fig. 102). Analspitze nur als kleines Dreieck am analen Rande des letzten Tergits ausgebildet, mit mehreren (bit etwa 15) sehr kräftigen Borsten in einer konzentrierten Gruppe. Innenlobus der Basalglieder dorsal mit einigen Borsten, ohne Behaarung, an der Innenkante mit einigen Borsten auf hohen Malen, hinten mit mehreren langen Kantborsten. Endglieder schwach bogig, auf der inneren Fläche mit dichter, abstehender Behaarung.

Genotypus: *curtistylus* GOETGH. 1921 (cfr. GOETGHEBUER 1940—50, p. 73).

Artenarme Gattung. Die Larven leben terrestrisch oder halbtterrestrisch, bisweilen auch limnisch in sehr seichem Wasser an Seeufern (THIENEMANN und KRÜGER 1939, p. 251; BRUNDIN 1949, p. 726; STRENZKE 1950, p. 233, 353, 370).

Nomenklatorisches. Leider muss hier wieder zu einer nomenklatorischen Frage Stellung genommen werden. Bei der Besprechung von GOETGHEBUER's Bearbeitung der *Orthocladiinae* in „Faune de France“ (1932) konnte EDWARDS (1932 a, p. 141) feststellen, dass GOETGHEBUER EDWARDS' Gruppen E (mit *flexuella* EDW.) und F (mit *curtistylus* GOETGH. und *filiiformis* KIEFF.) der Gattung *Orthocladius* in die neue (Unter-) Gattung *Pseudorthocladius* GOETGH. vereinigt hatte. Hierzu bemerkte EDWARDS (l.c.), dass er zu der Ueberzeugung gelangt war, dass *Spaniotoma bivittata* PHIL. aus Chile sehr nahe verwandt ist mit *curtistylus* und „*Psectrocladius*“ *turfaceus* EDW. (was als eine sehr kühne Vermutung betrachtet werden muss; vgl. oben p. 18). EDWARDS stellte deswegen diese drei Arten zu einer Gattung, für die er den Namen *Spaniotoma* PHIL. reservierte. *Spaniotoma* wurde damit plötzlich von einer Riesengattung in eine ganz kleine Gattung umgewandelt! Wie schon oben hervorgehoben (p. 18), kann ich die Verwendung des Namens *Spaniotoma* überhaupt nicht acceptieren.

Als Gattungstypus der Gattung *Pseudorthocladius* bestimmte EDWARDS (l.c.) *flexuellus* EDW. Während etwa 2 Dezennien ist dies der Aufmerksamkeit der Chironomidenforscher entgangen. GOETGHEBUER (in „LINDNER“) erkannte aber unabhängig von EDWARDS, dass *flexuellus* nichts mit *curtistylus* zu tun hat und stellte die Art zu *Limnophyes*, was an sich fehlerhaft war, denn auch hier liegt keine nähere Verwandtschaft vor. Er änderte gleichzeitig seine ursprüngliche *Pseudorthocladius*-Diagnose und stellte zu dieser Gattung neben *curtistylus* (Gattungstypus) auch *filiiformis* und (den mir unbekanntem) *albi-ventris* GOETGH. In diesem Sinne wurde die Gattung allgemein acceptiert. Die Larven- und Puppendiagnosen (THIENEMANN und KRÜGER 1939, THIENEMANN 1944, STRENZKE 1950) sowie die eingehenden ökologischen Angaben (STRENZKE l.c.) beziehen sich alle auf *Pseudorthocladius* im Sinne von GOETGHEBUER

Ohne die Berechtigung des Namens *Spaniotoma* EDW. 1932 zu diskutieren, stellte nun LAURENCE (1951, p. 164—165) fest, dass „*Hydrobaenus*“ *curtistylus* nebst *filiformis* und *albiventris* eine Verwandtschaftsgruppe bilden, die einen neuen Namen fordert. Er schlug den Namen *Pseudokiefferiella* LAUR. vor. (Etwas ganz anders ist *Pseudokiefferiella* im Sinne ZAVREL's 1941 a). Die Nomenklatur der beiden Gattungen würde demnach die folgende sein:

Pseudokiefferiella LAURENCE 1951 (Genotypus: *curtistylus* GOETGH.)
Spaniotoma (s.str.) EDWARDS 1932 (Genotypus: *bivittata* PHIL.)
Pseudorthocladius GOETGHEBUER 1932, part.
Pseudorthocladius GOETGHEBUER 1943 (Genotypus: *curtistylus*)
Pseudorthocladius THIENEMANN et KRÜGER 1939.
Pseudorthocladius THIENEMANN 1944.
Pseudorthocladius STRENZKE 1950.

Pseudorthocladius EDWARDS 1932 (Genotypus: *flexuellus* EDW.)
Pseudorthocladius GOETGHEBUER 1932, part.

Hiermit wäre aber die Lage ganz verworren. Ich acceptiere deshalb nicht die Bestimmung von EDWARDS 1932 und schliesse mich GOETGHEBUER 1943 (in „LINDNER“) an. Dieselbe Einstellung hat offenbar auch FREEMAN (1953, p. 134) bei seiner Bearbeitung der afrikanischen Chironomiden.

In Skandinavien kommt ausser *curtistylus* und *filiformis* eine dritte, noch unbeschriebene Art vor, die sich von diesen in auffallender Weise durch den Besitz von Makrotrichien an den Flügeln unterscheidet. Bemerkenswert ist auch die Lage von R 2+3 (vgl. die Verhältnisse bei *Eukiefferiella*!).

P. pilosipennis n.sp. ♂. — Flügellänge 2 mm. Thorax ganz schwarz, Abdomen etwas heller. AR. 1,10—1,20. Mesonotum mit kräftigen Dorsomedianborsten. Die Dorsolateralborsten, jederseits etwa 30, stehen in doppelter Reihe. Praealarborsten jederseits etwa 15, von denen etwa 10 eine Gruppe an der Flügelbasis bilden, während die übrigen in einer einfachen, oralwärts gerichteten Reihe stehen. Scutellum mit zahlreichen, zerstreut sitzenden Borsten. Flügel mit Makrotrichien fast über die ganze Oberfläche. R 2+3 mündet etwa in der Mitte des Abstandes zwischen R 1 und R 4+5. Diese endet deutlich etwas distal von Cu 1. Costa darüber hinaus kräftig verlängert. Cu 2 nur schwach geschwungen. fCu nur wenig distal von r-m. An-Ader etwas distal von fCu endigend. Squama mit 10 Borsten. Anallappen der Flügel sehr stumpf abgerundet. Deutliche Pulvillen vorhanden.

Hypopyg (Fig. 102) von dem normalen *Pseudorthocladius*-Typus.

Schweden: Småland, Hochmoor Vinninge bei Gårdsby, 1 ♂ am 4.6.47 gekeschert. Västmanland, 3 ♂♂ am 4.6.46 beim Keschern auf *Sphagnum*-Boden am Moorkolk Hovtjärn. Jämtland, 6 ♂♂ (darunter der Typus) am 12.6.46 am Moorkolk Ö. Vontjärn, ebenfalls beim Keschern auf *Sphagnum*-Boden. — *P. pilosipennis* ist demnach höchstwahrscheinlich eine für echt dystrophe Biotope charakteristische Art.

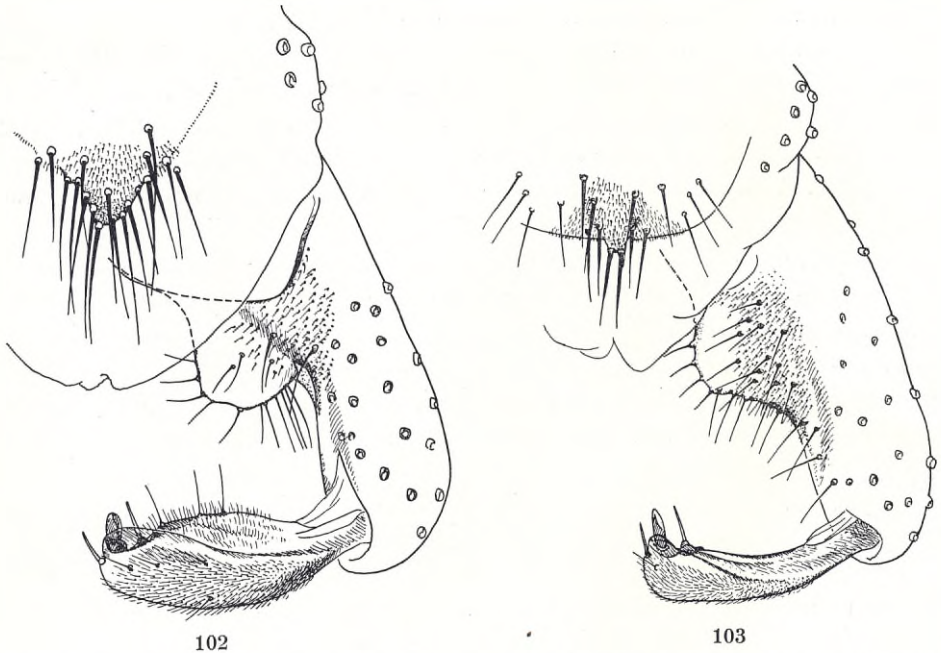


Fig. 102—103. Hypopyg von *Pseudorthocladius pilosipennis* n.sp. (Fig. 102) und *Gymnometricnemus subnudus* (EDW.) (Fig. 103).

38. Genus *Gymnometricnemus* GOETGH.

Augen nackt, dorsalwärts nur schwach verlängert. Vertexborsten in zusammenhängender Reihe bis zur Medianlinie. AR. 0,90—1,30. Letztes Antennenglied mit gerader Apikalborste. Pronotum etwas schwächer entwickelt als normal, seine Loben medianwärts schmaler werdend und den Medianfortsatz des Mesonotums höchstens schwach überragend. Mesonotum nur mit ganz kurzen Dorsomedianborsten, die weit ab vom Pronotum beginnen. Dorsolateralborsten dagegen weit vorn am Mesonotum beginnend. Scutellarborsten in einfacher Querreihe. Flügel mit Makrotrichien, ziemlich grob punktiert, mit reduziertem, stumpfwinkligem Anallappen. Squama beim ♂ ganz nackt, beim ♀ bisweilen mit einigen Randhaaren! Flügelgeäder von ausgeprägtem *Smittia*-Typus. R 4+5 etwa über Cu 1 endigend. Costa darüber hinaus stark verlängert. fCu weit distal r-m. Cu 2 kräftig geschwungen. An-Ader nur wenig distal fCu endigend. Der lange innere Sporn der Hintertibien gerade. Pulvillen fehlen. Abdominaltergite ziemlich weitläufig beborstet.

Hypopyg (Fig. 103—105). Analtergit am Hinterrande median gerade abgestutzt oder ganz kurz zugespitzt und dort mit mehreren kräftigen Borsten in einer konzentrierten Gruppe. Innenlobus der Basalglieder kurz und breit, am Rande mit langen Borsten in kräftigen Malen. Endglieder normal gebaut.

Genotypus: *subnudus* (EDW.).

Kleine Gattung rein terrestrischer Arten.

Die *Gymnometriocnemus*-Arten sind im Imagostadium den *Paraphaenocladus*- und *Pseudorthocladus*-Arten habituell sehr ähnlich, lassen sich aber nach den in der Bestimmungstabelle angegebenen Merkmalen unschwer von ihnen unterscheiden. Es ist aber zu bemerken, dass die ♀♀ von *G. subnudus* mitunter einige Haare an der Squama tragen können (STRENZKE 1950, p. 266, Fussnote).

Eine eingehende Beschreibung der Larven und Puppen der Gattung gaben KRÜGER und THIENEMANN 1941. Sie stellten fest (l.c., p. 195), dass „keinerlei Verwandtschaft mit *Metriocnemus* besteht“, und schrieben weiter, dass die *Gymnometriocnemus*-Larven jenen der Gattung *Bryophaenocladus* am nächsten stehen, während die Puppen keine Unterschiede gegenüber den *Smittia*- und *Bryophaenocladus*-Puppen zeigen. STRENZKE (1950) kommt, ebenfalls auf der Basis der Jugendstadien, zu demselben Ergebnis, findet aber, dass die *Gymnometriocnemus*-Puppen sich auch nicht von den *Pseudosmittia*- und *Parasmittia*-Puppen generisch trennen lassen.¹

Es ist demnach klar, dass die Puppen dieser terrestrischen Orthocладиіnen für die Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse wenig verwendbar sind. Nun hat STRENZKE neuerdings (1952) feststellen können, dass auch die Larven keine klare Abgrenzung zwischen *Bryophaenocladus* und *Gymnometriocnemus* zulassen. Die Larven von *Br. nidorum* EDW. und einer als Imago unbekanntem Art aus Spanien und Österreich setzen die bisher geltenden larvalen Gattungsmerkmale ausser Funktion. Bei einer derartigen Lage „müssen die Jugendstadien dieser beiden Gattungen in Zukunft taxonomisch als einheitlicher Komplex behandelt werden, in dem zwar die meisten bisher bekannten Arten, nicht aber die Gattungen als solche unterschieden werden können“ (STRENZKE l.c., p. 539). Da die beiden Gattungen im Imagostadium deutlich getrennt sind, wäre es aber nach STRENZKE nicht zweckmässig, sie zu vereinigen.

Seine Auffassung, dass *Bryophaenocladus* und *Gymnometriocnemus* einander äusserst nahe stehen, gründet STRENZKE — wie THIENEMANN — in erster Linie auf den übereinstimmenden Bau des Larven-Labrums, was „unmöglich nur durch Konvergenz“ erklärt werden kann (id., l.c., p. 539).

Dass die Flügel bei *Gymnometriocnemus* Makrotrichien besitzen, während diese bei *Bryophaenocladus* fehlen, ist sicher von untergeordneter Bedeutung (vgl. die Verhältnisse bei *Pseudorthocladus*!). Wichtiger ist die Tatsache, dass

¹ Die von STRENZKE (l.c., p. 270, 328, Fig. 47—62) beschriebene Gattung *Parasmittia* kenne ich aus eigener Anschauung nicht. Im Imagostadium scheint sie mit *Smittia* viel gemeinsames zu haben, unterscheidet sich aber von dieser Gattung auffallend durch die mit Makrotrichien ausgerüsteten Flügel. Nach STRENZKE zeigen die Jugendstadien Anklänge sowohl an *Pseudosmittia* wie an *Smittia*. In seinem System der terrestrischen *Orthocладиіnae* stellt STRENZKE *Parasmittia* zusammen mit *Pseudosmittia* und *Camptocladus* in seine IV. Reihe. Nach den ausgezeichneten Beschreibungen aller Metamorphosestadien bei STRENZKE halte ich doch *Parasmittia* als am nächsten mit *Smittia* verwandt.

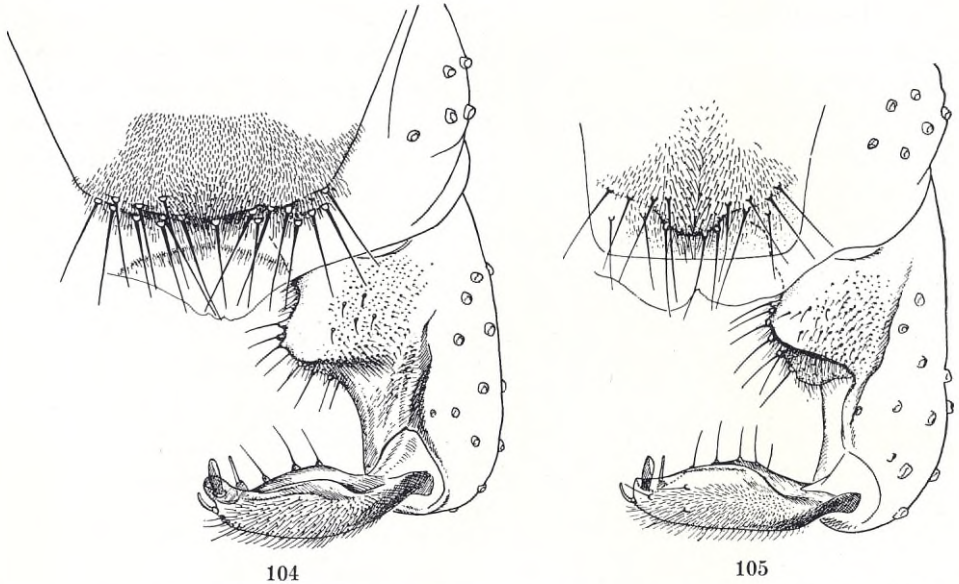


Fig. 104—105. Hypopyg von *Gymnometriocnemus volitans* (GOETGH.) (Fig. 104) und *G. brumalis* (EDW.) (Fig. 105).

das Hypopyg von so verschiedenem Typus ist, dass die Zeugnisse der Larvenmorphologie mir direkt widersprechend erscheinen! *Gymnometriocnemus* unterscheidet sich weiter durch den Besitz einer geraden Apikalborste am letzten Antennenglied, durch schwächer entwickeltes Pronotum, durch schwächere Punktierung der Flügel und durch schwächere Dorsomedianborsten am Mesonotum. Dagegen stimmt der komplizierte Bau des Hypopygs auch in Einzelheiten mit *Pseudorthocladius* überein. Meinerseits kann ich dies nicht als durch Konvergenz entstanden auffassen (vgl. Fig. 102—105!). Dies wäre doch notwendig, wenn die Auffassung von THIENEMANN-STRENZKE die richtige ist.

Die tatsächlich existierenden *Gymnometriocnemus*-Arten sind aber sicher nur teilweise bekannt. Vielleicht kann Imago- und Larvenmaterial von neuen Arten in diesem intrikaten Fall späterhin völlige Klarheit bringen. Denn natürlich liegen auch hier keine wahren Inkongruenzen vor.

EDWARDS (1929) kennt von den Britischen Inseln 3 *Gymnometriocnemus*-Arten, von denen aber eine, *brevitarsis* EDW., so starke Sonderzüge zeigt, dass es fraglich erscheint, ob sie mit den beiden anderen Arten, *subnudus* EDW. und *brumalis* EDW., näher verwandt ist. Diese wären andererseits nach KRÜGER und THIENEMANN (l.c., p. 186) eventuell nicht artverschieden. Tatsächlich sind die ungemein langen Diagnosen von *subnudus* und *brumalis* bei EDWARDS nicht sehr klar, und die Hypopygabbildungen sind in diesem Fall allzu schematisch. Eine Revision meines schwedischen *Gymnometriocnemus*-Mate-

rials hat ergeben, dass *subnudus* und *brumalis* gut getrennte Arten sind, sowie dass es in dieser Gruppe noch eine dritte Art gibt, nämlich der von GOETGHEBUER (1940, p. 59, Fig. 6) aus Schwedisch-Lappland beschriebene „*Metriocnemus*“ *volitans*, der in diesen nördlichen Gegenden die häufigste *Gymnometriocnemus*-Art zu sein scheint.

Bestimmungstabelle der nordeuropäischen *Gymnometriocnemus*-Arten (♂♂)

- 1 (4) R 2+3 mündet deutlich proximal der Mitte des Abstandes zwischen R 1 und R 4+5.
- 2 (3) Endglieder des Hypopygs auffallend schlank, distalwärts etwas erweitert, dorsodistal am Griffel nur mit einem schwachen Fortsatz, proximal des Griffels an der ventralen Innerkante ausser der proximalen „Griffelborste“ ohne weitere Borsten, sehr fein und kurz behaart. Analsegment hinten schwach gerundet abgestutzt und dort nicht stärker chitinisiert, in der Mitte mit Andeutung einer kleinen Analspitze; Hinterrandgebiet mit 16—18 zerstreut sitzenden Borsten (Fig. 103). *G. subnudus* (EDW.)
- 3 (2) Endglieder des Hypopygs kräftig gebaut, in der Mitte erweitert und dadurch ausgeprägt spulenförmig, dorsodistal am Griffel mit einem grossen Fortsatz, proximal des Griffels an der ventralen Innenkante ausser der proximalen Griffelborste mit mehreren kräftigen Borsten, kräftig und lang behaart. Analsegment hinten breit und fast gerade abgestutzt, am Hinterrande stärker chitinisiert, ohne Andeutung einer Analspitze; die 16—18 Borsten auf dem Hinterrand selbst konzentriert (Fig. 104). *G. volitans* (GOETGH.)
- 4 (1) R 2+3 mündet in der Mitte des Abstandes zwischen R 1 und R 4+5. Analtergit etwa wie bei *subnudus*, Endglieder des Hypopygs etwa wie bei *volitans*, jedoch dorsodistal am Griffel ohne Fortsatz, an der äusseren Kante weniger gebogen und dorsal etwas feiner behaart (Fig. 105). *G. brumalis* (EDW.)

G. subnudus (EDW.). — Schweden. Västmanland: 10 ♂♂ am 4.6.46 auf Moorboden am Kolk Hovtjärn bei Färna. Jämtland: 1 ♂ 14.6.46 am Ufer des Kallsjön; 1 ♂ 1.7.46 am Ufer des Stora Blåsjön (leg. A. MÄÄR). — Bisher aus Schwed.-Lappland, Island, England, Holstein und Niederösterreich bekannt (KRÜGER und THIENEMANN 1941, p. 194; STRENZKE 1950, p. 266).

Nach STRENZKE (l.c.) meiden die Larven niederes pH und werden von ihm als Leitformen der humusreichen tiefen Bodenschichten von Wiesen und Laubwäldern bezeichnet. Dies stimmt mit dem oben erwähnten mittelschwedischen Fund auf Moorboden weniger gut überein und kann bedeuten, dass *subnudus* im Sinne von STRENZKE mit dem echten *subnudus* nicht identisch ist.

G. brumalis (EDW.). — Schweden, Schonen: 1 ♂ 30.4.46 am Ufer des Östra Ringsjön bei Bosjökloster. — Bisher nur aus England sicher bekannt. Die von mir (BRUNDIN 1947, p. 13) aus Schweden veröffentlichten Funde beziehen sich alle auf die folgende Art.

G. volitans (GOETGH.). — Eine verkannte, bisher nur aus dem Torne-träskgebiet in Schwed.-Lappland bekannte Art (THIENEMANN 1941, p. 172). Ein reiches Material liegt mir aus Småland (Aneboda-Våxjö-Gebiet, Store Mosse), Dalarna (Grangårde), Jämtland (vom Kallsjö-Gebiet bis Leipikvatt-net) und dem Torneträskgebiet vor. In Lappland auch in der unteren arktischen Region häufig vorkommend. In Süd- und Mittelschweden habe ich die Art mehrmals in Hochmoorbiotopen gesammelt.

39. Genus *Heleniella* GOWIN.

Augen dicht behaart, dorsalwärts nicht verlängert. Stirn median mässig vorgezogen. Vertexborsten eine dichte Reihe bildend, die sich ununterbrochen bis zur Medianlinie des Kopfes erstreckt. Letztes Antennenglied des ♂ nicht keulenförmig verdickt, ganz distal mit etwa 10 feinen Haaren, ohne gerade Apikalborste. AR. niedriger als 1. Pronotum kräftig entwickelt, überall dicht beborstet, seine Loben median etwas klaffend. Mesonotum ohne Medianhöcker, mit auffallend reicher Beborstung (Fig. 106). Von Dorsolateralborsten gibt es jederseits etwa 40—60, die dicht am Pronotum beginnen und dort 3—4-reihig angeordnet sind um weiter analwärts in eine doppelte oder einfache Reihe überzugehen. Die etwa 30—40 Praealarborsten reichen oralwärts bis zur Mesostigma. Dorsomediane Borsten scheinen zu fehlen. Eine grosse Borstenansammlung findet sich ausserdem jederseits am Mesosternum. Hierzu kommen noch zwei kleinere Gruppen jederseits an den Mesopleuren. Die meisten mesonotalen Borsten sitzen in hellen Malen. Scutellum mit zahlreichen, zerstreut sitzenden Borsten. Flügel ohne Makrotrichien, sehr fein punktiert. Anallappen stumpf abgerundet. Squama ganz nackt. Flügelgeäder vom *Smittia*-Typus. R 4+5 über dem Ende von Cu 1 endigend. Costa darüber hinaus mässig verlängert. R 2+3 etwa in der Mitte des Abstandes zwischen R 1 und R 4+5 mündend. fCu nur wenig distal von r-m. Cu 2 deutlich geschwungen. An-Ader distal von fCu endigend. Der grössere Sporn der Hintertibien schlank, gerade. Pulvillen fehlen. Die ziemlich spärlichen Abdominalborsten bilden auf jedem Tergit ein unregelmässiges Querband.

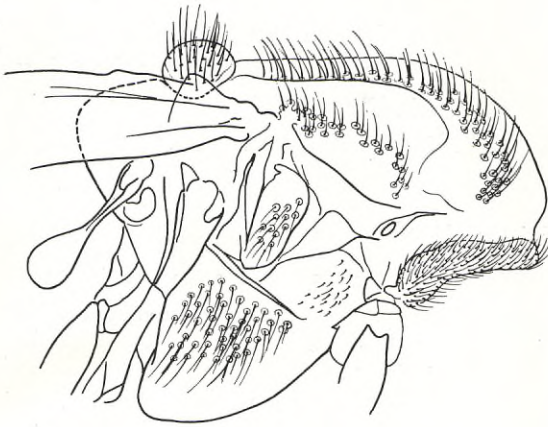
Hypopyg (Fig. 107). Analspitze sehr klein, hyalin. Analtergit am Hinterrande jederseits der Analspitze mit zahlreichen kurzen Borsten. Endglieder mit sehr grossem, tief eingesenktem Griffel.

Genotypus: *ornaticollis* EDW. (1929, p. 359, Fig. 7 g) (*thienemanni* GOWIN 1943, p. 117, Fig. 5—10, n o v. s y n.).

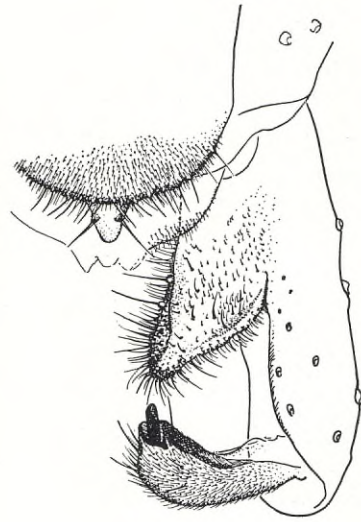
Monotypische Gattung. Die Larven sind rheophil.

Heleniella ornicollis wurde von EDWARDS (l.c.) auf der Basis gewisser Uebereinstimmungen im Flügelbau zu *Smittia* gestellt, wo sie zusammen mit (*Epoicocladius*) *ephemerae* KIEFF. und (*Parakiefferiella*) *bathophila* KIEFF. (*cheethami* EDW.) eine besondere Gruppe bildete.

GOWIN (l.c.), der übersah, dass *ornaticollis* von EDWARDS beschrieben wor-



106



107

Fig. 106—107. *Heleniella ornaticollis* (Edw.). Chaetotaxie des Thorax (Seitenansicht) (Fig. 106); Hypopyg (Fig. 107).

den war, stellte für die Art die neue Gattung *Heleniella* auf der Basis der Larven- und Puppenmerkmale auf. Er hob hervor, dass die Puppe vom *Metriocnemus*-Typus ist und dass die Larve mehrere mit *Parametriocnemus* gemeinsame Züge hat. Ueber die Imago schrieb GOWIN (l.c.): „Wäre nur die Imago . . . bekannt, würde sich die Errichtung einer neuen Gattung erübrigen.“ — Er betrachtete sie als eine typische *Smittia*. Diese Ansicht ist aber nicht haltbar. Mit Rücksicht auf ihre Morphologie gehört die *Heleniella*-Imago tatsächlich zu den bemerkenswertesten der bisher bekannten Orthoclaidiinen. *Heleniella* ist die einzige Art der Unterfamilie, die ein überall beborstetes Pronotum hat, und ein Gegenstück zu den Borstengruppen am Mesosternum und an den Mesopleuren findet sich im übrigen nur bei den *Protanypini* und bei der Gattung *Hydrobaenus* der Tribus *Orthoclaidiini*. Das Aufstellen der Gattung *Heleniella* ist demnach auch mit Rücksicht auf die imaginalen Merkmale sehr gut begründet.

An *Smittia* erinnern bei der *Heleniella*-Imago die behaarten Augen und der Flügelbau. Merkmale wie die Chaetotaxie des Pronotums und des Mesonotums, das Fehlen einer Apikalborste am letzten Antennenglied sowie der Bau des Hypopygs zeigen aber, dass eine nahe Verwandtschaft mit *Smittia* nicht vorhanden ist. Der sehr charakteristische Bau der Puppe erinnert stark an *Krenosmittia*; jedoch glaube ich, dass dies wenigstens bis zu einem gewissen Grade auf Konvergenz zurückzuführen ist. Ich komme zu dem Ergebnis, dass *Heleniella* *Metriocnemus*-*Parametriocnemus* näher steht als *Parakiefferiella*-*Krenosmittia*.

Heleniella ornaticollis war bisher nur von den Britischen Inseln (3 Fundorten, EDWARDS l.c.) und Nieder-Österreich: LUNZ (GOWIN l.c., THIENEMANN 1949, p. 119) bekannt. Die Art ist nun auch in Südschweden nachgewiesen worden. Sie schlüpfte am 9.6.55 im Juleboda-Fluss und Värke-Fluss in Schonen; zahlreiche Imagines, Puppen und Häute wurden erbeutet.

40. Genus *Smittia* (HOLMGR.) s.meo.

(*Smittia s.str.* EDW., GOETGH., *Phaenocladus* KIEFF., *Euphaenocladus* THIEN.)

Augen behaart oder nackt, dorsalwärts nicht oder nur mässig verlängert. Letztes Antennenglied immer mit kräftiger, gerader Apikalborste. AR. meistens höher als 1. Vertexborsten oft an Zahl reduziert. Pronotum mässig bis ziemlich schwach entwickelt, seine Loben medianwärts verschmälert und vom Mesonotalfortsatz mehr oder weniger verdeckt, vorn bisweilen weit klaffend. Mesonotum ohne Medianhöcker. Dorsomedianborsten sehr schwach oder fehlend, wenn vorhanden weit vorn am Pronotum beginnend. Dorsolateralborsten jederseits immer in einfacher Reihe. Nur wenige, höchstens 3—4 Praealarborsten vorhanden. Flügel (Fig. 8) ohne Makrotrichien, sehr fein punktiert, mit stumpfwinkligem oder fast ganz reduziertem, selten rechtwinklig abgesetztem Anallappen. Squama immer nackt. R 4+5 mehr oder weniger verkürzt und meistens proximal von Cu 1 endigend. Costa darüber hinaus gewöhnlich kräftig verlängert. R 2+3 von R 4+5 immer deutlich trennt. fCu weit distal von r-m. Cu 2 sehr stark geschwungen. An-Ader distal oft nach unten leicht gebogen, meistens distal von fCu endigend. Der äussere Sporn der Hintertibien sehr kurz. Pulvillen nicht vorhanden. Tibien und Tarsen der Hinterbeine oft auffallend lang beborstet.

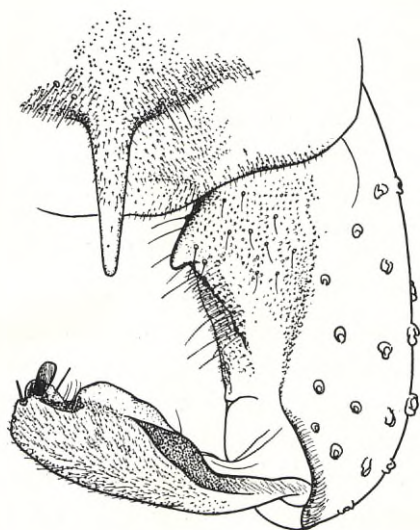
Hypopyg (Fig. 108). Analspitze lang und schlank, ohne Borsten. Endglieder dorsodistal vor dem Griffel meistens zahnförmig ausgezogen.

Hierher kleine, schwarze Arten mit einer Flügellänge von höchstens 2,5 mm.

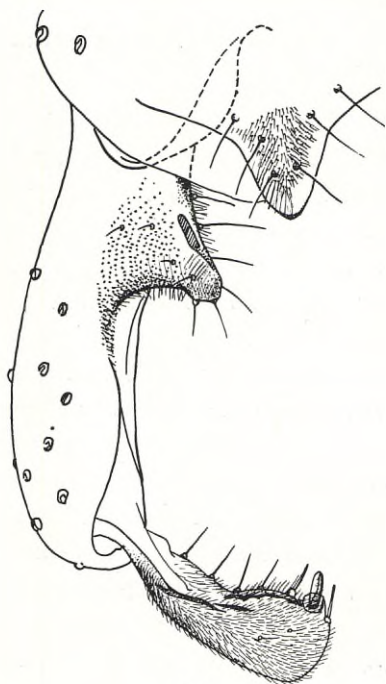
Genotypus: *brevipennis* HOLMGR.

Artenreiche, weltweit verbreitete Gattung. Alle Arten terrestrisch.

Wie die Larven-Puppensystematiker klar nachgewiesen haben, bilden die von EDWARDS (1929) unter *Smittia* zusammengeführten Arten eine heterogene Gattung. Innerhalb *Smittia* unterschied EDWARDS u.a. die Gruppe B (*Smittia s.str.* im Sinne von EDWARDS). Diese scheint ganz der Larven-Puppengattung *Euphaenocladus* THIEN. (1934 b) zu entsprechen. Die meisten Larven- und Puppenbeschreibungen sind von STRENZKE (1950) geliefert worden.



108



109

Fig. 108—109. Hypopyg von *Smittia aterrima* (MEIG.) EDW. (Fig. 108) und *Parakiefferiella* (s.str.) *scandia* n.sp. (Fig. 109).

41. Genus *Epoicocladius* ZAVŘEL.

Diese Gattung stimmt in den meisten Merkmalen mit *Parakiefferiella* überein. Vorläufig kann nur die verschiedene Lage der Ader R 2+3 als Unterscheidungsmerkmal angeführt werden. Diese mündet bei *Epoicocladius* in oder vor der Mitte des Abstandes zwischen R 1 und R 4+5.

Hypopyg (vgl. EDWARDS 1929, Fig. 7 f). Analspitze breit und kurz, basal jederseits mit 2 Borsten. Innenlobus der Basalglieder etwa rechteckig abgesetzt, mit einer kleinen, nach hinten gerichteten fingerförmigen Verlängerung. Endglieder gerade, distalwärts schwach erweitert.

Genotypus: *ephemerae* KIEFF.

Sehr artenarme holarktische Gattung. Die Larven leben, wie zuerst von SULČ und ZAVŘEL (1924) nachgewiesen, epökisch auf Ephemeridenlarven.

Die Gattung, die auch im Norden durch die Art *ephemerae* vertreten ist (BRUNDIN 1949, p. 700), kenne ich im Imagostadium nicht. Da die bisher vorliegenden Beschreibungen unvollständig sind, kann ich vorläufig nicht entscheiden, ob es berechtigt ist, *Parakiefferiella* als getrennte Gattung beizubehalten. Jedenfalls stehen die beiden Gattungen einander sehr nahe.

42. Genus **Parakiefferiella** (THIEN.) n.comb.

Augen nackt, dorsalwärts nicht verlängert. Stirnfortsatz normal entwickelt. Vertexborsten nur hinter den Augen vorhanden. Das letzte Antennenglied keulenförmig verdickt, distal mit einer Ansammlung verhältnismässig kräftiger Haare, aber ohne gerade Apikalborste. AR. stark wechselnd: 0,30—0,95. Pronotum normal entwickelt oder mehr oder weniger reduziert, seine Loben median bisweilen durch eine breite Lücke getrennt, mit sehr schwachen Lateralborsten. Mesonotum meistens mit deutlichem Medianhöcker, jederseits mit 6—8 Dorsolateralborsten in einfacher Reihe und 3 Praealarborsten. Dorsomedianborsten fehlen. Scutellum mit 2—6 Borsten in einfacher Querreihe. Abdomen sehr spärlich beborstet; entweder sitzen die Borsten zerstreut, oder sie bilden auf der Mitte der respektiven Tergite eine Querreihe. Flügel ohne Makrotrichien, sehr fein punktiert. Anallappen stumpfwinklig oder kaum angedeutet. Squama ganz nackt. Flügelgeäder vom *Smittia*-Typus. R 4+5 proximal von Cu 1 endigend. Costa darüber hinaus stark verlängert. R 2+3 nahe an R 4+5 und mit ihr parallel verlaufend, oder mit dieser verschmolzen. Cu 2 geschwungen. An-Ader meistens distal von fCu endigend. Sporne der Hintertibien normal. Pulvillen nicht vorhanden.

Hypopyg (Fig. 109—113). Analspitze breit und kurz, mit nackten Randpartien, jederseits mit 2—3 Borsten. Innenlobus der Basalglieder gross, seine Spitze bisweilen fingerförmig verlängert. Endglieder distalwärts kräftig erweitert, mehr oder weniger gebogen, innen mehr oder weniger ausgerandet.

Genotypus: *coronata* (EDW.).

Mässig artenreiche Gattung. Alle Arten limnisch.

Für diese Gattung gab es bisher nur Diagnosen der Larven und Puppen (THIENEMANN 1936, p. 195—196, 1944). THIENEMANN stellte hier die beiden Arten *coronata* und *bathophila* KIEFF. zusammen, was in starkem Widerspruch zu den Resultaten der Imaginalsystematiker stand. Denn während *coronata* von EDWARDS als eine *Eukiefferiella* betrachtete wurde, stand *bathophila* (da mit *cheethami* EDW. synonym, vgl. BRUNDIN 1949, p. 715) zusammen mit *ephemerae* und *ornaticollis* EDW. in der Gruppe A (*Epoicocladius*) seiner Gattung *Smittia*. EDWARDS wurde hier durch die Lage der Ader R 2+3 irregeführt, denn diese ist bei *coronata* ganz wie bei gewissen *Eukiefferiella* mit R 4+5 verschmolzen. Dazu trug wohl auch die erstaunenswerte Tatsache bei, dass Cu 2 auch bei *coronata* praktisch genommen gerade ist. Tatsächlich verweisen aber das Vorhandensein eines Mesonotalhöckers und der Bau des Hypopygs *coronata* ohne weiteres in die *Parakiefferiella*-Verwandtschaft! Das Verhalten der Ader R 2+3 bei *coronata* ist schon bei *bathophila* angebahnt, bei der sie nahe an R 4+5 und mit dieser parallel verläuft.

Die später beschriebene *nigra* BRUND. (1949) schliesst sich eng an *batho-*

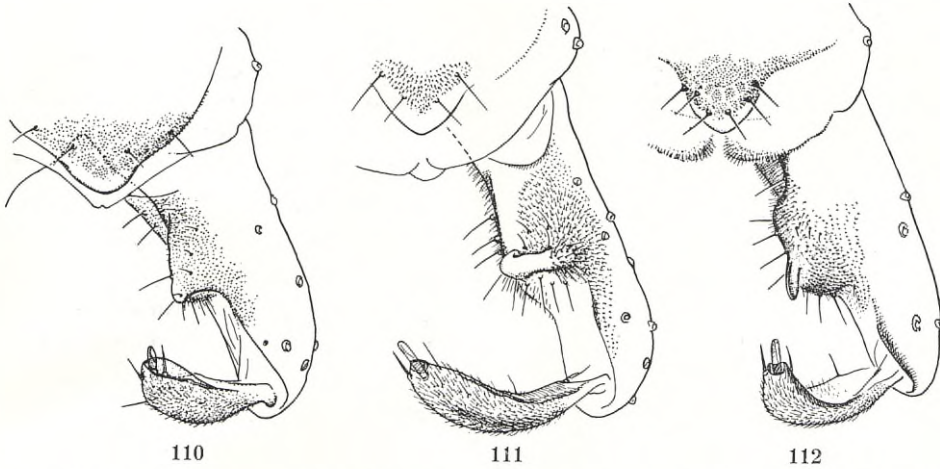


Fig. 110—112. Hypopyg von *Parakiefferiella* (*s.str.*) *coronata* (EDW.) (Fig. 110), *P.* (*s.str.*) *gracillima* (KIEFF.) (Fig. 111) und *P.* (*Rheosmittia*) *spinicornis* n. subg., n.sp. (Fig. 112).

phila. Sie ist mit der nur als Puppe bekannten „*Parakiefferiella* sp.a“ THIEN. aus dem Schachensee in Oberbayern und aus dem Torneträskgebiet in Schwedisch-Lappland (THIENEMANN 1936, p. 196—197; 1941, p. 183—184) identisch.

Nicht geringe Schwierigkeiten für eine Unterbringung bei *Parakiefferiella* bieten dagegen zwei von mir neuerdings in skandinavischen Fließgewässern angetroffene neue Arten, die hier unter den Namen *spinicornis* und *languida* beschrieben werden. In sehr bemerkenswerter Weise finden wir nämlich bei ihnen Merkmale kombiniert, die sowohl an *Parakiefferiella* und *Epoicocladus ephemerae* wie an *Krenosmittia* erinnern.

