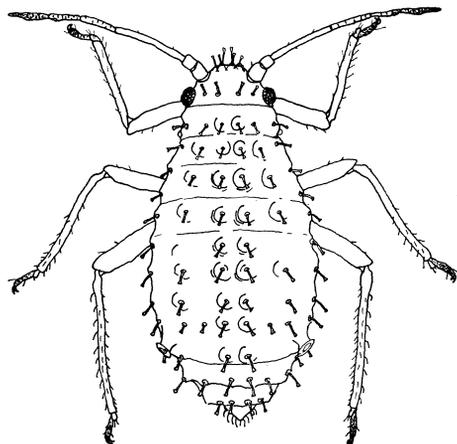

Entomologiske Meddelelser

BIND 44



KØBENHAVN 1976

Indhold — Contents

»Entomologiske Meddelelser« og det nordiske samarbejde (Redaktionen)	1
Bejer-Petersen, B.: Skovbrugets skadedyr 1975	103
Bjørn, Preben, Jens Erik Jelnes og Ole Karsholt: <i>Eupithecia selinata</i> Herrich-Schäffer, 1861 (Lepidoptera, Geometridae) i Danmark	19
Summary p. 22: <i>Eupithecia selinata</i> Herrich-Schäffer in Denmark.	
Enghoff, Henrik: Parthenogenese (jomfrufødsel) hos insekter, myriapoder, spindlere og landbænkebidere	31
Summary p. 60: Parthenogenesis in insects, myriapods, arachnids, and terrestrial isopods.	
—: Kønskvintten hos den kystlevende skolopender, <i>Strigamia maritima</i> (Leach) (Chilopoda: Geophilidae)	121
Summary p. 121: The sex ratio in the littoral centipede, <i>Strigamia maritima</i> (Leach).	
—: Morphological comparison of bisexual and parthenogenetic <i>Polyxenus lagurus</i> (Linné, 1758) (Diplopoda, Polyxenidae) in Denmark and Southern Sweden, with notes on taxonomy, distribution, and ecology	161
Dansk sammendrag s. 182: En morfologisk sammenligning mellem bisexuelle og parthenogenetiske <i>Polyxenus lagurus</i> (Linné, 1758) i Danmark og Sydsverige, med bemærkninger om taxonomi, udbredelse og økologi.	
Esbjerg, Peter: Land- og havebrugets skadelige insekter i 1975	104
Franzmann, Niels-Erik: En undersøgelse af loppefaunaen i nogle højarktiske ynglefugles reder (Siphonaptera)	28
Summary p. 30: An investigation of the flea fauna in the nests of some high arctic birds.	
Heie, Ole E.: <i>Masonaphis lambersi</i> MacGill, og andre for Danmark nye bladlus (Homoptera, Aphidoidea)	3
Summary p. 8: <i>Masonaphis lambersi</i> MacGill, and other aphids new to Denmark.	
Hemmingsen, Axel M.: Stankelbensstudier	129
Summary p. 152: Crane-fly studies.	
Jelnes, Jens Erik: <i>Eriopygodes imbecilla</i> (F). (Lepidoptera, Noctuidae) ny for Danmark	101
Summary p. 102: <i>Eriopygodes imbecilla</i> (F.) new to Denmark.	
—: <i>Agnathosia propulsatella</i> (Rebel) (Lepidoptera, Tineidae) ny for Danmark	119
Summary p. 120: <i>Agnathosia propulsatella</i> (Rebel) new to Denmark.	
Jelnes, Jens Erik: Se Bjørn, Preben, Jens Erik Jelnes og Ole Karsholt.	

Jørum, Palle: En undersøgelse af løbebillefaunaens sammensætning og sæsonaktivitet i en dansk bøgeskov (Coleoptera, Carabidae)	81
Summary p. 97: A study on the composition and seasonal activity of the ground beetle fauna of a Danish beech forest.	
Karsholt, Ole: Se Bjørn, Preben, Jens Erik Jelnes og Ole Karsholt.	
Lundqvist, Jens: Erik Pyndt *1914 †1976	187
Martin, Ole: Pibeoldenborren, <i>Polyphylla fullo</i> L. (Coleoptera, Scarabaeidae) funder i Danmark	157
Summary p. 159: The first record of <i>Polyphylla fullo</i> L. in Denmark.	
Nielsen, Mogens Gissel, Nils Skyberg and Lis Winther: Studies on <i>Lasius flavus</i> F. (Hymenoptera, Formicidae): I. Population density, biomass, and distribution of nests	65
Dansk sammendrag s. 74: Studier over den gule engmyre, <i>Lasius flavus</i> F. I. Populationstætheder, biomasse og fordeling af tuerne.	
Rald, Erik: Nye og sjældne danske fluer	23
Summary p. 26: New and rare Diptera Brachycera from Denmark.	
–: Fluefamilien Canacidae (Diptera) eller skøjtefluer i Danmark	77
Summary p. 80: The family Canacidae in Denmark.	
–: De danske saltfluer (Diptera, Tethinidae)	111
Summary p. 116: The Danish species of Tethinidae (Diptera).	
Rasmussen, Steen: Træborende snudebille, <i>Pentarthrum buttoni</i> Woll. (Coleoptera, Curculionidae) ny for Danmark	107
Summary p. 108: New woodboring weevil, <i>Pentarthrum buttoni</i> Woll. in Denmark.	
Skyberg, Nils: Se Nielsen, Mogens Gissel, Nils Skyberg and Lis Winther.	
Thomsen, Jette: Morphology and biology of the gall mite <i>Eriophyes tiliae tiliae</i> Pgst. (Acarina, Trombidiformes, Eriophyidae)	9
Dansk sammendrag s. 16: Morfologi og biologi hos galmiden <i>Eriophyes tiliae tiliae</i> Pgst.	
Tuxen, S. L.: Jens Brændegård *1887 †1976	123
Winther, Lis: Se Nielsen, Mogens Gissel, Nils Skyberg and Lis Winther.	

MINDRE MEDDELELSER – Notes

Larsen, Rune: Nye danske fund af myren <i>Harpagoxenus sublaevis</i> Nyl. (Hym., Formicidae) på Sjælland	106
Löken, Astrid: Det XVII. Nordiske Entomologmøde	30
Nielsen, E. Schmidt: Om Societas Europaea Lepidopterologica	159
Plougmann, Jon: Entomologisk Årsmøde i Århus februar 1976	76
Zethner, Ole: Interessegruppen for biologisk bekæmpelse af skadedyr	17
Anmeldelser	99, 109, 117, 122, 127, 183

Oversigt over Entomologisk Forenings møder og ekskursioner 1975-76

17. september 1975. Cand. mag. Henri Mourier: De seneste års ændringer i faunaen af vore husskadedyr. 24 deltagere.

1. oktober 1975. Klubaften. 10 deltagere.

15. oktober 1975. Prof. Axel Michelsen: Nyere undersøgelser af insekternes hørelse. 47 deltagere.

29. oktober 1975. Cand. scient. Søren Toft: Undersøgelser over edderkoppernes biologi. 26 deltagere.

12. november 1975. Cand. scient. Jens Kvist Nielsen: Sekundære plantestoffers indflydelse på insekternes fødesøgningsadfærd. 32 deltagere.

19. november 1975. Klubaften. 8 deltagere.

28. november 1975. Mag. scient. Bent Lauge Madsen: Vandløbsinsekternes kompensation for driften med strømmen. 30 deltagere.

10. december 1975. Cand. scient. Per Esbjerg: Entomolog ved et afrikansk skovbrug. 43 deltagere.

4. februar 1976. Diskussionsmøde: En geografisk-faunistisk inddeling af Danmark. 46 deltagere.

11. februar 1976. Klubaften. 10 deltagere.

18. februar 1976: Lektor E. Bille Hansen: Nogle biologiske relationer mellem insekter og svampe. 30 deltagere.

3. marts 1976. Forstkandidat B. Bejer-Petersen, cand. scient. Peter Esbjerg og cand. mag. Ove Winding: Skadedyrsmøde. 11 deltagere.

17. marts 1976. Cand. mag. C. Lindegård-Petersen: Livscyklus og produktion hos bundinvertebrater i den nordislandske sø Mývatn. 23 deltagere.