Wenn *spinicornis* für sich genommen wird, so scheint sie absolut eine neue Gattung zu vertreten! R 2+3 ist wie bei *Parak. coronata* und *Krenosmittia* mit R 4+5 verschmolzen, das Pronotum ist noch viel stärker als bei *coronata* reduziert, das Mesonotum ist buckelig vorgezogen und mit deutlichem Medianhöcker versehen (Fig. 130) (bei *Krenosmittia* fehlt ein Medianhöcker), die Analspitze ist ganz wie bei *Parakiefferiella*, ebenso der Bau der Endglieder des Hypopygs, während der Innenlobus der Basalglieder denselben charakteristischen Bau wie bei *Epoic. ephemerae* zeigt (Fig. 112). Und so die Puppe! Die Bewaffnung der Abdominaltergite ist im Prinzip wie bei *Parakiefferiella* angeordnet, jedoch viel stärker entwickelt. In der Gruppe einzig dastehend ist aber das Fehlen der Thorakalhörner und der terminalen Borsten des Analsegmentes, was zweifellos mit der Anpassung an das Leben in fließendem Wasser zusammenhängt. (Die bisher bekannten *Parakiefferiella*-Arten leben überwiegend in stehenden Gewässern). Ein Merkmal, das unter den Orthoclaadini-Puppen einzig dastehend sein dürfte, ist das Vorhandensein

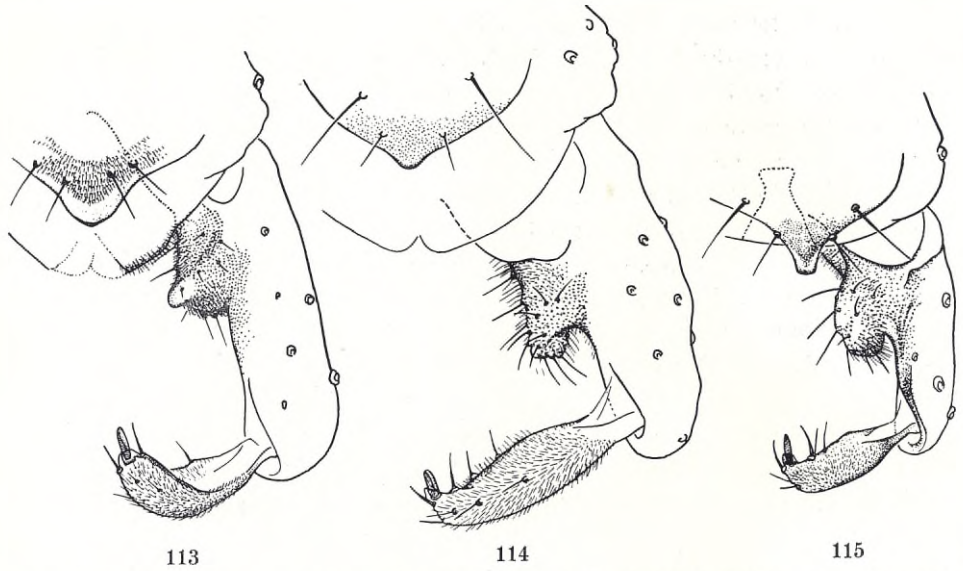


Fig. 113—115. Hypopyg von *Parakiefferiella* (*Rheosmittia*) *languida* n.subg., n.sp. (Fig. 113). *Krenosmittia camptophleps* (EDW.) (Fig. 114) und *K. borealpina* GOETGH. (Fig. 115).

der abgeplatteten und distal in feine Spitzen aufgespaltenen Borsten am Analrande gewisser Abdominaltergite (vgl. Fig. 118).

Die Puppe von *languida* n.sp. zeigt alle charakteristischen *spinicornis*-Merkmale. Die Imago weicht aber durch das Fehlen eines Mesonotalhöckers sowie durch viel weniger reduziertes Pronotum recht stark ab und kommt dadurch den *Krenosmittia*-Arten nahe. Das *languida*-Hypopyg (Fig. 113) ist aber vom *Parakiefferiella*-Typus, auch der Bau des Innenlobus der Basalglieder. Jedoch kann man sich unschwer vorstellen, dass der Innenlobus am Hypopyg von *spinicornis* und *Epoicocladius ephemerae* eine Weiterentwicklung jenes bei *languida* ist!

Unter Berücksichtigung der vorliegenden Tatsachen scheint es gegenwärtig am zweckmässigsten zu sein, *spinicornis* und *languida* in eine Untergattung der Gattung *Parakiefferiella* zu vereinigen. Sie wird *Rheosmittia* benannt.

Ein Verbindungsglied zwischen *Parakiefferiella* s.str. und *Rheosmittia* bildet die Art *coronata*. Wahrscheinlich ist auch die aus Schwedisch-Lappland beschriebene *gynocera* EDW. (1937, p. 145), die ich nicht kenne, eine *Rheosmittia*. Sie ist durch die beim ♂ nur 6-gliedrigen Antennen ausgezeichnet.

Im Norden gibt es aber wenigstens noch eine *Parakiefferiella*, und zwar die unten beschriebene *scandica* n.sp., von der 1 ♂ im Hochgebirgsfluss Leirungsaee in Jotunheimen, Norwegen, zusammen mit *languida* gefunden wurde. Die Art schliesst sich als Imago eng an *bathophila* und *nigra*. Bei derselben Gelegenheit wurden zahlreiche Puppenhäute einer *Parakiefferiella*-

Art erhalten, die nach einem mir vorliegenden Präparat mit „*sp. c*“ THIEN. aus dem Torneträskgebiet in Schwedisch-Lappland (THIENEMANN 1941, p. 184) identisch ist. Ob diese Häute zu *scandica* gehören, ist aber vorläufig ungewiss. Sie sind aber in diesem Zusammenhang von speziellem Interesse, und zwar deswegen, weil die Abdominaltergite mit analen Querwülsten ausgerüstet sind, was an die Verhältnisse bei *Krenosmittia* erinnert (vgl. Fig. 116). Es ist doch eine bemerkenswerte Tatsache, dass „*sp. c*“ wie die *Rheosmittia*-Arten keine Thorakalhörner besitzt.

Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der *Parakiefferiella*-Gruppe sind also kompliziert und schwierig zu überblicken. Die vorgelegten neuen Befunde zeigen jedoch meines Erachtens klar, dass wir es hier mit einer natürlichen Verwandtschaftsgruppe zu tun haben, einer Gruppe, in die die bisher als isoliert stehend betrachtete Gattung *Krenosmittia* sich ohne Schwierigkeiten einfügen lässt.

Die *Parakiefferiella*-Gruppe (Reihe VI) ist durch folgende Merkmale gekennzeichnet:

Imago. Augen gerundet, nackt. Letztes Antennenglied keulenförmig verdickt, distal mit zahlreichen, verhältnismässig langen Haaren, ohne Apikalborste. AR. niedriger als 1. Mesonotalhöcker oft vorhanden. Dorsomedianborsten nicht vorhanden. Flügel ohne Makrotrichien, sehr fein punktiert. Anallappen reduziert, Squama nackt. Flügelgeäder vom *Smittia*-Typus. Costa distal von R 4+5 stark verlängert. Diese Ader kurz und proximal von Cu 1 endigend. Abdominaltergite sehr spärlich beborstet. Pulvillen fehlen. Analspitze des Hypopygs sehr kurz und breit, im Randgebiet mit breiter, haarfreier Zone, basal jederseits mit 2—3 Borsten.

Puppe. Analsegment in zwei mehr oder weniger lange Hörner ausgezogen, die oft mit kleinen Dörnchen bewaffnet sind. Analborsten vorhanden oder fehlend. Wenigstens Abdominalsegmente III—VII mit kleineren oder grösseren Dörnchen, die meistens auf jedem Tergit ein mittleres und ein anales Querband bilden. Die analen Dörnchen immer am stärksten entwickelt. Bisweilen bilden sie eine einfache Querreihe kräftiger Dorne, die auf Wülsten sitzen, wobei die Tergite im übrigen spitzfrei sind. Thorakalhörner vorhanden oder fehlend.

Bestimmungstabelle der ♂♂ der europäischen *Parakiefferiella*-Arten.

- 1 (10) Mesonotum nicht buckelig vorgezogen. Mesonotalhöcker (Fig. 130, Mh) immer vorhanden. Flügellänge 1,2—2,5 mm.
Subg. *Parakiefferiella* s.str.
- 2 (9) Cu geschwungen. Pronotum normal entwickelt, seine Loben median in Kontakt. R 2+3 von R 4+5 getrennt.
- 3 (8) AR. 0,60—0,95. Innenlobus der Basalglieder des Hypopygs wie gewöhnlich eckig vorstehend.
- 4 (7) Cu 2 sehr stark geschwungen. Am Hypopyg ist der Innenlobus der Basal-

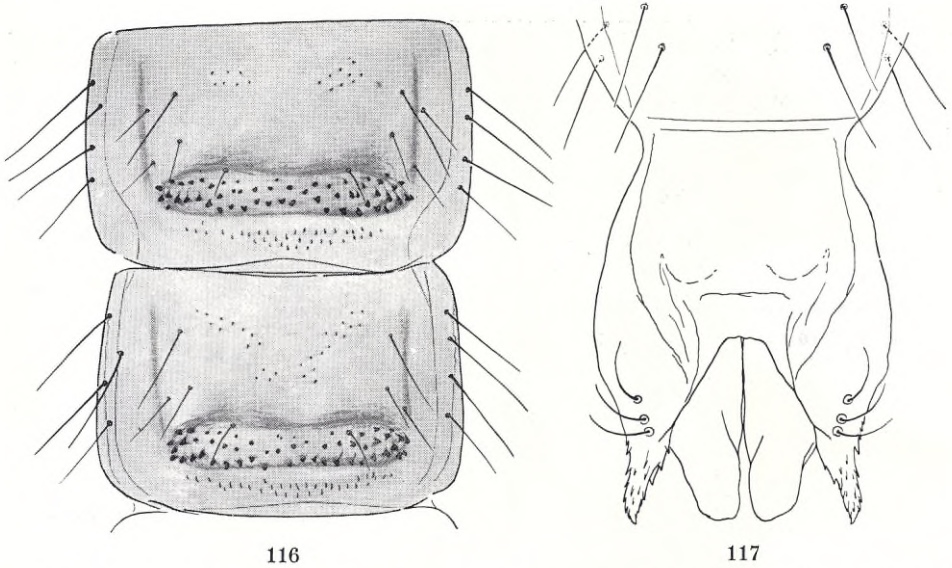


Fig. 116—117. *Parakiefferiella* (s.str.) sp.c THIEN. Puppenexuvie. Abdominaltergit III und IV (Fig. 116), Analsegment (Fig. 117).

glieder distalwärts kräftig verschmälert und am Ende schmal abgerundet. Grössere Arten, Flügellänge 1,6—2,5 mm.

- 5 (6) AR. 0,90—0,95. Körper ganz dunkel. Die distalen Haare des letzten Antennengliedes ziemlich kurz und fein. Hypopyg (vgl. BRUNDIN 1949, Fig. 196): an der hinteren Kante des Innenlobus der Basalglieder finden sich basal drei Borsten
P. nigra BRUND.
- 6 (5) AR. etwa 0,70. Färbung heller, die Mesonotalbänder getrennt. Die distalen Haare des letzten Antennengliedes wie gewöhnlich lang und kräftig. Die drei basalen Borsten am Innenlobus des Hypopygs fehlen (Fig. 109).
P. scandica n.sp.
- 7 (4) Cu 2 nur mässig geschwungen. Am Hypopyg ist der Innenlobus der Basalglieder breit abgerundet. AR. etwa 0,60. Kleine Art, Flügellänge 1,3 mm. Färbung verhältnismässig hell, die Mesonotalbänder getrennt.
P. bathophila KIEFF. (*cheethami* EDW.)
- 8 (3) AR. nur etwa 0,30. Innenlobus der Basalglieder des Hypopygs einen Querkwulst bildend (Fig. 111). Hell gefärbte Art mit getrennten Mesonotalbändern. Flügellänge 1,2 mm. — Von dieser Art habe ich Imagines von der Wasserkuppe (Rhöngebiet, leg. FITTKAU) gesehen. *P. gracillima* (KIEFF.)
- 9 (2) Cu 2 gerade. Pronotum reduziert, seine Loben median getrennt. R 2+3 mit R 4+5 verschmolzen. AR. nur etwa 0,40. Die distalen Haare des letzten Antennengliedes sind auf die äusserste Spitze beschränkt, wo sie eine Rosette bilden. Hypopyg: Fig. 110.
P. coronata (EDW.)
- 10 (1) Mesonotum buckelig vorgezogen (Fig. 130). R 2+3 mit R 4+5 verschmolzen. Flügellänge nur etwa 1,0 mm.
Subg. *Rheosmittia* n.subg.
- 11 (12) Mesonotalhöcker vorhanden (Fig. 130). Pronotum stark reduziert, seine Loben median breit getrennt. AR. etwa 0,50. Dunkle Art. Hypopyg: Fig. 112.
P. spnicornis n.sp.

- 12 (11) Mesonotalhöcker nicht vorhanden. Pronotum weniger reduziert, seine Loben median nicht getrennt. AR. nur etwa 0.30. Hell gefärbte Art mit getrennten Mesonotalbändern. Hypopyg: Fig. 113. *P. languida n.sp.*

Bestimmungstabelle der Puppen der *Parakiefferiella*-Gruppe.

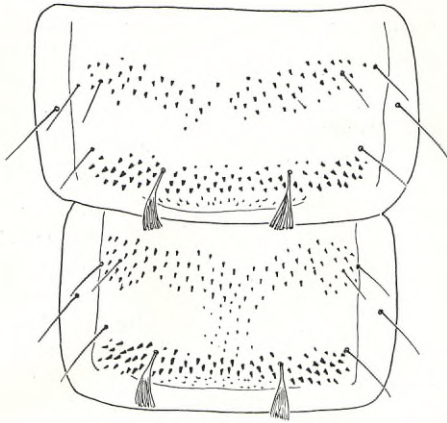
- 1 (16) Thorakalhörner, wenn vorhanden, sehr klein, einer ei- oder birnförmigen Blase ähnlich. Bewaffnung der Abdominaltergite aus mehr oder weniger schwachen Dörnchen zusammengesetzt, die in einem mittleren und einem analen Querstreifen angeordnet sind.
- 2 (3) Lateralränder der Abdominalsegmente dicht behaart.
Genus *Epoicocladius* ZAVREL
- 3 (2) Lateralränder der Abdominalsegmente ohne Haarsaum.
Genus *Parakiefferiella* THIEN.
- 4 (13) Auf der Basis der beiden Fortsätze des Analsegmentes je 3 Analborsten. Chagrinstreifen der Abdominaltergite schwach, IX immer ohne Dörnchen. Alle Sternite ohne Dörnchen. Die anal sitzenden Borsten der Abdominaltergite normal entwickelt.
Subg. *Parakiefferiella s.str.*
- 5 (12) Sehr kleine, blasenförmige Thorakalhörner vorhanden.
- 6 (7) Analsegment in zwei lange Fortsätze ausgezogen, die Analborsten überragen diese Fortsätze kaum. *P. gracillima* (KIEFF.)
- 7 (6) Analsegment in zwei kürzere Fortsätze ausgezogen, die Analborsten überragen die Fortsätze um wenigstens die Hälfte ihrer Länge.
- 8 (9) Vom Mittelstreifen der vorderen Abdominaltergite bleibt auf VI eine mediane Dörnchengruppe zurück. Auf Tergit VII gibt es überhaupt nur eine anal-mediane Dörnchengruppe. Thorakalhörn ganz ohne Dörnchen.
P. coronata (EDW.)
- 9 (8) Auf Abdominaltergit VI ist der Mittelstreifen ganz reduziert, während vom Analstreifen, wie bei *coronata*, zwei laterale Dörnchengruppen erhalten bleiben. Thorakalhörner distal mit sehr kleinen Dörnchen. VII ganz dörnchenfrei.
- 10 (11) Thorakalhörner in der distalen Hälfte mit kleinen Dörnchen in fast regelmässigen Ringen. *P. bathophila* (KIEFF.)
- 11 (10) Thorakalhörner nur am distalen Rande mit einigen feinen Dörnchen.
P. nigra BRUND.
- 12 (5) Thorakalhörner fehlen. Abdominaltergite II—VII mit analen Querwülsten, die kräftige, in etwa 3 unregelmässigen Reihen angeordnete Dörnchen tragen (Fig. 116). Lateralborsten der Abdominalsegmente lang und kräftig. Analsegment in zwei lange Fortsätze ausgezogen, die dorsalwärts hornartig gebogen sind und zahlreiche Dörnchen tragen. Die Analborsten überragen die beiden „Hörner“ nicht (Fig. 117). *P. sp. c* THIEN. (?*scandica n.sp.*)
- 13 (4) Keine Analborsten vorhanden. Auch Thorakalhörner fehlend. Dörnchen der Abdominaltergite verhältnismässig stark entwickelt, auch auf IX (Analsegment) vorhanden, der mittlere Querstreifen der mittleren Tergite mehr oder weniger deutlich mit dem analen Querstreifen durch mediane Dörnchen verbunden. Sternite des V. und VI. Abdominalsegmentes mit analen Querstreifen feiner Dörnchen. Die beiden analen Borsten wenigstens der Tergite III und IV abgeplattet und distal in feine Spitzen aufgespalten. Die beiden Fortsätze des Analsegmentes lang und kräftig, hornartig gebogen und mit zahlreichen Dörnchen bewaffnet. (Vgl. hierzu Fig. 118 und 119).
Subg. *Rheosmittia n.subg.*

- 14 (15) Die abgeplatteten Borsten am Analrande von III und IV distalwärts stärker erweitert und tiefer aufgespalten (Fig. 118). Exuvie kleiner und heller, Länge 1,8—1,9 mm. *P. spinicornis n.sp.*
- 15 (14) Die abgeplatteten Borsten am Analrande von III und IV distalwärts schwächer erweitert und weniger tief aufgespalten (Fig. 120). Exuvie grösser und dunkler, Länge 1,9—2,0 mm. *P. languida n.sp.*
- 16 (1) Thorakalhörner sehr lang, schlauchförmig, mit zahlreichen Dörnchen besetzt. Bewaffnung der Abdominaltergite zum Analrande konzentriert. Dort auf III—VIII je eine einfache, lichte Reihe sehr starker, vertikal stehender Dorne auf hohen Querwülsten. Ähnliche aber noch stärker entwickelte Dorne und Querwülste finden sich am Analrande der Sternite III—VII (♀) bzw. III—VIII (♂). Die beiden Fortsätze des Analsegmentes sehr lang, wenigstens so lang wie das Analsegment, dorsalwärts gebogen, mit Dörnchen dicht besetzt. Basal tragen sie je 3 kurze, kräftige Borsten. Vgl. hierzu Fig. 122 und 123. Genus *Krenosmittia* THIEN.
- 17 (18) Die beiden hornförmigen Fortsätze des Analsegmentes ausserordentlich lang, erheblich länger als das Analsegment (Fig. 122). Die Querwülste der Abdominaltergite überhaupt höher, ihre Dorne kräftiger, die Wülste auf III—VII paarig, d.h. median unterbrochen. Beborstung länger und kräftiger. Grössere Art, Exuvienlänge etwa 2,5 mm. *K. camptophleps* (EDW.)
- 18 (17) Die beiden hornförmigen Fortsätze des Analsegmentes kürzer, so lang wie das Analsegment (Fig. 123). Die Querwülste der Abdominaltergite niedriger, die Wülste nur auf III—V paarig. Beborstung kürzer und schwächer. Kleinere Art, Exuvienlänge 1,7—2,0 mm. *K. borealpina* GOETGH.

Parakieff. (s.str.) scandica n.sp. ♂. — Flügellänge 1,6 mm. Mit *nigra* BRUND. (1949, p. 827, Fig. 196) weitgehend übereinstimmend und von ihr nur durch folgende Merkmale abweichend: Heller gefärbt, die schwarzen Mesonotalbänder getrennt. Die distalen Haare des letzten Antennengliedes sind länger und kräftiger, wie bei *bathophila*. Das AR. erscheint niedriger, 0,70. Am Innenlobus der Basalglieder des Hypopygs fehlen die bei *nigra* am Hinterrande sitzenden 3 basalen Borsten (Fig. 109).

Norwegen, Jotunheimen: 1 ♂ am 30.7.55 im Hochgebirgsfluss Leirungsaae bei Gjendesheim, 1120 m.

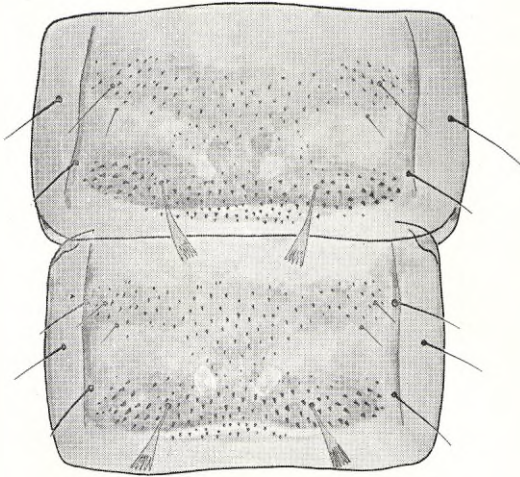
Parakieff. (Rheosmittia) spinicornis n.sp. ♂. — Flügellänge 1,0 mm. Körper ganz dunkel, Fühler und Beine weissgelb. Hinter den Augen jederseits zwei lange Vertexborsten. Das letzte Antennenglied keulenförmig verdickt, distal mit zahlreichen langen Haaren ziemlich weit proximalwärts. AR. etwa 0,50. Pronotum stark reduziert, seine Loben bei Dorsalansicht median durch eine breite Lücke von einander getrennt. Mesonotum über das Pronotum buckelig vorgezogen, mit deutlichem Medianhöcker. Jederseits 5 Dorsolateralborsten und 2 Praealarborsten. Scutellum nur mit 2 Borsten. Anallappen der Flügel beim ♂ sehr schwach abgesetzt, beim ♀ kaum angedeutet. Costa kräftig verlängert, jedoch etwas proximal von Cu 1 endigend. R 2+3 mit R 4+5 verschmolzen. Cu-Gabel lang, fCu nur mässig distal von r-m. An-Ader etwas distal von fCu endigend. R, R 1 und R 4+5 wahrschein-



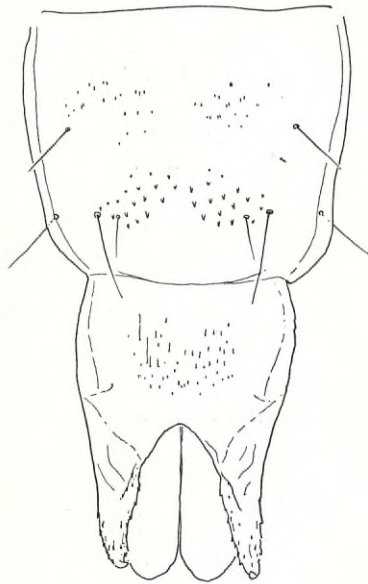
118



119



120



121

Fig. 118—119. *Parakiefferiella (Rheosmittia) spinicornis* n.sp. Abdominaltergit III und IV (Fig. 118) und Analsegment, Lateralansicht (Fig. 119) der Puppenexuvie. Fig. 120—121. *P. (Rheosmittia) languida* n.sp. Abdominaltergit III und IV (Fig. 120) sowie die zwei letzten Segmente der Puppenexuvie (Fig. 121).

lich ganz ohne Borsten. Abdominaltergite mit sehr wenigen Borsten in einfacher Querreihe.

Hypopyg (Fig. 112). Analspitze basal jederseits mit 3 Borsten. Innenlobus der Basalglieder gross, vorn etwas buckelig vorstehend, hinten-innen mit einem fingerförmigen, nach hinten gerichteten Fortsatz, dorsal mit ganz wenigen Borsten, am Innenrande und ventral mit mehreren langen Borsten. Endglieder distalwärts kräftig erweitert, mit gerundet rechteckig abgesetzter

Distalpartie, innen stark ausgerandet, dorsal fein und sehr dicht und gleichmässig behaart, mit langem, schlankem Griffel.

Puppe: vgl. die Bestimmungstabelle oben.

Schweden, Schonen: Mehrere Puppenhäute und frisch ausgeschlüpfte Imagines am 9.6.55 im Värke-Fluss bei Brösarp. Gleichzeitig schlüpften u.a. *Heleniella ornaticollis*, *Eukiefferiella devonica*, *Paratrissocladus fluviatilis* und *Orthocladus rivulorum*.

Parakieff. (*Rheosmittia*) *languida* n.sp. ♂. — Von *spinicornis* durch mehrere, teilweise auffallende Merkmale abweichend. Hellgrün, Kopf hinten, die Mesonotalbänder, ein Fleck auf den Mesopleuren, Mesosternum und Postnotum schwarz. Abdominaltergite graugrün mit hellen Borstenmalen, Beine hellgelb. AR. nur 0,30—0,32. Das letzte Antennenglied wie bei *spinicornis*. Pronotum weniger stark reduziert, seine Loben median in Kontakt. Das Mesonotum ist wie bei *spinicornis* ausgeprägt buckelig vorgezogen, entbehrt aber das Medianhöcker. Am Hypopyg (Fig. 113) gibt es basal an der Analspitze jederseits nur 2 Borsten. Der Fortsatz am Innenlobus der Basalglieder ist kurz und breit abgerundet. Die vordere Erweiterung des Innenlobus bei *spinicornis* fehlt. Die Distalpartie der Endglieder ist stumpf winklig abgesetzt.

Puppe: vgl. die Bestimmungstabelle oben.

Norwegen, Jotunheimen: Zahlreiche Puppenhäute und einige Imagines wurden am 30.7.55 im Hochgebirgsfluss Leirungsaee bei Gjendesheim, 1120 m, gefangen.

43. Genus **Krenosmittia** THIEN. (In THIENEMANN und KRÜGER 1939).

(*Camptokiefferiella* GOETGH. 1944, n. o. v. s. y. n.)

Sehr kleine, ziemlich hell gefärbte Arten. Augen nackt, dorsalwärts nicht verlängert. Stirnfortsatz mehr oder weniger vorgezogen. Die Vertexborsten bilden hinter den Augen jederseits eine Gruppe von 2—6 Borsten. Das sehr kurze letzte Antennenglied kräftig angeschwollen, distal mit zahlreichen, verhältnismässig kräftigen Haaren, ohne Apikalborste. AR. sehr niedrig: 0,20—0,40. Pronotum ziemlich schwach entwickelt, seine Loben median von dem Mesonotalfortsatz verdeckt, ohne laterale Borsten. Mesonotum nur schwach buckelig vorgezogen. Mesonotalhöcker nicht vorhanden. Jederseits etwa 7—8 Dorsolateralborsten und 3 Praealarborsten. Schildchen mit 4 Borsten. Abdomen sehr spärlich beborstet, die Borsten auf jedem Tergit in bogenförmiger Querreihe angeordnet. Flügel ohne Makrotrichien, mit stumpf abgerundetem oder kaum angedeutetem Anallappen. Squama nackt. R 2+3 nicht sichtbar, mit R 4+5 verschmolzen. R 4+5 weit vor Cu 1 endigend. Costa darüber hinaus stark verlängert, jedoch ebenfalls vor Cu 1 endigend. fCu nur mässig distal von r-m. Cu 2 kräftig geschwungen. An-Ader proximal von fCu endigend. R, R 1 und R 4+5 ohne Borsten. Hintertibien mit zwei Spornen, der

innere längere kräftig geschwungen und etwa bis zur Mitte mit borstenähnlichen Spitzen besetzt. Pulvillen nicht vorhanden.

Hypopyg (Fig. 114, 115). Analtergit mit breiter, sehr kurzer Spitze, jederseits davon mit 2 Borsten. Basalglieder mit wohl abgesetztem Innenlobus, der jede Andeutung eines besonderen Fortsatzes entbehrt. Endglieder spulenförmig, also mit konvexem Innenrande.

Genotypus: *camptophleps* (EDW.) (*gynocera* THIEN. et KRÜG., nec EDW.).

Eine bisher nur aus Nord- und Mitteleuropa bekannte Gattung mit zwei limnischen Arten.

Krenosmittia wurde von THIENEMANN (in THIENEMANN und KRÜGER 1939, p. 257) auf Grund der sehr charakteristischen Larven und Puppen aufgestellt. Jene erinnern wegen der überaus langen Borsten der praeanaln Borstenträger an die Larve von *Pseudorthocladius curtistylus*, zeigen aber im übrigen so grosse Unterschiede, dass THIENEMANN eine nähere Verwandtschaft als ausgeschlossen betrachtete. STRENZKE (1950) nahm *Krenosmittia* in seiner Bearbeitung der terrestrischen Orthocladiinen mit, konnte aber keine sichere Anknüpfung an die übrigen Gattungen finden. Er stellte *Krenosmittia* provisorisch zu seiner *Metriocnemus*-Gruppe und erklärte sie als eine Gattung mit unsicherer systematischer Stellung. Tatsächlich ist *Krenosmittia* mit der limnischen Gattung *Parakiefferiella* nahe verwandt und schliesst sich dort den rheophilen Arten der Untergattung *Rheosmittia* eng an (vgl. oben unter *Parakiefferiella*). *Krenosmittia camptophleps* wurde von THIENEMANN (1949, p. 120) als eine hygrobiont-terrestrische und krenophile Art bezeichnet. Die Tatsache, dass ich die Puppenhäute zusammen mit schlüpfenden Imagines in Mengen in den norwegischen Hochgebirgsbächen und -flüssen sammeln konnte, deutet wohl doch an, dass die *Krenosmittia*-Larven auch in diesen Gewässern leben. Es scheint nämlich wenig wahrscheinlich, dass z.B. die im unteren Lauf des grossen Leirungsaee schlüpfenden Imagines aus in Quellgebieten lebenden Larven stammen sollten. Wahrscheinlich schliessen sich die *Krenosmittia*-Arten auch ökologisch recht eng an *Rheosmittia*.

Im Imagostadium stimmt *Krenosmittia* so weitgehend mit *P. (Rheosmittia) languida* überein, dass man — wenn nicht die Puppen bekannt wären — kaum geneigt sein würde, die beiden Arten in getrennte Gattungen zu stellen. Die Kombination von geschwungener Cu 2 und mit R 4+5 verschmolzener R 2+3 ist ja eine unter den Orthocladiinen sehr seltene Erscheinung. Die Unterschiede beschränken sich auf eine etwas verschiedene Form des Mesonotums sowie auf den Bau des Innenlobus und der Endglieder des Hypopygs. Da aber die *Rheosmittia*-Larven noch unbekannt sind, wäre es verfrüht, eine endgültige Stellungnahme machen zu wollen.

Eine Analyse der nomenklatorischen Probleme ergibt folgendes: Jene Art, für die THIENEMANN die Gattung *Krenosmittia* aufstellte, war von EDWARDS

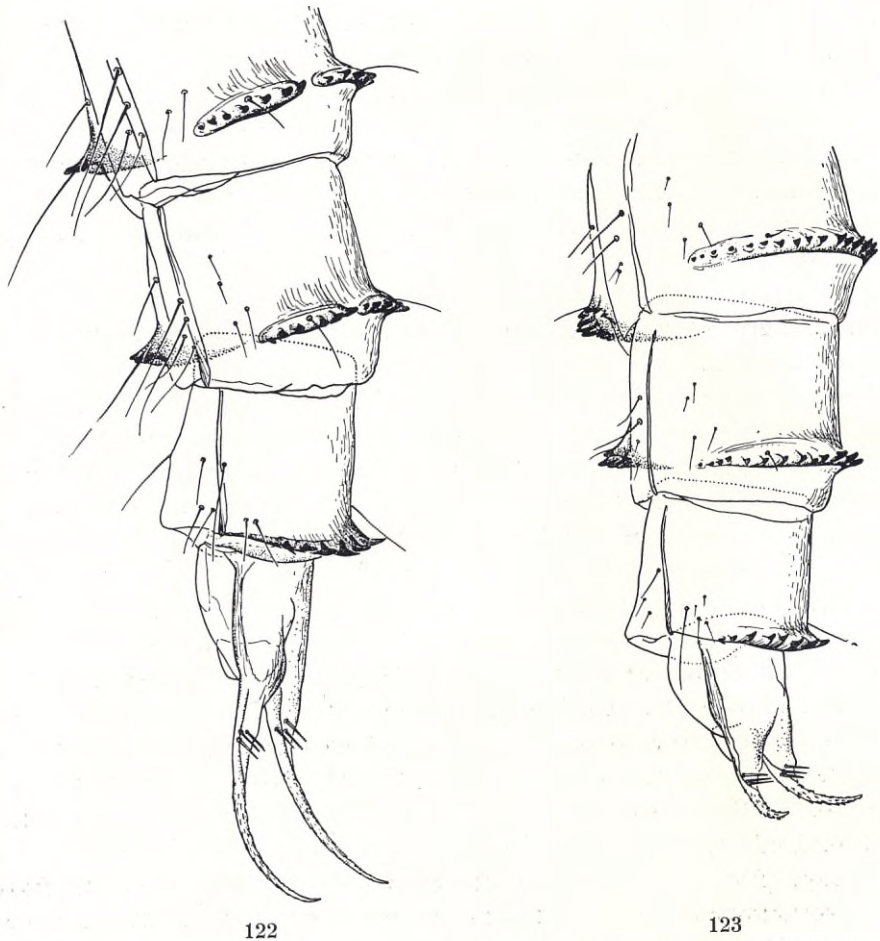


Fig. 122—123. Die letzten Abdominalsegmente der Puppenexuvie bei Seitenansicht von *Krenosmittia camptophleps* (EDW.) ♀ (Fig. 122) und *K. borealpina* GOETGH. ♀ (Fig. 123).

auf der Basis eines ♀ aus dem Torneträskgebiet als *gynocera* EDW. bestimmt worden. Später erhielt THIENEMANN ein ♂ in Lunz durch Züchtung und konnte dann feststellen, dass seine Art mit *gynocera* nicht identisch war (id. 1949, p. 120). Sie wurde von GOETGHEBUER (1944, p. 43) als neu unter dem Namen *borealpina* beschrieben. Diese ist aber nicht dieselbe Art wie *gynocera* im Sinne von THIENEMANN! Ein von mir in Hochgebirgsbächen in Jotunheimen (Norwegen) gesammeltes Material von Puppen, Häuten und Imagines zeigt nämlich, dass wir es mit zwei einander sehr nahe stehenden *Krenosmittia*-Arten zu tun haben. THIENEMANN's *gynocera* ist zweifellos mit *camptophleps* EDW. identisch, einer Art, die von EDWARDS (1929) als eine *Eukiefferiella* aufgefasst wurde. Wegen der geschwungenen Cu 2-Ader stellte GOETGHEBUER in „LINDNER“ für *camptophleps* die *Eukiefferiella*-Untergattung *Camptokief-*

feriella auf. Dorthin führte er (l.c.) auch *gracillima* KIEFF. aus Rügen. THIENEMANN hatte aber schon früher (1936, p. 197, Fussnote) erkannt, dass *gracillima* zu *Parakiefferiella* gestellt werden muss.

Das obengenannte *Krenosmittia*-♂ aus Lunz war defekt. Deswegen wurde von GOETGHEBUER übersehen, dass auch *borealpina* eine *Camptokiefferiella* ist! Dass *gynocera* THIEN. mit *camptophleps* identisch ist, erscheint mit Rücksicht auf die von EDWARDS gelieferte gute Beschreibung und seine Abbildung des Hypopygs (1929, p. 353, Fig. 7 d) von *camptophleps* als ganz sicher. *Camptokiefferiella* sinkt damit als Synonym unter *Krenosmittia*. Trotz der unvollständigen Beschreibung ist auch die Identität von *borealpina* klar, da die Farbenmerkmale des Abdomens in diesem Fall beweisend sind.

Wenn auch neuere Forschungen gezeigt haben, dass *camptophleps* mit *Eukiefferiella* nichts zu tun hat, so muss doch hervorgehoben werden, dass EDWARDS (l.c., p. 354) das richtige Verhältnis mit folgenden Worten andeutet: „In the strongly bent vein Cu_2 this species differs markedly from all other species included in this subgenus; in many respects it rather closely resembles *S. (Smittia) ephemerae* ZAVR.“

K. camptophleps (EDW.) ♂. — Flügellänge 1,2—1,3 mm. Gelbgrün, Kopf hinten, Mesonotalbänder, Mesosternum, Scutellum und Postnotum schwarz, Abdominaltergite schwärzlich, mit helleren Hinterrändern, Fühlerhaarbüsch dunkel, Beine hellgelb. Hinter den Augen jederseits eine Gruppe von 4—6 Borsten. Stirnfortsatz kräftig vorgezogen, bei Dorsalansicht schmal zugespitzt. AR. etwa 0,40. Letztes Antennenglied keulenförmig verdickt, etwas länger als die drei vorletzten Glieder, basal mit zahlreichen Federbüschhaaren. Flügel mit deutlichem Anallappen.

Hypopyg (Fig. 114). Analspitze schwach angedeutet. Innenlobus der Basalglieder verhältnismässig klein, distal mehr oder weniger gerade abgeschnitten.

Verbreitung. Norwegen, Jotunheimen: zahlreiche Imagines, Puppen und Häute 29.7—1.8.55 in Hochgebirgsbächen bei Bessheim, Gjendesheim und im oberen Bövra-Tal. — Bisher aus Schwedisch-Lappland, England, Belgien, Oberbayern und Niederösterreich bekannt.

K. borealpina GOETGH. ♂. — Sehr ähnlich *camptophleps*; von ihr durch folgende Merkmale abweichend:

Erheblich kleiner, Flügellänge nur 1,0 mm. Abdomen anders gefärbt: Tergit I—II ganz weisslich gelb, III anal etwas angedunkelt, IV—V schwärzlich mit hellgrünen Borstenmalen, VI—VII oral dunkel, anal hell gefärbt. Anallappen der Flügel kaum angedeutet. Stirnfortsatz nur mässig vorgezogen, nicht scharf zugespitzt. Hinter den Augen jederseits eine Gruppe von nur 2 Borsten. AR. extrem niedrig: etwa 0,20. Das angeschwollene letzte Antennenglied ist nur wenig länger als die zwei vorletzten Glieder zusammengenommen und trägt keine Federbüschhaare (Fig. 124). Am Hypopyg (Fig. 115) ist die Analspitze deutlicher, der Innenlobus der Basalglieder grösser und mehr gerundet abgesetzt.

Verbreitung. Norwegen, Jotunheimen: Imagines, Puppen und Häute am 29.7.55 im Bessa-Bach bei Bessheim; der Fundort ist in der Nähe der Waldgrenze gelegen. — Nieder-Österreich bei Lunz, 1 ♂ (THIENEMANN 1949, p. 120).

Obwohl die von THIENEMANN in Schwedisch-Lappland gemachten Funde von *borealpina* auf *camptophleps* bezogen werden müssen, ist *borealpina* doch höchstwahrscheinlich eine boreoalpine Art!

44. Gattung **Lapposmittia** THIEN.

Flügelänge 1,1—1,3 mm. Augen nackt, rundlich, dorsalwärts nicht verlängert. Antennen mit reduziertem Federbusch. AR. etwa 0,60. Palpen sehr kurz, Glieder 1 und 2 nur wenig länger als breit. Glieder 3 und 4 nicht zweimal so lang als breit, bisweilen verschmolzen. Thorax normal entwickelt. Flügel ohne Makrotrichien. Anallappen stumpf abgerundet. Squama nackt. R 4+5 etwas distal von Cu 1 endigend. Costa darüber hinaus nur wenig verlängert, fCu weit distal von r-m, Cu 2 geschwungen. An-Ader distal leicht nach unten gebogen, fCu etwas überragend. Beine nicht besonders lang behaart. Das 5. Tarsenglied etwas dorsoventral abgeplattet. Deutliche Pulvillen vorhanden.

Hypopyg (EDWARDS, KRÜGER und THIENEMANN 1939, Fig. 1). Analtergit hinten breit dreieckig, ohne eigentliche Analspitze. Basalglieder mit grossem, dreieckigem Innenlobus. Endglieder distalwärts erweitert, ihre dorsale Innenkante ausgerandet. (Zusammengestellt nach EDWARDS l.c., p. 259—260).

Genotypus: *parvibarba* EDW.

Bisher nur aus Schwedisch-Lappland bekannte monotypische Gattung. Die Larven sind im Gegensatz zu jenen der anderen Gattungen der *Pseudosmittia*-Gruppe limnisch-hygrophil und weichen demgemäss auch morphologisch von den übrigen stark ab (vgl. EDWARDS, KRÜGER und THIENEMANN l.c.). Die systematische Stellung von *Lapposmittia* wurde im phylogenetischen Abschnitt oben (p. 41) behandelt.

In „LINDNER“ betrachtete GOETGHEBUER (1940—50, p. 112) *Lapposmittia* als synonym zu *Stenocladius* KIEFF., einer bis dahin monotypischen Gattung aus Kleinasien (Art: *heterocera* KIEFF.). Mit Rücksicht auf die lückenhafte KIEFFER'sche Beschreibung scheint mir dies gewagt.

45. Genus **Camptocladius** (v. D. WULP) n.comb.

Augen nackt, nicht dorsalwärts verlängert. Hinter den Augen jederseits etwa 5 Borsten; daneben gibt es einige sehr schwache Vertexborsten zwischen den Augen und der Medianlinie. Stirnfortsatz stark vorgezogen, zwischen den ersten Antennengliedern ein breites Dreieck bildend. AR. etwa 1. Letztes Antennenglied distal abgerundet, ohne Apikalborste. Pronotum (Fig. 129)

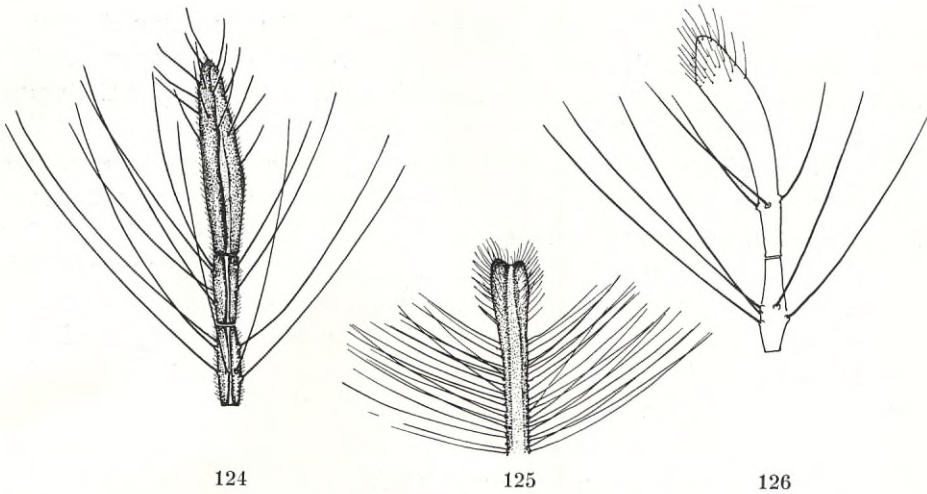


Fig. 124. *Krenosmittia boreoalpina* GOETGH. ♂. Letzte Antennenglieder. — Fig. 125. *Acamptocladius submontanus* (EDW.) ♂. Distalende des letzten Antennengliedes. — Fig. 126. *Pseudosmittia restricta* n.sp. ♂. Letzte Antennenglieder.

schwächer als normal, seine Loben bei Dorsalansicht median von dem kräftigen Medianfortsatz des Mesonotums verdeckt und dort nicht ganz miteinander in Kontakt, lateral mit mehreren, verhältnismässig kräftigen Borsten. Mesonotum ohne Medianhöcker, jederseits mit etwa 7—8 Dorsolateralborsten in einfacher Reihe, ohne Dorsomedianborsten, mit 3—4 Praealarborsten jederseits. Scutellum mit wenigen Borsten in einfacher Querreihe. Postnotum (Fig. 129) sowohl bei Dorsal- wie bei Seitenansicht in auffälliger Weise anal spitz ausgezogen. Die weitläufig sitzenden Borsten der Abdominaltergite in zwei unregelmässigen Reihen auf jedem Tergit angeordnet. Flügel ohne Makrotrichien, mit vorstehendem Anallappen. Squama nackt. R, R 1 und R 4+5 ganz ohne Borsten. R 4+5 proximal von Cu 1 endigend. Costa darüber hinaus nicht oder kaum verlängert. R 2+3 in der Nähe von R 4+5 in die Costa mündend. fCu sehr weit distal von r-m. Cu 2 sehr stark geschwungen, fast den Flügelhinterrand erreichend. An-Ader viel länger als normal und ebenfalls fast den Flügelrand erreichend. Deutliche Pulvillen vorhanden. Das 5. Tarsenglied normal entwickelt.

Hypopyg (vgl. STRENZKE 1940, Fig. 2). Analspitze frei, aber wie bei *Pseudosmittia* auf dem Analtergit weit oral sitzend, ziemlich lang, fein und dicht behaart. Innenlobus der Basalglieder zungenförmig ausgezogen.

Genotypus: *stercorarius* (DE GEER) (*byssinus* SCHR., *foliaceus* KIEFF., *trifoliatus* KIEFF.).

Artenarme holarktische Gattung mit terrestrischen, vor allem in altem Pferde- und Kuhmist lebenden Larven (vgl. STRENZKE 1940, p. 122). Die

Metamorphose und Lebensweise von *stercorarius* ist schon vom Auctor DE GEER (1776, p. 388—394) geschildert worden. Von EDWARDS (1929, p. 362) und STRENZKE (l.c.) gemachte Beobachtungen deuten an, dass die Gattung in Europa nicht monotypisch ist.

EDWARDS (l.c.) stellte *Camptocladus* in die Nähe von *Pseudosmittia* was ganz richtig war. Das genaue Studium der Jugendstadien (STRENZKE 1940, 1950) hat die Auffassung EDWARDS' nur bestätigt. Nach STRENZKE (1950, p. 330) schliesst sich *Camptocladus* eng an die „*trilobata*-Gruppe“ von *Pseudosmittia*. Im Imagostadium erinnert das median reduzierte Pronotum an diese Gruppe. Jedoch weicht *Camptocladus* als Imago durch das Fehlen eines Mesonotalhöckers, den Flügelbau und die deutlich entwickelten Pulvillen recht auffallend von *Pseudosmittia* ab.

46. Genus *Acamptocladus* n.gen.

Die Gattung weicht von *Camptocladus* durch folgende Merkmale ab: Zwischen den Augen und der Medianlinie des Kopfes sind keine Vertexborsten vorhanden. Stirnfortsatz viel weniger vorgezogen, ziemlich normal entwickelt. Letztes Antennenglied distal abgestutzt (Fig. 125). Pronotum viel kräftiger entwickelt, seine Loben bei Dorsalansicht auch median sichtbar, vorn etwas klaffend. Mesonotalhöcker vorhanden. Postnotum wie gewöhnlich anal sanft abgerundet. Abdominaltergite viel dichter beborstet, die Borsten ziemlich gleichmässig verteilt. R 4+5 endigt etwas distal von Cu 1. R 2+3 proximal nahe an R 4+5 verlaufend, dann aber allmählich undeutlicher werdend. fCu nur mässig distal von r-m. Cu 2 weniger stark geschwungen. An-Ader weit vor dem Analrande der Flügel endigend. Das 5. Tarsenglied aller Beine sehr deutlich dorsoventral abgeplattet.

Hypopyg (Fig. 127). Analspitze am Analrande des letzten Tergits sitzend, breit dreieckig, sehr kräftig, mit mehreren lateralen Borsten, basal behaart. Basalglieder wie bei der *recta*-Gruppe der Gattung *Pseudosmittia* innen mit zwei getrennten Loben, einem vorderen dorsalen und einem hinteren ventralen.

Genotypus: *submontanus* (EDW.).

Larve und Puppe unbekannt.

EDWARDS (1932, p. 46, Fig. 3) stellte *submontanus* in die Gruppe C (*Camptocladus*) seiner Gattung *Smittia*, eine Gruppe, die durch nackte Augen, das Vorhandensein von Pulvillen, die nicht verlängerte Costa und durch die lange An-Ader gekennzeichnet ist. Dass *submontanus* mit *Camptocladus* verwandt ist, kann nicht bezweifelt werden. Die Art weicht aber durch so auffallende (und von EDWARDS teilweise übersehene) Merkmale ab, dass das Aufstellen einer neuen Gattung notwendig erscheint. Besonders wichtige *Acamptocladus*-Merkmale sind beim Vergleich mit *Camptocladus* das Vor-

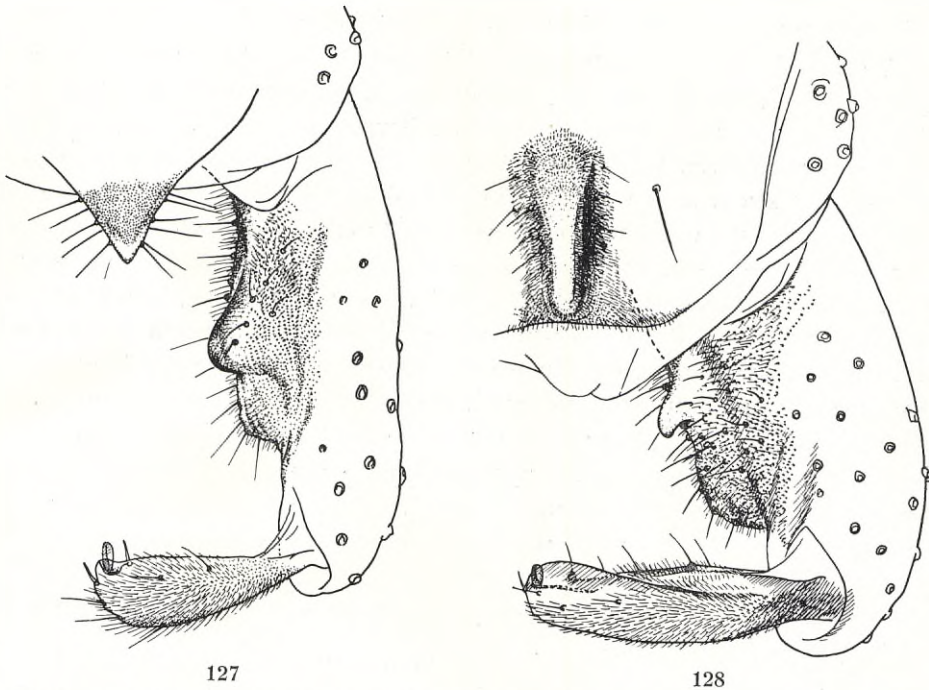


Fig. 127—128. Hypopyg von *Acamptocladius submontanus* (EDW.) (Fig. 127) und *Mesosmittia* (n.g.) *flexuella* (EDW.) (Fig. 128).

handensein eines Mesonotalhöckers, das normal gebaute Postnotum und die dorsoventral abgeplatteten letzten Tarsenglieder.

A. submontanus was bisher nur aus Ben Nevis in Schottland bekannt, wo 1 ♂ und 1 ♀ von EDWARDS am Ufer des Lochan Meall an t'Suidhe gefunden wurden. Mein schwedisches Material stammt aus Lappland, wo ich 2 ♂♂ an dem moorigen Ufer des Vassijaure bei Riksgränsen am 12.7.52 fand, sowie aus dem Kälarne-Gebiet in Jämtland: 1 ♂ am 12.6.46 auf *Sphagnum*-Boden am Ufer des polyhumosen Kolkes Östra Vontjärn. Wahrscheinlich ist die Larve ein Bewohner feuchter Moorbiotope.

47. Genus *Mesosmittia* n.gen.

(*Pseudorthocladius* EDW. 1932 a, nec GOETGH.)

Augen nackt, nicht dorsalwärts verlängert. Nur wenige Vertexborsten vorhanden: hinter jedem Auge eine Gruppe von 4—5 langen Borsten, zwischen den Augen und der Medianlinie jederseits 2—3 schwache Borsten. Letztes Antennenglied distal mit einer Gruppe von ziemlich kurzen Haaren, ohne Apikalborste. AR. höher als 1. Pronotum bei Seitenansicht deutlich falzartig abgesetzt, seine Loben aber median verschmälert, so dass sie bei Dorsalan-sicht median kaum sichtbar sind. Mesonotalhöcker nicht vorhanden. Jeder-

seits auf dem Mesonotum zahlreiche Dorsolateralborsten in einfacher Reihe, die weit ab vom Pronotum beginnt. Dorsomedianborsten vorhanden, sehr kurz. Wenigstens 5 Praealarborsten jederseits. Scutellarborsten wahrscheinlich in einfacher Querreihe. Abdominaltergite weitläufig beborstet, die Borsten der mittleren Tergite in einer oralen und einer analen Querreihe, dazwischen zerstreut sitzend. Flügel ohne Makrotrichien, sehr fein punktiert. Anallappen deutlich vorstehend. Squama mit mehreren Randhaaren. R 4+5 über oder etwas distal von Cu 1 endigend. Costa darüber hinaus nicht verlängert. R 2+3 etwas vor der Mitte des Abstandes zwischen R 1 und R 4+5 mündend. fCu weit distal von r-m. Cu 2 stark geschwungen. An-Ader proximal von fCu endigend. Pulvillen fehlen. Tarsenglieder normal gebaut.

Hypopyg (Fig. 128). Statt einer Analspitze findet sich am Analtergit eine hohe, kammförmige Erhebung, die dicht am Analrande des Tergits endet. Basalglieder innen mit einem kleinen, schmalen vorderen Lobus und einem hinteren, direkt anschliessenden, sehr breiten Lobus. Griffel der Endglieder kurz und breit, die hyaline dorsale Innenkante der Endglieder nur wenig überragend.

♀ mit auffallend langen Antennen (vgl. EDWARDS 1932 b, p. 167, STRENZKE 1950 a, p. 102, Fig. 3).

Genotypus: *flexuella* (EDW.) (*macrocera* GOETGH.) (nec *flexuella* STR. 1950 a, ♂).

Vorläufig monotypische Gattung mit ausgesprochen terrestrischen Jugendstadien.

Ueber die Nomenklatur vgl. oben p. 138—139 unter *Pseudorthocladius*.

EDWARDS (1929) errichtete für die im Imagostadium sehr charakteristisch gebaute *flexuella* eine besondere Gruppe, E, der Gattung *Orthocladius*. „In most respects it resembles *Smittia*, but I exclude it from that subgenus on account of the fringed squama“ (id. l.c., p. 349). Die Imagomorphologie (Bau der Antennen, der Flügel und des Hypopygs) zeigt meines Erachtens klar, dass *flexuella* den Gattungen meiner *Pseudosmittia*-Gruppe viel näher steht als *Smittia*. Ein auffallendes, unter den *Metricnemi* des *Smittia-Pseudosmittia*-Typus einzig dastehendes *flexuella*-Merkmal ist das Vorhandensein von Randhaaren an der Squama. Ich glaube aber nicht, dass dies eine grössere phylogenetische Bedeutung hat, und betrachte deshalb *flexuella* als ein natürliches Mitglied der *Pseudosmittia*-Gruppe. Auch die Larve zeigt gewisse Beziehungen zu *Pseudosmittia* (vgl. STRENZKE 1950 a, p. 110). Die Puppe ist unbekannt. Mit Recht lehnt STRENZKE (l.c.) die von GOETGHEBUER (in „LINDNER“) angenommene Verwandtschaft mit *Limnophyes* ab.

Verbreitung. Schweden. Småland: 1 ♂ am 11.7.47 am Ufer des Skärshultsjön bei Aneboda; Jämtland: 1 ♂ am 30.6.46 am Ufer des Stora Blåsjön (leg. MÄÄR); 3 ♂♂ 6.7.46 am Ufer des Leipikvattnet. — Bisher aus England, Belgien und Griechenland bekannt (STRENZKE l.c.).

48. Genus **Prosmittia** n.gen.

Augen nackt, rundlich. Stirnfortsatz nur mässig vorgezogen. Vertexborsten jederseits nur in kleiner Gruppe hinter den Augen vorhanden. Letztes Antennenglied ohne Apikalborste. AR. etwas höher als 1. Pronotum ziemlich schwach entwickelt, seine Loben medianwärts verschmälert und bei Dorsalansicht median nur schwach sichtbar, kaum getrennt, lateral mit einer sehr schwachen Borste. Mesonotalhöcker nicht vorhanden. Dorsolateralborsten jederseits in einfacher Reihe. Dorsomedianborsten fehlen. Flügel ohne Makrotrichien, sehr fein punktiert, mit stumpfwinkligem Anallappen. Squama nackt. R 4+5 weit distal von Cu 1 endigend und von der Costa kaum überragt. R 2+3 frei, eine lange Strecke dicht an der Costa verlaufend und in der Nähe von R 4+5 mündend. fCu weit distal von r-m. Cu 2 sehr stark geschwungen. An-Ader unter fCu endigend, distal schwach nach unten gebogen. Sehr kleine Pulvillen vorhanden.

Hypopyg (BRUNDIN 1947, Fig. 71). Analspitze oralwärts verschoben, mässig lang, fein behaart. Analtergit hinter der Spitze mit mehreren Borsten. Innenlobus der Basalglieder gross, dreieckig. Endglieder eigentümlich geformt, basal am breitesten, distal der Mitte ausgehöhlt, dorsal mit 2 langen Borsten.

Genotypus: *jemtlandica* (BRUND.).

Monotypische Gattung aus der Provinz Jämtland in Schweden. Larven und Puppen unbekannt.

P. jemtlandica wurde von mir (l.c., p. 41) zuerst zu *Pseudosmittia* gestellt, was nach den damals geltenden Gattungsmerkmalen begründet erschien. Diese Zuordnung ist gegenwärtig wenig befriedigend. Wegen des Fehlens eines Mesonotalhöckers, der normal gebauten Stirn, der langen R 4+5 und des Baus des Hypopygs steht *jemtlandica* besser in einer eigenen Gattung.

49. Genus **Pseudosmittia** (GOETGH.) n.comb.

Augen rundlich, immer nackt. Stirnfortsatz oft auffallend kräftig entwickelt und zwischen den ersten Antennengliedern vorgezogen (Fig. 135). Hinter jedem Auge 2—5 Vertexborsten in einer Gruppe. Letztes Antennenglied nur ausnahmsweise mit Apikalborste. AR. sehr stark wechselnd: 0,14—1,50. Pronotum normal entwickelt oder mehr oder weniger reduziert, bisweilen sehr stark zurückgebildet (Fig. 133). Mesonotalhöcker immer vorhanden. Dorsolateralborsten jederseits in einfacher Reihe, bisweilen weit vorn beginnend. Dorsomedianborsten nicht vorhanden. Abdominaltergite sehr spärlich beborstet, je mit zwei mehr oder weniger regelmässigen Borstenquerreihen. R 4+5 oft sehr kurz und dabei weit vor Cu 1 endigend. Costa darüber hinaus meistens nicht oder nur wenig verlängert. R 2+3 sehr verschieden verlaufend, bisweilen mit R 4+5 verschmolzen. fCu weit distal von

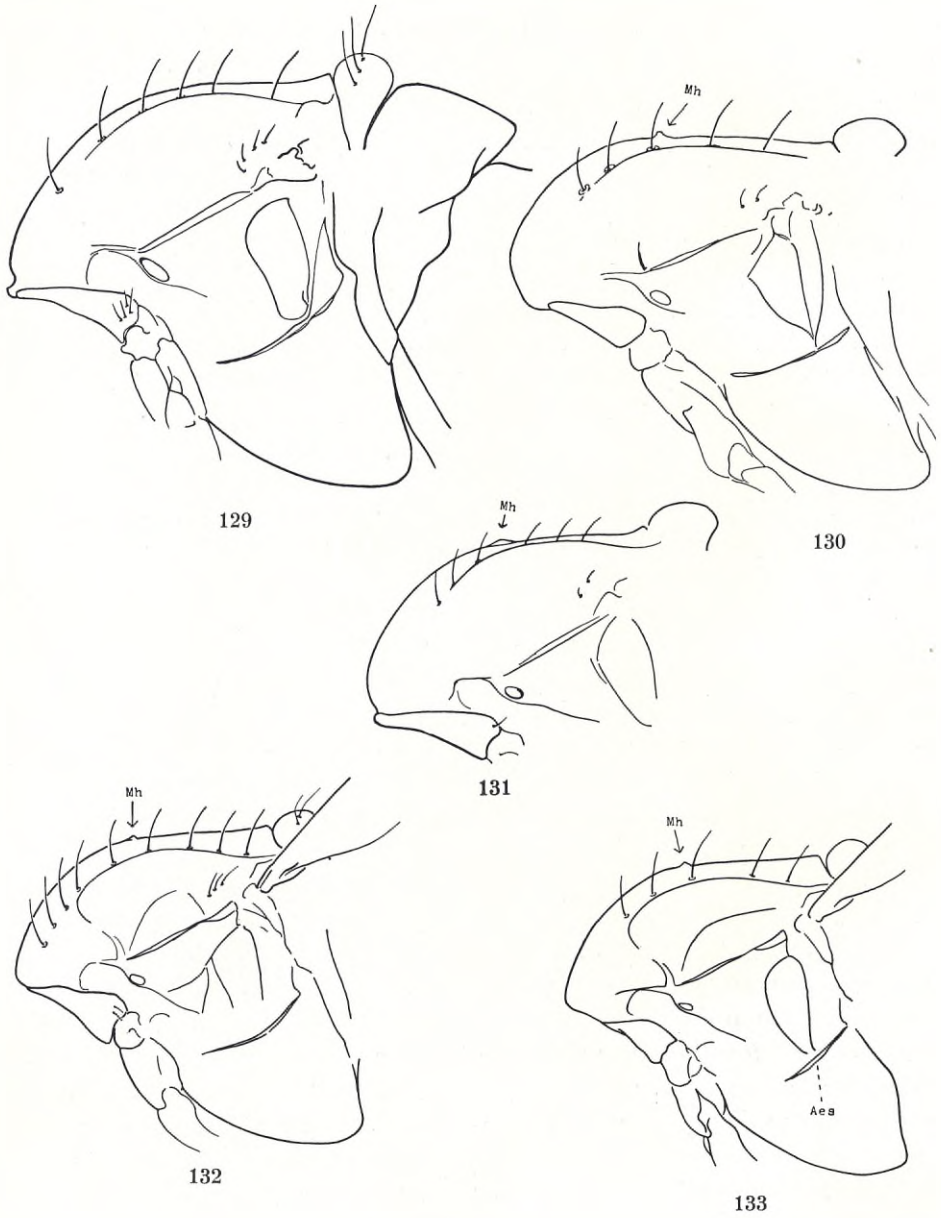


Fig. 129—133. Thorax bei Seitenansicht von *Camptocladus stercorarius* (DE GEER) (Fig. 129), *Parakiefferiella* (*Rheosmittia*) *spincornis* n.sp. (Fig. 130), *Pseudosmittia ruttneri* STR. (Fig. 131), *P. triappendiculata* GOETGH. (Fig. 132) und *P. restricta* n.sp. (Fig. 133). — Mh = Mesonotalhöcker; Aes = Anepisternalnatur.

r-m. Cu 2 geschwungen. An-Ader meistens kurz, bisweilen aber distal von fCu endigend. Anallappen der Flügel vorhanden oder fehlend. Flügel sehr fein punktiert, ohne Makrotrichien. Pulvillen klein oder fehlend.

Hypopyg (Fig. 136, 137; THIENEMANN und STRENZKE 1940 a, Fig. 3, 6; STRENZKE und THIENEMANN 1942, Fig. 3, 17; BRUNDIN 1947, Fig. 70; STRENZKE 1950, Fig. 64). Analspitze kurz, fein behaart, oralwärts verschoben. Das Analtergit hinter der Spitze meistens mit zahlreichen Borsten. Bisweilen fehlt die Analspitze und ist dann durch eine kammartige Erhebung vertreten, die ebenfalls weit vor dem Analrande des letzten Tergits beginnt. Basalglieder mit 1—3 Innenloben, die eigenartig gestaltet sein können. Endglieder ebenfalls sehr verschieden gestaltet, distal doch immer mit typischem Griffel.

Genotypus: *angusta* (EDW.).

Artenreiche Gattung. Die Jugendstadien haben eine typisch terrestrische Lebensweise. Diagnosen der Larven und Puppen bei STRENZKE 1950. Interessant sind die beiden *Pseudosmittia*-Arten *ruttneri* und *oxoniana*, die eine aquatische Lebensweise haben und demnach »tertiär« wieder zum Wasserleben übergegangen sind (vgl. THIENEMANN 1954, p. 208—210).

Pseudosmittia GOETGH. (1932, 1940—50) entspricht etwa die Gruppen D und E der Gattung *Smittia* bei EDWARDS (1929). Diese Gruppen waren nicht natürlich, und deren Vereinigung war durchaus berechtigt. Es ist aber nunmehr klar, dass die hierher gehörenden Arten zu wenig mit *Smittia* gemeinsam haben, um — in Uebereinstimmung mit der Ansicht von EDWARDS und GOETGHEBUER — nur als Gruppe bzw. Untergattung von *Smittia* betrachtet werden zu können.

Nach EDWARDS und GOETGHEBUER liegt der Hauptunterschied zwischen *Smittia s.str.* und *Pseudosmittia* in der Länge der An-Ader, die distal bzw. proximal oder unter fCu endigen soll. Dass dieses Merkmal keine sichere Trennung zulässt, ist schon früher betont worden (BRUNDIN 1947, p. 41; STRENZKE 1950, p. 261—262, 330). STRENZKE (l.c. p. 330, Fussnote) bemerkt, dass für *Pseudosmittia* vielleicht noch die im Vergleich zu *Smittia* relativ kurze bzw. fehlende Analspitze des Hypopygs in die Gattungsdiagnose aufzunehmen wäre. Dies ist zweifellos richtig. Phylogenetisch und taxonomisch wichtiger sind aber Merkmale wie das Vorhandensein eines Mesonotalhöckers und die oral verschobene Lage der Analspitze.

Auf der Basis der bisher bekannten Jugendstadien, vor allem der Larvenmerkmale, verteilt STRENZKE (l.c.) die *Pseudosmittia*-Arten auf zwei Artgruppen: die *virgo*-Gruppe und die *trilobata*-Gruppe. Zur ersten gehören nach STRENZKE Arten wie *ruttneri* STR., *oxoniana* (EDW.), *virgo* STR., *brevicornis* STR. und *holsata* THIEN. et STR., zur zweiten *trilobata* (EDW.), *gracilis* (GOETGH.), *simplex* STR. und *longicrus* (KIEFF.) STR.

Es ist nun sehr zufriedenstellend, dass eine entsprechende Gruppierung auch für die Imagines natürlich begründet erscheint. Die Uebereinstimmung

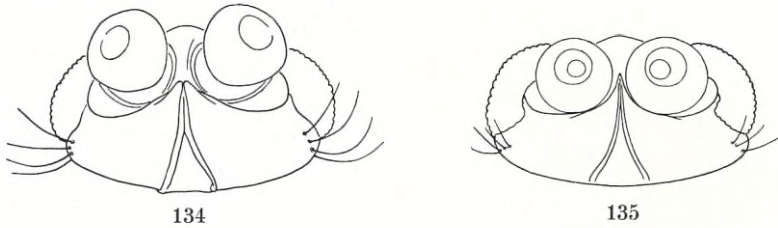


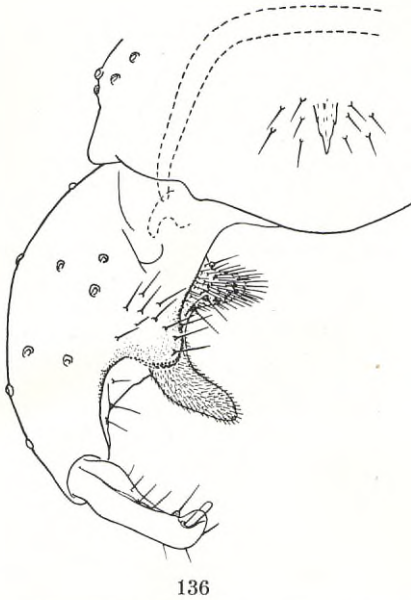
Fig. 134—135. Kopf des ♂ bei Dorsalansicht von *Pseudosmittia ruttneri* STR. (Fig. 134) und *P. triappendiculata* GOETGH. (Fig. 135).

ist dabei auch in Einzelheiten gut. So schreibt STRENZKE (l.c.), dass *holsata* durch ihre Larven- und Puppenmerkmale deutlich zur *trilobata*-Gruppe überleitet. Als einziges Mitglied der *virgo*-Gruppe besitzt *holsata* — wie die *trilobata*-Gruppe — ganz nackte R-, R 1- und R 4+5-Adern sowie eine freie Analspitze am Hypopyg. — Mit Rücksicht darauf, dass *virgo* eine parthenogenetische Art ist und *angusta* den Gattungstypus darstellt, ziehe ich vor, anstatt der *virgo*-Gruppe von der „*recta*-Gruppe“, und anstatt der *trilobata*-Gruppe von der „*angusta*-Gruppe“ zu sprechen.

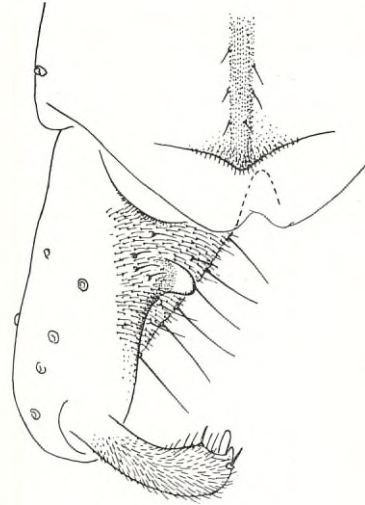
In seine oben erwähnte Gruppe E der Gattung *Smittia* stellte EDWARDS u.a. auch die beiden Arten *albipennis* GOETGH. und *brevifurcata* EDW., die durch sehr kurze Cu-Gabel und eine gerade Cu 2 ausgezeichnet sind. Später errichtete GOETGHEBUER (1940—50) für diese Arten die Untergattung *Orthosmittia* seiner Gattung *Smittia* und fügte noch *bifurcata* TOK. (aus Japan) und *subrecta* GOETGH. hinzu. Da wir die Jugendstadien der *Orthosmittia*-Arten nicht kennen und die Imaginalbeschreibungen unvollständig sind, ist es vorläufig nicht möglich, die Verwandtschaftsbeziehungen der *Orthosmittia*-Arten näher zu beurteilen.

Ob im übrigen alle von GOETGHEBUER in „LINDNER“ als *Pseudosmittia* betrachteten Arten mit Recht in dieser Gattung stehen, scheint unsicher. Eine Art wie *conjuncta* EDW. weicht auffallend von den anderen Arten durch die mit der Costa fast vollständig verschmolzene Ader R 4+5 ab, was an *Corynoneura* erinnert (vgl. EDWARDS 1929, Taf. XVIII, Fig. 14). Zweifelhafte *Pseudosmittia* sind wohl auch *nigroflava* EDW. und mit dieser verwandte Arten (vgl. oben p. 42).

Als eine zweifelhafte *Pseudosmittia* betrachte ich auch *longicrus* (KIEFF.) STR., die im Gegensatz zu allen echten *Pseudosmittia*-Arten wohl entwickelte Pulvillen und vorstehenden Anallappen an den Flügeln hat (vgl. STRENZKE 1950, p. 292—295, Fig. 79), also ganz wie bei *Camptocladius* und *Acamptocladius*. STRENZKE stellte *longicrus* wegen des Baus der Puppe in die *angusta*-(*trilobata*-)Gruppe. Da aber die Larve, die in dieser Verwandtschaftsgruppe die schärferen Merkmale besitzt, noch unbekannt ist und STRENZKE nichts über das eventuelle Vorhandensein eines Mesonotalhöckers bei der Imago mitteilt, ist eine endgültige Beurteilung vorläufig nicht möglich.



136



137

Fig. 136—137. Hypopyg von *Pseudosmittia angusta* (EDW.) (Fig. 136) und *P. restricta* n.sp. (Fig. 137).

Bestimmungstabelle der nordeuropäischen *Pseudosmittia*-Arten (♂♂).

- 1 (8) Pronotum normal entwickelt, bei Seitenansicht falzartig vorstehend, die Loben median in Kontakt (Fig. 131). Die *recta*-Gruppe
- 2 (7) AR. 0,80—1,20. Wenigstens die R-Ader mit Borsten. Anallergit mit einer buckeligen Erhebung weit vor dem Hinterrande, ohne eigentliche Analspitze.
- 3 (6) R 2+3 in oder vor der Mitte des Abstandes zwischen R 1 und R 4+5 in die Costa mündend.
- 4 (5) R basal mit 3 Borsten, R 1 und R 4+5 nackt. LR. der Vordertibien etwa 0,60. Am Hypopyg ist der distale Innenlobus der Basalglieder gross und nach hinten ausgezogen. *P. ruttneri* STR.
- 5 (4) Sowohl R wie R 1 und R 4+5 mit Borstenreihen. LR. der Vordertibien etwa 0,40. Am Hypopyg ist der distale Innenlobus der Basalglieder kleiner und nach hinten nicht ausgezogen. *P. brevitarsis* BRUND.
- 6 (3) R 2+3 mündet zusammen mit R 4+5 in die Costa und verläuft näher an dieser als an R 4+5. LR. der Vordertibien etwa 0,45. R basal mit Borsten, R 1 und R 4+5 nackt. Am Hypopyg ist der distale Innenlobus nicht nach hinten ausgezogen. *P. oxoniana* EDW.
- 7 (2) AR. nur 0,21—0,31. Alle Adern mit Ausnahme der Costa nackt. Hypopyg mit typischer Analspitze. *P. holsata* THIEN. et STR.
- 8 (1) Pronotum mehr oder weniger reduziert, bei Seitenansicht keilförmig auslaufend (Fig. 132, 133), die Loben median mehr oder weniger weit getrennt. Alle Adern mit Ausnahme der Costa nackt. Hypopyg mit Analspitze.
- 9 (14) R 2+3 von R 4+5 getrennt. Analspitze vorhanden. Basalglieder des Hypopygs mit 3 Innenloben. Anepisternalatur ziemlich normal entwickelt (Fig. 132). Die *angusta*-Gruppe

- 10 (11) Letztes Antennenglied mit langer, gerader Apikalborste. AR. etwa 0,70.
Hypopyg: Fig. 136. *P. angusta* EDW.
- 11 (10) Letztes Antennenglied ohne Apikalborste. AR. 1,10 oder höher.
- 12 (13) AR. etwa 1,10. Der distale Innenlobus der Basalglieder breit, distal fein
gezähnt. *P. triappendiculata* GOETGH.
- 13 (12) AR. etwa 1,50. Der distale Innenlobus der Basalglieder schmal, distal nicht
gezähnt. *P. trilobata* EDW.
- 14 (9) R 2+3 mit R 4+5 verschmolzen. Basalglieder des Hypopygs nur mit einem
Innenlobus. Analspitze fehlend (Fig. 137). AR. nur 0,25. Anepisternalatur
sehr kurz (Fig. 133, Aes). Die *restricta*-Gruppe
P. restricta n.sp.

P. restricta n.sp. ♂. — Flügellänge 1,15 mm. Körper ganz dunkel, Beine und Schwinger weisslich. AR. nur 0,25. Das letzte Antennenglied (Fig. 126) kräftig gebogen, distal keulenförmig verdickt und dort mit zahlreichen feinen Haaren. Federbusch der Antennen reduziert, die einzelnen Federbuschhaare aber sehr kräftig, borstenähnlich, sehr licht sitzend, an jedem Glied, auch an dem letzten, nur einen Haarquirl bildend. Pronotum (Fig. 133) sehr stark reduziert, seine Loben sehr breit getrennt. Deutliches Mesonotalhöcker vorhanden. Jederseits auf dem Mesonotum eine Reihe von 5 Dorsolateralborsten. Anepisternalatur sehr kurz. Flügel mit kräftig markiertem, stumpf abgerundetem Anallappen. R 1 sehr schwach, R 4+5 sehr kräftig entwickelt. R 2+3 mit R 4+5 verschmolzen. Costa distal von R 4+5 nicht verlängert, weit vor Cu 1 endigend. fCu weit distal von r-m. Cu 2 kräftig geschwungen. Ader distal sehr schwach, vor fCu endigend. R, R 1 und R 4+5 ohne Borsten.

Hypopyg (Fig. 137). Analtergit median mit dunklem Längsband und mit 6 paarweise sitzenden kurzen Borsten. Analspitze kaum angedeutet. Innenlobus der Basalglieder sehr klein, hyalin. Endglieder schwach gebogen, mit einem kurzen und sehr breitem Griffel, dorsal fein und dicht behaart.

Schweden: 1 ♂ am 11.7.46 am Ufer des Bodsjön bei Kälarne in Jämtland.

Sehr charakteristische Art, die von den bisher bekannten *Pseudosmittia*-Arten recht stark abweicht.

P. ruttneri STR. — Das Vorkommen dieser Art in Nordeuropa war bisher zweifelhaft (vgl. STRENZKE 1950, p. 297). Ein reiches Material liegt mir aus der Provinz Jämtland in Schweden vor: 28.8.46, Ufer des Stora Blåsjön (leg. A. MÄÄR). — Bisher aus dem Alpengebiet: Nieder-Österreich, Schweiz, bekannt.

P. oxoniana EDW. — Hochnordische, von *ruttneri* wohl unterschiedene Art. Material liegt u.a. aus dem See Bessvatn, 1374 m, in Jotunheimen, Norwegen, vor.

P. holsata THIEN. et STR. — Schweden, Jämtland: 1 ♂ 18.6.46 am Ufer des Stora Blåsjön gekeschert (leg. A. MÄÄR). Bisher aus Holstein und Lünz in Nieder-Österreich bekannt.

P. angusta EDW. — Schweden, Schonen: 1 ♂ 6.8.47 am Ufer des Åsljungsjön bei Örkelljunga gekeschert. Bisher nur von den Britischen Inseln bekannt.

50. Genus **Thienemanniella** KIEFF.*(Microlenzia* KIEFF.)

Augen meistens behaart, klein, rundlich. Vertexborsten an Zahl stark reduziert, hinter jedem Auge nur 1—2 Stück. Antennen nur mit 11—13 Gliedern. Das letzte Antennenglied distal mit einer Haargruppe, aber ohne Apikalborste. AR. sehr niedrig. Pronotum reduziert, seine Loben medianwärts stark verschmälert und bei Dorsalansicht median nicht sichtbar, jedoch wahrscheinlich immer mit einander in Kontakt, lateral mit 1—2 sehr schwachen Borsten. Mesonotum ohne Höcker und Dorsomedianborsten. Die wenigen Dorsolateralborsten jederseits in einfacher Reihe. Jederseits 1—2 Praealarborsten. Anepisternalfurche vollständig. Scutellum mit nur 2—4 Borsten. Flügel ohne Makrotrichien, sehr fein punktiert, mit nur schwach angedeutetem Anallappen und nackter Squama. R 1 und R 4+5 ganz verschmolzen und mit der stark verkürzten Costa zu einem praktisch einheitlichen Clavus vereinigt (Fig. 10). Costa beim ♂ etwa zwei Fünftel der Flügellänge erreichend und etwas proximal von fCu endigend, beim ♀ der Mitte der Flügels vorüberreichend und distal von fCu endigend. Eine falsche Ader beginnt an r-m, geht unter dem Clavus und dann nahe am Vorderrande des Flügels fast bis zur Flügelspitze. An-Ader distal nach unten gebogen und bis unter fCu oder distal davon reichend. Trochanter der Vorderbeine gekielt aber ohne Fortsatz. Hintertibien distal nicht angeschwollen und dort ohne innere Verlängerung. Das 4. Tarsenglied kürzer als das 5. und mehr oder weniger ausgerandet. Pulvillen fehlen. Abdominalbeborstung sehr schwach entwickelt. Tergit II—IV beim ♂ mit 3—8 Borsten in Querreihe. Hypopyg ohne Analspitze. Griffel immer vorhanden. Die inneren Sklerite der Basalglieder auffallend stark entwickelt, besonders das von FREEMAN (1953 a) als „Parameren“ benannte Skleritpaar, das bei gewissen Arten ausserhalb der Basalglieder weit vorragen kann.

Genotypus: *clavicornis* KIEFF.

Wenig artenreiche Gattung mit weltweiter Verbreitung. Die Larven leben in fliessenden Gewässern.

Ueber die Verwandtschaftsverhältnisse der *Corynoneura*-Gruppe vgl. oben p. 41 ff.

51. Genus **Corynoneurella** BRUND.

Weitgehend mit *Corynoneura* (vgl. unten) übereinstimmend, aber wie *Thienemanniella* mit distal ganz normal gebauten Hintertibien und deshalb eine Mittelstellung zwischen den beiden Gattungen einnehmend.

Genotypus: *paludosa* BRUND.

Monotypische, bisher nur aus Schweden bekannte Gattung (BRUNDIN 1949, p. 830).

52. Genus **Corynoneura** (WINN.) EDW.
(*Bauseia* KIEFF.)

Mit *Thienemanniella* weitgehend übereinstimmend, aber von ihr durch folgende Merkmale abweichend:

Augen immer nackt. Antennen bisweilen nur 10-gliedrig. Anallappen der Flügel ganz fehlend, der Flügelhinterrand von der Alula distalwärts gerade verlaufend. Costa beim ♂ etwa ein Drittel bis zwei Fünftel der Flügellänge erreichend und weit proximal von fCu endigend, beim ♀ etwa bis zur Mitte der Flügel reichend und etwas proximal von fCu endigend. An-Ader gerade, bis fCu nicht heranreichend. Trochanter der Vorderbeine mit einem flachen Fortsatz. Hintertibien distal angeschwollen, schräg abgestutzt und innen scharfeckig ausgezogen. Abdominaltergite II—IV beim ♂ je nur mit 1—3 Borsten. — Hierher die kleinsten bekannten Chironomiden; Flügellänge bei *C. fuscihaltes* EDW., ♀, kaum 0,7 mm.

Genotypus: *scutellata* (WINN.) EDW. (*innupta* EDW.).

Artenreiche Gattung mit weltweiter Verbreitung. Die Larven überwiegend in stehenden Gewässern.

Die von EDWARDS (1929) auf der Basis der Behaarung des letzten Antennengliedes unterschiedenen Artengruppen A—C sind später von GOETGHEBUER (1939) zu Untergattungen erhoben worden. Dies scheint kaum begründet zu sein (vgl. auch FREEMAN 1953 a, p. 209).

Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, dass einige *Corynoneura*-Arten eine stark verkürzte Anepisternalsutur besitzen, was bisher nicht beobachtet worden ist. Die orale Hälfte der Sutur sind in diesen Fällen ganz reduziert. Dieses Merkmal besitzen Arten wie *scutellata*, *lacustris* EDW. und *edwardsi* BRUND. Bei anderen *Corynoneuren* ist die Sutur normal entwickelt. So ist auch bei *Corynoneurella* und *Thienemanniella* der Fall.

Literaturverzeichnis.

- ANDERSEN, F. SÖGAARD, 1937: Ueber die Metamorphose der Ceratopogoniden und Chironomiden Nordost-Grönlands. *Medd. om Grönland*, 116, 1: 1—95.
- BRUNDIN, L. 1947: Zur Kenntnis der schwedischen Chironomiden. *Ark. f. Zool.* 39 A, 3: 1—95.
- 1949: Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgebirgsseen. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 30: 1—914.
 - 1952: Zur Kenntnis der Taxonomie und Metamorphose der Chironomidengattungen *Protanypus* KIEFF., *Prodiamesa* KIEFF. und *Monodiamesa* KIEFF. *Ib.* 33: 39—53.
- EDWARDS, F. W. 1922: *Diptera Nematocera*. Results of the Oxford University Expedition to Spitsbergen, 1921. No. 14. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 9, 10: 193—215.
- 1923: On the Nematoceros *Diptera* of Jan Mayen Island. *Ib.* 9, 11: 255—240.
 - 1924: *Diptera Nematocera*. Results of the Merton College Expedition to Spitsbergen, 1923. *Ib.* 9, 14: 162—174.
 - 1925: *Diptera (Nematocera)* from Spitsbergen. *Ib.* 9, 16: 354—356.
 - 1929: British non-biting midges (*Diptera, Chironomidae*). *Trans. Ent. Soc. London*, 77, 2: 279—430.
 - 1931: *Diptera* of Patagonia and South Chile. II, 5: *Chironomidae*: 233—324 (331). London: Printed by order of the Trustees of the British Museum.
 - 1932: Notes on Highland *Diptera*, with descriptions of six new species. *The Scott. Naturalist, New Ser.* 21: 43—52.
 - 1933 a: Some Pertshire *Diptera*. *The Scott. Naturalist, New Ser.* 22: 87—92. (Besprechung!). *The Entomologist*, 65: 140—141.
 - 1932 b: The Female of *Spaniotoma (Orthocladus) flexuella* EDW. *Ib.* 65: 167.
 - 1933: Oxford University Expedition to Hudson's Strait. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 10, 12: 614—620.
 - 1933 a: Some Pertshire *Diptera*. *The Scott. Naturalist, New Ser.* 22: 87—92.
 - 1935: *Diptera Nematocera* from East Greenland. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 10, 15: 469—473.
 - 1935 a: *Diptera* from Bear Island. *Ib.* 10, 15: 531—543.
 - 1937: *Chironomidae (Diptera)* collected by Prof. AUG. THIENEMANN in Swedish Lappland. *Ib.* 10, 20: 140—148.
 - 1937 a: *Diptera*. With a Note on the Pupa of *Orthocladus conformis* HOLMGR. by AUG. THIENEMANN. Oxford University Expedition to North-East Land 1936. *Ib.* 10, 20: 360—364.
 - 1940: On the genera *Hydrobaenus* FRIES, and *Trissocladus* KIEFFER. *Proc. R. Ent. Soc. London (B)* 9: 154—156.
 - 1941: In THIENEMANN, Lappländische Chironomiden und ihre Wohngewässer. *Arch. f. Hydrobiol. Suppl.* 17: 211—212, 224—225, 226—227, 235.
 - KRÜGER, F., und THIENEMANN, A. 1939: *Lapposmittia parvibarba* n.sp. Chironomiden aus Lappland. V. *Zool. Anz.* 127, 9/10: 259—264.

- und THIENEMANN, A. 1938: Neuer Beitrag zur Kenntnis der *Podonominae*. *Ib.* 122: 152—158.
- FITTKAU, E. J. 1954: *Trichocladius nivalis* GOETGH. Chironomidenstudien III. *Ber. Limnol. Flusstat. Freudenthal*, 6: 17—27.
- FREEMANN, P. 1953: *Chironomidae* (Diptera) from Western Cape Province. I. *Proc. R. Ent. Soc. London. (B)* 22, 7/8: 127—135.
- 1953 a: Do. II. *Ib.* 22, 11/12: 201—213.
- FRIES, B. F. 1830: Beskrifning öfver ett nytt slägte *Hydrobaenus* hörande till *Tipulariae*. *K. Sv. Vet. Ak. Handl.* 1829: 176—187.
- GEER, C. DE, 1776: Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. VI: 1—522. Stockholm.
- GOETGHEBUER, M. 1914: Recherches sur les larves et les nymphes des Chironomides de Belgique. *Mém. Acad. R. Belg. Cl. sci.* 2, 3: 3—48.
- 1919: Observations sur les larves et les nymphes de quelques Chironomides de Belgique. *Ann. Biol. Lac.* 9: 51—78.
- 1921: Les Chironomides de Belgique et spécialement de la zone des Flandres. *Mém. Mus. Hist. Nat. Belg.* 8, 4: 1—208.
- 1932: Diptères *Chironomidae*. IV. (*Orthocladinae*, *Corynoneurinae*, *Clunioinae*, *Diamesinae*). *Faune de France* 23: 1—204.
- 1933: Chironomides du Groenland oriental, du Svalbard et de la Terre de Francois Joseph. *Skr. om Svalbard og Ishavet*, 53: 19—31.
- 1934: *Ceratopogonidae* et *Chironomidae* récoltés par M. le Prof. THIENEMANN dans les environs de Garmisch-Partenkirchen (Haute-Bavière). *Bull. Ann. Soc. Ent. Belg.* 74: 87—95.
- 1934 a: *Ceratopogonidae* et *Chironomidae* nouveaux ou peu connus d'Europe. *Ib.* 74: 287—294.
- 1934 b: *Ceratopogonidae* et *Chironomidae* récoltés par M. le Prof. THIENEMANN dans les environs de Garmisch-Partenkirchen (Haute-Bavière) et par M. GEIJSKES près de Bale, dans le Röserenbach. *Ib.* 74: 334—350.
- 1936: *Tendipedidae* (*Chironomidae*). a) Subfamiliae *Pelopiinae* (*Tanypodinae*). A. Die Imagines. In: Lindner, *Die Fliegen der paläarktischen Region.* 13 b: 1—50.
- 1936 a: Note sur quelques Chironomides décrits par J. J. KIEFFER. *Arch. f. Hydrobiol.* 30: 669—672.
- 1937: Quatre Chironomides nouveaux d'Allemagne. *Ib.* 31: 508—510.
- 1937—38: *Tendipedidae* (*Chironomidae*). b) Subfamilie *Tendipedinae* (*Chironominae*). A. Die Imagines. In: LINDNER, *Die Fliegen der paläarktischen Region*, 13 c: 1—128.
- 1938: *Ceratopogonidae* et *Chironomidae* nouveaux ou peu connus d'Europe. *Bull. Ann. Soc. Ent. Belg.* 78: 56—64.
- 1939: *Tendipedidae* (*Chironomidae*). c) Subfamiliae *Diamesinae*. A. Die Imagines. In: LINDNER, *Die Fliegen der paläarktischen Region.* 13 d: 1—28.
- 1939 a: *Tendipedidae* (*Chironomidae*). e) Subfamiliae *Corynoneurinae*. A. Die Imagines. *Ib.* 13 f: 1—14.
- 1940: Chironomides de Laponie Suédoise. *Bull. Ann. Soc. Ent. Belg.* 80: 55—72.
- 1940—50: *Tendipedidae* (*Chironomidae*). f) Subfamiliae *Orthocladinae*. A. Die Imagines. In: LINDNER, *Die Fliegen der paläarktischen Region.* 13 g: 1—208.
- 1944: *Ceratopogonidae* et *Chironomidae* nouveaux ou peu connus d'Europe. *Biol. Jaarboek*, „*Dodona*“, 11: 35—44.
- HUMPHRIES, C. F., and FITZGERALD, A. M. 1949: Metamorphosis of the *Chironomidae* I. *Hydrobiologia* 1, 4: 410—424.

- GOWIN, F. 1943: Orthoclaadiinen aus Lunzer Fliessgewässern II. *Arch. f. Hydrobiol.* 40: 114—122.
- und THIENEMANN, A. 1942: Zwei neue Orthoclaadiinen-Arten aus Lunz (Niederdonau). *Zool. Anz.* 140: 101—109.
- HENNIG, W. 1943: Ein Beitrag zum Problem der „Beziehungen zwischen Larven- und Imaginalsystematik“. *Arb. morph. u. taxon. Ent.* 10: 138—144.
- 1948: Die Larvenformen der Dipteren. Eine Übersicht über die bisher bekannten Jugendstadien der zweiflügeligen Insekten. I: 1—184. Berlin.
- 1950: Do. II: 1—458.
- 1950 a: Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. 1—370. Berlin.
- HOLMGREN, A. E. 1869: Bidrag till kändedom om Beeren Eilands och Spetsbergens Insekt-Fauna. *K. Sv. Vet. Ak. Handl.* 8, 5: 1—55.
- JOHANNSEN, O. A. 1905: Aquatic nematoceros *Diptera*, II. *N.Y. State Mus. Bull.* 86: 76—237.
- 1937: Aquatic Nematoceros *Diptera*. III, *Chironomidae*: Subfamilies *Tanypodinae*, *Diamesinae* and *Orthoclaadiinae*. *Cornell Univ. Agr. Exp. Stat.* 205.
- 1952: Guide to the Insects of Connecticut. VI, 5, *Tendipedidae* (*Chironomidae*), except *Tendipedini*. *State of Conn.: State Geol. Nat. Hist. Surv. Bull. No.* 80: 3—26.
- KIEFFER, J. J. 1906: Genera Insectorum. Fasc. 42. *Chironomidae*.
- 1911: Nouveaux Tendipédides du groupe *Orthocladus*. *Bull. Soc. Ent. Fr.* 1911: 181—187, 199—202.
- 1912: Quelques nouveaux Tendipédides obtenus d'éclosion. *Ib.* 1912: 86—88, 101—103.
- 1921: Chironomides nouveaux ou peu connus de la région paléarctique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Metz*, 29: 51—109.
- 1922: Chironomides de la Nouvelle-Zemble. *Rep. sci. res. Norweg. Exp. Nov. Zemlya* 1921. 1, 2: 1—24.
- 1923: Nouvelle contribution à l'étude des Chironomides de la Nouvelle Zemble. *Ib.* 1, 9: 1—11.
- 1924: Chironomides nouveaux ou rares de l'Europe Centrale. *Bull. Soc. Hist. Nat. Moselle*, 30: 11—110.
- und THIENEMANN, A. 1908: Neue und bekannte Chironomiden und ihre Metamorphose. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.* 4: 1—10, 33—39, 78—84.
- und THIENEMANN, A. 1919: Chironomiden, gesammelt von Dr. A. KOCH auf den Lofoten, der Bäreninsel und Spitzbergen. *Ent. Mitt.* 8: 38—48, 110—124.
- KRÜGER, F., und THIENEMANN, A. 1941: Terrestrische Chironomiden. XI. Die Gattung *Gymnometriocnemus* GOETGH. *Zool. Anz.* 135: 185—195.
- LAURENCE, B. R. 1951: On two neglected Type Designations in the Genus *Hydrobaenus* FRIES, 1830. *Ent. Monthl. Mag.* 86: 164—165.
- LENZ, F. 1925: *Didiamesa miriforceps* KIEFF. Eine neue Chironomide aus der Tiefe der Binnenseen. *Neue Beitr. z. syst. Insektenbiol.* 3, 10: 85—94.
- PAGAST, F. 1947: Systematik und Verbreitung der um die Gattung *Diamesa* gruppierten Chironomiden. *Arch. f. Hydrobiol.* 41: 435—596.
- THIENEMANN, A., und KRÜGER, F. 1941: Terrestrische Chironomiden. VIII. *Metriocnemus fuscipes* MG. und *Metriocnemus terrester* n.sp. PAGAST. *Zool. Anz.* 133: 202—213.
- PHILIPPI, R. A. 1865: Aufzählung der chilenischen Dipteren. *Verh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien*, 15: 595—782.

- POTTHAST, A. 1914: Über die Metamorphose der *Orthocladius*-Gruppe. *Arch. f. Hydrobiol. Suppl.* 2: 243—376.
- SPÄRCK, R. 1922: Beiträge zur Kenntnis der Chironomidenmetamorphose. I—IV. *Ent. Medd.* 14: 31—109.
- STONE, A., and WIRTH, W. W. 1947: On the marine Midges of the Genus *Clunio* HALIDAY (*Diptera, Tendipedidae*). *Ent. Soc. Washington*, 49, 8: 201—224.
- STRENZKE, K. 1940: Terrestrische Chironomiden. V. *Camptocladius stercorarius* DE GEER. *Zool. Anz.* 132: 115—123.
- 1941: Terrestrische Chironomiden. X. *Georthocladius luteicornis* GOETGH. (Mit einem Beitrag von M. GOETGHEBUER, Gent). *Ib.* 135: 177—185.
- 1942: Terrestrische Chironomiden. XII. *Bryophaenocladius subvernalis* EDW. *Ib.* 137: 10—18.
- 1950: Systematik, Morphologie und Ökologie der terrestrischen Chironomiden. *Arch. f. Hydrobiol. Suppl.* 18: 207—414.
- 1950 a: Terrestrische Chironomiden. XIV. „*Limnophyes*“ *flexuellus* EDW. *Zool. Anz.* 145: 101—111.
- 1950 b: Die Pflanzengewässer von *Scirpus silvaticus* und ihre Tierwelt. *Arch. f. Hydrobiol.* 44: 123—170.
- 1952: Terrestrische Chironomiden. XV. *Bryophaenocladius nidorum* (EDW.). *Beitr. zur Ent. (Deutsch. Ent. Inst.)* 2: 529—542.
- und THIENEMANN, A. 1942: Zwei neue *Pseudosmittia*-Arten (*Diptera Chironomidae*) aus dem Gebiete der Lunzer Seen. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 42: 356—387.
- SULČ, K., und ZAVŘEL, J. 1924: Über epoikische und parasitische Chironomidenlarven. *Act. Soc. Sci. Nat. Morav.* 1: 353—391.
- THIENEMANN, A. 1919: Untersuchungen über die Beziehungen zwischen dem Sauerstoffgehalt des Wassers und der Zusammensetzung der Fauna in norddeutschen Seen. 2. Mitteilung: *Prodiamesa bathyphila* KIEFF., eine Chironomide aus der Tiefe norddeutscher Seen. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.* 14: 209—217.
- 1921: Die Metamorphose der Chironomidengattungen *Camptocladius*, *Discamptocladius* und *Phaenocladius*. *Arch. f. Hydrobiol. Suppl.* 2: 809—850.
- 1926: Hydrobiologische Untersuchungen an Quellen. VII. Insekten aus norddeutschen Quellen mit besonderer Berücksichtigung der Dipteren. *Deutsch. Ent. Zeitschr.* 1926: 1—50.
- 1932: Chironomiden-Metamorphosen. V. Die Gattung *Cardiocladius* KIEFFER. *Zool. Anz.* 101: 81—90.
- 1934: Chironomiden-Metamorphosen. VII. Die *Diamesa*-Gruppe. *Stett. Ent. Zeit.* 95: 3—23.
- 1934 a: Chironomiden-Metamorphosen. IX. *Psectrocladius* KIEFF. *Zool. Anz.* 105: 151—154.
- 1934 b: Chironomiden-Metamorphosen. VIII. „*Phaenocladius*“. *Diptera*, 7: 29—46.
- 1935: Chironomiden-Metamorphosen. X. „*Orthocladius-Dactylocladius*“. *Stett. Ent. Zeit.* 96: 201—224.
- 1935 a: Chironomiden-Metamorphosen. XII. *Deutsch. Ent. Zeitschr.* 1935: 86—96.
- 1936: Alpine Chironomiden. Ergebnisse von Untersuchungen in der Gegend von Garmisch-Partenkirchen, Oberbayern. *Arch. f. Hydrobiol.* 30: 167—262.
- 1936 a: Chironomiden-Metamorphosen. XI. Die Gattung *Eukiefferiella*. *Stett. Ent. Zeit.* 97: 43—65.

- 1936 b: Chironomiden-Metamorphosen. XIV. Die Orthoclaidiengattungen *Eucri-cotopus*, *Trichocladius*, *Rheorthocladius*. *Festschr. zum 60. Geburtstag v. Prof. Dr. Embrik Strand*. 1: 531—553. Riga.
- 1936 c: Chironomidenlarven und -puppen der Yale North India Expedition. *Zoogeographica* 3, 2: 145—158.
- 1936 d: Chironomiden-Metamorphosen. XIII. (*Dipt.*). Die Gattung *Dyscampto-cladius* THIEN. *Mitt. Deutsch. Ent. Ges.* 7: 49—54.
- 1937: Arktische Chironomidenlarven und -puppen aus dem Zoologischen Mu-seum, Oslo. *Norsk Ent. Tidsskr.* 5: 1—7.
- 1937 a: Chironomiden-Metamorphosen (*Diptera*). XV. *Mitt. Ent. Ges. Halle a.S.* 15: 22—36.
- 1937 b: *Podonominae*, eine neue Unterfamilie der Chironomiden. (Chirono-miden aus Lappland I). Mit einem Beitrag von F. W. EDWARDS. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 35: 65—112.
- 1937 c: Chironomiden aus Lappland. III. Beschreibung neuer Metamorphosen, mit einer Bestimmungstabelle der bisher bekannten *Metriocnemus*-Larven und -Puppen. *Stett. Ent. Zeit.* 98: 165—185.
- 1937 d: Die Puppe von *Diplocladius* (*Orthocladius*) *conformis* (HOLMGREN). *Ann. Mag. Nat. Hist.* 10, 20: 362—364.
- 1938: Chironomiden-Metamorphosen. XVI. *Diptera* 9: 87—96.
- 1939: Chironomiden-Metamorphosen. XVII. Neue Orthoclaidiinen-Metamorpho-sen. *Deutsch. Ent. Zeitschr.* 1939: 1—19.
- 1939 a: Dritter Beitrag zur Kenntnis der *Podonominae*. (Chironomiden aus Lappland VI). *Zool. Anz.* 128: 161—176.
- 1941: Lappländische Chironomiden und ihre Wohngewässer. *Arch. f. Hydro-biol. Suppl.* 17: 1—253.
- 1942: *Trichocladius*-Arten aus den Lunzer-Seen. (Chironomiden aus dem Lun-zer Seengebiet V). *Ib.* 39: 294—315.
- 1942 a: *Paratrichocladius holsatus* GOETGH., eine eigentümliche Mosaikart der Orthoclaidiinen. (Chironomiden aus dem Lunzer Seengebiet VI). *Zool. Anz.* 139: 201—208.
- 1943: Chironomiden aus dem Lunzer Seengebiet. VIII. Neue Metamorphosen. *Ib.* 142: 192—199.
- 1944: Bestimmungstabellen für die bis jetzt bekannten Larven und Puppen der Orthoclaidiinen. *Arch. f. Hydrobiol.* 39: 551—664.
- 1950: Lunzer Chironomiden. Ergebnisse von Untersuchungen der stehenden Gewässer des Lunzer Seengebietes (Niederösterreich). *Ib. Suppl.* 18: 1—202.
- 1954: *Chironomus*. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chiro-nomiden. *Die Binnengewässer.* 20: 1—834.
- und HARNISCH, O. 1932: Chironomiden-Metamorphosen. IV. Die Gattung *Crico-topus* V. D. WULP. *Zool. Anz.* 99: 135—143.
- und HARNISCH, O. 1933: Chironomiden-Metamorphosen. III. Zur Metamorphose der *Orthoclaidiariae*. *Deutsch. Ent. Zeitschr.* 1933: 1—38.
- und KIEFFER, J. J. 1916: Schwedische Chironomiden. *Arch. f. Hydrobiol. Suppl.* 2: 483—554.
- und KRÜGER, F. 1937: „*Orthocladius*“ *abiskoensis* EDW. und *rubicundus* (MG.), zwei „Puppen-Spezies“ der Chironomiden. *Zool. Anz.* 117: 257—267.
- und KRÜGER, F., 1939: Terrestrische Chironomiden. II. *Ib.* 127: 246—258.
- und STRENZKE, K. 1940: Terrestrische Chironomiden. III—IV: Zwei partheno-genetische Formen. *Ib.* 132: 24—40.

- und STRENZKE, K. 1940 a: Terrestrische Chironomiden. VI. *Pseudosmittia hol-sata*, eine neue Art mit fakultativer Parthenogenese. *Ib.* 132: 238—244.
- TOWNES, H. K. 1945: The Nearctic Species of *Tendipedini*. *The Amer. Midl. Nat.* 34, 1: 1—206.
- WIRTH, W. W. 1947: Notes on the Genus *Thalassomyia* SCHINER, with Descriptions of Two New Species (*Diptera: Tendipedidae*). *Proc. Haw. Ent. Soc.* 13, 1: 117—139.
- 1947 a: A Review of the Genus *Telmatogeton* SCHINER, with Descriptions of three new Hawaiian Species (*Diptera: Tendipedidae*). *Ib.* 13, 1: 143—191.
- 1949: A Revision of the *Clunioninae* Midges with Descriptions of a new Genus and four new Species. *Univ. Cal. Publ. Ent.* 8, 4: 151—182.
- WULP, F. M. VAN DER, 1874: Dipterologische Anteckeningen. *Tijdschr. Ent.* 17: 127—137.
- ZAVŘEL, J. 1926: Chironomiden aus dem Wigry-See. *Arch. d'Hydrobiol. Ichtyol.* 1, 3: 195—220.
- 1926 a: Metamorphose einiger neuen Chironomiden. *Act. Soc. Sci. Nat. Morav.* 3, 8: 251—282.
- 1928: Jugendstadien der Tribus *Corynoneurariae*. *Arch. f. Hydrobiol.* 19: 651—665.
- 1936: Tanypodinen-Larven und -Puppen aus Partenkirchen. *Ib.* 30: 318—325.
- 1937: Eine neue *Trissocladius*-Art. *Publ. Fac. Sci. Univ. Masaryk*, 239: 1—12.
- 1937 a: Orthocladiinen aus der Hohen Tatra. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 35: 483—496.
- 1938: Chironomidarum Larvae et Nymphae I. (*Rheocricotopus brunensis* GOETGH., *Orthocladius frigidus* ZETT.). *Publ. Fac. Sci. Univ. Masaryk*, 268: 1—10.
- 1939: Chironomidarum Larvae et Nymphae. II. (Genus *Eukiefferiella* TH.). *Act. Soc. Sci. Nat. Morav.* 11, 10: 3—29.
- 1941: Chironomidarum Larvae et Nymphae. IV. (Genus *Metriocnemus* v. D. WULP). *Ib.* 13, 7: 1—28.
- 1941 a: Chironomidarum Larvae et Nymphae. III. („*Pseudokiefferiella*“). *Ent. Listy. Fol. Ent. Brno*, 4: 1—6.
- und PAGAST, F. 1935: Zwei neue Orthocladiinen-Arten aus Hoher Tatra. *Casop. Cs. spol. Ent.* 32: 156—160.
- und THIENEMANN, A. 1916: Die Metamorphose der Tanypinen. I. *Arch. f. Hydrobiol. Suppl.* 2: 566—652.
- und THIENEMANN, A. 1919: Die Metamorphose der Tanypinen. II. *Ib.* 2: 655—784.
- ZETTERSTEDT, J. W. 1850: *Diptera Scandinaviae*. 9: 3367—3710. Lundae.

Register der Gattungen und Arten.

(Artnamen: Normaldruck; Synonyma: kursiv; Namen von Gattungen und Gruppen: gesperrt.)

	Seite		Seite
„Abisko“ (Eukiefferiella: Akiefferiella)	89	<i>Bauseia</i> KIEFF.	172
abiskoensis EDW.	103	bavarica GOETGH.	88
<i>Abiskomyia</i> EDW. 11, 20, 29, 31, 33, 34, 35, 53, 67—68		bavarica-Gruppe (Eukiefferiella)	88, 91
<i>Ablabesmyia</i> JOH.	25	bavarica-lobulifera-Gruppe (Eukiefferiella)	36, 85
<i>Acamptocladus</i> n.g. 12, 32, 34, 40, 41, 58, 162—163, 168		Belgica JACOBS	63
<i>Acricotopus</i> KIEFF. 8, 12, 31, 33, 37, 53, 56, 100, 108, 114, 115—116		bicolor ZETT.	83, 121
acuminatus EDW. (<i>Cardiocladius</i>) 66, 67		bifurcata TOK.	168
acuminatus n.sp. (<i>Chaetocladius</i>) . . 125		biformis EDW.	112
<i>Adiamesa</i> KIEFF.	62	bilobatus STOR. (<i>Cricotopus</i>)	112
africana EDW.	46	bilobatus n.sp. (<i>Diplocladius</i>) . . 71, 75	
<i>Akiefferiella</i> THIEN.	82, 89	bivittata PHIL.	18, 138, 139
albipennis GOETGH.	168	<i>borealis</i> KIEFF.	135
albiventris GOETGH.	138, 139	borealpina GOETGH. (<i>Krenosmittia</i>)	154, 159—160
alpicola BRUND. (<i>Prodiamesa</i>)	65	borealpinus GOW. (<i>Parametrioce-nus</i>)	135
alpicola ZETT. (<i>Cricotopus</i>)	112	<i>Boreochlus</i> EDW.	25
alpicola-Gruppe (<i>Cricotopus</i>)	112	<i>Brachydiamesa</i> GOETGH.	62
<i>Amblycladius</i> KIEFF.	95	branickii NOW.	62
<i>ampullaceus</i> KIEFF.	137	brevicalcar KIEFF.	84, 88, 91
angusta EDW.	58, 167, 168, 170	brevicalcar-Gruppe (Eukiefferiella)	87
angusta-Gruppe (<i>Pseudosmittia</i>)	43, 168, 169	brevicornis KIEFF. (<i>Orthocladius</i>) . . 95	
apicalis KIEFF.	8, 9, 21, 81	brevicornis STR. (<i>Pseudosmittia</i>) . . 167	
<i>aquilonaris</i> GOETGH. (<i>Orthocladius</i> s.str)	104	brevifurcata EDW.	168
<i>aquilonaris</i> THIEN. (<i>Trissocladius</i>) 74		brevinervis KIEFF.	48
arcticus n.sp.	130—131	brevipalpis KIEFF.	18, 73, 96
aterrima MEIG		brevipennis HOLMGR.	146
atratus ZETT.	134	breviradius KIEFF.	92
<i>atripluma</i> KIEFF.	107, 108	brevistylus KIEFF.	123
atroluteus GOETGH.	92	brevitarsis BRUND. (<i>Pseudosmittia</i>) 169	
basalis STAEG.	112	brevitarsis EDW. (<i>Gymnometrioce-nus</i>)	142
bathophila KIEFF. 144, 148, 150, 152, 153		<i>Brillia</i> KIEFF. 7, 11, 29, 30, 31, 33, 34, 35, 39, 47, 48, 49, 53, 68	
bathyphila KIEFF.	65		—69, 134

- brumalis* EDW. 142, 143
Bryophaenocladus THIEN.
 8, 10, 12, 21, 32, 33, 38, 40, 41, 57,
 94, 95, 97, 124, 128—129, 130, 141
byssinus SCHR. 161
bövensis n.sp. 36, 52, 53, 87, 90

calonotum EDW. 71
calvescens EDW. 88
campestris EDW. 63
Camptocladus V. D. WULP
 8, 10, 12, 32, 34, 40, 41, 58, 122,
 141, 160—162, 168
Camptokiefferiella GOETGH.
 156, 158—159
camptophleps EDW. 6, 83, 154, 157,
 158, 159, 160
capucinus ZETT. 66
Cardiocladus KIEFF. 7, 11,
 29, 31, 33, 34, 35, 53, 66—67
caudatus EDW. 61
ceylanicus KIEFF. 66
Chaetocladus KIEFF. 8, 9,
 12, 31, 32, 33, 38, 41, 56, 57, 94,
 95, 121—128
Chaetocladus-Gruppe . . 12, 56
chalybeatus EDW. 118
Chasmatocladius KIEFF. 95, 132
cheethami EDW. 144, 152
cinerella MEIG. 62
clavicornis KIEFF. und var. *lobatus*
 KIEFF. 135
clavicornis KIEFF. 171
Clinotanypus KIEFF. 25
Clunio HAL. 11, 46, 47, 52, 63
Clunio-Gruppe 45, 50, 63
coerulescens KIEFF. . . 36, 52, 53, 87, 90
coerulescens-Gruppe (Eukief-
 feriella) 87
conformis (HOLMGR.) EDW. 1924
 (Orthocladus) 6, 7, 70, 74, 75, 76,
 79, 128
conformis EDW. 1922, 1923 (Chaeto-
 cladius) 127
conjuncta EDW. 42, 168
conjungens BRUND. 128
Connectens-Gruppe (Rheortho-
 cladius) 107
Connectens-Gruppe (Tricho-
 cladius) 111
consobrinus HOLMGR. 99, 100
coronata EDW. 6, 83, 148, 149, 152, 153

Corynocera ZETT. 68
Corynocera-Gruppe 68
Corynoneura WINN. 8, 12, 34,
 42, 43, 44, 45, 168, 172
Corynoneura-Gruppe 9, 12,
 32, 41, 43, 44, 58, 59, 171
Corynoneura s.str. 8
Corynoneura, Gruppe A—C . . 8
Corynoneurella BRUND. 12,
 34, 59, 171, 172
crassicornis GOETGH. 99, 100
crassipes PANZ. 49, 69
crassistylus BRUND. 128
Cricotopus V. D. WULP 8, 12,
 18, 31, 33, 37, 51, 53, 55, 106, 108
 109—114
cubitalis KIEFF. 80
cultriger KIEFF. 70, 71, 75
curticosta EDW. 42
curtistylatus GOETGH. 92
curtistylus GOETGH. . . 18, 138, 139, 157
cyanea THEIN. 91, 108
cyanea-Gruppe (Eukiefferiella) 36

Dactylocladius KIEFF. 8, 9,
 18, 94, 95, 97, 122
decoratus HOLMGR. 103, 104
dentifer BRUND. 104
dentiforceps EDW. . . . 95, 122, 123, 127
devonica EDW. 6, 81, 83, 87, 90
Diamesa KIEFF. 11, 21, 22, 29, 52, 62
Didiamesa KIEFF. 60
Diplocladius KIEFF. 6, 7, 8,
 11, 29, 30, 31, 33, 34, 35, 36, 47,
 49, 51, 52, 53, 70—72, 74, 75
discoloripes-Gruppe (Eukief-
 feriella) 85
dispar GOETGH. 118
dissipatus EDW. 127
distylus KIEFF. 18
Dyscamptocladus THIEN.
 121, 122

edwardsi BRUND. 172
effusus WALK. 118
ellipsoidalis KIEFF. 123
ekmani BRUND. 65
ephemerae KIEFF. 144, 147, 148, 149, 150
Epicocladus KIEFF. 8, 12,
 32, 34, 40, 58, 144, 147, 148, 149,
 150, 153

- Eretmoptera* KELL. 46, 63
Eucorynoneura GOETGH. .. 8
Eucricotopus THIEN. 109, 110, 111
Eudactylocladius GOETGH. 95, 97, 128
Eudactylocladius THIEN. 12, 55, 93, 96, 97—99, 100
Eukiefferiella THIEN. 6, 8, 11, 32, 33, 35, 37, 40, 52, 53, 55, 81, 82—91, 95, 96, 113, 121, 148, 158, 159
Euorthocladus THIEN. 12, 51, 55, 93, 96, 97, 100, 101—103
Euphaenocladus THIEN. 10, 146
Eurycnemus V. D. WULP 7, 11, 29, 30, 31, 33, 34, 35, 47, 48, 49, 53, 69
Eutrissocladius GOETGH. 72, 73
excavatus BRUND. 104
excellens n.sp. 86, 89
excerptus EDW. 122
exiguus GOETGH. 132

festivus HOLMGR. 127, 128
filiformis KIEFF. 138, 139
fissicornis KIEFF. 113
flabellata KIEFF. 66
flavozonatus EDW. 71
flexidens BRUND. 128
flexuella EDW. .. 8, 10, 41, 95, 138, 164
fluviatilis GOETGH. 76, 79
foliaceus KIEFF. 161
forcipatus EDW. 61
frigidus ZETT. 95, 101, 102—103
frigidus - Gruppe (Orthocladus) 102
fulva KIEFF. 66
fuscihalter EDW. 172
fuscimanus KIEFF. 96, 97
fuscipes KIEFF. (Rheocricotopus) .. 118
fuscipes MEIG. (Metriocnemus) 133

gelidus KIEFF. (*Eudactylocladius*) 96, 98
gelidus n.sp. (*Chaetocladus*) 126
Georthocladus STR. .. 10, 39
glabripennis GOETGH. 19, 76, 95, 99, 100
gracei EDW. 83, 84, 85, 86, 95
gracilis n.sp. (*Chaetocladus*) 124
gracilis GOETGH. (*Pseudosmittia*) .. 167
gracilis KIEFF. (*Thienemannia*) ... 135
gracillima KIEFF. 152, 153, 159
grampianus EDW. 96
grandilobus n.sp. 38, 126

grandis KIEFF. (*Acricotopus*) 116
grandis KIEFF. (*Trissocladius*) 6, 18, 19, 74, 76, 128
grimshawi EDW. 80
griseipennis GOETGH. 18, 72
Gymnometriocnemus GOETGH. 7, 10, 12, 32, 34, 40, 41, 57, 134, 140—144
Gymnometriocnemus - Gruppe 12, 57
gynocera EDW. 150, 158
gynocera THIEN. et KRÜG. 157, 158, 159

Halirytus EAT. 63
Heleniella GOW. 12, 21, 27, 32, 34, 40, 57, 144—146
Heleniella - Gruppe 32, 57
Heptagya PHIL. 25, 27
heterocera KIEFF. 160
Heterotanytarsus SPÄRCK 8, 9, 11, 20, 32, 33, 35, 36, 53, 80—81, 95
Heterotrissocladius SPÄRCK 8, 11, 31, 33, 35, 36, 39, 53, 80, 81, 134
hexatomus KIEFF. 132
holmgreni JAC. 127
holsata THIEN. et STR. 167, 168, 169, 170
holsatus GOETGH. 111
hospita EDW. 87, 90
humeralis ZETT. 112, 114
Hydrobaenus FRIES 11, 18—19, 27, 31, 33, 35, 45, 47, 48, 55, 72—73, 74, 75, 96, 145
hydrophilus GOETGH. 130, 131

ilkleyensis EDW. 81, 83, 90
impensus WALK. 137
inconstans BRUND. 130
innupta EDW. 172
inserpens WALK. 112
intercedens BRUND. 137
irritus WALK. 137
Isocladus KIEFF. 109

jemtlandica BRUND. 165

Krenosmittia THIEN. 6, 10, 12, 21, 32, 34, 40, 41, 58, 83, 145, 149, 150, 151, 154, 156—160

- Orthocladius* s.str. 6, 7, 8,
 12, 37, 55, 94, 95, 96, 97, 100, 102,
 103—106, 107, 108
- Orthocladius*,
 Gruppe A, EDW. 8, 9, 121
 Gruppe B, EDW. 8, 128
 Gruppe C, EDW. 8, 94, 95, 122
 Gruppe D, EDW. 8, 81, 95
 Gruppe E, EDW. .. 8, 95, 138, 164
 Gruppe F, EDW. 8, 138
- Orthosmittia* GOETGH. .. 43, 168
oxoniana EDW. 167, 169, 170
- Pachycladius* KIEFF. 121
paludosa BRUND. 171
Paraclunio KIEFF. 63
Paracorynoneura GOETGH. 8
Paracricotopus THIEN. et
 HARN. 12, 31, 33, 37, 56, 118, 119
 —120, 121
- Parakiefferiella* THIEN. 6,
 12, 32, 34, 40, 58, 83, 144, 145,
 147, 148—156, 157, 159
- Parakiefferiella*-s.str. 12,
 150, 151, 153
- Parakiefferiella*-Gruppe 12,
 41, 43, 58, 151, 153
- paralaminatus* BRUND. 74, 128
- Paralimnophyes* n.g. 12, 32,
 33, 38, 39, 41, 57, 124, 129—131
- Parametriocnemus* THIEN.
 8, 12, 32, 33, 39, 41, 47, 57, 134,
 135—136, 137, 145
- Paraphaenocladus* THIEN.
 8, 10, 12, 32, 33, 39, 41, 57, 134,
 136—137
- Parasmittia* STR. 10, 141
- Paratrachocladus* THIEN.
 109, 110, 111
- Paratrissocladius* ZAVŘ. 73, 76
paravirgo GOETGH. 67
- Parorthocladus* THIEN. 11,
 31, 33, 37, 55, 92—93, 108
- parvibarba* EDW. 41, 160
- pectinatus* KIEFF. 123
- Pentaneura* PHIL. 25, 30, 46, 47
- perennis* MEIG. 122, 127
- Phaenocladus* KIEFF. .. 47, 146
- piger* GOETGH. 122
- pilosellus* n.sp. 112, 113, 114
- pilosipennis* n.sp. 139
- platypus* EDW. 118
- Pogonocladus* n.subg. 12, 55,
 97, 99—100
- Potthastia* KIEFF. 11, 29, 52, 63
- praecox* KIEFF. 65
- praticola* KIEFF. 18, 72
- Procladius* SKUSE 25
- Prodiamesa* KIEFF. 11, 25, 29,
 30, 31, 32, 33, 34, 47, 49, 52, 64—65
- Prodiamesa* s.str. 65
- Propsilocerus* KIEFF. 29, 30,
 31, 33, 34, 48
- Prosmittia* n.g. 12, 32, 34, 40,
 41, 58, 165
- Protanypus* KIEFF. 11, 15, 16,
 25, 27, 30, 40, 52, 60—61
- Psammathiomyia* DEBY 63
- Psectrocladius* KIEFF. 8, 12,
 18, 31, 33, 37, 51, 53, 56, 116—118
- pseudirritus* STR. 137
- Pseudochironomus* MALL. 48
- Pseudodiamesa* GOETGH. 11,
 29, 52, 62
- Pseudokiefferiella* LAUR.
 137, 139
- Pseudokiefferiella* ZAVŘ. 139
- Pseudorthocladus* EDW.
 138, 139, 163
- Pseudorthocladus* GOETGH.
 6, 8, 9, 10, 12, 32, 33, 39, 40, 41,
 57, 94, 95, 137—139
- Pseudosmittia* GOETGH. 8, 10,
 12, 21, 32, 34, 40, 41, 42, 43, 44,
 45, 58, 141, 157, 161, 162, 164, 165—170
- Pseudosmittia*-Gruppe 12,
 41, 43, 58, 160, 164
- Psilocerus* RUTHE 72
- Psilodiamesa* KIEFF. 62
- psilopterus* KIEFF. 117
- pulchripennis* EDW. 71
- pusillus* EAT. 132
- recta*-Gruppe (Pseudosmittia)
 162, 168, 169
- rectangularis* GOETGH. 87, 89
- rectangularis*-Gruppe (Eu-
 kiefferiella) 36, 81, 86
- Rheocricotopus* THIEN. et
 HARN. 8, 12, 31, 33, 37, 56, 114,
 117, 118, 120

- Rheorthocladus* THIEN. 37,
 93, 96, 97, 100, 103, 107
Rheosmittia n.subg. 12, 40,
 150, 152, 153, 157
restricta n.sp. 170
restricta-Gruppe (*Pseudosmittia*)
 170
rhyacobius KIEFF. 95, 104
rhyacobius-Gruppe (*Orthocladus*
s.str.) 103
rivicola KIEFF. 101
rivinus KIEFF. 107
rivulorum KIEFF. 101, 103
rubicundus MEIG. 95, 98, 103, 104
rufiventris MEIG. 37, 107, 108
rufovittata GOETGH. 65
rufus KIEFF. 73
ruttneri STR. 167, 169, 170

sagittalis KIEFF. 116
sagittalis-Gruppe 116
saxicola KIEFF. 96, 104, 106
saxosus TOK. 97, 101
scandica n.sp. .. 150, 151, 152, 153, 154
scanicus n.sp. 76, 78
schmitti WIRTH 46
scutellata WINN. (*Corynoneura*) ... 172
scutellata n.sp. (*Eukiefferiella*) 87, 89
semivirens KIEFF. 81, 91
senex JOH. 116
Sergentia KIEFF. 48
setiger KIEFF. 123
simplex STR. 167
skirwithensis EDW. 108
Smittia HOLMGR. 8, 10, 12, 21,
 32, 34, 40, 41, 58, 113, 141, 144,
 145, 146, 148, 164, 167, 168
Smittia s.str. 8, 146, 167
Smittia-Gruppe 12, 58
Smittia, Gruppe A, EDW. 8, 148
 Gruppe B, EDW. 8
 Gruppe C, EDW. 8, 162
 Gruppe D, EDW. 8
 Gruppe E, EDW. 8
smolandicus BRUND. 104, 106
Spaniotoma PHIL. 7, 8, 9, 17—
 18, 19, 137 138, 139
 sp. a, THIEN. (*Parakiefferiella*) ... 149
 sp. c, THIEN. (*Parakiefferiella*) 151, 153
spincornis n.sp. 149, 150, 152, 154—156
Stempellina BAUSE .. 20, 67, 81

Stenocladus KIEFF. 160
stercorarius DE GEER 161, 162
Stictochironomus KIEFF. .. 48
Stictocladus EDW. 70, 71
stylatus KIEFF. 39, 135
subnudus EDW. 140, 141, 142, 143
subpilosus KIEFF. 53, 80
subrecta GOETGH. 168
submontanus EDW. 162, 163
suecicus KIEFF. 122, 127
sylvestris FABR. 110
sylvestris-Gruppe 112
Symmetriocnemus THIEN. ... 134
Sympotthastia PAG. 29
Syncricotopus n.g. 12, 31, 33,
 37, 56, 106—108, 116
Syndiamesa KIEFF. 62
Synorthocladus THIEN. 11,
 32, 33, 36, 37, 55, 91—92, 95

Tanypus MEIG. 31
Tanytarsus V. D. WULP 21
tatricus PAG. 48, 74, 76
Telmatogeton SCHIN. 46, 63
Telmatogeton-Gruppe 45, 50, 63
tenuistylus BRUND. 127
Tethymia WIRTH 63
tetrachaetus KIEFF. 92
Thalassomyia SCHIN. 46, 47, 63
thienemanni KIEFF. (*Euorthocladus*)
 95, 96, 101, 102
thienemanni GOW. (*Heleniella*) 144
thienemanni GOETGH. (*Mesocricotopus*)
 106, 115
Thienemannia KIEFF. 7, 12,
 31, 32, 33, 39, 57, 134, 134—135
Thienemanniella KIEFF. 12,
 34, 44, 58, 171, 172
Thienemanniola KIEFF. ... 68
thienemanni-Gruppe (*Euorthocladus*)
 51
tibialis KIEFF. 123
torneträskensis EDW. 48, 76, 96
torrentium GOETGH 92
triappendiculata GOETGH. 170
Trichocladii genuini ... 111
Trichocladii connectentes
 111
Trichocladus KIEFF. 8, 108,
 109, 110, 111, 113, 114

<i>Trichocladus</i> , Gruppe A—B, EDW.	8, 108	<i>uliginosus</i> BRUND.	120
<i>Trichocladus</i> s.str.	118	<i>validus</i> n.sp.	126
<i>trifoliatus</i> KIEFF.	161	<i>veralli</i> EDW.	81, 83, 85, 88, 91
<i>trigonolabis</i> EDW.	94, 104, 106	<i>vernalis</i> GOETGH.	129
<i>trilobata</i> EDW.	167, 170	<i>virgo</i> EDW. (Abiskomyia)	67
<i>trilobata</i> - Gruppe (Pseudosmittia)	162, 167, 168	<i>virgo</i> STR. (Pseudosmittia)	167, 168
<i>tripilatus</i> EDW.	81, 91	<i>virgo</i> - Gruppe (Pseudosmittia)	167, 168
<i>Trissocladius</i> KIEFF. 6, 11, 18, 19, 31, 33, 35, 36, 37, 47, 48, 49, 51, 55, 70, 71, 73—79,	96	<i>vitellinus</i> KIEFF.	123
<i>Trissocladius</i> s.str.	76	<i>vitripennis</i> - Gruppe (Cricotopus)	18
<i>turfaceus</i> EDW.	18, 138	<i>volitans</i> GOETGH.	143, 144
<i>Tvetenia</i> KIEFF.	95	<i>waltli</i> MEIG.	62
		<i>wetterensis</i> n.sp.	104, 105

Die bodenfaunistischen Seetypen und ihre Anwendbarkeit auf die Südhalbkugel. Zugleich eine Theorie der produktionsbiologischen Bedeutung der glazialen Erosion

VON
LARS BRUNDIN

Inhalt.	Seite
Einleitung	186
Die profundale Chironomidenfauna der kalten und gemässigten Gebiete der Nordhalbkugel	192
I. <i>Heterotrissocladus subpilosus</i> -Seen	192
II. <i>Tanytarsus</i> -Seen	202
III. <i>Chironomus anthracinus</i> - und <i>C. plumosus</i> -Seen	209
IV. <i>Chironomus tenuistylus</i> -Seen	209
Die profundale Chironomidenfauna der warmen Tropengebiete	210
Die Chironomidenfauna tropischer Hochgebirgsseen	211
Die profundale Chironomidenfauna der gemässigten Gebiete der Südhalbkugel	215
Die produktionsbiologische Bedeutung der glazialen Erosion	223
Zitierte Literatur	232

Einleitung.

In der modernen, von NAUMANN und THIENEMANN gegründeten Seetypenlehre, die auf eine kausale Analyse der biotischen und abiotischen Faktoren baut, hat immer die Bodenfauna eine hervorragende Rolle gespielt. Schon sind fast vier Jahrzehnten verstrichen, seitdem THIENEMANN nachweisen konnte, dass die Zusammensetzung der Bodenfauna ein sehr empfindlicher Indikator der in den bodennahen Wasserschichten der Profundalregion ratenden Sauerstoffverhältnisse ist. Und da der O₂-Standard dieser Wasserschichten seinerseits mit der Menge des aus dem Epilimnion kommenden organischen Detritus in direktem Zusammenhang steht, stellt demnach die qualitative Zusammensetzung der Bodenfauna einen integrierenden Teil des produktionsbiologischen Bildes dar. THIENEMANN fand auch, dass die Chironomiden jene Tiergruppe ist, die die stärkste ökologische Differenzierung zeigt und die demnach bei einer Charakteristik der benthalen Faumentypen am meisten aktuell wird. Auf der Basis dieser grundlegenden Ergebnisse in den Seen des Eifelgebietes errichtete THIENEMANN (1920) die beiden Haupttypen der bodenfaunistischen Seetypenlehre, den *Tanytarsus*-See und den *Chironomus*-See. Dabei stellte es sich bald heraus, dass diese das Gegenstück zu den von NAUMANN in Südschweden gegründeten oligotrophen bzw. eutrophen Seetypen waren (THIENEMANN 1921, 1921 a). Die beiden Forscher fanden es

auch begründet, einen dritten Haupttypus zu unterscheiden, und zwar den disharmonischen dystrophen Typus (THIENEMANN l.c., 1925). Es sollte aber lange dauern, ehe die bodenfaunistischen Charakterzüge des dystrophen Typus bekannt wurden.

Das Interesse wurde während der folgenden Jahre auf die Untersuchung der Bodenfauna der harmonischen Seen von Nord- und Mitteleuropa konzentriert. Zahlreiche Abhandlungen erschienen, die u.a. die Kenntnis der in produktionsbiologischer Hinsicht wichtigen Chironomiden wesentlich vermehrten. Gleichzeitig sahen mehrere mehr oder weniger gelungene, bodenfaunistisch begründete Typisierungen das Licht, die auf den Ausbau des THIENEMANN'schen Systems hinielten. Als Hauptresultat trat die von LENZ (1925, 1927) und LUNDBECK (1926, 1936) durchgeführte feinere Gliederung der Seen vor allem des oligotrophen Haupttypus hervor. Der Zusammenhang zwischen Trophiestandard und der Zusammensetzung der profundalen Chironomidenfauna in mitteleuropäischen Seen wurde von LUNDBECK (1936, p. 315), durch das folgende Schema veranschaulicht:

- I Oligotropher Typus: a) *Orthocladius*-Seen, b) *Tanytarsus*-Seen.
 I/II Mesotropher Typus: a) *Stictochironomus*-Seen, b) *Sergentia*-Seen.
 II Eutropher Typus: a) *Bathophilus*-Seen, b) *Plumosus*-Seen.

Dabei entsprechen die *Orthocladius*-Seen bei LUNDBECK etwa dem ultra-oligotrophen Typus bei NAUMANN (1924, p. 101) (=dem panoligotrophen Typus bei PESTA 1929).

„Diese Seetypisierung hat Kritik gefunden: dabei ist aber gleich zu bemerken, dass nicht allen Kritikern klar bewusst war, dass es ein prinzipieller Unterschied ist, ob man einen Seetypus (nur) auf Grund seiner Tiefen-Chironomiden aufstellt, oder ob man die Tiefen-Chironomiden als Indikatoren für einen bestimmten Seetypus benutzt und dieser nach ihnen benennt. Im allgemeinen richtet sich die Kritik — und dann mit Recht — nur gegen die erstgenannte Methode“ (THIENEMANN 1954, p. 390—391).

Die LUNDBECK'sche Typisierung ist kausal begründet und hat sich überhaupt sehr gut bewährt. Es ist aber notwendig zu betonen, dass LUNDBECK — wie THIENEMANN — nur mit stabil geschichteten Seen operiert. Und zwar sind es nur diese mehr oder weniger tiefen Seen, die im Tiefengebiet eine innerhalb der verschiedenen Trophiestufen einheitliche Bodenfauna besitzen. Leider sind mehrere Forscher hierüber nicht im klaren gewesen, weshalb sie eine fehlerhafte Auffassung von den kausalen Zusammenhängen erhalten haben. In gewissen Fällen hat dies zu offenerer Seekatalogisierung geführt.

In meiner Arbeit des Jahres 1949 habe ich die Resultate meiner Untersuchungen über die Bodenfauna der schwedischen oligotrophen und dystrophen Seen mit besonderer Berücksichtigung der Chironomiden hervorgelegt. Ein eingehender Vergleich zwischen den profundalen Chironomidenfaunen der nord- und mitteleuropäischen Seen wurde dadurch ermöglicht. Voraus-

setzungen für eine produktionsbiologische Typisierung der nordischen Seen auf bodenfaunistischer Grundlage wurden dadurch auch geschaffen. Eine Typisierung wurde aber in der fraglichen Arbeit nicht durchgeführt, und zwar deswegen, weil die profundale Chironomidenfauna der skandinavischen arktischen Seen noch ganz unbekannt war. OLSTAD (1925) und LENZ (1927) hatten allerdings die Boden- bzw. die Chironomidenfauna des arktischen Sees Tjernosen in Jotunheimen im zentralen Norwegen beschrieben; dieser See war aber allzu seicht (Tiefe 7 m), um mit anderen in diesem Zusammenhang aktuellen Seen direkt vergleichbar zu sein. Doch liessen die aus subarktischen Seen vorliegenden Resultate vermuten, dass die tiefen arktischen Seen *Heterotrissocladius*-Seen sind (BRUNDIN 1949).

Seit 1950 habe ich auch den skandinavischen arktischen Seen eine nähere Untersuchung gewidmet und daneben ergänzende Studien über gewisse schwedische oligotrophe Seen durchgeführt. Das Tatsachenmaterial scheint mir gegenwärtig genügend gross, um eine Typisierung der nordischen Seen auf der Basis der profundalen Chironomidenfauna als begründet hervorstehen zu lassen.

In dieser Arbeit soll diese Typisierung den Hintergrund bilden zu einem allgemeinen Vergleich mit den profundalen Chironomidenfaunen anderer Gebiete, in erster Linie denen der Anden.

Während der letzten Zeit sind gewisse Beiträge zur Kenntnis der Chironomiden warmer Tropengebiete geliefert worden. Dagegen sind die Chironomidenfaunen der in den temperierten Gebieten der Südhalbkugel gelegenen Seen völlig unbekannt geblieben. Hier klaffte eine grosse Lücke, dessen Ausfüllen von regional-limnologischem Gesichtspunkt aus sehr wichtig erschien. Eine der Hauptaufgaben meiner limnologischen Südamerika-Expedition 1953/54 war deshalb, die Bodenfauna der andinen Seen und besonders ihre Chironomiden zu erforschen.

Ich kann es nicht unterlassen, hier eine Gegenkritik der von EDWARD S. DEEVEY JR. (1950, p. 660—662) gemachte Besprechung meines Chironomidenbuches (1949) einzuschleiben. Diese Besprechung ist allzu lange unbestritten geblieben. Die gestreiften Probleme scheinen auch teilweise von prinzipiellem Interesse in diesem Zusammenhang zu sein. Nachdem er mehrere meiner Resultate positiv besprochen hat, feuert DEEVEY (l.c. p. 662) folgende Salve ab:

„In fact he calls for a return to the classical „biogeographic“ concept of limnological zoology exemplified by the work of ZSCHÖCKE, but while it is helpful and refreshing to have it pointed out that the profundal bottom fauna of central European lakes consists in large part of glacial relicts, even among chironomids, discussions of which environmental factors are more „important“ for whole taxonomic groups seem rather pointless today. A single factor is hardly likely to be of equal importance for all members of a fauna consisting of 140 species.

The more reflective, comparative parts of BRUNDIN's volume, including the discussion of lake typology, are colored by this rather oldfashioned, doctrinaire viewpoint, according to which it seems necessary to decide whether a given species is more sensitive to the „oxygen standard“, the „nutrient standard“, or some other, even more loosely defined

suite of variables. In the total absence of observational data on the chemical composition of the bottom deposits, the oxidation-reduction potential of the micro-habitat in which the larvae are actually living, the nature and quantity of food required by a chironomid larva, or the real productivity of the lakes in question, critical ecologists are not likely to take these parts of BRUNDIN's monograph very seriously."

Ich bedauere aufrichtig diese überlegene Attitüde meines amerikanischen Kollegen. Seine Kritik ist unüberlegt, unzuverlässig und auch unlogisch. Einerseits ist es nach DEEVEY „rather pointless today“, die entscheidenden ökologischen Faktoren mit Rücksicht auf „whole taxonomic groups“ zu diskutieren (was ich nicht gemacht habe), andererseits soll es „rather oldfashioned“ und „doctrinaire“ sein, dasselbe Problem mit Rücksicht auf „a given species“ zu erörtern. Die Methode, die heutzutage modern sein würde, wird nicht mitgeteilt.

Meine wichtigsten Ergebnisse sind vor allem auf Material aus dem Aneboda-Växjö-Gebiet erreicht worden, einem Gebiet, das mit Rücksicht auf limnische Milieufaktoren zu den am besten erforschten der Welt gehört. In diesem geologisch-geographisch einheitlichen Gebiet sind die untersuchten Seen zielbewusst und mit grösster Sorgfalt ausgewählt worden. Den durch vergleichende Untersuchungen erzielten Resultaten muss deshalb grosse Beweisfähigkeit zugemessen werden.

„A single factor is hardly likely to be of equal importance for all members of a fauna consisting of 140 species“. Ich bin ganz derselben Auffassung! Dieses Erwähnen von 140 Arten muss sich auf den See Innaren beziehen, in dem ich gerade diese Artenzahl nachgewiesen habe. Dass sich diese 140 Arten gegenüber irgendeinem existenz- oder ausbreitungsökologischem Faktor einheitlich verhalten sollten, habe ich aber niemals behauptet. Dagegen bin ich immer noch davon überzeugt, dass die auffallende Artenreichtum der Profundalfauna des Innaren auf die hohe Temperatur und den hohen O_2 -Gehalt des Bodenwassers zurückzuführen ist, Umstände, die die Kolonisation der profundalen Flächen seitens litoraler Elemente stark begünstigt haben müssen.

Nach DEEVEY sind Ausdrücke wie „oxygen standard“ und „nutrient standard“ los definierte Variablen. Kaum! Es ist wohl doch in einer Diskussion der Ökologie der limnischen Bodentiere selbstverständlich, dass sich jener Ausdruck auf die Entwicklung der O_2 -Mikroschichtung in den bodennahen Wasserschichten bezieht, und dass dieser Ausdruck die Intensität des aus Epilimnion kommenden Regens von Planktondetritus beabsichtigt, sowie dass die Intensität dieses Regens von der aktuellen Planktonproduktion und dem Volumen des Hypolimnions abhängig ist. Es ist hier von Ausdrücken die Rede, die in der europäischen bodenfaunistischen Literatur fest eingebürgert sind. In der fraglichen Arbeit habe ich mich übrigens an vielen Stellen gegen die Ansicht gewisser Verfasser über den Trophiestandard als entscheidenden ökologischen Faktor kritisch gestellt. Diese Einstellung zieht sich wie ein roter Faden durch meine ganze allgemeine Diskussion.

„In the total absence of observational data on the chemical composition of the bottom deposits“ etc. wären meine kausalökologischen Resultate nicht ernst zu nehmen. Hat doch DEEVEY keine Kenntnis von NAUMANN's und LUNDQVIST's berühmten Untersuchungen der Bodensedimente schwedischer Seen? In dieser Hinsicht ist Schweden das überhaupt am besten erforschte Land.

Für meine Resultate gleich verhängnisvoll sollte der Mangel an Beobachtungen hinsichtlich des Redox-Potentials in den oberen Sedimentschichten sein. In Europa liegen solche Messungen bisher nur aus einigen Seen in England vor (MORTIMER 1941—42, 1949). Das Redox-Potential hängt mit der Mikroschichtung eng zusammen. Nach HEWITT (1937) ertragen Aeroben ein E_h zwischen +0,4 und -0,2 Volt, weshalb die Verhältnisse unterhalb der Oberflächenschicht der Sedimente nicht günstig sind.

Dies bezieht sich also auf die vertikale Verteilung der Bodenfauna in den Sedimenten. Im übrigen liegen aber keine Tatsachen vor, die darauf hindeuten, dass der fragliche Faktorkomplex die profundalen Chironomidenlarven anders als über die O_2 -Mikroschichtung beeinflusst. Vgl. hierzu DEEVEY 1941! — Der nähere Zusammenhang zwischen Chironomidenlarven und O_2 -Mikroschichtung habe ich in einer besonderen Arbeit behandelt (BRUNDIN 1951).

Der dritte gefährliche Mangel sollte das Fehlen von Angaben über „the nature and quantity of food required by a chironomid larva“ sein. Es ist aber bisher nicht möglich gewesen zu zeigen, dass die von Planktondetritus lebenden profundalen Chironomidenlarven spezielle, artgebundene Forderungen an die Nahrung stellen, und dies mit Rücksicht weder auf den Planktontypus noch auf den Zerteilungsgrad (vgl. die Zusammenstellung bei THIENEMANN 1954, p. 110—115). Die mit Rücksicht auf Darminhalt und die geographische Verbreitung und bathymetrische Verteilung der respektiven Arten vorliegenden Tatsachen deuten vielmehr bestimmt darauf hin, dass die Chironomidenlarven der profundalen Sedimente hinsichtlich des Detritus-Typus wenig wählerisch sind. Ich nehme als Beispiel einige wichtige Milieu-Indikatoren. Das Verbreitungsgebiet von *Lauterbornia coracina* reicht von den oberitalienischen Seen im Süden bis zu den Polarinseln im Norden. In Süd- und Mitteleuropa sowie in den temperierten Gebieten von Nordeuropa finden sich die Larven nur im Profundal tiefer Seen. In den arktischen Gebieten leben sie dagegen hauptsächlich im Litoral. Innerhalb der Grenzen ihres Verbreitungsgebietes begegnen die *Lauterbornia*-Larven wohl allen Plankton-Gesellschaften, die die oligotrophen europäischen Seen aufweisen können. Und die sehr verschiedenartige bathymetrische Verteilung zeigt, dass die Larven Planktondetritus, der sich in sehr verschiedenen Zerteilungsstadien befindet, ohne weiteres verwerten können. — Die *Sergentia longiventris*-Larven sind in Südschweden an polyhumose Seen und Moorkolke gebunden, während sie in Nordschweden auch in oligohumosen Seen nachgewiesen worden sind. Die Zusammensetzung des Planktons ist in den fraglichen Seetypen wesentlich verschieden. — Die *Chironomus plumosus*-Larven leben sowohl in südschwedischen stark verunreinigten Seen wie in nordschwedischen ausgeprägt oligotrophen Seen. Die Planktontypen sind in diesen Fällen extrem verschieden. Zu bemerken ist auch, dass die *plumosus*-Larven ausgeprägt eurybath sind. — Eine Sache ist klar: meine Ergebnisse des Jahres 1949 werden nicht wegen unbeachteter Gesichtspunkte auf die qualitativen Nahrungsansprüche der diskutierten Chironomidenlarven aufs Spiel gesetzt.

Ich gebe gern zu, dass die Kenntnis der quantitativen Nahrungsansprüche verschiedener Chironomidenlarven sehr begrenzt ist. Sicher stehen doch diese Ansprüche sehr oft in Relation zu der aktuellen Grösse und der aktuellen Temperatur. Es ist auch klar, dass das Temperaturoptimum bei verschiedenen Arten sehr verschieden ist, sowie dass z.B. viele arktische Arten mit sehr niedrigen Temperatursummen auskommen können.

Schliesslich sollte es nach DEEVEY fatal sein, dass ich „the real productivity of the lakes in question“ nicht kannte. Das ist wirklich hohe Ansprüche! Denn die wahre Produktion kennt man bisher in keinem See.

Am Anfang meiner Feldarbeiten stand ich mit Rücksicht auf die Bodenfauna der fennoskandischen Seen vor einer Menge äusserst widersprechender Forschungsergebnisse. Sowohl von qualitativem wie von quantitativem Gesichtspunkt aus war es nicht möglich, das Material in ein kausales System zusammenzufassen. Beschrieben waren aus den zentralnorwegischen Hochgebirgen mesotrophe *Stictochironomus*- und *Sergentia*-Seen, dagegen keine oligotrophen *Tanytarsus*-Seen, aus dem nordschwedischen Nadelwaldgebiet sehr nahrungsarme polyhumose *Sergentia*-Seen, aus

Finnland eutrophe Seen mit profundalen *Sergentia*- und *Stictochironomus*-Besiedlungen, aus Deutschland eutrophe Seen mit *Stictochironomus* nur im Litoral. *Lauterbornia coracina*, die dominierende profundale Chironomidenart in den klassischen Seen des Eifelgebietes, war in Fennoskandien nur aus dem Torneträskgebiet in Schwedisch-Lappland bekannt. In zentralem Südschweden war kein typischer *Tanytarsus*-See, trotz umfassender Untersuchungen seitens anderer Forscher, nachgewiesen worden. *Sergentia*- und *Stictochironomus*-Larven schienen in den Seen dieses Gebietes, auch in den polyhumosen, gänzlich zu fehlen. Das ganze stimmte mit dem von THIENEMANN, LENZ und LUNDBECK ausgearbeiteten bodenfaunistischen Seetypensystem gar nicht überein.

In meiner Arbeit wird gezeigt, dass alle streitenden Resultate sich ohne weiteres erklären lassen durch das Zusammenspiel zwischen dem Temperaturfaktor, dem O₂-Faktor, dem Humusfaktor und dem ausbreitungshistorischen Faktor sowie durch die verschiedene ökologische Valenz der aktuellen Indikatorarten, die früher teilweise missverstanden wurde. Es wird nachgewiesen, dass sich hinter „*Stictochironomus*“ und „*Sergentia*“ zwei Artenpaare verbergen, die eine sehr verschiedene Ökologie besitzen. Jedes Artenpaar enthält ein Mitglied der THIENEMANN'schen *Tanytarsus*-Gemeinschaft (=der *Stictochironomus rosenschöldi*-Gemeinschaft bei mir), einer interessanten Artengruppe mit unstreitig kaltstenothermer Einstellung, die in meinen Diskussionen eine hervortretende Rolle spielt. Ist es in einem solchen Falle „old-fashioned“ und „doctrinaire“, der Temperaturfaktor als sehr bedeutungsvoll zu betrachten?

Tatsächlich ist DEEVEY's Kritik ein Angriff auf die europäische bodenfaunistische Forschung überhaupt. Auf ein sehr umfassendes regionales Milieustudium bauend, arbeitet doch diese Forschung ruhig weiter.

Die profundale Chironomidenfauna der kalten und gemässigten Gebiete der Nordhalbkugel.

Auf Grund der Profundalfauna gebe ich für die nordeuropäischen Seen das folgende Schema:

Harmonische Seen

I *Heterotrissocladius subpilosus*-Seen (ultraoligotroph)

II *Tanytarsus lugens*-Seen (mässig oligotroph)

II/III *Stictochironomus rosenschöldi*-Seen und *Sergentia coracina*-Seen (mesotroph)

III a) *Chironomus anthracinus*-Seen (mässig eutroph)

b) *Chironomus plumosus*-Seen (stärker eutroph)

Disharmonische (dystrophe) Seen

IV *Chironomus tenuistylus*-Seen (oligotroph)

Beim Vergleich mit der von LUNDBECK gegebenen Gliederung weicht meine Gliederung der Seen in erster Linie dadurch ab, dass die „*Orthocladius*“-Seen von mir als Vertreter eines produktionsbiologischen Haupttypus aufgefasst werden. Wegen der allgemeinen Milieubedingungen, der sehr niedrigen Trophielage und der überaus charakteristischen Tiefenfauna der fraglichen Seen scheint mir dies begründet zu sein.

I. *Heterotrissocladius subpilosus*-Seen

(ultraoligotroph).

Hierher gehören in Fennoskandien die arktischen, d.h. die oberhalb der Waldgrenze gelegenen tieferen Seen. Sie sind von der offenen Tundra, die am höchsten gelegenen von sterilen Blockböden umgeben. Die Ufer sind ganz minerogen. Im Litoral, dessen oberer Teil eine Blockzone darstellt, fehlt jede höhere Vegetation. Unterhalb der Blockzone gibt es höchstens schwache Bestände von *Nitella opaca* und Wassermoosen. Die eisfreie Periode dauert nur $3\frac{1}{2}$ —2 Monate und kann mitunter noch kürzer sein. Der Temperaturstandard des Litorals ist während normaler Vegetationsperioden extrem niedrig. Wegen der stark wechselnden Zufuhr von Mineralschlamm ist die Transparenz sehr variabel. Trotz des ausgeprägt oligohumosen Milieus ist die

Reaktion des Wassers meistens ausgeprägt sauer. Der O_2 -Standard des Wassers ist überall und während aller Jahreszeiten hoch. Die O_2 -Mikroschichtung ist in den bodennahen Wasserschichten des Hypolimnions extrem schwach entwickelt. Die Sedimente besitzen einen hohen Mineralkorngehalt (LUNDQVIST 1939). Nähere Angaben über die hydrographischen, hydrochemischen und allgemeinen produktionsbiologischen Verhältnisse in lappländischen arktisch-subarktischen Seen werden bald in Arbeiten von RODHE und MORTIMER veröffentlicht.

Das Phytoplankton kann nach THOMASSON (1951, 1952, 1952 a, mündlicher Mitteilung) als eine sehr Chlorococcalen-artenarme, mehr oder weniger Desmidiaceen-artenreiche, sehr Nannoplankton-reiche Gemeinschaft charakterisiert werden. Das Zooplankton spielt eine hervorragende quantitative Rolle.

In den *Heterotrissocladius subpilosus*-Seen begegnen extrem oligotrophe Verhältnisse. Niedrige Temperaturen und Nährstoffarmut, zwei eng miteinander verknüpfte Faktoren, prägen das Milieu. Hierzu kommt die extrem kurze Vegetationsperiode, die doch durch die hellen Sommernächte einermassen kompensiert wird.

Der arktische See hat eine individuenarme Bodenfauna, die in dieser Hinsicht etwa mit jener der süd- und mittelschwedischen dystrophen Moorkolke vergleichbar ist. Beim Vergleich mit diesen ist aber die Artenzahl der Bodenfauna oft wesentlich höher.

Die nordeuropäischen arktischen Seen sind im allgemeinen sehr seicht. Nur ganz wenige können mit Recht als tief bezeichnet werden, und oft wird es schwierig, zwischen See-Teich-Tümpel zu unterscheiden. THIENEMANN (1941, p. 87) schreibt über die Seen des Abisko-Gebietes: „Denn wenn man vom See eine Gliederung in Litoral (das von höheren Pflanzen besiedelt ist) und Profundal (das von höheren Pflanzen frei ist) verlangt, so würden grosse, flache Gewässer, die man doch gewöhnlich als „Seen“ bezeichnet, nicht unter diesen Begriff fallen . . . Und legt man Wert auf den Unterschied zwischen pflanzenbesiedeltem Litoral und pflanzenleerem Profundal („Aphytal“), so fällt diese Verschiedenheit weg in einer Gegend, in der höhere Wasserpflanzen in den grösseren stehenden Gewässern gänzlich oder so gut wie ganz fehlen.“

Eine von produktionsbiologischem Gesichtspunkt aus wichtige Prinzipfrage ist hiermit tangiert worden. Nichts hindert, dass auch grosse, ganz flache Gewässer Seen benannt werden. Schon unter im übrigen gleichen Voraussetzungen sind aber diese produktionsbiologisch von Seen mit typischer Profundalregion, die weniger produktiv sind und sein müssen, klar verschieden. Es ist demnach prinzipiell fehlerhaft, die Abundanz der Bodenfauna in arktischen und hochalpinen flachen Seen mit jener der im Profundal der tiefen Flachlandseen vorhandenen Bodenfauna zu vergleichen. Dies ist aber mehrmals geschehen und hat zu unhaltbaren Resultaten geführt (vgl. BRUNDIN 1949 und weiter unten). Nicht am wenigsten von bodenfaunistischem

Gesichtspunkt aus ist es deshalb sehr wichtig, zwischen litoralen und profundalen Seen zu unterscheiden, und besonders aktuell wird dies in arktischen und hochalpinen Seen, in denen das von botanischem Gesichtspunkt aus sehr schwach markierte Litoral einen diffusen Begriff werden kann. In den fraglichen Seen scheint es mir ein geeigneter Ausweg zu sein, die am Ende der Vegetationsperiode festgestellte Sichttiefe als ungefähre Litoral-Profundalgrenze zu bezeichnen. Dies doch unter der Voraussetzung, dass exaktere Indikationen anderer Art nicht vorhanden sind. „Es scheint jedoch klar, dass die untere Litoralgrenze in diesen Seen unter allen Umständen nicht in eine Tiefe verlegt werden kann, die wesentlich geringer als die Sichttiefe ist“ (BRUNDIN 1949, p. 650). Der in Schwedisch-Lappland gelegene Rissajaure hat eine Sichttiefe, die die grösste Tiefe, 33 m, übertrifft. Rissajaure ist demnach ein Litoralsee! Photosynthese ist dort auch in der grössten Tiefe vorhanden.

Der von mir am genauesten untersuchte arktische *Heterotrissocladius subpilosus*-See ist Katterjaure gleich südlich von Riksgränsen in Schwedisch-Lappland (vgl. THIENEMANN 1941, Taf. III, Fig. 4): Höhe ü.M. 690 m, Fläche etwa 2 km², grösste Länge etwa 2,1 km. Als Vergleichsee ist Katterjaure besonders geeignet, denn der See ist tief — grösste von mir gefundene Tiefe 55 m — und stabil geschichtet. Die Tiefentemperaturen liegen im Sommer bei 4—5°. Die Sichttiefe schwankt zwischen 2 und 8 m. Die höchsten Werte wurden am Ende der Vegetationsperiode erhalten.

Das obere Litoral ist überall minerogen und besteht bis in einer Tiefe von etwa 3 m ganz überwiegend aus Blockboden. Weiter unten folgt Gyttjaboden. *Nitella opaca* ist zwischen 3 und 8 m vorhanden. Wassermoose spielen eine sehr untergeordnete Rolle.

Die Bodenfauna erreicht ihr Abundanzmaximum gleich unterhalb des Blockbodens in einer Tiefe von 3—4 m. Durchschnittlich gibt es dort 3800 und maximal 4700 Tiere pro m². Dann sinkt die Abundanz schnell und beträgt in 7—10 m Tiefe etwa 2000 Ind. pro m². Die bodenfaunistische Litoral-Profundal-Grenze liegt in einer Tiefe von etwa 11 m. Im oberen Profundal gibt es in 12 m Tiefe etwa 1000, in 18 m Tiefe etwa 750 Ind. pro m². Das untere Profundal wird durch eine sehr individuenarme Fauna charakterisiert, die von 25 m ab eine fast konstante Abundanz von 400 Ind. pro m² hat (Med. in 25 m 435, in 35 m 435, in 50 m Tiefe 390 Ind. pro m²).

In der Profundalfauna sind dieselben Tiergruppen wie in anderen nord-europäischen harmonisch-oligotrophen Seen vertreten. Die Chironomidenlarven zeigen fast überall eine klare Dominanz. Daneben finden sich *Pisidium conventus*, *Pelosclex ferox*, weiter *Tubifex sp.*, Nematoden, *Cyclops* und Turbellarien.

Die weitaus häufigste Art der Profundalfauna ist *Heterotrissocladius subpilosus*. Andere Chironomiden sind nur spärlich vertreten: *Pseudodiamesa sp.*, *Monodiamesa ekmani*, *Protanypus caudatus*. Im ganzen also dieselbe Fauna

wie in den von mir (1949) früher behandelten grossen und tiefen subarktischen Seen. Die erwähnten Chironomiden sind die Vertreter der sehr artenarmen *Heterotrissocladius subpilosus*-Gemeinschaft.

Viel artenreicher ist die litorale Fauna des Katterjaure, in der die Chironomiden mit 55 Arten vollständig dominant sind. Es ist dabei für das arktische Milieu charakteristisch, dass die *Orthoclaadiinae* mit 35 Arten nicht weniger als 64 % der gesamten Chironomidenfauna ausmachen, während die *Chironomini* mit 4 Arten (7 %) eine sehr untergeordnete Rolle spielen. Verhältnismässig artenreich sind die *Tanytarsini* mit 13 Arten (24 %). Die *Tanyptinae* treten mit nur 3 Arten (5 %) ganz zurück. Die dominierende Stellung der *Orthoclaadiinae* ist demnach im Katterjaure noch stärker markiert als in den von THIENEMANN (1941) und mir untersuchten subarktischen Seen. So betrug die relative Artenzahl der *Orthoclaadiinae* in diesen Seen durchschnittlich 44 % und maximal (im Torneträsk) 52 % (vgl. BRUNDIN 1949, p. 573). Die relative Artenzahl der Orthoclaadiinen spiegelt im allgemeinen die zunehmende Härte des arktischen Klimas sehr schön ab!

Welche Arten sind nun die Konstituenten der litoralen Chironomidenbesiedelung des Katterjaure? Der Übersichtlichkeit halber unterscheide ich drei Gruppen:

1. Die *Tanytarsus lugens*-Gemeinschaft (=die *Stictochironomus rosenhöldi*-Gemeinschaft BRUNDIN 1949) der mässig oligotrophen *Tanytarsus*-Seen, eine kaltstenotherme Artgruppe, die in den Seen der temperierten Gebiete von Nord- und Mitteleuropa auf das Profundal beschränkt ist. Die Mitglieder dieser Gemeinschaft (vgl. unten p. 203) finden sich alle im Litoral des Katterjaure.

2. Eine exklusive aber artenreiche Gruppe kaltstenothermer nördlicher Arten, von denen mehrere recht ausgeprägt litoralstenobath sein dürften. Im Litoral des Katterjaure besonders häufig sind Arten wie *Abiskomyia virgo*, *Trissocladius conformis* und *Orthoclaadius (s.str.) trigonolabis*. Ein besonders interessantes Element ist die grosse, bisher nur aus Nowaja Semlja bekannte, zu *Tanytarsini* gehörende *Oeklandia borealis*, die von mir in mehreren schwedischen und zentralnorwegischen arktischen Seen nachgewiesen worden ist. Ein ähnliches hocharktisches Element ist *Tanytarsus niger*, eine bisher nur aus Ost-Grönland bekannte Art. Sie liegt mir aber bisher nur aus dem Fantesteinvatnet (1408 m) in Jotunheimen vor.

3. Eine wenig artenreiche Gruppe weit verbreiteter, sehr anpassungsfähiger, eurythermer Arten. Typische Mitglieder sind Arten wie *Pentaneura monilis* und *Parakiefferiella bathophila*.

Während tiefe arktische Seen in den schwedischen Hochgebirgen nur sehr spärlich vorhanden sein dürften, sind sie im zentralen Norwegen nicht selten. Unter den von mir in Jotunheimen untersuchten Seen sind z.B. Bessvatnet (1374 m ü.M., grösste Tiefe 102 m) und Juvvatnet (1837 m ü.M., grösste Tiefe 46 m) *Heterotrissocladius subpilosus*-Seen.

Die Chironomidenfauna der zentralnorwegischen arktischen Seen erinnert qualitativ überhaupt stark an jene der lappländischen. Ob die von mir bisher festgestellten geringen Unterschiede tatsächlich vorhanden sind, erscheint fraglich. Von Interesse ist ein allgemeiner Vergleich zwischen der Chironomidenfauna besonders hoch gelegener Seen im zentralen Norwegen und jener des Katterjaure. Aus dem Istjärn (1632 m ü.M., Tiefe unbekannt) bei Snöhetta im Dovre-Gebiet und dem schon oben erwähnten Juvvatnet (1837 m ü.M.) kenne ich bisher 18 Chironomidenarten. Von diesen gehören nicht weniger als 78 % zu *Orthocladinae*. Parallel dem fallenden Temperaturstandard also eine weitere relative Zunahme der Orthocladiinen!

Wie schon hervorgehoben, sind die meisten arktischen Seen mehr oder weniger flache Gewässer. In sehr vielen Seen gibt es keine echte Profundalregion. In diesen Fällen werden auch die tieferen Bodengebiete von einer Fauna besiedelt, die mehr oder weniger weitgehend an die litorale Fauna der tieferen Seen erinnert. Dabei sind die Abundanzzahlen wesentlich höher als normale arktische Profundalzahlen und mit den normalen litoralen Abundanzzahlen der tieferen arktischen Seen direkt vergleichbar. Das ist ja auch ganz natürlich.

Solche flache Seen sind keine *Heterotrissocladius subpilosus*-Seen. In der Bodenfauna spielen die Mitglieder der *Tanytarsus lugens*-Gemeinschaft der mässig oligotrophen Seen eine hervortretende quantitative Rolle. Daneben finden sich aber — regional bedingt — eine ganze Reihe hochnordischer Flachwasserarten. Es scheint mir aber begründet, auch diese Seen *Tanytarsus*-Seen zu benennen.

Ein typischer arktischer *Tanytarsus*-See ist der von mir Anfang August 1955 untersuchte *Fantesteinvatnet*, 1408 m ü.M., in West-Jotunheimen (Norwegen). Der See ist über weite Flächen 8 m tief (=Maximaltiefe). Eine sehr lichte Wassermoosvegetation ist überall vorhanden. Eine Serie quantitativer Fänge in 8 m Tiefe ergab eine durchschnittliche Abundanz von 2840 Ind. pro m². Von diesen waren 2030 Chironomiden und 730 *Pisidium conventus*. Ergänzende Einsammlungen von Puppenhäuten und Imagines zeigten, dass der See u.a. von der folgenden interessanten Konstellation bewohnt ist: *Protanypus morio*, *Monodiamesa ekmani*, *Orthocladius consobrinus*, *Tanytarsus lugens*, *T. niger*, *Lauterbornia coracina*, *Oeklandia borealis*, *Microspectra groenlandica*, *Paratanytarsus hyperboreus*, *Sergentia coracina*.

Dass die flachen arktischen Seen, wenn die Voraussetzungen im übrigen vergleichbar sind, eine grössere Produktivität als die tieferen besitzen, ist klar. Auf einen näheren produktionsbiologischen Vergleich wird hier verzichtet. Es ist aber wichtig festzustellen, dass die fraglichen *Tanytarsus*-Seen ultraoligotrophe Litoralseen sind, seichte Gewässer eines im Prinzip ultraoligotrophen Gebietes. Sie sind viel weniger produktiv als harmonische flache Seen entsprechender Tiefe des im Prinzip oligotrophen

Aneboda-Växjö-Gebietes, die ihrerseits weit vor den flachen Seen des im Prinzip eutrophen Plöner-Gebietes zurückstehen müssen.

Wie schon oben angedeutet, finden sich neben morphometrisch bedingten Produktionsstufen auch solche, die durch die Höhelage bedingt sind. Dass ein dritter Faktor — der „eutrophierende“ Einfluss der Gletscher — bisweilen sehr bedeutungsvoll wird, soll weiter unten gezeigt werden. Zuerst muss aber zu einer neuerdings erschienenen Arbeit von STEINBÖCK (1953) über die produktionsbiologischen Verhältnisse der hochalpinen Seen der Alpen Stellung genommen werden.

Schon in einer früheren Arbeit war STEINBÖCK (1938) zu der Ansicht gekommen, dass die Hochgebirgsseen der Alpen eine unerwartet individuenreiche Bodenfauna besitzen, und dass es demnach wahrscheinlich nicht berechtigt ist, diese Seen ultraoligotroph (panoligotroph) zu benennen. Gegen diese Ansicht habe ich mich schon kritisch gestellt (BRUNDIN 1949, p. 637).

Seitdem hat STEINBÖCK weitere Feldarbeiten durchgeführt, und in der Arbeit des Jahres 1953 (p. 162) stellt er nun fest, „dass es einen typischen Hochgebirgssee gar nicht gibt, dass vielmehr auch ober der Waldgrenze verschiedene Trophiegrade anzutreffen sind“. — Dem letzten Satz stimme ich zu, wenn statt Trophiegrade Produktionsstufen geschrieben wird. Und ich kann jene Gründe nicht annehmen, die STEINBÖCK zu dem Ergebnis bringen, dass die Hochgebirgsseen der Alpen Trophiegrade aufzeigen, die zwischen Ultraoligotrophie und Eutrophie schwanken.

Ultraoligotroph sind nach STEINBÖCK (l.c., p. 161) nur „Gletscherrandseen udgl.“ Der Obere Plenderlesee „müsste, wie oben gezeigt, seiner Bodenfauna nach auf Grund der LUNDBECK'schen Zahlenangaben dem mesotrophen Typus zugeordnet werden.“ — Die fraglichen Seen werden doch zusammenfassenderweise oligotroph genannt. Die anderen von STEINBÖCK untersuchten Seen sollen noch nahrungsreicher sein. Sie werden mit einem neuen Ausdruck „kryoeutroph“ benannt. Nach STEINBÖCK sind diese wahrscheinlich die häufigeren.

Mit Rücksicht darauf, dass die von STEINBÖCK untersuchten Seen alle in einer Höhe von 2300—2800 m gelegen sind, bedeutet die von ihm durchgeführte Typisierung ausserordentliche trophische Gegensätze in hochalpinen Gebieten, die mit Rücksicht auf die terrestrische Flora und Fauna als im Prinzip ultraoligotroph zu bezeichnen sind (vgl. PESTA 1929). Auch stimmt das ganze mit meinen in den skandinavischen Hochgebirgen gemachten Erfahrungen gar nicht überein.

Dass STEINBÖCK in seinen schwer zugänglichen Seen mit einfachen Mitteln arbeiten musste, ist begreiflich. Als Indikatoren sind demnach Temperatur- und Sauerstoffmessungen sowie Bodengreiferfänge verwendet worden. In den oft nur etwa 6—10 und höchstens 23 m tiefen Seen konnte STEINBÖCK eine Abundanz von 850—2840 Bodentieren, vor allem Oligochaeten und Chironomidenlarven, pro m² feststellen. Diese Zahlen werden nun mit den von LUND-

BECK (1926, 1936) im Profundal der mesotrophen und eutrophen Seen Süd- und Norddeutschlands erhaltenen Abundanzzahlen direkt verglichen. Im 6,5 m tiefen Lej Sgrischus, 2640 m ü.M. (Oberengadin), gab es durchschnittlich 2840 Tiere pro m². „Das ist eine Zahl, die schon mit jener der eutrophen Seen zu konkurrieren vermag“ (STEINBÖCK l.c., p. 157).

Es ist nun zu bemerken, dass die von STEINBÖCK diskutierten Hochgebirgsseen typische Litoralseen in meinem Sinne sind. STEINBÖCK teilt mit, dass das Plankton auch in dem tiefsten seiner Seen (Kl. Mühlendorfersee, 23 m tief, 2345 m ü.M.) sich untermals über dem Grunde aufhält. Eine tropholytische Schicht ist nicht vorhanden. Damit hat es auch keinen Sinn, die fraglichen Abundanzzahlen mit jenen der profundalen Böden anderer Seen zu vergleichen. Die STEINBÖCK'schen Bodenproben stammen tatsächlich alle aus litoralen Böden eines extrem oligotrophen Milieus. Seine Abundanzzahlen sind extrem niedrig und stimmen mit den von mir in den skandinavischen arktischen Litoralbiotopen erhaltenen Zahlen sehr gut überein.

Vielleicht kann es im ersten Augenblicke bedenklich erscheinen, Abundanzzahlen in dieser Weise zu vergleichen. Oft ist es aber nur solche, die zur Verfügung stehen. Und hinsichtlich der hier diskutierten Seen ist es sicher berechtigt! Denn es ist hier von Faunen die Rede, die einen sehr gleichartigen Aspekt und etwa dieselben quantitativen Relationen zwischen den vertretenen Tiergruppen besitzen. Und in den stabil geschichteten Seen von Nord- und Mitteleuropa hat ja das Profundalgebiet meistens einen sehr gleichartigen Temperaturstandard. Entsprechendes gilt von den litoralen Abundanzzahlen beim Vergleich zwischen gleichartigen Klimagebieten. Es kann aber auch von Wert sein, litorale Abundanzzahlen aus oligotrophen und ultraoligotrophen Gebieten zu vergleichen. Bei direktem Vergleich wird sicher das ultraoligotrophe Milieu begünstigt, trotzdem dass dort viele kaltstenothe Arten vorhanden sind, die mit niedrigen jährlichen Temperatursummen auskommen können. Wenn dessen ungeachtet festgestellt werden kann, dass die erhaltenen Abundanzzahlen verschiedener Grössenordnung sind (vgl. unten p. 207), besagt dies, dass der Produktionsstandard wesentlich verschieden ist. Das genügt. Es ist ja hier nur von groben Vergleichen die Rede.

Ich bin durchaus der Auffassung FINDENEGG's (1955, p. 90—91), dass es notwendig ist, zwischen Trophie und Produktion zu unterscheiden und unter Trophie „nur jene Eigenschaften des Wassers zu verstehen, die die stoffliche Grundlage der Ernährung seiner Organismenwelt bilden.“ — Die Seen des ultraoligotrophen arktischen Gebietes haben eine ziemlich verschiedene Produktion. Das zeigen schon grob die bodenfaunistischen Verhältnisse.¹

¹ Eine dritte, ganz neuerdings erschienene Arbeit von STEINBÖCK (Mem. Ist. Ital. Idrobiol., suppl. 8: 311—343, 1955) über die Hochgebirgsseen der Alpen konnte hier nicht näher berücksichtigt werden. Die dort hervorgelegten Tatsachen bestätigen aber noch weiter meine hier gemachten Ausführungen und zeigen klar, dass STEINBÖCK zwischen Trophie und Produktion nicht unterschieden hat.

In den kleinen flachen Hochgebirgsseen der Alpen tritt häufig eine beträchtliche O_2 -Zehrung während des Winters ein, eine Folge der geringen Wasservolumina und der überaus langen Eisbedeckung. Entsprechendes ist ja auch aus skandinavischen und grönländischen arktischen Seen bekannt (ANDERSEN 1946, EKMAN, LOHAMMAR, RODHE und SKUJA 1950). Das Phänomen hat aber an sich nichts mit Eutrophie zu tun. Solche Seen kryoeutroph zu benennen, wie STEINBÖCK es tut, scheint mir nicht zweckmässig. Tausende ausgeprägt oligotrophe nordeuropäische Humusseen des flachen Typus wären dann ebenfalls zum kryoeutrophen Typus zu stellen.

STEINBÖCK (1953) nimmt an, dass die O_2 -Zehrung in seinen Seen in erster Linie mit äolisch bedingter Zufuhr von Pflanzenfragmenten aus den Umgebungen zusammenhängt. Mit Rücksicht auf die in den hochnordischen Seen festgestellten Verhältnisse scheint mir eine solche Annahme doch nicht notwendig zu sein.

Höchstwahrscheinlich wird die äolisch bedingte Zufuhr von Nährstoffen in den Hochgebirgsseen gewisser Gebiete einen wichtigen Produktionsfaktor. Das habe ich schon für die in überaus niederschlagsarmen Gebieten gelegenen tibetanischen Hochgebirgsseen angenommen (BRUNDIN 1949, p. 636—637).

In gewissen arktischen Seen spielt aber ein anderer allochthoner Faktor eine sehr wichtige Rolle, und zwar die in den Gletschern eingebetteten Nährstoffe!

Die Anregung gab mir die Untersuchung der Bodenfauna des Juvvatnet in Jotunheimen im zentralen Norwegen am 11.8.52. Dieser hocharktische See liegt in einer Höhe von 1837 m ü.M., ganz in der Nähe von Galdhøpiggen (2468 m). Juvvatnet ist der am höchsten gelegene See von Nordeuropa! Seine grösste Länge beträgt etwa 1 km, die grösste von mir gefundene Tiefe 46 m. Die Sichttiefe war am Untersuchungstag nur mässig. Ein grosser Teil des Westufers wird von einem mächtigen Gletscher gebildet, der seine „Eisberge“ direkt in den See abwirft. Juvvatnet ist demnach ein echter Gletscherrandsee im Sinne von STEINBÖCK (1938). Im übrigen werden die Ufer von sterilen, nur mit Flechten bewachsenen Blockböden gebildet. Im Litoral gibt es zwischen den Blöcken nur vereinzelt, kleinwüchsige Wassermoose. Der litorale Detritus des Ostufers scheint hauptsächlich aus Flechtenfragmenten zusammengesetzt zu sein. Die Temperatur betrug am Untersuchungstag, also während des Höhepunktes der Vegetationsperiode, bei einer Lufttemperatur von $6,0^\circ$ (13 Uhr) im Oberflächenwasser des Ostufers $3,7^\circ$, auf der Mitte des Sees $2,9^\circ$. Im Wasser, besonders in der Nähe des Gletschers, schwammen Eisblöcke. In diesem ultraoligotrophen Milieu schien es berechtigt, mit dem Vorhandensein einer sehr dürftigen Bodenfauna zu rechnen.

Das Ergebnis der Bodengreiferfänge war überraschend! Die Abundanz der Bodenfauna wurde an einem vom Gletscher bis zur Mitte des Sees gezogenen Profil untersucht. Station I (Tiefe 20—32 m, 3 Fänge) lag etwa 60 m, Station II (Tiefe 40—46 m, 3 Fänge) etwa 200 m und Station III (Tiefe 22

—23 m, 4 Fänge) etwa 400 m vom Gletscherabsturz ab. Die einzelnen Fänge wurden zielbewusst in ziemlich weiten Abständen von einander genommen. Die an den respektiven Stationen erhaltenen Durchschnittszahlen sind deshalb sicher sehr zuverlässlich.

Im skizzierten Weichbodenprofil betrug die mittlere profundale Abundanz der Bodentiere nicht weniger als 2865 Ind. pro m²! Die Abundanz war aber längs dem Profil gar nicht gleichmässig, und zwar betrug das Medium an Stat. I 4710, an Stat. II 2100 und an Stat. III 1785 Ind. pro m².

Das ist sehr hohe profundale Zahlen. Diese Feststellung gewinnt an Bedeutung durch die Tatsache, dass es hier von verhältnismässig grossen Tieren die Rede ist. Unter den in den Fängen erhaltenen 478 Tieren befinden sich nämlich nur 3 Nematoden, die übrigen sind Larven der Chironomiden *Heterotrissocladius subpilosus* und *Pseudodiamesa nivosa*, von denen diese zu den wirklich grossen Arten gehört. Von diesem Gesichtspunkt aus sind demnach die erhaltenen Abundanzzahlen mit jenen der mässig oligotrophen Seen (vgl. unten p. 204) ohne weiteres vergleichbar.

Die grosse Individuenreichtum der Profundalfauna in dem am höchsten gelegenen See von Nordeuropa führt ungesucht zu der Annahme, dass eine allochthone Nahrungsquelle in diesem Falle entscheidende Bedeutung hat. Und die Identität dieser Nahrungsquelle wird von den an den respektiven Stationen festgestellten Abundanzzahlen entschleierte. Sie zeigen, dass die Bodentiere ihre höchste Konzentration in der Nähe des Gletscherabsturzes erreichen, sowie dass ihre Abundanz — ganz unabhängig von der Tiefe — mit steigender Entfernung vom Gletscher stetig abnimmt. Der allochthone Nahrungsfaktor muss demnach mit dem Gletscher in engem Zusammenhang stehen. Die *Heterotrissocladius*-Larven leben von Planktondetritus. Ihre starke Konzentration in der Nähe des Gletschers setzt folglich ein recht intensives Regen von Planktondetritus aus dem Epilimnion voraus. Es scheint somit klar, dass aus dem Gletscher kommende Nährstoffe die Urheber eines verhältnismässig sehr reichen Planktonlebens sind.

Die produktionsbiologischen Voraussetzungen im Juvvatnet weichen demnach von jenen in gewöhnlichen arktischen Seen wesentlich ab. Wir haben damit ein bisher kaum beachtetes Problem von allgemeinem produktionsbiologischem Interesse tangiert. Ich ziehe es vor, dieses Problem in einem besonderen Abschnitt weiter unten zu behandeln.

In Gletscherrandseen des Juvvatn-Typus ist der Stoffhaushalt zum grossen Teil allochthon bedingt. Mit STRÖM (1947) können wir dort von Kryotrophie sprechen. Dass dieser trophische Zustand eine starke Erhöhung der Produk-

tion bedeuten kann, ist klar. Auf einen näheren produktionsbiologischen Vergleich mit gewöhnlichen arktischen und subarktischen Seen wird aber hier verzichtet.

Bodenfaunistisch betrachtet ist Juvvatnet als ein extrem artenarmer *Heterotrissocladius subpilosus*-See zu bezeichnen. Die profundalen Charakterformen dieses Seetypus, *Heterotrissocladius subpilosus* und *Pseudodiamesa*, finden dort anscheinend recht optimale Verhältnisse.

Bei der beachtlichen Individuenreichtum fällt es auf, dass die Profundalfauna des Juvvatnet so überaus artenarm ist. Der Detritusfresser *Heterotrissocladius* und das Raubtier *Pseudodiamesa*, das ist praktisch genommen alles. Eine minimale Gemeinschaft, ganz wie an den Grenzen des Lebens!

In dem erhaltenen Material fehlen die Oligochaeten vollständig. Und *Pisidium conventus* ist nur durch die Schalen eines abgestorbenen Individuums vertreten. Beim Vergleich mit dem Profundal des Katterjaure ist dies sehr auffallende negative Züge. Aus Mangel an Angaben über die Tiefentemperaturen des Juvvatnet ist der kausale Zusammenhang wohl nicht eindeutig. Es scheint mir doch sehr wahrscheinlich, dass die niedrige Temperatur im Profundal des Juvvatnet der entscheidende Minimumfaktor ist. Gerade *Heterotr. subpilosus* und die *Pseudodiamesen* gelten als gegen niedrige Temperaturen besonders widerstandsfähige Organismen (vgl. THIENEMANN 1936, 1954, BRUNDIN 1949).

Ehe wir die skandinavischen arktischen Seen verlassen, verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass sie — und dies gilt sowohl für die litoralen wie für die profundalen Seen — den niedriger gelegenen Seen gegenüber bodenfaunistisch positiv gekennzeichnet sind. Ich denke an die oben erwähnte *Oeklandia borealis*, die ich — trotz umfassender Feldarbeiten — in den subarktischen Seen nicht habe spüren können. In den arktischen Seen ist die Art sowohl im Torneträskgebiet wie in Jotunheimen in den höher gelegenen entschieden am häufigsten.

Unsere Kenntnis der Bodenfauna ausserskandinavischer arktischer Seen beschränkt sich auf die von ANDERSEN (1937, 1946) untersuchten flachen Seen auf Ost-Grönland (vgl. hierzu auch BRUNDIN 1949, p. 605—608). In diesen während des Winters sauerstoffarmen Seen besteht die Bodenfauna praktisch genommen nur aus Chironomiden. Wegen der O_2 -Armut treten die Orthocladiinen stark zurück. Eine bedeutende Abundanz zeigen einige *Tanytarsini*, darunter *Tanytarsus niger*, und *Sergentia coracina*. Von bodenfaunistischem Gesichtspunkt aus ist die Stellung dieser grönländischen Seen klar. Sie sind ultraoligotrophe litorale *Tanytarsus*-Seen. Ihre Chironomidenfauna zeigt weitgehende qualitative Übereinstimmung mit den entsprechenden skandinavischen Seen. Die Unterschiede sind negativer Art, was im Prinzip nichts ändert.

Leider ist die Chironomidenfauna der Hochgebirgsseen der Alpen

sehr mangelhaft bekannt. Ein näherer Vergleich mit den arktischen Seen ist deshalb nicht möglich. Ob *Heterotrissocladius subpilosus*, die dominante Charakterart der arktischen profundalen Seen, in den Alpen vorhanden ist, wissen wir noch nicht. Dagegen ist wahrscheinlich die von STEINBÖCK (1938, p. 472) in den Gletscherrandseen der Alpen nachgewiesene *Pseudodiamesa* mit *P. nivosa* identisch. Andere wichtige Ähnlichkeiten sind sicher vorhanden.

Über die Chironomiden der hochalpinen Seen der Hohen Tatra sind wir durch ZAVŘEL (1935, 1937) und HRABĚ (1939, 1942) unterrichtet worden. Bodenfaunistisch werden sie von ZAVŘEL als *Tanytarsus*-Seen charakterisiert. Die dortigen Verhältnisse scheinen mir aber nicht klar und eindeutig.

Ein besonderes Interesse hat in diesem Zusammenhang der von HUTCHINSON (1933) untersuchte tibetanische Hochgebirgssee Ororotse Tso (5297 m ü.M.), der höchstgelegene genau limnologisch untersuchte See der Erde. Wie THIENEMANN (1936) nachgewiesen hat, ist Ororotse Tso von bodenfaunistischem Gesichtspunkt aus als ein *Tanytarsus*-See zu bezeichnen. In der Maximaltiefe, 14 m, gibt es 8900 *Tanytarsus*-Larven pro m². Zur Bodenfauna des Sees gehört auch *Pseudodiamesa ?pilosa*. (Vgl. hierzu auch BRUNDIN 1949, p. 636—637, und THIENEMANN 1954, p. 506—507). Bei der Beurteilung der bodenfaunistischen Verhältnisse des Ororotse Tso ist es aber im Lichte der in Skandinavien gemachten Erfahrungen wichtig zu bemerken, dass HUTCHINSON Photosynthese am Boden in der grössten Tiefe nachweisen konnte. Das bedeutet, dass der Ororotse Tso als ein hochalpiner littoraler *Tanytarsus*-See betrachtet werden muss. Also in Innerasien dieselbe bathymetrische Staffelung wie in den arktischen Seen! Von diesem Gesichtspunkt aus werden auch die Abundanzzahlen des allerdings in fast tropischen Breiten gelegenen Sees besser verständlich. — Es scheint mir nicht ausgeschlossen, dass die grossen und tiefen nordtibetanischen Seen tatsächlich *Heterotrissocladius*-Seen sind!

Der Abschnitt über die *Heterotrissocladius subpilosus*-Seen ist ziemlich umfangreich geworden. Es ist aber hier von einem Seetypus die Rede gewesen, der seine ganz speziellen Probleme hat und der von prinzipiellem Gesichtspunkt aus besondere Aufmerksamkeit verdient. In einem globalen Seetypensystem bezeichnet der ultraoligotrophe See das eine Extrem einer klimatisch bedingten Typenreihe, in der der ultraeutrophe äquatoriale Flachlandsee das andere Extrem darstellt.

II. *Tanytarsus*-Seen

(mässig oligotroph)

Hierher gehören die tiefen und stabil geschichteten harmonischen Seen der mässig oligotrophen Gebiete von Nord- und Mitteleuropa. Die produktionsbiologisch begründeten Urtypen liegen im Eifelgebiet und im zentralen

Südschweden. Durch sie wird demnach der Gestaltsbegriff, die Idee, des mässig oligotrophen Sees verkörpert (vgl. hierzu THIENEMANN 1950, p. 29—30).

Bodenfaunistisch ist der mässig oligotrophe See dadurch gekennzeichnet, dass die Mitglieder der *Tanytarsus lugens*-Gemeinschaft (*Stictochironomus rosenschöldi*-Gem. BRUNDIN 1949) der Profundalfauna ihr Gepräge geben.

Der Begriff *Tanytarsus*-Gemeinschaft wird hier in einem etwas anderen Sinne als bei LUNDBECK (1936) verwendet. Dieser operiert (l.c., p. 246, 292) mit einer *Tanytarsus* (*Lauterbornia*)- und einer *Sergentia*-Gemeinschaft (Gruppe) und baut dabei auf seine Erfahrungen aus den Alpenrandseen, unter denen „*Sergentia*-Seen“ eine wichtige Rolle spielen. Später (1949) habe ich aber nachgewiesen, dass die Charakterarten der LUNDBECK'schen *Tanytarsus*- und *Sergentia*-Gemeinschaften in Nordeuropa — wo die Zusammenhänge aus gegebenen Gründen besonders klar hervortreten — alle normale Konstituenten in der Tiefenfauna der mässig oligotrophen Seen sind. Auf Grund dieser Tatsache wurden die Chironomiden der beiden LUNDBECK'schen Gemeinschaften von mir in eine Gruppe (die „*Stictochironomus rosenschöldi*-Gemeinschaft“) vereinigt. Etwa gleichzeitig machte THIENEMANN (1950, p. 26, Fussnote) die folgende Definition: „Mein Ausdruck ‚*Tanytarsus*-See‘ bedeutet, dass Formen der *Tanytarsus*-Gruppe (*Tanytarsariae*) im Gegensatz zu Formen der *Chironomus*-Gruppe (*Chironomariae*) Charakterformen der Tiefenfauna sind.“ — Nun gehören aber sowohl *Stictochironomus* wie *Sergentia* zu *Chironomariae*. Später sagt doch THIENEMANN (1954, p. 487) ausdrücklich, dass seine *Tanytarsus*-Gemeinschaft mit meiner *Stictochironomus*-Gemeinschaft identisch ist. Damit liegt alles klar. Vom interregionalen Gesichtspunkt aus scheint es aber wünschenswert, schon in die Benennung der fraglichen Chironomidengruppe eine schärfere Charakterisierung hinein-zulegen. Die *Tanytarsus*-Gruppe der nord- und mitteleuropäischen Seen wird deshalb im folgenden die „*Tanytarsus lugens*-Gemeinschaft“ benannt.

Zur *Tanytarsus lugens*-Gemeinschaft gehören folgende mehr oder weniger ausgeprägt kaltstenotherme Chironomiden:

<i>Protanypus morio</i>	<i>Sergentia coracina</i>
<i>Monodiamesa bathyphila</i>	<i>Stictochironomus rosenschöldi</i>
<i>Heterotrissocladius grimshawi</i>	<i>Microspectra insignilobus</i>
<i>Heterotrissocladius määri</i>	<i>Lauterbornia coracina</i>
<i>Paracladopelma obscura</i>	<i>Tanytarsus lugens</i>

Über die Ökologie und Verbreitung dieser Arten vgl. BRUNDIN 1949 (p. 546—547, 663—664, etc). Besondere Erwähnung verdient hier *Microspectra insignilobus* (KIEFF.) BRUND. Wie ich früher nachgewiesen habe, sind in den schwedischen Seen des *Tanytarsus*-Typus *Microspectra*-Larven meistens häufige Mitglieder der Profundalfauna. Ihre spezifische Identität war aber bisher unbekannt. Ergänzende Feldarbeiten und eine Revision der Gattung

Microspectra haben mich nun zu dem Ergebnis geführt, dass diese *Microspectra*-Larven wenigstens teilweise zu *insignilobus*, einer bisher nur aus dem Originalfundort in Jotunheimen bekannten Art, gehören, und weiter, dass *insignilobus* in den arktischen Seen eine häufige litorale Art ist.

Die nur schwach kaltstenothermen Arten *Protanypus morio*, *Monodiamesa bathyphila* und *Heterotrissocladius grimshawi* habe ich früher nicht zu dieser Gemeinschaft gestellt. Aus mehreren Gründen scheint mir dies nunmehr doch zweckmässig.

Von den von mir (1949) behandelten smäländischen Seen sind die folgenden typische *Tanytarsus*-Seen: Skären, Allgunnen, Örken, Mien. Eine mehr oder weniger vollständige *Tanytarsus*-Gemeinschaft besitzen nach meinen späteren Untersuchungen noch folgende südschwedische Seen (Sm.=Småland, Vg.=Västergötland, Dl.=Dalsland):

Humeln, Sm. (Tiefe 61 m)	Stora Färgen, Vg. (Tiefe 47 m)
Mycklaflon, Sm (Tiefe 40 m)	Unden, Vg. (Tiefe 89 m)
Sommen, Sm. (Tiefe 53 m)	Östra Nedsjön, Vg. (Tiefe 67 m)
Tenhultsjön, Sm. (Tiefe 28 m)	Lelången, Dl. (Tiefe 47 m)
Ören, Sm. (Tiefe 36 m)	

Hierher gehören ferner in Västmanland: Västra Skålsjön und Skårsjön, in Jämtland: Hottön, Hällesjön, Lugnsjön und Fisksjön (vgl. BRUNDIN 1949, p. 567).

Als Musterbeispiel eines südschwedischen *Tanytarsus*-Sees kann der grosse See S o m m e n gelten. Eine am 21.5.50 genommene, ziemlich umfangreiche Serie von 8 Fängen in der Kungsö-Tiefe (48—50 m) gab das folgende Resultat (Med. der Tiere pro m²):

<i>Tanytarsus</i> cfr. <i>lugens</i>	427	<i>Chironomidae</i>	847
<i>Microspectra</i> cfr. <i>insignilobus</i> . . .	217	<i>Tubificidae</i>	416
<i>Procladius</i> sp.	97	<i>Pisidium conventus</i>	131
<i>Sergentia coracina</i>	84	<i>Cyclops</i>	102
<i>Paracladopelma obscura</i>	15	Übrige Tiere	95
<i>Pagastiella orophila</i>	7	Gesamtfauna	1591
Chironomidae gesamt	847		

Larven- und Puppenfragmente zeigten, dass auch *Protanypus morio*, *Monodiamesa bathyphila* und *Stictochironomus rosenschöldi* zur Tiefenfauna des Sees gehören.

Wie ich früher nachgewiesen habe, beträgt die Abundanz der Profundalfauna in südschwedischen, harmonischen, stabil geschichteten *Tanytarsus*-Seen — wenn die Sedimente nicht allzu Fe-reich sind — 1500—2000 Ind. pro m². Die später erhaltenen Abundanzzahlen bestätigen noch weiter diese Feststellung.

Wie regelmässig die Tiere auf den profundalen Böden dieses Seetypus verbreitet sind, wird durch das folgende Beispiel beleuchtet. Der Sommen ist in mehreren,

recht gut getrennten Tiefenbecken zerteilt. Gleichzeitig mit der oben erwähnten Probenahme wurden ebenfalls 8 Fänge in der Sandvik-Tiefe (50—53 m) genommen. Das Ergebnis war 1577 Ind. pro m²!

Während die O₂-Mikroschichtung in den arktischen *Heterotrissocladius*-Seen auch den hämoglobinfreien *Orthoclaadiinae*-Larven keine Schwierigkeiten bereitet, wird sie in den *Tanytarsus*-Seen oft ein bedeutungsvoller Faktor. Dabei wird allerdings nicht die Existenz der Charakterarten in den respektiven Seen aufs Spiel gesetzt; deutlich beeinflusst wird aber die bathymetrische Verteilung. Im Prinzip kommt dies dadurch zum Ausdruck, dass die detritusfressenden und hämoglobinfreien Orthoclaadiinen (*Heterotrissocladius grimshawi* und *määri*) auf dem oberen Profundal beschränkt sind, während die roten Larven von *Microspectra-Tanytarsus*, *Stictochironomus* und *Sergentia* mit ihren Abundanzmaxima in der genannten Ordnung weiter unten folgen. Wir bemerken, dass die Larven nach Grösse geordnet sind derart, dass die kleinsten zuoberst sitzen! Die Grösse der Larven ist nämlich für ihre Fähigkeit, die Mikroschichtung zu neutralisieren, von entscheidender Bedeutung (vgl. hierzu BRUNDIN 1951).

Aus gegebenen Gründen kommt diese zonale Gliederung der roten, profundal lebenden Chironomidenlarven nur in kleineren, verhältnismässig seichten Seen sowie in Seen, deren allgemeiner Trophiestandard sich dem mesotrophen Typus nähert, klar zum Vorschein. Diese Tatsachen bedeuten, dass Seen mit *Stictochironomus-Sergentia*-Dominanz in der Tiefe ganz erhebliche Trophieunterschiede vertreten können. Typische mesotrophe *Stictochironomus rosenschöldi*- und *Sergentia coracina*-Seen sind in Skandinavien noch nicht untersucht worden. Dort spielen sie sicher auch nicht dieselbe hervortretende Rolle wie in Mitteleuropa, wo ausserdem ursprüngliche *Tanytarsus*-Seen durch Kultureinflüsse vielfach in *Stictochironomus-Sergentia*-Seen übergegangen sind (LUNDBECK 1936). In diesen Seen ist die *Tanytarsus*-Gemeinschaft wegen der kritischen Entwicklung der Mikroschichtung verarmt worden. Nur die widerstandsfähigsten Mitglieder dieser Gemeinschaft sind dort im Stande, die verbesserten Produktionsverhältnisse auszunützen! Und diese Mitglieder sind gerade *Stictochironomus rosenschöldi* und *Sergentia coracina*, von denen jene die nächstgrössten, diese die grössten Larven hat.

Sergentia coracina ist aber nicht immer das bei zunehmender Eutrophierung zuletzt zurückbleibende Mitglied der *Tanytarsus lugens*-Gemeinschaft. In gewissen eutrophen Seen können nämlich die hämoglobinfreien Larven der zu *Orthoclaadiinae* gehörenden Arten *Protanypus morio* und *Monodiamesa bathyphila* (historisch betrachtet) noch weiterleben, als die übrigen „Genossen“ schon eliminiert sind. Der kausale Zusammenhang scheint klar. Die Larven der beiden fraglichen Arten sind erstens verhältnismässig gross, was an sich sehr günstig ist, zweitens leben sie im Gegensatz zu den übrigen Arten frei im Schlamm, wahrscheinlich meistens in den ganz oberflächlichen

Schichten (*Protanypus* ist ein Raubtier), drittens sind sie nur schwach kaltstenotherm. Wenn die O_2 -Verhältnisse in der Tiefe ungünstig sind oder werden, finden demnach diese Larven günstige Bedingungen in verhältnismässig geringen Tiefen. In Südschweden, Südfinnland und Baltikum sind sie ja mehrmals auch im unteren Litoral beobachtet worden (vgl. die Zusammenstellungen bei PAGAST 1947 und BRUNDIN 1949).

Wenden wir uns nun den tieferen *Tanytarsus*-Seen des Sommen-Typus zu, so sind die Verhältnisse dort anscheinend so günstig, dass die bathymetrische Verteilung wenigstens der roten Chironomidenlarven von der O_2 -Mikroschichtung nicht nennenswert beeinflusst wird. Ich erinnere an die schon erwähnte Dominanz der kleinen *Tanytarsus*- und *Microspectra*-Larven in der grössten Tiefe des Sommen!

Dass die Mikroschichtung im Sommen sogar für hämoglobinfreie und extrem polyoxybionte Orthocladii-Larven ertragbar ist, beweist die Tatsache, dass *Heterotrissocladius subpilosus*, die Charakterart des ultraoligotropen Profundalmilieus, im See zu Hause ist (BRUNDIN 1949, p. 708). Eine nennenswerte quantitative Rolle spielt aber diese Art im Sommen sicher nicht.

Wir kommen nun zu jenen Typen der *Tanytarsus*-Seen, die allmählich zu den *Heterotrissocladius*-Seen der arktischen Region hinüberleiten. In Süd- und Mittelschweden ist das (ultraoligotrophe) *Heterotrissocladius subpilosus*-Milieu stark volumetrisch bedingt und demgemäss in erster Linie durch den 128 m tiefen Riesensee Vättern vertreten. Mit einem arktischen *Heterotrissocladius subpilosus*-See direkt vergleichbar ist aber Vättern nicht. Aus SVEN EKMAN's klassischen Untersuchungen (1915) geht nämlich hervor, dass die *Tanytarsus*-Gemeinschaft des Vättern hauptsächlich in dem oberen Profundal vorhanden ist. Etwa vom Vättern-Typus ist nach meinem neuen Material die bathymetrische Verteilung der profundalen Chironomiden des grossen und tiefen mittelschwedischen Sees Siljan. In der grossen Tiefenrinne des Siljan ist *Heterotrissocladius subpilosus* in 100—120 m Tiefe praktisch genommen alleinherrschend. Weitere Neufunde dieser Art liegen mir aus dem Östra Nedsjön (Tiefe 67 m) in Västergötland und dem Lelången (Tiefe 47 m) in Dalsland vor.

Es scheint mir von bodenfaunistischem Gesichtspunkt aus zweckmässig, Seen vom Typus des Vättern und Siljan *Tanytarsus-Heterotrissocladius subpilosus*-Seen zu benennen. Viele tiefe Seen des nordschwedischen Nadelwaldgebietes gehören sicher hierher. Für den Typus charakteristisch ist die grosse Nahrungsarmut der unteren hypolimnischen Bodengebiete.

In den subarktischen, also in der oberen Waldregion gelegenen Seen sind die Verhältnisse — wie zu erwarten — annähernd arktisch. Der Semningsjön in Jämtland (vgl. BRUNDIN 1949, p. 527 ff.) ist bei einer Maximaltiefe von 42 m schon ein *Tanytarsus-Heterotrissocladius subpilosus*-See! Die sehr tiefen Seen Stora Blåsjön (Tiefe 138 m) und Kvarnbergsvattnet (Tiefe 101 m) wiederum sind ziemlich typische *Heterotrissocladius subpilosus*-Seen (vgl. BRUNDIN

1949). In solchen Seen ist das ganze hypolimnische Bodengebiet durch besondere Nahrungsarmut gekennzeichnet.

Kehren wir nach dem zentralen Südschweden wieder zurück, so ist zunächst festzustellen, dass die dort vorhandenen (oligohumosen) instabil geschichteten und demnach recht seichten Profundalseen eine stark litoral betonte Tiefenfauna besitzen. Von den Mitgliedern der *Tanytarsus lugens*-Gemeinschaft finden sich dort nur fast eurytherme Arten wie *Monodiamesa bathyphila* und *Protanypus morio*. Das Musterbeispiel eines solchen Sees ist der Innaren (vgl. BRUNDIN 1949). Die Tiefenfauna dieses Sees ist von eurythermen *Tanytarsus*-Arten beherrscht.

Die Unterschiede zwischen mässiger Oligotrophie und Ultraoligotrophie treten besonders anschaulich hervor, wenn die Litoralfauna des Innaren mit jener des Katterjaure verglichen wird. Die tierreichsten Biotope des Innaren sind die lichten Schilfe des ganz seichten Wassers mit durchschnittlich 20000—25000 und maximal 42000 Tieren pro m². Zu diesen Biotopen gibt es im Katterjaure kein Gegenstück. Auch nicht zu den sehr ausgedehnten *Isoëtes*-Wiesen mit ihren rund 10000 Tieren pro m². Vergleichbar sind dagegen die *Nitella*- und Wassermoos-Gesellschaften des unteren Litorals. Die tierische Besiedelung dieser Biotope beträgt im Innaren durchschnittlich 7000—9000 und maximal 18000 Ind. pro m², im Katterjaure durchschnittlich weniger als 3800 und maximal 4700 Ind. pro m². Dabei ist zu bemerken, dass die Bodenfauna des Katterjaure in der *Nitella*-Zone ihre maximale Entfaltung erreicht. Schliesslich muss hervorgehoben werden, dass die Umsatzgeschwindigkeit des „standing crop“ im Litoral des Innaren wegen des hohen sommerlichen Temperaturstandards sicher eine erheblich höhere ist. Beim Vergleich mit arktischen Verhältnissen ist doch schon mässige Oligotrophie ein ziemlich imposantes Ding!

Die mitteleuropäischen *Tanytarsus*-Seen und ihre verschiedenen Varianten habe ich schon früher (1949) mit ihren nordeuropäischen Gegenstücken verglichen, wobei die gemeinsamen bodenfaunistischen Charakterzüge diskutiert wurden. Vgl. hierzu auch die neue Zusammenstellung bei THIENEMANN 1954. Wichtig war der Nachweis, dass die profundalen *Stictochironomus*-Populationen der mitteleuropäischen Seen tatsächlich zu *S. rosenstödi* gehören (THIENEMANN l.c., p. 402, Fussnote).

Dieselben Charakterzüge und kausalen Zusammenhänge wie in skandinavischen *Tanytarsus*-Seen begegnen uns hinsichtlich der profundalen Chironomiden-Besiedelungen in den mitteleuropäischen Seen desselben Typus, vor allem in den nördlichen Alpenrandseen. Die Untersuchungen von LUNDBECK (1936), PAGAST (1940) und THIENEMANN (1950) geben im ganzen dasselbe Bild. Auch dort haben die grossen, sehr tiefen Seen des Vättern-Typus im unteren Profundal eine aus Orthocladiinen zusammengesetzte Chironomidenfauna. Ihre qualitative Zusammensetzung ist aber immer noch unbekannt.

Demnach ist es nicht klar, ob es auch in diesen Fällen berechtigt ist, von *Tanytarsus-Heterotrissocladius*-Seen zu sprechen.

Die nördliche *Tanytarsus lugens*-Gemeinschaft findet sich im Prinzip in den nördlichen Alpenrandseen. Mehrere Mitglieder sind identisch (*Heterotrissocladius grimshawi*, *Sergentia coracina*, *Stictochironomus rosenschöldi*, *Lauterbornia coracina*, *Tanytarsus lugens*). Stellvertretende Arten sind im Alpengebiet *Protanypus forcipatus*, *Monodiamesa alpicola* und *Microspectra heptameris*.

In den südlichen Alpenrandseen (den Insubrischen Seen) ist die nördliche *Tanytarsus*-Gemeinschaft schon stark reduziert, und zwar habe ich in Lago Maggiore und Lago di Lugano nur *Lauterbornia coracina* nachweisen können. Dort befinden wir uns aber unweit der Grenze der subtropischen Zone, in der die klimatischen und produktionsbiologischen Voraussetzungen andere sind.

Dass die bodenfaunistischen Verhältnisse der bisher unerforschten nordasiatischen oligotrophen Seen mit jenen der nordeuropäischen weitgehend übereinstimmen, kann auf der Basis der allgemeinen ökologisch-tiergeographischen Zusammenhänge vorausgesetzt werden. Dieser Schluss wird desto mehr berechtigt, als eine diesbezügliche Übereinstimmung in den japanischen Seen durch die umfassenden Untersuchungen MIYADI's (1933 etc.) nachgewiesen worden ist. Auch in Japan und auf den Kurilen gibt es typische *Tanytarsus*-Seen, *Sergentia*-Seen u.s.w. (vgl. die Zusammenstellung bei THIENEMANN 1954, p. 508—512). Und in der Profundalfauna spielen auch dort die Larven der Gattungen *Protanypus*, *Monodiamesa*, *Tanytarsus*, *Stictochironomus* und *Sergentia* eine wichtige Indikator-Rolle.

Hinsichtlich Nordamerika liegt eine grosse und sehr auffallende Lücke vor. Die profundale Chironomidenfauna ist bisher in keinem nordamerikanischen harmonisch oligotrophen See näher analysiert worden! In Connecticut hat DEEVEY (1941) auf Grund der benthalen Chironomiden u.a. zwischen *Trissocladius*-Seen, *Tanytarsus*-Seen und *Chironomus*-Seen unterschieden. Dass die zahllosen oligotrophen Seen von Canada von einer Chironomidenfauna etwa des nordpaläarktischen Typus bewohnt sind, kann vorausgesetzt werden, ebenso dass die bathymetrische Verteilung dort dieselben Regeln wie in Nordeuropa befolgt. Ein gutes Indizium ist der von MILLER (1941) hinsichtlich der Chironomidenfauna genau untersuchte mesohumose Costello Lake in Ontario. Noch wichtiger ist in diesem Zusammenhang der von RAWSON (1953) untersuchte Amethyst Lake in Alberta. Der harmonisch-oligotrophe-ultraoligotrophe See liegt in der Waldgrenze 1965 m ü.M. und hat eine maximale Tiefe von 21 m. Die Sichttiefe beträgt 7,5—11 m. Die Bodenfauna zeigt in 15—20 m Tiefe eine Abundanz von 700—950 Ind. pro m² (Chironomiden, *Pisidium conventus*, Oligochaeten). Nach RAWSON gibt es von Chironomiden in seichterem Wasser *Procladius*, Orthoclaadiinen, *Tanytarsus* und *Stictochironomus* (Dominante), in der Tiefe hauptsächlich *Orthoclaadiinae*. Wie zu erwarten, erinnern die bathymetrische Verteilung und

der allgemeine Aspekt der profundalen Chironomidenfauna an die nord-schwedischen, ebenfalls etwa in der Waldgrenze gelegenen Seen Leipikvattnet und Semningsjön! (vgl. BRUNDIN 1949).

III. *Chironomus anthracinus*- und *Chironomus plumosus*-Seen

(eutroph)

Der Urtypus des eutrophen Sees ist der Grosse Plöner See mit seiner von *Chironomus plumosus* charakterisierten Tiefenfauna.

Am eingehendsten ist die Bodenfauna der nord- und mitteleuropäischen eutrophen Seen in Norddeutschland und Dänemark studiert worden. Ich verweise in erster Linie auf die bekannten Arbeiten von THIENEMANN (1922), LENZ (1923), LUNDBECK (1926), HUMPHRIES (1938), KAJ BERG (1938) und auf die neuerdings erschienene Zusammenstellung bei THIENEMANN 1954. Die sehr artenarme profundale Chironomidenfauna dieser Seen habe ich (1949, p. 667) charakterisiert wie folgt: „Hier kommen die euryoxybionten, eurythermen und polytrophen *Chironomus*-Arten *anthracinus* und *plumosus* völlig zur Geltung. Charakteristisch sind in seichterem Wasser ausserdem *Glyptotendipes*-Larven, die vor allem zu *paripes* EDW. gehören dürften (vgl. WUNDSCH 1943). Die Arten der *Stictochironomus rosenschöldi*-Gemeinschaft fehlen meistens vollständig. *Sergentia coracina* ist in wenigen mässig eutrophen Seen, wie den norddeutschen „*bathophilus*“-Seen Tollensesee und Pielburger See angetroffen worden (THIENEMANN 1928). Schwache Populationen von *Monodiamesa bathyphila* und *Protanypus morio* in gewissen eutrophen Seen zeugen auch davon, dass das bewohnte Milieu nicht allzu extrem ist.“

Auf Einzelheiten gehe ich nicht ein. Hervorzuheben ist hier nur, dass die eutrophen Seen der gesamten Holarktis eine Profundalfauna besitzen, in der die grossen *Chironomus*-Larven eine hervorragende quantitative Rolle spielen. Dagegen ist es noch unklar, in welchem Umfange es berechtigt ist, ausserhalb Europa zwischen *Chironomus anthracinus*-Seen (mit mässiger Eutrophie) und *Chironomus plumosus*-Seen (mit stärkerer Eutrophie) zu unterscheiden. Die beiden Indikator-Arten haben eine allgemeine holarktische Verbreitung; hinsichtlich *anthracinus* sind aber die ökologischen Angaben aus Nordamerika und Japan sehr unvollständig. Einzig dastehend ist die profundale Dominanz der sonst litoralen Art *Chironomus (Camptochironomus) tentans* in Lake Mendota (Wisconsin) und Wawasee Lake (Indiana) (vgl. THIENEMANN 1954, p. 497—498).

IV. *Chironomus tenuistylus*-Seen

(dystroph)

Obwohl dystrophe Seen in den borealen Gebieten der Holarktis eine hervorragende physiognomische Rolle spielen, ist ihnen nur in Fennoskandien ein

eingehenderes Studium gewidmet worden. Die Kenntnis der bodenfaunistischen Charakterzüge ist sogar auf schwedische Seen beschränkt (BRUNDIN 1949).

Die Charakterart der profundalen Bodengebiete ist in erster Linie *Chironomus tenuistylus*, ein kleinwüchsiges Mitglied der *Chironomus plumosus*-Gruppe. In Süd- und Mittelschweden sind ausserdem *Trissocladius naumanni*, *Sergentia longiventris* und zwei *Pentaneura*-Arten wichtige polyhumose Milieu-Indikatoren.

Die existenzökologischen Bedingungen sind in den dystrophen Seen von den disharmonischen Verhältnissen geprägt, die durch die Anwesenheit von Humusstoffen in grossen Mengen geschaffen werden. Die Kombination von Sauerstoffarmut und Nährstoffarmut führt zu extremer Artenarmut und extremer Individuenarmut. Von bodenfaunistischem Gesichtspunkt aus vertreten die typischen polyhumosen Seen eine Oligotrophie, die klar an Ultraoligotrophie grenzt. Als Musterbeispiel eines solchen Sees kann der von mir näher untersuchte südschwedische Moorkolk Grimsgöl dienen (BRUNDIN 1949, p. 360 ff.).

Die allgemeine Regel, dass die bodenfaunistischen Charakterzüge nur in stabil geschichteten Seen mit voller Schärfe hervortreten, gilt auch für die dystrophen Seen.

Die meisten Seen des nordeuropäischen oligotrophen Nadelwaldgebietes vertreten — wenn sie stabil geschichtet sind — verschiedene Übergangstypen zwischen *Tanytarsus*-Seen und *Chironomus tenuistylus*-Seen. Das Vorkommen von *Chironomus anthracinus* (oder ev. *C. plumosus*) in begrenzten Tiefenlöchern gewisser oligo- und mesohumoser Seen hat im Prinzip keinen Einfluss auf diese allgemeine Feststellung.

Die profundale Chironomidenfauna der warmen Tropengebiete

Je mehr wir uns dem Äquator nähern, um so höher werden die hypolimnischen Temperaturen der Seen. Schon in Lago di Garda, der doch 346 m tief ist, hat das Bodenwasser in der Tiefe eine Temperatur von etwa 7°. Am Äquator ist der Temperaturunterschied zwischen dem Oberflächenwasser und dem Tiefenwasser fast ausgeglichen. So konnte RUTTNER (1931, p. 327) im Ranau-See auf Sumatra eine Temperatur von 25,5° in 200 m Tiefe bei einer Oberflächentemperatur von 27,0° feststellen. Von etwa 100 m Tiefe an gab es kein Sauerstoff. Wegen der hohen Temperaturen und der damit zusammenhängenden hohen Stoffkreislauf-Intensität wird der O₂-Faktor in allen Seen der warmen Tropengebiete für die Bodenfauna ein Problem erster Ordnung.

Die in den warmen Tropengebieten mit Rücksicht auf die Chironomidenfauna bisher untersuchten Seen sind nicht viele; in sämtlichen Fällen ist es aber von *Chironomus*-Seen die Rede, in denen Larven des *plumosus*-Typus eine hervortretende Rolle spielen. In den tropischen Seen von Insulinde sind *Chironomus javanus* und *C. palpalis* charakteristische Arten (THIENEMANN 1954, p. 517). Die Chironomidenfauna des afrikanischen Victoria-Sees wird gegenwärtig von MACDONALD (1951, p. 11, 1952, p. 9) untersucht.

Der von mir kursorisch untersuchte Lago Catemaco in dem tropischen Küstengebiet südlich Vera Cruz in Mexico ist ein *Chironomus*-See. Dasselbe gilt für andere von mir untersuchte Seen in den Gebirgen westlich Mexico City: Lago Zirahuén (Tiefe 48 m) und Lago de Pátzcuaro (Tiefe 12 m). Diese sind aber in einer Höhe von rund 2000 m gelegen und sind wohl am nächsten als subtropisch zu betrachten.

Über die allgemeine qualitative Zusammensetzung der Chironomidenfauna tropischer Seen liegen nähere Angaben bisher nur aus Insulinde vor (Zusammenstellung bei THIENEMANN 1954, p. 512 ff.). Die dort von ihm nachgewiesenen Charakterzüge sind aber höchstwahrscheinlich für Tropenseen im allgemeinen typisch. Meine Erfahrungen aus Mexico stimmen damit überein! Auffallend ist die grosse Artenarmut (aus den Seen Insulindes sind trotz der eingehenden Untersuchungen THIENEMANN's nur etwa 35 Arten bekannt) und das sehr stark markierte Zurücktreten der *Orthocladiinae*.

Die Chironomidenfauna tropischer Hochgebirgsseen

Über die Chironomidenfauna tropischer Hochgebirgsseen ist bisher nichts bekannt. Als ein erster Beitrag soll hier eine kurze Übersicht der während meiner Südamerika-Expedition in den Hochanden von Peru erreichten Resultate geliefert werden. Nähere Angaben über Hydrographie und Wasserchemie der untersuchten Seen erscheinen bald in einer Arbeit von meinem Reisegefährten Dr. H. LÖFFLER, Wien.

Laguna Rinconada, 4680 m ü.M., liegt in der Gegend des Dorfes San Antonio de Potó in der Cordillera Apolobamba NO von Titicaca. Der Rinconada ist ein alter Gletschersee, der seinen Zufluss aus einem grossen, einige km entfernten Gletscher des wilden Ananéa-Massives (5852 m) erhält (vgl. HEIM 1948, p. 71). Die Länge des Sees ist etwa 3 km, die grösste von mir gefundene Tiefe 22 m. Dichte Bestände von *Chara* und *Isoëtes* bilden die Litoralvegetation, die in einer Tiefe von 6 m aufhört. Die profundale Chironomidenbesiedelung besteht in 20—22 m Tiefe aus *Chironomus*- und *Poly-pedilum*-Larven. Jene sind vom *plumosus*-Typus. Im Litoral wurden ausserdem die Larven der von mir neuerdings aufgestellten und auch in Europa und in den Südanden vertretenen Gattung *Syncricotopus* nachgewiesen. Am Untersuchungstag, 27.4.54, schlüpfen die Chironomiden in Massen. Ein grosses Material von Puppenhäuten und Imagines zeigte, dass es nur von jenen drei Arten die Rede war, deren Larven mit dem Bodengreifer gesammelt wurden. Also eine extrem artenarme aber gleichzeitig individuenreiche Fauna!

Der ebenfalls in der Nähe von Potó gelegene Laguna Sillacunca, 4830 m, der höchstgelegene der von mir untersuchten Seen, ist ein flacher Stausee. Die Puppenhäute- und Imaginal-Fänge enthalten nur die (litorale) *Syncricotopus*-Art des Rinconada-Sees!

Die Lagunillas sind zwei flache Seen auf der Puna etwa 70 km westlich der Stadt Puno am Titicaca-See. Sie liegen in einer Höhe von etwa 4100 m, also erheblich niedriger als die Seen von Potó, aber 300 m höher als Titicaca. Sehr auffallend war die üppige Litoralvegetation mit ihren 4—5 m hohen Wäldern von *Chara* und *Myriophyllum*, die in scharfem Gegensatz standen zu den sterilen *Stipa*-Grasheiden des umgebenden Terrains. Obwohl die Bodengreiferfänge ausserhalb der Vegetationszone wegen des stark windigen Wetters misslungen wurden, gab doch ein grosses Häute- und Imagomaterial eine gute Auffassung von der Zusammensetzung der Chirono-

midenfauna. Häufig waren wie in Laguna Rinconada eine *Chironomus*-Art der *plumosus*-Gruppe und eine *Polypedilum*-Art, was das Vorhandensein einer übereinstimmenden profundalen Chironomidenfauna bedeutet. Häufig schlüpften gleichzeitig als Vertreter der Litoralfauna eine *Syncricotopus*-Art und eine Art, die offenbar als ein echter *Cricotopus* aufgefasst werden muss.

Im T i t i c a c a, 3815 m ü.M., erlaubten die Umstände Probenahmen nur in der seichten, höchstens etwa 30 m tiefen P u n o - B u c h t, die durch ihre mächtigen *Scirpus*-Schilfe gekennzeichnet ist. Auch hier liegt ein *Chironomus*-Milieu vor. Die Chironomidenfauna zeigte sich aber als etwas artenreicher als in den oben erwähnten, höher gelegenen Seen. Neben zwei *Chironomus*-Arten wurden nachgewiesen: eine *Polypedilum*-Art, eine mit *Polypedilum* verwandte Art, eine *Paratanytarsus*-Art, zwei *Syncricotopus*-Arten, eine Art der *Pseudosmittia*-Gruppe in meinem Sinne (1956) sowie eine *Corynoneura*-Art; zusammen 9 Arten. Mit Rücksicht auf das üppige limnische Milieu und die sehr hohe Individuenzahl ist diese Artenzahl sehr niedrig und höchst auffallend!

Ein bei H u a r o c o n d o zwischen Cuzco und Ollantaytambo in kaum 3800 m Höhe gelegener flacher See wurde am 4.4.54 untersucht. Die Fänge von Puppenhäuten und Imagines ergaben ein individuenreiches aber artenarmes Material von 6 Arten, die zu den Gattungen *Chironomus*, *Paratanytarsus*, *Tanytarsus* (*virens*-Gruppe), *n.g. pr. Pseudosmittia*, *n.g. pr. Eukiefferiella* und *Corynoneura* gehören.

Anfang Mai wurden auch Proben in zwei kleinen Hochgebirgsseen in etwa 4500 m Höhe im H u a y h u a s h g e b i r g e oberhalb des Canta-Tales nördlich Lima genommen. Die sterile Litoralvegetation und die allgemeine Physiognomie dieser Seen deutet auf recht ausgeprägte Oligotrophie hin. Trotz energischen Sammelns von Puppenhäuten und Imagines konnten nur 3 Arten nachgewiesen werden, die zu den Gattungen *Polypedilum*, *Tanytarsus* (einer mit *T. rothi* aus den Südan den nahe verwandten Art, vgl. unten) und *Syncricotopus* gehören.

Von bodenfaunistischem Gesichtspunkt aus sind Laguna Rinconada und die Lagunillas als hochalpine tropische *Chironomus*-Seen zu bezeichnen. Ein *Chironomus*-See ist sicher auch die Puno-Bucht von Titicaca. Laguna Sillacunca und die Canta-Seen sind vom litoralen Typus und besitzen demnach eine litorale Chironomidenfauna mit Dominanz der Gattung *Syncricotopus*.

Aus dem Material geht mit aller Deutlichkeit hervor, dass die Seen der Hochanden von Peru durch eine ausserordentlich artenarme Chironomidenfauna charakterisiert sind.

Am Gipfel des Norddalsfjället, 1050 m, bei Riksgränsen in Schwedisch-Lappland liegt ein etwa 20 m langer, perennierender Felstümpel („Rockpool“), in dem während der ganzen Vegetationsperiode ein grosses Schneefeld bis ins Wasser reicht. Keine Vegetation kann verspürt werden. In diesem überaus sterilen Kleingewässer an den Grenzen des Lebens habe ich 25

Chironomidenarten nachweisen können. Dies ist mehr als die gesamte Chironomidenausbeute aus den hochandinen Seen von Peru!

Die Hochgebirgsseen von Peru sind doch an sich unvergleichlich günstigere Chironomidenmilieus als ein arktischer Felsentümpel! Ich nenne nur ihre oft sehr reich entwickelte Litoralvegetation und ihre meistens bei etwa 7—8° liegende Wassertemperatur. Während stiller Nächte frieren sie bisweilen zu; am Morgen verschwindet aber die dünne Eisdecke schnell durch die Wirkungen der tropischen Sonne. Die Produktion ist hoch, und die vorhandenen Chironomidenarten finden sich in grossen Mengen.

Dass mein Material aus den Hochgebirgsseen von Peru ziemlich vollständig wurde, wird durch die Tatsache bewiesen, dass praktisch genommen sämtliche bei den Imaginalfängen erhaltene Arten auch in den Puppenhäuteproben nachgewiesen werden konnten und vice versa. Der Gedanke, dass in diesen Seen eine ausgeprägtere saisonmässige Variation im Auftreten der Arten vorliegen würde, erscheint a priori wenig wahrscheinlich und wird auch nicht durch die Greiferfänge bestätigt. Hervorzuheben ist auch, dass die übereinstimmenden Proben aus einem Gebiet stammen, das in Nord-Süd-Richtung eine Längenausdehnung von 800 km hat.

Wenn wir die hochandine Chironomidenfauna von Peru mit jener der Holarktis und der Südanden vergleichen, muss der Schluss gezogen werden, dass die Anden als Verbindungsglied zwischen den temperierten Faunen der Nord- und Südhalbkugel niemals von Bedeutung gewesen sind.

Die konservierenden Seebiotopen der Altiplano mit ihrer zum grossen Teil endemischen, artenarmen Biota (vgl. BROOKS 1950) geben ein schwerwiegendes Zeugnis ab, das der u.a. von HANDLIRSCH (1913), BERG (1933) und REINIG (1937) verfochtenen Ansicht über die Bedeutung der Anden als Ausbreitungsstrasse für nördliche Arten während der quartären Eiszeiten absolut widerspricht.

Im Lichte der unten geschilderten Verhältnisse in den Südanden erscheint die hochandine Chironomidenfauna von Peru als ein ausserordentlich artenarmer Vorposten der südandinen Fauna — ohne Anknüpfung nach Norden.

Und tatsächlich stimmt der Aspekt der Chironomidenfauna der peruanischen Anden mit dem Ergebnis sehr gut überein, zu dem DU RIETZ (1940) auf der Basis seiner verdienstvollen Studie über die Geschichte der bipolaren Pflanzen gekommen ist. Die hier aktuellen Probleme werden im folgenden Abschnitt weiter diskutiert.

Die profundale Chironomidenfauna der gemässigten Gebiete der Südhalbkugel

Während meiner limnologischen Südamerika-Expedition wurde die Hauptarbeit im chilenischen Seegebiet geleistet. Das Gebiet liegt in 39—41° s.Br., etwa 650—900 km südlich Santiago de Chile. Obwohl der Breitengrad jenem von Calabrien entspricht, ist das Klima gemässigt. Das Seegebiet dehnt sich in Nord-Süd-Richtung aus und wird in charakteristischer Weise von einer Reihe grosser Seen beherrscht, die alle ihre grösste Länge in O—W haben. Meistens reichen die Seen gegen Osten bis an die Ausläufer der Anden. In dem Masse wie die Umgebungen nicht schon kultiviert und gerodet wurden, sind sie von Regenwäldern des valdivianischen Typus bewachsen, in denen die subantarktischen Buchen der Gattung *Nothofagus* eine hervortretende Rolle spielen. Östlich der Reihe grosser Seen herrscht die andine Berglandschaft, waldreich und sehr licht besiedelt. Hier finden sich zahlreiche aber meistens nur schwer erreichbare kleinere Seen. In einer der grossen tertiären Faltungszonen gelegen, ist das chilenische Seegebiet immer noch von bedeutender vulkanischer Aktivität geprägt. Stattliche, gegen 3000 m hohe Vulkane beherrschen fast überall die Landschaft. Tiefe Spuren sind von den quartären Eiszeiten hinterlassen worden. Die westliche Grenze der letzten eiszeitlichen Gletscher wird etwa von den Westenden der grossen Seen der Seekette markiert.

Die Seen der Seekette sind alle sehr tief. Lago Villarrica, einer der nördlichsten (230 m ü.M.), ist mehr als 200 m, Lago Llanquihue (51 m ü.M.), der südlichste und grösste dieser Seen, mehr als 400 m tief. Im Winter frieren sie niemals zu.

Der Temperaturstandard der Seen ist ziemlich hoch. Wegen des milden winterlichen Klimas betragen die hypolimnischen Wassertemperaturen etwa 7—8°. Der Wärmehaushalt ist demnach etwa mit jenem der norditalienischen Seen vergleichbar. Kräftige Algenblüten während des Hochsommers zeugen von einer ziemlich hohen epilimnischen Produktion. Wenigstens die nördlichen der grossen Seen der Seekette dürften im ganzen als mesotroph bezeichnet werden können. Hinsichtlich näherer hydrographischer und hydrochemischer Daten wird auf eine bald erscheinende Arbeit meines Reisegefährten Dr. H. LÖFFLER, Wien, verwiesen.

Bodenfaunistische Untersuchungen wurden in den folgenden chilenischen Seen durchgeführt: Lago Villarrica, Lago Pichilafquén, Lago Huilipilún, Lago Quilléhue, Lago Pellaifa, Lago Calafquén, Lago Rupanco, Lago Llanquihue, Lago Todos los Santos.

Die Resultate zeigen klar, dass die tiefen Seen des Seegebietes eine sehr einheitliche Profundalfauna besitzen. Prinzipiell wichtig ist die Tatsache, dass der allgemeine Aspekt der profundalen Besiedelung jenem der nord- und mitteleuropäischen Seen weitgehend ähnlich ist. Auch in diesen südlichen Seen sind Chironomidenlarven, Oligochaeten und Pisidien die individuenreichsten Gruppen der Tiefenfauna. Daneben finden sich Hydracarinae, Turbellarien und — im oberen Profundal — eine Gammaride der Gattung *Hyaella*. Bemerkenswert ist, dass Hirudineen auch in grösserer Tiefe ziemlich regelmässig vorhanden sind; in Lago Villarrica wenigstens bis in 80 m Tiefe.

Und dann die qualitative Zusammensetzung der profundalen Chironomidenfauna. Ich muss gestehen, dass die ersten Profundalproben (aus Lago Villarrica) draussen im Felde mit grösster Neugier untersucht wurden! Dabei stellte es sich bald heraus, dass es hier von einer *Tanytarsus*-Gemeinschaft etwa desselben Typus wie in den nordeuropäischen Seen die Rede war.

Die in den chilenischen Seen in grösserer Tiefe (50—140 m) lebenden Chironomidenlarven gehören zu folgenden Arten:

Tanytarsus rothi n.sp. — häufig

Lenzia patagonica n.sp. — häufig

Pseudochironomus sp. — vereinzelt

Parachironomus cfr. *supparilis* EDW. — vereinzelt

Monodiamesa chilensis n.sp. — vereinzelt

Macropelopia vittigera EDW. — häufig

Im oberen Profundal sind *Parakiefferiella*-Larven häufig. Sie vertreten zwei Arten, von denen die eine zu *P. claviculata* (EDW.) gehört. Wie die *Parachironomus*- und die *Macropelopia*-Art ist sie von EDWARDS (1931) aus diesen Gebieten beschrieben worden.

Während der Expedition wurden ausserdem einige in derselben Breite an der argentinischen Seite der Anden gelegene Seen untersucht. Die Profundalfauna des Lago Nahuel Huapi, Lago Mascardi und Lago Gutierrez stimmt ganz mit jener der chilenischen Seen überein.

Bei einem näheren Vergleich zwischen der südchilenisch-patagonischen *Tanytarsus*-Gemeinschaft und der oben diskutierten *Tanytarsus*-Gemeinschaft der nordeuropäischen Seen treten interessante Vikarianzverhältnisse hervor.

Tanytarsus rothi ist sowohl im Puppen- wie Imagostadium der nordischen Art *lugens* sehr ähnlich.

Lenzia (s.str.) *patagonica* ist mit der holarktischen Art *flavipes* sehr nahe verwandt. EDWARDS (1931), der vor mir die Chironomidenfauna von Südchile-Patagonien untersuchte, und der sein Material in verdienstvoller Weise bearbeitet hat, kam sogar zu dem Ergebnis, dass die südandine Form mit *flavipes* identisch ist. Diese Ansicht ist doch nicht haltbar. Bemerkenswert ist die verschiedene ökologische Einstellung der beiden Arten: *flavipes* ist (wie sein europäischer Verwandter *punctipes*) eine typisch litorale Art. In der südlichen *Tanytarsus*-Gemeinschaft ist *Lenzia patagonica* das Gegenstück zu einem der am meisten beachteten Mitglieder der nordischen *Tanytarsus*-Gemeinschaft, und zwar zu *Lenzia* (*Sergentia*) *coracina*. Es ist hier auch von naher systematischer Verwandtschaft die Rede. Die Larven und Puppen von *Lenzia* s.str. und *Sergentia* sind kaum möglich zu unterscheiden. Die Verschiedenheiten beschränken sich auf die Behaarung der Tarsen und das s.g. LR-Verhältnis bei der Imago. Und zwar verhält sich *Sergentia* fast exakt zu *Lenzia* s.str. wie *Lauterbornia* zu *Microspectra* s.str.!

Monodiamesa chilensis ist ebenfalls ein schönes Beispiel von bipolarer Vikarianz. Wie ich in einer anderen Arbeit (BRUNDIN 1956) nachgewiesen habe, steht *chilensis* der nordeuropäischen Art *ekmani* sehr nahe, einer exklusiv oligotrophen Art, die eher zur *Heterotrissocladius subpilosus*-Gemeinschaft als zur *Tanytarsus*-Gemeinschaft gestellt werden muss. Ebenso nahe verwandt ist *chilensis* mit *Monodiamesa alpicola* der Alpenseen. Systematisch bilden die drei fraglichen Arten eine charakteristische, sehr homogene Gruppe, die von der vierten seebewohnenden *Monodiamesa*-Art, *bathyphila*, recht scharf abweicht. *Monodiamesa* ist eine ausgeprägt plesiomorphe *Orthocladini*-Gattung.

Parachironomus cfr. *supparilis* stellt das Gegenstück zu *Paracladopelma obscura* der nordeuropäischen *Tanytarsus*-Gemeinschaft dar. In diesem Fall ist die systematische Verwandtschaft wahrscheinlich nicht sehr eng. Doch werden *Parachironomus* und *Paracladopelma* von TOWNES (1945) in eine Gattung vereinigt.

Pseudochironomus sp. — Zu dieser Art hat die nordische *Tanytarsus*-Gemeinschaft kein Gegenstück. Der einzige nordeuropäische Vertreter der Gattung, *prasinatus*, ist eine typisch litorale Art. Die südandinen *Pseudochironomus*-Arten bilden eine für ihr südliches Faunagebiet charakteristische Artgruppe, die von den holarktischen Arten durch das Fehlen der Pulvillen und die sehr weit distal reichenden Costa und R 4+5 der Flügel auffallend abweicht. Die Merkmale des Flügelgeäders sind ausgeprägt plesiomorph (primitiv). *Pseudochironomus* stellt überhaupt eine der am stärksten plesiomorphen *Chironominae*-Gattungen dar.

Macropelopia vittigera. — Die im Profundal der chilenisch-patagonischen Seen häufig vorkommenden, räuberischen *Macropelopia*-Larven spielen dort dieselbe Rolle wie die ebenfalls räuberischen *Procladius*-Larven in den nordeuropäischen Seen. In diesen treten die *Macropelopia*-Larven stark zurück.

Die Tatsache, dass in den andinen Seen überhaupt keine *Procladius*-Art nachgewiesen werden konnte, ist sehr bemerkenswert.

Die Zusammensetzung der litoralen Chironomidenfauna der südchilenisch-patagonischen Seen soll hier nur in aller Kürze behandelt werden. Sie ist generell durch die hohe Abundanz von Arten der stark plesiomorphen Gattungen *Macropelopia* und *Pentaneura* der Unterfamilie *Tanyptinae* gekennzeichnet. Jene Gattung ist durch 7 Arten, diese durch 5 Arten vertreten. Die Orthocladiinen spielen während des Frühlings und Vorsommers eine hervortretende quantitative Rolle; ihre Artenzahl ist aber sehr niedrig. Am häufigsten sind zwei Arten der Gattung *Parakiefferiella* (vgl. oben), eine an *Psectrocladius* erinnernde Art, die eine neue Gattung vertritt, sowie Arten der Gattungen *Cricotopus* und *Syncricotopus*. Erwähnung verdient auch die hier artenarme Gattung *Corynoneura*.

Die artenreichste litorale Chironomidengruppe ist *Chironomini*. Die folgenden Gattungen sind durch Arten vertreten, die oft an europäische stark erinnern: *Chironomus*, *Cryptochironomus*, *Glyptotendipes*, *Parachironomus*, *Polypedilum*, *Pseudochironomus*, *Stenochironomus*. Keine dieser Gattungen umfasst aber mehr als einige wenige Arten.

Artenarm ist die Tribus *Tanytarsini*, die im Gebiet nur durch die Gattungen *Tanytarsus*, *Rheotanytarsus* und ?*Stempellina* vertreten ist.

Das Vorhandensein einer *Tanytarsus*-Gemeinschaft des nordeuropäischen (holarktischen) Typus in der Profundalregion der südandinen Seen ist in verschiedener Hinsicht bedeutungsvoll.

Auf Grund der Kenntnis von den kausalökologischen Zusammenhängen, die zwischen Seetypen und der profundalen Chironomidenfauna in Nord- und Mitteleuropa vorhanden zu sein scheinen, wäre es mit Rücksicht auf die allgemeinen Milieuverhältnisse der südandinen Seen rein theoretisch zu erwarten, dass sie von einer *Tanytarsus*-Gemeinschaft bewohnt sind. Wie schon oben festgestellt wurde, stimmt alles auch in Einzelheiten. Damit ist es auch bewiesen, dass die von THIENEMANN begründete Lehre von den bodenfaunistischen Seetypen eine weltweite Gültigkeit hat; und dies mit Rücksicht nicht nur auf die kausalökologischen Prinzipien, was a priori als sicher erschien, sondern auch auf die als Indikatoren gewählten Chironomidentypen.

Von produktionsbiologischem Gesichtspunkt aus sind die südandinen *Tanytarsus*-Seen doch nicht mit den typischen nord- und mitteleuropäischen *Tanytarsus*-Seen als gleichwertig zu betrachten. Und zwar sind sie in subtropischen Breiten gelegen und haben folglich wegen der grösseren Effektivität der Sonnenstrahlung einen anderen Wärmehaushalt und eine andere Produktivität. Volumetrisch ist z.B. der südschwedische See Vättern günstiger gestellt; das kompensiert aber bei weitem nicht die weniger günstige geographische Lage des Sees. Dass die in Mitteleuropa festgestellten Relationen

zwischen Volumetrie und Trophiestandard in den tropischen Seen Insulindes häufig werden, ist von RUTTNER (1931) und THIENEMANN (1932) nachgewiesen worden. Eine diesbezügliche Tendenz ist wenigstens in den nördlichen der von uns untersuchten chilenischen Seen deutlich erkennbar.

Die qualitative Zusammensetzung der profundalen Chironomidenfauna zeigt, dass die Mikroschichtung in den tiefen südchilenischen Seen — trotz der beträchtlichen Algenproduktion — auch für die kleinen *Tanytarsus*-Larven kein Problem ist. Oder mit anderen Worten: Wegen des grossen Volumens des Hypolimnions wird die planktogene Sedimentation in den Tiefengebieten nur von mässigem Umfang.

Ob die *Tanytarsus*-Gemeinschaft der chilenischen Seen in sehr grossen Tiefen (200—400 m) ausgelichtet wird oder eventuell nicht vorhanden ist, konnte aus technischen Gründen nicht festgestellt werden. Wegen der stetigen Wellenbewegung war es auf den grossen, exponierten Seen nicht möglich, gelungene Proben aus grösserer Tiefe als etwa 140 m zu erhalten. Die Möglichkeit, dass die Chironomidenfauna in sehr grossen Tiefen durch Hinzukommen neuer Arten qualitativ verändert werden sollte, scheint mir nicht sehr wahrscheinlich. Das würden doch die Häutefänge entschleiern haben!

Ich vervollständige das Bild der südandinen Chironomidenfauna mit einigen Angaben über die Fauna der Fliessgewässer. Die weitaus artenreichste Gattung ist mit 9 Arten die Gattung *Podonomus* (2 weitere Arten sind aus dem Feuerlande und Süd-Georgien bekannt). Hierzu kommen *Heptagyia* mit 3 Arten, *Cardiocladius* (*s.lat.*) mit 2 Arten und *Diplocladius* mit 3 Arten der endemischen Untergattung *Stictocladius*. Weiter sind 2 Arten zu erwähnen, die eigentümliche plesiomorphe Gattungen vertreten. Eine Art verbindet *Tanyptinae* mit *Orthoclaudiinae*, die andere *Chironomini* mit *Tanytarsini*.

Das faunistische Gesamtbild zeigt eine sehr artenarme und sehr altertümliche Fauna, in der plesiomorphe Arten und Gattungen eine weit mehr hervortretende Rolle spielen als in irgendeinem anderen bisher mit Rücksicht auf Chironomiden untersuchten Gebiete. Zusammen sind kaum 100 Arten von EDWARDS und mir nachgewiesen worden. Das ist weniger als $\frac{1}{5}$ der schwedischen Chironomidenfauna und nur etwa 70 % der Chironomidenfauna des südschwedischen Sees Innaren!

Für die südandine Chironomidenfauna besonders charakteristisch ist die Tatsache, dass *Podonomus* und *Macropelopia*, zwei der am stärksten plesiomorphen Chironomidengattungen, die artenreichsten Gattungen sind. Generell gesehen liegen recht grosse Ähnlichkeiten mit der holarktischen Fauna vor. Die südandine Fauna hat aber gleichzeitig viele Eigenheiten, die davon zeugen, dass ihre Verbindungen mit der holarktischen Fauna sehr weit zurückliegen. Neben der Dominanz der plesiomorphen Formen sind die negativen Charakterzüge überaus auffallend. So fehlen solche in der Holarktis verbreitete Gruppen und Gattungen wie *Procladius**, *Diamesini*, *Protanypini*, *Psectrocladius**, *Orthocladus* (*s.m.*)*, *Eukiefferiella**, *Pentape-*

*dilum**, *Limnochironomus*, *Endochironomus*, *Microtendipes*, *Stictochironomus** und *Microspectra*. Diese sind alle in Afrika vertreten, die mit * bezeichneten auch in der Kap-Provinz! (vgl. FREEMAN 1953—54, 1955, 1955 a). Die schon jetzt vorliegenden Tatsachen lassen recht klar erkennen, dass die süd-afrikanische Chironomidenfauna der holarktischen ähnlicher ist als die südandine. Die südandine Chironomidenfauna unterscheidet sich auch tiefgehend von jener der warmen Tropen wie wir sie aus Afrika und Ostinden kennen gelernt haben.

Dass eine direkte Verbindung zwischen den Chironomidenfaunen der Südanden und der Holarktis während der quartären Eiszeiten existierte, scheint mir schon aus geologischen Gründen wenig wahrscheinlich. Diese Ansicht wird durch den allgemeinen Aspekt der südandinen Fauna weiter bestätigt. Und entscheidend ist wohl die schon oben festgestellte Tatsache, dass die Chironomidenfauna in den Hochanden von Peru noch viel artenärmer und noch viel stärker negativ charakterisiert ist als die südandine, alles beim Vergleich mit der holarktischen Fauna.

Eine von tiergeographischem Gesichtspunkt aus sehr interessante Gattung ist *Podonomus*. In Europa ist die Gattung durch 2 Arten vertreten, *peregrinus* EDW. (Ost-Grönland, Schwed.-Lappland, Schottland, England) und *minutissimus* STROBL (Oberbayern, Steiermark, Korsika). Die einzige aus Nordamerika bekannte Art ist *kiefferi* GARR. aus British-Columbia, die von EDWARDS (1931, 1937) als wahrscheinlich mit *peregrinus* identisch betrachtet wurde. Aus den Südanden und Süd-Georgien sind, wie schon hervorgehoben, nicht weniger als 11 Arten dieser eigentümlichen Gattung bekannt (vgl. EDWARDS 1931). Das rezente Zentrum liegt demnach in diesen südlichen Breiten. Bemerkenswert ist nun, dass eine der südandinen Arten, *edwardsi* n.sp., mit *peregrinus* und *kiefferi* äusserst nahe verwandt ist, sowie dass diese Artgruppe durch eine Art auf Neuseeland vertreten ist (vgl. EDWARDS 1929, 1931). Zum Verbreitungsgebiet der Gattung gehört aber auch die Hochanden von Peru, wo ich 3 Arten in einer Höhe von 4500—4800 m nachweisen konnte (Huayhuash-Gebirge, Cordillera Apolobamba). Von diesen sind zwei mit den südandinen Arten *decarthrus* EDW. und *nigrinus* EDW. äusserst nahe verwandt. Die *peregrinus*-Gruppe ist aber in dem peruanischen Material nicht vertreten!

Dass wir es hier mit einem bipolaren Verbreitungstypus zu tun haben, ist schon früher von THIENEMANN (1939, p. 165, 1941, p. 165) hervorgehoben worden. Tatsächlich stehen wir vor einer Gattung mit bipolarer Verbreitung, die auf der Südhalbkugel in disjunkten Teilarealen (den Anden, Neuseeland) zersplittert ist. Diesen Verbreitungstypus haben ja ziemlich viele Tiere und Pflanzen, und der kausale Zusammenhang ist sehr viel diskutiert worden.

Ich verweise auf den geschichtlichen Überblick des Problems bei DU RIETZ (1940) und zitiere die Folgerungen dieses Pflanzengeographen (l.c.,

p. 271—272): „Although the connecting tropical mountain populations of bipolar plant units are at present found mainly along the transtropical mountain chains of the Alpine Orogen (STAUB 1928), there are more facts than those referred to above pointing towards the assumption that this distribution may be a secondary feature rather than a primary one . . . It seems doubtful whether the mountain chains of the Alpine Orogen have ever formed the continuous transtropical roads for temperate plants necessary to explain the facts of bipolar plant distribution.“ Um diese Tatsachen zu erklären, schreibt DU RIETZ, „it seems necessary to look for epeirogenetic transtropical highland bridges older than the mountain chains of the Alpine Orogen. Such highland bridges may have existed not only in Africa, but also bordering the transtropical Alpine geosynclines (i.e. the Andean and the Malaysian geosynclines), partly passing over present deep sea bottom.“

Auf Grund einer Menge pflanzengeographischer Argumente ist SKOTTSBERG (1934, 1936, 1937) zu der Ansicht gekommen, dass es notwendig ist vorauszusetzen, dass ein bedeutendes Hochland westlich der gegenwärtigen Küste von Chile während des Tertiär sich weit gegen Norden erstreckte, ein Hochland, das mit der damals eisfreien Antarktis vereinigt war und das in Zusammenhang mit der Entstehung der Anden so stark versenkt wurde, dass nur gewisse Inselgruppen (Juan Fernandez Inseln, Desventuradas Inseln) als sichtbare Reste bestehen blieben. Nur auf Grund dieser Voraussetzungen scheint es mir auch möglich, die qualitative Zusammensetzung und die Verbreitungsbilder der andinen Chironomidenfaunen zu erklären.

Wenn dies auf die rezente Verbreitung der Gattung *Podonomus* bezogen wird, ergibt sich folgendes: Während des Tertiär hatte die Gattung eine viel weitere und vor allem mehr zusammenhängende Verbreitung als jetzt. Ihr Areal erstreckte sich damals von der Holarktis über eine transtropische Verbindung westlich Chile bis nach der u.a. von *Nothofagus*-Wäldern bewachsenen Antarktis und dann weiter bis nach Neuseeland. Vielleicht war Antarktis sogar das Entstehungszentrum der Gattung. Das hochandine Gebiet von Peru hat die Gattung durch Einwanderung von Süden her erreicht. Diese Ausbreitung gegen Norden ist wahrscheinlich durch die quartären Eiszeiten erleichtert worden.

Es ist überhaupt verlockend, die profundale *Tanytarsus rothi*-Gemeinschaft der südandinen Seen als der südliche Vertreter einer von ökologischer Affinität zusammengehaltenen tertiären Artgruppe mit gegenwärtig bipolarer Verbreitung zu betrachten! Es erscheint sogar als sehr wahrscheinlich, dass viele — und vielleicht die Mehrzahl — der Chironomiden der südandinen Seen und Bäche eine Geschichte gehabt haben, die mit jener der *Fagus-Nothofagus*-Gruppe unter den Pflanzen nahe zusammenfällt.

Immer noch ist überaus wenig über die Chironomidenfauna der neuseeländischen Seen bekannt geworden. Auf Neuseeland gibt es doch ebenfalls

Nothofagus-Wälder; und diese sind von einer Flora und Fauna begleitet, die an jene der südandinen *Nothofagus*-Wälder stark erinnern. Es scheint begründet anzunehmen, dass die zahlreichen neuseeländischen Seen eine Bodenfauna besitzen, die manche Züge mit jener der südandinen Seen gemeinsam hat. Schon die Bemerkung EDWARD's (1931, p. 240) — der eine Chironomidensammlung aus Neuseeland provisorisch bearbeitet hat — dass die Gattung *Macropelopia* dort ihre reichste Entwicklung zu erreichen scheint, spricht entschieden dafür!

Gegenüber der Möglichkeit, die hier diskutierten Verbreitungsbilder als das Resultat anemochorer Ausbreitung über weite Distanzen zu erklären, stelle ich mich überaus skeptisch. Und wenn es von ganzen ökologischen Gruppen die Rede ist, kann die Möglichkeit einer solchen Verschleppung ruhig beiseite gelassen werden (vgl. THIENEMANN 1950 a, p. 160—161). SKOTTSBERG (1928, p. 917) fasst seine Erfahrungen wie folgt zusammen: „I shall take the liberty to add that all that we know about the development and migrations of the Eurasiatic floras speaks against long distance dispersal, that we are able to pick out the rare cases where such a chance migration is likely to have taken place, and also to explain definitely a seemingly anomalous distribution in other cases without having recourse to the long distance dispersal theory. Almost everything in the distribution of Eurasiatic floras seems to indicate that flowering plants and generally also the higher cryptogams travel slowly overland and that they always did so; at least, such has been the rule, and the sudden jumps are rare exceptions.“

Bei der Behandlung der Gattungen und Artgruppen, die für die temperierten Gebiete der Nord- und Südhalbkugel gemeinsam sind, erhält man den bestimmten Eindruck, dass es hier von sehr alten Elementen die Rede ist, Elementen, deren Geschichte weit in das Tertiär zurückgeht. Besonders gilt dies für die ausgeprägt plesiomorphen Gruppen, in denen es Arten geben dürfte, die älter als „the Alpine Orogen“ sind. Die Ursachen der vorhandenen Ähnlichkeiten zwischen den temperierten Faunen und Floren der Nord- und Südhalbkugel können diskutiert werden. Es scheint aber, als ob man bei diesbezüglichen Überlegungen das tatsächliche Alter der diskutierten Elemente bisher oft unterschätzt hat. Wichtig ist bei allen Diskussionen über die bipolaren Elemente eine genaue Kenntnis der phylogenetischen Zusammenhänge.

Die produktionsbiologische Bedeutung der glazialen Erosion.

Es wurde oben (p. 200) nachgewiesen, dass der norwegische Gletscherrand-See *Juvvatnet* eine auffallend individuenreiche Tiefenfauna hat, sowie dass die Abundanz dieser Fauna in sehr markierter Weise in der Richtung nach dem Gletscherabsturz zunimmt und dort ihr Maximum erreicht. Ich hob auch hervor, dass dieses Phänomen eine entsprechende Planktonkonzentration in den oberen Wasserschichten voraussetzt, und dass die Verteilung der Organismen in engem Zusammenhang mit der Zufuhr von Nährstoffen aus dem grossen Gletscher stehen muss.

Von welchen Nährstoffen ist es hier in erster Linie die Rede? Wenn auch das Wasser generell als eine Nährlösung betrachtet werden kann, so ist doch in den meisten Seen eine auffallende Disproportion zwischen den Konzentrationen verschiedener Salze vorhanden. Ca- und HCO_3 -Ionen kommen oft in einer Menge vor, die den aktuellen Bedarf weit übertrifft, während andere Ionen ausgeprägte Minimumstoffe sind. Und nach dem Gesetz vom Minimum haben die Pflanzen von dem Überschuss eines Stoffes keinen Nutzen, wenn sie an den anderen Mangel leiden.

Typische Minimumstoffe sind Stickstoff und Phosphor, die oft in so kleinen Mengen vorhanden sind, dass sie nur mit Schwierigkeit oder überhaupt nicht nachgewiesen werden können. Nicht desto weniger sind sie für die Produktion von ausschlaggebender Bedeutung. Dass die Pflanzen den Stickstoff und Phosphor des Wassers überaus effektiv verwerten können, geht daraus hervor, dass es oft sehr schwierig ist, diese Stoffe im Epilimnion der Seen überhaupt nachzuweisen, auch wenn das Phytoplankton in reichlicher Menge vorhanden ist. Dies gilt besonders für den Phosphor, der immer in weit geringerer Menge als der Stickstoff vorhanden ist. „Es herrscht also ein dynamisches Gleichgewicht zwischen dem Ausmass der Zufuhr des begrenzenden Nährstoffes und dem Wachstum bzw. der Vermehrung der Organismen, wobei die zugeführte Gesamtmenge sofort . . . in lebende Substanz umgesetzt wird und dem chemischen Nachweis unzugänglich bleibt. Dies gilt in gleicher Weise für eutrophe wie für oligotrophe Gewässer . . .“ (RUTTNER 1952, p. 89—90).

Jene Phosphorquantitäten, die die Seen durch die Zuflüsse erhalten, sind aber zum grossen Teil in der Form schwerlöslichen Ca-Phosphats gebunden und damit biologisch schwer zugänglich.

Auf der Basis dieser allgemeinen Gesichtspunkte fragen wir uns, woher der Gletscher seinen Phosphor-Vorrat bekommt. Zwei Möglichkeiten liegen vor. Es kann teils von organischen, teils von unorganischen Phosphor-Verbindungen die Rede sein. Diese Hauptgruppen müssen im grossen Ganzen zwei ganz verschiedenen Quellen entstammen, die unorganische aus den gewaltigen Vorräten von Mineralbestandteilen, die in den unteren Partien des Gletschers konzentriert sind, die organische aus der Oberfläche des Gletschers, wohin sie durch Lufttransport geführt worden ist.

Es ist ein wohlbekanntes Phänomen, dass die Schnee- und Eisfelder der Hochgebirge während der Vegetationsperiode oft mit Insekten, Pflanzenfragmenten und allerlei Staub in beträchtlichen Mengen bestreut sind. Die Gegenstände, die aus weiter Ferne kommen können, sind durch Fallwinde auf die Schnee- und Eisflächen hinabgepresst worden. Auf der Oberfläche eines Gletschers beginnt damit ein Prozess sehr langwieriger Natur. Das erste Stadium kann beobachtet werden. Wir sehen, wenn es ein Insekt ist, wie er sein Bewegungsvermögen verliert und wie er — wegen seiner verhältnismässig dunklen Farbe — besonders bei direkter Sonnenbestrahlung schnell hinabsinkt. So werden die Insektenkörper konserviert und sinken um jedes Jahr immer tiefer im Gletscher. Jeden Sommer kommt eine neue Detritusschicht hinzu. Wir wissen, dass die älteren Schichten eines Gletschers sehr hohen Alters sein können. Ein Gletscher enthält somit organische Substanzen, die das Resultat von äolischer Sedimentation während Hunderte von Sommern darstellen.

In den Zusammenhängen, wovon hier die Rede ist, spielt aber dieser äolische Detritus sicher eine sehr untergeordnete Rolle. Ausschlaggebend werden zweifellos jene grosse Mengen kolloidzermahlter Mineralbestandteile, die dem unterliegenden Felsen entstammen. Wir wissen, dass die Gesteinsarten P_2O_5 enthalten und dass mehrere verhältnismässig reich daran sind.

In einem Gletscherrandsee des Juvvatn — Typus sind nun die Voraussetzungen für die produktionsbiologische Verwertung des aktuellen Phosphors besonders günstig. Denn in diesem Fall kommt der Gletschereis mit stehendem Wasser, und zwar mit einem Planktonmilieu, in Kontakt. Dies bedeutet, dass das Phytoplankton — als das P_2O_5 der kolloidzermahlten Mineralbestandteile beim Schmelzen des Gletschereises explosionsartig in Lösung geht — den Phosphor sehr effektiv verwerten kann. Hierdurch entgeht der Phosphor seinem gewöhnlichen Schicksal, in der Form von schwerlöslichem Calciumphosphat ausgefällt und dadurch biologisch schwer zugänglich zu werden.

Diese Schlüsse erklären ohne weiteres, weshalb die Bodenfauna des Juv-

vatnet auffallend hohe Abundanzzahlen aufweisen kann. Der grosse Gletscher schafft im Juvvatnet ein verhältnismässig günstiges Milieu. Die Voraussetzung und der gleichzeitig begrenzende Faktor dieses Milieus ist der niedrige Temperaturstandard.

Bezeichnen nun die Verhältnisse im Juvvatnet einen Ausnahmefall? Sicher nicht! Der in Schwedisch-Lappland gelegene Tarfalajaure (1180 m ü.M.) ist ein typischer Gletscherrandsee und erinnert in seiner Physiognomie stark an Juvvatnet (grösste Tiefe 43 m; vgl. LUNDQVIST 1939, Fig. 2 und 5!). LUNDQVIST (l.c., p. 33), der in erster Linie die Sedimente untersuchte, erklärt, dass der See ein überraschend reiches Plankton hat! Und in den Alpen hat STEINBÖCK (1938, p. 471—472) Gletscherrandseen beobachtet, die „ein verhältnismässig reiches Leben“ aufweisen.

Nicht alle Gletscherrandseen sind aber gleich günstig gestellt wie der Juvvatn-Typus. Wichtige Beobachtungen sind in dieser Hinsicht von STEINBÖCK (l.c.) in den Ostalpen gemacht worden. Nach seinen Erfahrungen lassen sich die Gletscherrandseen biologisch in zwei Gruppen teilen, nämlich in solche, die eine verhältnismässig reiche Besiedelung haben, und in solche, die fast ganz ohne Leben sind. Der entscheidende Faktor ist nach STEINBÖCK die verschiedene Sedimentführung. Je reicher diese, desto ärmer die Besiedelung. „So gehören alle Seen mit reicher Moränenschuttführung und starker Abschmelzung in die Gruppe der Seen mit keinen oder nur geringen Lebensmöglichkeiten . . . Es ist wohl kein Zweifel, dass die mächtige Sedimentierung, die im Tage schätzungsweise sicherlich bis zu einigen Millimetern betragen kann, das Haupthindernis für eine reichere Entfaltung des Lebens in solchen Seen darstellt. Das beweist der ungleich grössere Reichtum an Lebewesen in den Seen des zweiten Typus“ (Id., l.c.). Leider liegen keine näheren Angaben über die Bodenfauna der beiden Typen vor.

Zweifellos liegt die primäre Ursache der armen Besiedelung in stark schuttführenden Gletscherrandseen darin, dass die Photosynthese in trübem Wasser stark erschwert wird.

Die Erfahrung lehrt, dass die Fauna des Gletscherbaches extrem arm ist. „Der Gletscherbach — der Alpen wie Lapplands — hat eine überaus artenarme und dünne Besiedelung durch rheobionte Tiere, die auf den blanken Steinen leben; andere Biotope und damit auch andere Bioöcosen sind nicht vertreten“ (THIENEMANN 1941, p. 80). — Ist dies nun nicht widerspruchsvoll, da es hier doch von direkt aus Gletschern kommendem Schmelzwasser die Rede ist? Die Erklärung wurde in Zusammenhang mit der Diskussion über den Phosphor-Haushalt des Juvvatnet schon oben angedeutet. Es ist nämlich zu bemerken, dass das Phytoplankton in schnellfliessendem Wasser keine Lebensmöglichkeiten hat, sowie dass ein Minimumstoff wie der Phosphor in einem Gletscherbach als Calciumphosphat unbehindert ausgefällt werden kann. Hierzu kommt dass der typische Gletscherbach wegen des

starken Gefälles, der starken Sedimentführung und der fortwährenden Bewegung der Gesteinstrümmen zu den extremsten limnischen Lebensräumen gehört.

Auf der Basis des schon gesagten ist es auch klar, warum Seen, die ihr Wasser durch aus den Gletschern kommende Bäche erhalten, nicht besonders begünstigt sind. In solchen Seen wirken die Trübung des Wassers und der minimale Zugang an mobilisierbaren Minimumstoffen zu einer starken Begrenzung der Planktonproduktion zusammen. Ein Beispiel eines Sees diesen Typus ist der Obere Kårsajaure in Schwedisch-Lapland, ein Jungmoränensee im Sinne von STEINBÖCK (1938), der etwa 2 km vom Kårsagletscher und in seinem Rückzugsgebiet gelegen ist. Der kleine See (690 m ü.M., Tiefe etwa 20 m) erhält sein Wasser aus dem Gletscher und hat ein Plankton, das von LUNDQVIST (1939, p. 23) als „überaus arm“ beurteilt wird.

Die Produktionsprobleme der skandinavischen Gletscherrandseen verlocken aber zu weiteren Ausblicken! Wenn der Phosphor-Vorrat der Gletscher in diesen limnischen Milieus einen bedeutungsvollen produktionsbiologischen Faktor darstellt, scheint es theoretisch sehr wohl möglich, dass dieser Faktor auch in den Polargebieten wirksam ist, und zwar in Gebieten, in denen mächtige Gletscher und Inlandeise einen umfassenden Kontakt mit Ozeanwasser erreichen. Wird eine solche Annahme durch Tatsachen gestützt?

In der Literatur gibt es zerstreute Angaben über das Vorkommen auf Spitzbergen und Grönland von „braunen Zonen“ oder „Nährzonen“ am Rande der in das Meer abbrechenden Gletscher (STOTT 1936, HARTLEY und DUNBAR 1938, DUNBAR 1951, FISHER 1952).

DUNBAR (l.c., p. 80) spricht von „muddy water“, FISHER (l.c., p. 426) von „brown detritus-laden water“. Diese Ausdrücke dürften aber nicht adäquat sein, denn nach mündlicher Mitteilung meines Kollegen Dr. STEN VALLIN, Drottningholm, der das antarktische Ross-Meer während einer Expedition mit C. A. LARSEN 1923/24 besuchte, bestehen die braunen Zonen des Südlichen Eismeereres tatsächlich aus riesigen Mengen von Diatomeen, die ihre grösste Konzentration im Kontakt mit dem Shelf-Eis erreichen!

Die braunen Zonen werden im Nördlichen Eismeer auch Nährzonen benannt, „due to their great importance as feeding areas for sea-birds“ (DUNBAR 1951, p. 80). Sie sind stetige Aufenthaltsplätze für gewaltige Mengen von Sturmvögeln (*Fulmarus glacialis*) und Dreizehen-Möwen (*Rissa tridactyla*). FISHER (l.c.) hat nachgewiesen, dass die auf Spitzbergen vorhandenen riesigen Kolonien dieser Vogelarten ihre Nahrung hauptsächlich in den braunen Zonen am Rande der vom Meer gespülten Gletscherabstürze holen. Die Seevogelnahrung besteht ganz überwiegend aus der Schizopode *Thysanoessa inermis*,

die in den braunen Zonen in grossen Mengen vorhanden ist und dort ihrerseits von *Calanus finmarchicus* und *C. hyperboreus* lebt.

Über den Nordenskiöld-Gletscher (Spitzbergen) schreibt FISHER (l.c., p. 425): „We found a dense bird zone usually right under the ice cliff. The birds were most dense at the place where the glacier calved bergs most usually, and a few were killed on some days by falls of ice.“ — Diese und andere wichtige Beobachtungen FISHER's über das Auftreten der Seevögel zeigen, dass die Eisberge im Kontakt mit dem Meereswasser vitale Stoffe abliefern, die von dem Phytoplankton unmittelbar mobilisiert werden können, was via das Zooplankton darin resultiert, dass die Vögel bedeutungsvolle Nährzonen in der nächsten Umgebung der Eisberge finden.

Zusammenfassend schreibt FISHER (l.c., p. 427): „Since our investigations in Spitzbergen in 1933, it has been found that plankton comes to the surface in the summer at glacier-faces in many other parts of the arctic (and antarctic) as well as in the neighbourhood of large icebergs.“

Tatsächlich dürfte der Kontakt der Gletschereise mit stehendem Wasser und die davon bedingten chemischen Prozesse einen besonders effektiven Mechanismus für die Einverleibung des gebundenen Phosphors der Gesteine in den produktionsbiologischen Kreislauf ausmachen. Vulkanausbrüche in Kombination mit Niederschlägen sind wahrscheinlich auch bedeutungsvolle Prozesse, was hier nur angedeutet werden soll; dabei ist es doch meistens nur von einer sehr unregelmässigen Aktivität die Rede. Dann gibt es auch unterseeische Vulkane!

Eine Erosionsarbeit enormen Umfangs wird von den Gletschern und Inlandeisen der Antarktis und des Grönlands geleistet. Ich komme zu dem Schluss, dass durch diese Eiserosion kontinentalen Umfangs den Meeren so grosse Mengen direkt mobilisierbaren Phosphors zugeführt werden, dass der Prozess für die marine Produktion von grosser Bedeutung wird. Meines Erachtens liegt gerade hierin eine der wichtigsten Ursachen der Tatsache, dass die Polarmeere das reichste Planktonleben und die reichste Bodenfauna aufweisen können. Der glazial bedingte Prozess, dessen biologische Folgen in Gletscher-Seen des Juvvatn-Typus verspürt werden können, stellt demnach nur eine bescheidene Parallele zu jenem Prozess dar, der sich in gewaltigem Maßstab in den Polargebieten und in erster Linie in der Antarktis ereignet.

Über die Produktionsverhältnisse des Südlichen Eismeeres schreiben SVERDRUP, JOHNSON und FLEMING (1946, p. 941—942): „So great is the supply of nutrients in the euphotic zone that depletion of these salts never become a limiting factor, since the content never falls below a minimum of about 0.9 μ -atom of PO_4 per liter. This leaves a summer minimum higher than the winter maximum of the English Channel.“

Im Meer um den antarktischen Kontinent liegt demnach ein konstanter

Überschuss an Phosphor im Oberflächwasser vor, ein sehr bemerkenswertes Verhältnis, das meines Erachtens einen grossen Phosphor-Zuschuss allochthonen Ursprungs voraussetzt, d.h. glaziales Erosionsmaterial aus der Antarktis selbst.

Nach den bisherigen Ansichten der marinen Forscher erhält das Meer seinen Phosphor-Zuschuss durch die Flüsse. „Phosphorus removed from the surface layers by phytoplankton is largely returned to solution on the death and decomposition of the organisms. It is supplied by rivers, and some is removed from the sea, as a small quantity is present in most marine sediments“ (SVERDRUP, JOHNSON und FLEMING 1946, p. 182). „This runoff from land supplies phosphates, nitrates, and other nutrients to the surface layers of the sea in the coastal regions, but the main replenishment comes from the supply present in the deeper water. Circulation of the water by upwelling, turbulence, diffusion, or convection is the physical agency by which the return is accomplished . . . It must be borned in mind that not only phosphates, but also other nutrients needed for plant life that have been regenerated in the deep waters from sinking bodies of organisms produced in the upper layers, are conveyed from the enormous unfailing nutrient reservoir of the deep“ (Idd., l.c., p. 785, 786).

Und in dem bekannten „Tiefseebuch“ schreibt WATTENBERG (1934, p. 82—83): „Es geht also innerhalb des Meeres nichts verloren. Aber werden nicht ungeheure Mengen von Stickstoff und Phosphor jährlich dem Meere mit den gefangenen Fischen und Walen entzogen? Gewiss! Doch dieser Verlust wird, was das Phosphat anlangt, reichlich ersetzt durch die Verwitterung phosphathaltiger Gesteine der Erdkruste, deren Phosphor durch die Flüsse ins Meer transportiert wird“. — Gleichzeitig teilt aber WATTENBERG (l.c., p. 72—73) die etwas widersprechende Ansicht mit: „Wenn man aber die Flüsse überhaupt auf ihren Phosphat- und Nitratgehalt untersucht, so findet man — von Ausnahmen abgesehen — nur so geringe Mengen, dass diese nie ausreichen, um das Meerwasser in grösserem Abstand von der Küste noch mit Nährstoffen zu versorgen.“¹

Die Zufuhr von Phosphor durch die Flüsse ist überhaupt sehr unbedeutend. Eine stärkere Planktonproduktion scheint ausserhalb Flussmündungen nur dann zustande kommen zu können, wenn das Flusswasser mit kaltem, phosphatreichem Tiefenwasser gemischt wird. Beispiel: der Kongo-Fluss!

Als die eigentliche Phosphorquelle des marinen Produktionsgebietes ist bisher das Tiefenwasser betrachtet worden. Die Meeresforscher sind auch darüber einig, dass der Phosphor-Vorrat des Tiefenwassers in erster Linie in höheren Breiten mobilisiert wird, sowie dass die Konvektion dabei das wich-

¹ Ich erinnere an die grossen Phosphor-Verluste, die den Meeren durch die Seevögel verursacht werden. In den fossilen ozeanischen Guano-Lagerstätten erreicht der Gehalt an Tricalciumphosphat Werte bis zu 90 % (41 % P_2O_5). Der Vorrat an Inselphosphat beträgt nach neueren Schätzungen 137 mill. Tonnen (vgl. KALLE 1943, p. 120—121).

tigste Agens ist (vgl. HARVEY 1955). Sicher ist die Konvektion ein sehr bedeutungsvoller Prozess, und sicher stellt sie eine der wichtigsten Voraussetzungen für den Metabolismus in den Meeren — wie in den Seen — dar. Es kann auch nicht bezweifelt werden, dass die warmen Meere ein armes Plankton besitzen, weil eine Konvektion dort nicht zustande kommen kann. Die Konvektion kann doch nicht alles erklären!

Weshalb ist die Produktivität des Südlichen Eismeres erheblich grösser als jene des Nördlichen Eismeres?

WATTENBERG (1934, p. 81) hat die folgende Antwort gegeben: „Diese vierte Art der Nährstoffzufuhr — durch winterliche Konvektion — ist eine Erscheinung der höheren und hohen Breiten. Sie bedingt also ganz allgemein den relativen Reichtum der kalten Meere sowohl auf der Nord- wie auf der Südhalbkugel. Im südlichen Eismeer kommt dazu noch die besprochene Nährstoffzufuhr durch den aufsteigenden nordatlantischen Tiefenstrom, dem die auch für hohe Breiten aussergewöhnlich dichte Bevölkerung zuzuschreiben ist.“ — Die besprochene Nährstoffzufuhr des nordatlantischen Tiefenstroms wird von WATTENBERG (l.c., p. 76—77) im Anschluss an ein Diagramm über die Verteilung der Phosphorsäure im Atlantischen Ozean wie folgt behandelt: „Wir erkennen die nährstoffarme Oberflächenschicht in den warmen Zonen und darunter das phosphatreiche Tiefenwasser, das sich nach Süden zu bewegt und endlich aufsteigt. Wir sehen aber ausserdem, dass der Nährstoffgehalt des Tiefenwassers während seines Weges ständig zunimmt — infolge Zersetzung abgesunkener Organismen — und dass daher der Südatlantische Ozean reicher an Nährstoffen für das Plankton werden muss als der Nordatlantische.“

Dieser Gedankengang ist aber nicht haltbar. Und zwar baut er auf eine fehlerhafte Auslegung des fraglichen Phosphordiagrammes und steht auch mit der von DEFANT im „Tiefseebuch“ gegebenen Behandlung der Wassercirkulation des Atlantischen Ozeans im Widerspruch. Beide Verfasser bauen auf ein übereinstimmendes Material der berühmten „Meteor“-Expedition 1925—27. Nach DEFANT (und seine Auffassung ist die allgemein gültige; vgl. vor allem WÜST 1935 und SVERDRUP, JOHNSON und FLEMING 1946) bewegt sich das antarktische Wasser nordwärts in zwei mächtigen Strömen. Der antarktische Zwischenstrom schiebt sich in etwa 800—1000 m Tiefe bis weit über den Äquator vor. Die andere Komponente, der antarktische Bodenstrom, kann bis in etwa 30—35° n.Br. gespürt werden. Der Wasserersatz im Süden erfolgt durch den verhältnismässig warmen nordatlantischen Tiefenstrom in der Schicht zwischen 1200 bis 3500 m. Das fragliche Phosphordiagramm zeigt nun, dass die hohen Phosphorgehalte streng an das antarktische Wasser gebunden sind.

Ich zitiere hier auch DEACON (1933, p. 233): „North of the Rio Grande ridge the greatest phosphate content is found in the Antarctic intermediate

layer, and the warm deep water contains less phosphate. The warm deep water is not therefore the source of the high phosphate concentrations which are found in the Antarctic Zone. Phosphate is added to the warm deep current south of the Rio Grande ridge, and the source of the phosphate is probably in the rich plankton of the Antarctic Zone which decomposes as it is carried downwards at the Antarctic convergence into the bottom of sub-Antarctic water.“

Es wurde schon oben erwähnt, dass der Zugang an Phosphor im Südlichen Eismeer so bedeutend ist, dass er dort kein begrenzender Faktor ist. „In the Antarctic the checks on production are not clearly understood, but they are perhaps associated with conditions of light and stability of the surface layers. The excessively dense masses which discolor the water . . . must produce a screening of light that leads to regulation of photosynthesis“ (SVERDRUP, JOHNSON und FLEMING 1946, p. 942). Trotz dieser enormen Planktonproduktion, die u.a. die meisten Wale der Welt ernährt, gibt es doch ein Überschuss an Phosphor!

Gleichzeitig fließen vom Südlichen Eismeer nach den umgebenden Meeren mächtige Ströme mit phosphatreichem Wasser, das, als Auftriebwasser, ein überaus reiches Tierleben vor den Küsten von Chile, Peru und Südwestafrika ermöglicht. Und diese Wassermassen werden durch ein Wasser ersetzt, das erheblich phosphorärmer ist! Ein Beispiel ist der nordatlantische Tiefenstrom.

Als Erklärung genügt hier nicht die Konvektion allein. Auch können wir nicht mit DEACON (vgl. oben) die hohe Planktonproduktion als die primäre Ursache betrachten. In beiden Fällen ist es doch tiefer gesehen von Zirkelschlüssen die Rede! Ich glaube, dass es nicht unangebracht ist, daran zu erinnern, dass die Produktion eines Sees mit der Trophielage der Umgebungen in innigem Zusammenhang steht. Letzten Endes sind doch die Gesteine der Erdkruste die Urquelle der marinen Produktion.

Und wenn angenommen wird, dass der Phosphor-Vorrat des antarktischen Kontinents der aktuelle Exessfaktor des Südlichen Eismeres darstellt, so wird alles leichter verständlich.

Diese Annahme erklärt auch ohne weiteres, weshalb das Südliche Eismeer eine höhere Produktion als das Nördliche Eismeer hat — und haben muss. Die arktische Kalotte besteht ja ganz überwiegend aus eisbedecktem Wasser; und zwar ist es hier von gewöhnlichem Meereseis die Rede. Die vereisten Nordpolarländer, Grönland, Spitzbergen, Franz Josephs Land etc., machen beim Vergleich mit den 14 Mill. km² der Antarktis ein ziemlich kleines Gebiet aus. Es ist auch zu berücksichtigen, dass die durch die starken meridionalen Ströme des Nördlichen Eismeres transportierten Packeismassen zu einer Verdünnung der Salzkonzentration beitragen. „Insgesamt erhalten wir also für die Nordhalbkugel einen jährlichen Strom von Schollen-eis von schätzungsweise 20000 km³, welcher der nordatlantischen Zirkulation

jährlich zugeführt wird und wegschmilzt. Den Salzgehalt dieser Eismassen kann man nach A. WOEIKOW (1912) zu 10 ‰ S ansetzen . . . Der entsprechende Transport von Eismassen auf der Südhalbkugel der Erde scheint erheblich geringer zu sein, vor allem wohl aus dem Grunde, weil hier keine direkte meridionale Strömung besteht“ (KALLE 1943, p. 151).

Es scheint mir jedoch nicht ausgeschlossen, dass die Wirkungen des Packeistransportes und des ziemlich nährstoffarmen Golfstroms in gewissen nordatlantischen Gebieten durch die rezenten Wirkungen der quartären Eiszeiten gewissermassen kompensiert werden. Die reichen Fischereigebiete um Neufundland, Schottland, Island und Westnorwegen tangieren nämlich überall Gebiete, die verhältnismässig spät von Gletschern und Inlandeisen bedeckt waren. Und diese standen damals mit Ozeanwasser in Kontakt. Dadurch wurden zweifellos hochproduktive Planktonmilieus geschaffen. Es scheint gut begründet anzunehmen, dass nahrungsreiche Sedimente zurückblieben, die heute noch ihre trophischen Wirkungen zeigen.

Es ist ein weiter Schritt zwischen dem regen Tierleben des Südlichen Eismeeres und der artenarmen aber individuenreichen Chironomidenfauna des arktischen Gletscherrandsees Juvvatnet. Nach allem zu urteilen besteht doch hier ein kausalökologischer Zusammenhang. Und der gemeinsame primäre Faktor ist die glaziale Erosion.

Trotzdem, dass die Antarktis unter einer mächtigen Eisdecke verdeckt liegt, stellt sie von produktionsbiologischem Gesichtspunkt aus keineswegs einen verlorenen Kontinent dar. Im Gegenteil macht die Antarktis in ihrem gegenwärtigen Zustande eine der wichtigsten Nahrungsquellen des Meeres aus. Der bisher nicht beachtete Zusammenhang zwischen glazialer Erosion und Planktonmilieu ist ein produktionsbiologischer Faktor erster Ordnung.

Zitierte Literatur.

- ANDERSEN, F. SÖGAARD, 1937: Über die Metamorphose der Ceratopogoniden und Chironomiden Nordost-Grönlands. *Medd. om Grönland*, 116, 1: 1—95.
- 1946: East Greenland Lakes as Habitats for Chironomid Larvae. Studies on the Systematics and Biology of *Chironomidae*. II. *Ib.* 100, 10: 1—65.
- BERG, L. S., 1933: Die bipolare Verbreitung der Organismen und die Eiszeit. *Zoogeogr.* 1: 449—484.
- BERG, K., 1938: Studies on the Bottom Animals of Esrom Lake. *Mém. Acad. Roy. Sci. Lettr. Danm. Sect. Sci.* 9, 8: 1—255.
- BROOKS, J. L., 1950: Speciation in ancient lakes. *Quart. Rev. Biol.* 25: 30—176.
- BRUNDIN, L., 1949: Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgebirgsseen. *Rept. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 30: 1—914.
- 1951: The Relation of O₂-microstratification at the Mud Surface to the Ecology of the Profundal Bottom Fauna. *Ib.* 32: 32—42.
- 1952: Zur Kenntnis der Taxonomie und Metamorphose der Chironomidengattungen *Protanypus* KIEFF., *Prodiamesa* KIEFF. und *Monodiamesa* KIEFF. — *Ib.* 33: 39—53.
- 1956: Zur Systematik der *Orthoclaudiinae* (Dipt., *Chironomidae*). — *Ib.* 37: 5—185.
- DEACON, G. E. R., 1933: A general account of the Hydrology of the South Atlantic Ocean. *Discovery Reports*, 7: 171—238.
- DEEVEY, E. S. JR., 1941: Limnological Studies in Connecticut. — VI. The Quantity and Composition of the Bottom Fauna of Thirty-six Connecticut and New York lakes. *Ecol. Monogr.*, 11: 413—455.
- 1950: Besprechung von BRUNDIN, L.: Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgebirgsseen. *Ecology*, 31, 4: 660—662.
- DEFANT, A., 1934: Ist die Tiefsee in Ruhe? In: Tiefseebuch, von C. W. CORRENS, A. DEFANT, F. GESSNER, W. STAHLBERG, O. v. SCHUBERT, H. WATTENBERG und G. WÜST. 46—63. Berlin.
- DUNBAR, M. J., 1951: Eastern Arctic Waters. *Fish. Res. Board Canada*, 88: 1—129.
- EDWARDS, F. W., 1929: British non-biting midges (*Diptera*, *Chironomidae*). *Trans. Ent. Soc. London*, 77, 2: 279—430.
- 1931: *Diptera* of Patagonia and South Chile. II, 5: *Chironomidae*. 233—324 (331). London.
- 1937: On the European *Podonominae* (Adult Stage). *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 35: 99—107.
- EKMAN, S., 1915: Die Bodenfauna des Vättern, qualitativ und quantitativ untersucht. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 7: 146—204, 275—425.
- LOHAMMAR, G., RODHE, W., und SKUJA, H., 1950: Undersökningar av sjöar i Torne Lappmark med särskild hänsyn till deras plankton och vattenkemi. *Stat. Forskningsråds Årsbok 1948/49*. Stockholm.
- FINDENREGG, I., 1955: Trophiezustand und Seetypen. *Schweiz. Zeitschr. Hydrolog.* 17: 87—97.

- FISHER, J., 1952: The Fulmar. 1—496. London.
- FREEMAN, P., 1953—54: *Chironomidae (Diptera)* from Western Cape Province. I—IV. *Proc. R. Ent. Soc. London, B*, 22: 127—135, 201—213; 23: 17—25, 172—180.
- 1955: *Chironomidae. Explor. Parc Nat. Albert, Miss. G. F. DE WITTE*, 83: 1—41. Bruxelles (Inst. Parc Nat. Congo Belge).
- 1955 a: *Chironomidae. Parc Nat. Upemba. I. Miss. G. F. DE WITTE*, 35 (6): 95—101. Bruxelles (Inst. Parc Nat. Congo Belge).
- HANDLIRSCH, A., 1913: Über einige Beziehungen zwischen Palaeontologie, geographischer Verbreitung und Phylogenie der Insekten. *Trans. II. Ent. Congr. 1912*.
- HARLEY, C. H., and DUNBAR, M. J., 1938: On the hydrographic mechanism of the so-called brown zones associated with tidal glaciers. *Journ. Mar. Res.* 1 (4): 305—311.
- HARVEY, H. W. 1955: The Chemistry and Fertility of Sea Waters. 1—224. Cambridge (University Press).
- HEIM, A., 1948: Wunderland Peru. 1—301. Bern.
- HEWITT, L. F., 1937: Oxidation-reduction potentials in bacteriology and biochemistry. 1—100. London (County Council).
- HRABĚ, S., 1939: Über die Bodenfauna der Seen in der Hohen Tatra. *Sborn. Klub. prirodov. Brno*, 22: 1—13.
- 1942: O bentické zvířene jezer ve Vysikých Tatrách. *Acta erud. soc. Slov.* 8: 124—177.
- HUMPHRIES, C. E., 1938: The Chironomid Fauna of the Grosser Plöner See, the Relative Density of its Members and their Emergence Period. *Arch. Hydrobiol.* 33: 535—584.
- HUTCHINSON, G. E., 1933: Limnological studies at High Altitudes in Ladak. *Nature*, 132, 5: 136.
- KALLE, K., 1943: Der Stoffhaushalt des Meeres. 1—263. Leipzig.
- LENZ, F., 1923: Die Vertikalverteilung der Chironomiden im eutrophen See. *Verh. Int. Ver. Limnol. Kiel 1922*: 144—167.
- 1925: Chironomiden und Seetypenlehre. *Die Naturwissenschaften*, 13: 5—10.
- 1925 a: *Didiamesa miriforceps* KIEFF. Eine neue Chironomide aus der Tiefe der Binnenseen. *Neue Beitr. syst. Insektenbiol.* 3, 10: 85—94.
- 1927: Chironomiden aus norwegischen Hochgebirgsseen. Zugleich ein Beitrag zur Seetypenfrage. *Nyt. Mag. Naturvid.* 66: 111—192.
- LUNDBECK, J., 1926: Die Bodentierwelt norddeutscher Seen. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 7: 1—473.
- 1936: Untersuchungen über die Bodenbesiedelung der Alpenrandseen. *Arch. Hydrobiol.* 10: 207—358.
- LUNDQVIST, G., 1939: Sjösediment från området Abisko-Kebnekaise. *Sver. Geol. Unders. C*, 423: 1—127.
- MACDONALD, W. W., 1951: Entomology. In: *East Afr. Fish. Res. Org. Ann. Rept. 1950*: 9—10. Nairobi.
- 1952: Do., *Ib.* 1951: 11—14.
- MILLER, R. B., 1941: A Contribution to the Ecology of the *Chironomidae* of Costello Lake, Algonquin Park, Ontario. *Univ. Toronto Stud., Biol.* 49. *Pub. Ont. Fish. Res. Lab.* 60: 1—63.
- MIYADI, D., 1933: Studies on the Bottom Fauna of Japanese Lakes. X. Regional characteristics and a System of Japanese Lakes based on the Bottom Fauna. *Jap. Journ. Zool.* 4: 417—437.

- NAUMANN, E., 1924: Einige allgemeine Gesichtspunkte betreffs des Studiums der regionalen Limnologie. *Verh. Int. Ver. Limnol. II*: 100—110. Innsbruck.
- OLSTAD, O., 1925: Örretvand i Gudbrandsdalen. *Nyt Mag. Naturvid.* 63: 1—201.
- PAGAST, F., 1940: Über Zusammensetzung und Verteilung der Bodenchironomidenfauna mitteleuropäischer Seen. *Schr. Phys.-ökon. Ges. Königsberg*, 71: 387—403.
- 1947: Systematik und Verbreitung der um die Gattung *Diamesa* gruppierten Chironomiden. *Arch. Hydrobiol.* 41: 435—596.
- PESTA, O., 1929: Der Hochgebirgssee der Alpen. *Die Binnengewässer* 8: 1—156.
- RAWSON, D. S., 1953: The Limnology of Amethyst Lake, a high alpine type near Jasper, Alberta. *Canad. Journ. Zool.* 31: 193—210.
- REINIG, W. F., 1937: Die Holarktis. Jena.
- DU RIETZ, G. E., 1940: Problems of Bipolar Plant Distribution. *Acta Phytogeogr. Suec.* 13: 215—282.
- RUTTNER, F., 1931: Hydrographische und hydrochemische Beobachtungen auf Java, Sumatra und Bali. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 8: 197—245.
- 1952: Grundriss der Limnologie. 1—232. Berlin.
- SKOTTSBERG, C., 1928: Remarks on the Relative Independency of Pacific Floras. *Proc. Third Pan-Pacif. Sci Congr. Tokyo 1926*. Tokyo.
- 1934: Le peuplement des îles pacifiques du Chili. *Soc. Biogéogr. 4. Contrib. étude peupl. zool. bot. des îles du Pacifique*. 270—280. Paris.
- 1936: La Poblacion Botanica y Zoologica de las Islas Chilenas del Pacifico. *Revista Chil. Hist. Geogr.* 78 (1935). Santiago de Chile.
- 1937: Die Flora des Desventuradas-Inseln (San Felix und San Ambrosio). *Göteborg. Vet. Vitt. Samh. Handl.* 5 B, 5: 6: 1—87.
- STAUB, R., 1928: Der Bewegungsmechanismus der Erde dargelegt am Bau der irdischen Gebirgssysteme. Berlin.
- STEINBÖCK, O., 1938: Arbeiten über die Limnologie der Hochgebirgsgewässer. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 37: 467—509.
- 1953: Ein neuer Seentyp: der kryoeutrophe See. *Ist. Ital. Idrobiol. „Dott. Marco De Marchi“*, Pallanza, 7: 153—163.
- STOTT, F. C., 1936: The marine food of birds in an inland fjord region in west Spitsbergen. *Journ. Anim. Ecol.* 5: 356.
- STRÖM, K., 1947: The „Trophic“ Lake Types. *Blyttia*, 4: 78—80. Oslo.
- SVERDRUP, H. U., JOHNSON, M. W., and FLEMING, R. H., 1946: The Oceans; their Physics, Chemistry, and general Biology. 1—1087. New York.
- THIENEMANN, A., 1920: Biologische Seentypen und die Gründung einer hydrobiologischen Anstalt am Bodensee. *Arch. Hydrobiol.* 13: 347—370.
- 1921: Seentypen. *Die Naturwissenschaften*, 18: 1—3.
- 1921 a: Zum Verständnis der Bodenfauna unserer Binnenseen. *Festschr. Kais. Wilh. Ges. zur Förd. d. Wiss. zu ihr. 10 jähr. Jub.* 202—207. Berlin.
- 1922: Die beiden Chironomusarten der Tiefenfauna der norddeutschen Seen. Ein hydrobiologisches Problem. *Arch. Hydrobiol.* 13: 609—646.
- 1925: Die Binnengewässer Mitteleuropas. Eine limnologische Einführung. *Die Binnengewässer*, 1: 1—255.
- 1931: Tropische Seen und Seentypenlehre. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 9: 205—231.
- 1928: Die Reliktenkrebse *Mysis relicta*, *Pontoporeia affinis*, *Pallasea quadrispinosa* und die von ihnen bewohnten norddeutschen Seen. *Arch. Hydrobiol.* 19: 521—582.
- 1936: Chironomidenlarven und -puppen der Yale North India Expedition. *Zoogeogr.* 3, 2: 145—158.

- 1939: Dritter Beitrag zur Kenntnis der *Podonominae* (Chironomiden aus Lapp-land VI). *Zool. Anz.* 128: 161—176.
- 1941: Lappländische Chironomiden und ihre Wohngewässer. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 17: 1—253.
- 1950: Lunzer Chironomiden. Ergebnisse von Untersuchungen der stehenden Gewässer des Lunzer Seengebietes (Niederösterreich). *Ib.* 18: 1—202.
- 1950 a: Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. Versuch einer historischen Tiergeographie der europäischen Binnengewässer. *Die Binnengewässer*, 18: 1—809.
- 1954: *Chironomus*. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden. *Ib.* 20: 1—834.
- THOMASSON, K., 1951: Beiträge zur Kenntnis des Planktons einiger Seen im nord-schwedischen Hochgebirge. *Schweiz. Zeitschr. Hydrolog.* 13: 336—351.
- 1952: Do., 2. Mitteilung. *Ib.*, 14: 257—288.
- 1952 a: Contributions to the knowledge of the plankton in Scandinavian mountain lakes. 3. *Sv. Bot. Tidskr.* 46: 228—241.
- TOWNES, H. K., 1945: The Nearctic Species of *Tendipedini*. *The Amer. Midl. Nat.* 34, 1: 1—206.
- WATTENBERG, H., 1934: Was enthält die Tiefsee an Nährstoffen für das tierische und pflanzliche Leben? In: Tiefseebuch, von CORRENS, C. W., DEFANT, A., GESSNER, F., STAHLBERG, W., v. SCHUBERT, O, und WÜST, G. 64—85. Berlin.
- WOEIKOW, A., 1912: Der Salzgehalt der Meere und seine Ursachen. *Peterm. Mitt.* 58, 1: 5.
- WUNDSCH, H. H., 1943: Die Seen der mittleren Havel als *Glyptotendipes*-Gewässer und die Metamorphose von *Glyptotendipes paripes* EDW. *Arch. Hydrobiol.* 40: 362—380.
- WÜST, G., 1935: Die Stratosphäre. *Deutsche Atlant. Exp. „Meteor“ 1925—1927. Wiss. Erg.* 6, 1: 1—288.
- ZAVŘEL, J., 1935: Chironomidenfauna der Hohen Tatra. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 7: 439—448.
- 1937: Orthocladiinen aus der Hohen Tatra. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 35: 483—496.

Reports from the Institute of Freshwater Research, Drottningholm

- *1. *Gunnar Alm.* Statens undersöknings- och försöksanstalt för sötvattensfisket. Dess tillkomst, utrustning och verksamhet. English summary. 1933. Pris kr. 0: 75.
2. *Gunnar Alm.* Vätterns röding, Fiskeribiologiska undersökningar. Deutsche Zusammenfassung. 1934. Pris kr. 0: 75.
- *3. *Christian Hessle.* Märkningsförsök med gädda i Östergötlands skärgård åren 1928 och 1930. English summary. 1934. Pris kr. 0: 50.
4. *Gottfrid Arvidsson.* Märkning av laxöring i Vättern. Deutsche Zusammenfassung. 1935. Pris kr. 0: 75.
- *5. *Sten Vallin.* Cellulosafabrikerna och fisket. Experimentella undersökningar. Deutsche Zusammenfassung. 1935. Pris kr. 0: 75.
6. *Gunnar Alm.* Plötsliga temperaturväxlingars inverkan på fiskar. Deutsche Zusammenfassung. 1935. Pris kr. 0: 75.
7. *Christian Hessle.* Gotlands havslaxöring. English summary. 1935. Pris kr. 0: 75.
8. *Orvar Nybelin.* Untersuchungen über den bei Fischen krankheitsregenden Spaltpilz *Vibrio Anguillarum*. 1935. Pris kr. 1: 25.
9. *Orvar Nybelin.* Untersuchungen über die Ursache der in Schweden gegenwärtig vorkommenden Krebspest. 1936. Pris kr. 0: 75.
10. *E. Rennerfelt.* Untersuchungen über die Entwicklung und Biologie des Krebspestpilzes *Aphanomyces astaci*. 1936. Pris kr. 0: 75.
11. *Gunnar Alm.* Huvudresultaten av fiskeribokföringsverksamheten. Deutsche Zusammenfassung. 1936. Pris kr. 1: —.
12. *Gunnar Alm.* Industriens fiskeavgifter och deras användning. 1936. Pris kr. 1: 50.
13. *H. Bergström* och *Sten Vallin.* Vattenförorening genom avloppsvattnet från sulfatcellulosafabriker. 1937. Pris kr. 0: 75.
14. *Gunnar Alm.* Laxynglets tillväxt i tråg och dammar. English summary. 1937. Pris kr. 0: 75.
15. *Gunnar Alm.* Undersökningar över tillväxt m.m. hos olika laxöringformer. English summary. 1939. Pris kr. 2: 50.
16. *Lars Brundin.* Resultaten av under perioden 1917—1935 gjorda fiskinplanteringar i svenska sjöar. Deutsche Zusammenfassung. 1939. Pris kr. 1: —.
17. *Nils Törnquist.* Märkning av vänerlax. English summary. 1940. Pris kr. 1: —.
18. *Sven Runnström.* Vänerlaxens ålder och tillväxt. English summary. 1940. Pris kr. 1: —.
19. *Arne Lindroth.* Undersökningar över befruktnings- och utvecklingsförhållanden hos lax (*Salmo salar*). Deutsche Zusammenfassung. 1942. Pris kr. 0: 75.
- *20. *Lars Brundin.* Zur Limnologie jemtländischer Seen. 1942. Pris kr. 2: —.
- *21. *Gunnar Svärdson.* Studien über den Zusammenhang zwischen Geschlechtsreife und Wachstum bei Lebistes. 1943. Pris kr. 1: —.
- *22. *Gunnar Alm.* Befruktningsförsök med laxungar samt laxens biologi före utvandringen. (Fertilization-Experiments with Salmon-parr.) English summary. 1943. Pris kr. 1: 50.
23. *Gunnar Svärdson.* Chromosome Studies on Salmonidae. 1945. Pris kr. 3: —.
24. *Arne Lindroth.* Zur Biologie der Befruchtung und Entwicklung beim Hecht. (Gäddans befruktnings- och utvecklingsbiologi samt gäddkläckning i glas.) 1946. Pris kr. 3: —.
25. *Gunnar Alm.* Reasons for the occurrence of stunted fish populations. (Uppkomsten av småväxta fiskbestånd, spec. hos abborre.) 1946. Pris kr. 3: —.
26. *Gösta Högstöm.* Olika impregneringsämnenas lämplighet för grovgarnig fiskredskap. Deutsche Zusammenfassung. 1947. Pris kr. 1: —.
27. *A. Määr.* Über die Aalwanderung im Baltischen Meer auf Grund der Wanderaalmarkierungsversuche im finnischen und livischen Meerbusen i. d. J. 1937—1939. 1947. Pris kr. 2: —.
28. *Elias Dahr.* Biologische studier över siken vid mellansvenska östersjökusten. English summary. 1947. Pris kr. 2: —.
29. Annual Report for the Year 1948 and Short Papers. 1949. Pris kr. 3: 50.
30. *Lars Brundin.* Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgebirgseen. English summary. 1949. Pris kr. 15: 00.
31. Annual Report for the Year 1949 and Short Papers. 1950. Pris kr. 3: 50.
32. Annual Report for the Year 1950 and Short Papers. 1951. Pris kr. 4: 50.
33. Annual Report for the Year 1951 and Short Papers. 1952. Pris kr. 8: —.
34. Annual Report for the Year 1952 and Short Papers. 1953. Pris kr. 8: —.
35. Annual Report for the Year 1953 and Short Papers. 1954. Pris kr. 8: —.
36. Annual Report for the Year 1954 and Short Papers. 1955. Pris kr. 8: —.
37. Report from the Institute of Freshwater Research, Drottningholm. 1956. Pris kr. 8: —.

* Out of print.