31. marts 1976. Stud. scient. Ebbe Schmidt Nielsen, cand. scient. Ole Lomholdt og stud. scient. Verner Michelsen: Faunistiske undersøgelser på Anholt. 26 deltagere.

7. april 1976. Fuldmægtig Frits Bangsholt og stud. scient. Arne Lindebo Hansen: Undersøgelser over billefaunaen på kattegatøerne Læsø og Anholt. 25 deltagere.

14. april 1976. Klubaften. 11 deltagere.

21. april 1976. Lektor Hans Dreisig: Nogle aspekter af insektøjets bygning og funktion. 22 deltagere.

28. april 1976. Ordinær generalforsamling. Dagsorden: 1. Dr. phil. S. L. Tuxen valgtes til dirigent. – 2. Formanden aflagde beretning. 3. Kassereren fremlagde de reviderede regnskaber for forening og fonds. Regnskaberne godkendtes. 4. De afgåede bestyrelsesmedlemmer genvalgtes. 5. Revisorer og revisorsuppleant genvalgtes. 6. Formanden aflagde rapport fra Entomologisk Forenings Fredningsudvalg. 7. Eventuelt.

Efter den ordinære generalforsamling afholdtes auktion over bøger, skænket foreningen af dr. J. Brændegård og O. Schaltz. 42 deltagere.

22. maj 1976. Ekskursion til Høvblege på Møn. Leder Ole Karsholt. 25 deltagere.

»Entomologiske Meddelelser« og det nordiske samarbejde

Med det foreliggende hefte af »ENTOMOLOGISKE MEDDELELSER« indledes den sjette årgang af Entomologisk Forenings tidsskrift efter overgangen til overvejende dansksproget medlemsblad (Lyneborg, 1971: Ent. Meddr, 39: 1–2).

De seneste fem årgange af »ENTOMOLOGISKE MEDDELELSER« (bind 39–43) har formidlet ca. 1000 sider entomologisk stof fordelt på ca. 130 artikler (inkl. mindre meddelelser, anmeldelser osv.). Hovedparten af disse artikler (ca. 50 %) har indeholdt faunistiske oplysninger om insekter o. a. landleddyr i Danmark (inkl. Færøerne og Grønland). En positiv udvikling kan spores i det forøgede antal (14 %) artikler omhandlende danske insekters biologi og økologi. Endelig har et betydeligt antal artikler (25 %) bragt entomologisk orienterende stof i form af oversigtsartikler og anmeldelser af entomologisk litteratur.

Den ovennævnte omlægning af »ENTOMOLOGISKE MEDDELELSER« var bl. a. en konsekvens af de ændringer, der fra 1969 blev gennemført inden for entomologisk publikationsvirksomhed i Norden. Dette år enedes medlemmerne af 5 entomologiske foreninger (København, Oslo, Lund og Stockholm samt Entomologiska Föreningen i Helsingfors) om at stifte en nordisk forening, »Societas Entomologica Scandinavica«, som bl. a. skulle udgive et fællesnordisk, fremmedsproget tidsskrift, »ENTOMOLOGICA SCANDINAVICA«. Samtidig skulle hvert af de nordiske lande kun opretholde ét nationalt tidsskrift, hvor artiklerne gennemgående var skrevet på det pågældende lands sprog. Som følge af denne beslutning nedlagde Entomologiska Sällskapet i Lund sit internationale tidsskrift »OPUSCULA ENTOMOLOGICA«, og Entomologisk Forening gennemførte sin omlægning af »ENTOMOLOGISKE MEDDELELSER«.

»ENTOMOLOGICA SCANDINAVICA« har netop indledt sin syvende årgang. Fra starten var tidsskriftets emnevalg meget bredt, omfattende alle de entomologiske discipliner. Fra og med bind 6 (1975) er der imidlertid gennemført en specialisering til taxonomisk og systematisk entomologi. Samtidig er tidsskriftet blevet åbnet for ikke-nordiske forfattere og har således taget skridtet i retning af et egentligt internationalt organ for systematisk entomologi.

»Entomologiske Meddelelser« og det nordiske samarbejde

Trods det forhold, at måske mere end et tusind personer i de nordiske lande beskæftiger sig med insekter, enten som amatører eller af profession, har Societas Entomologica Scandinavica ikke kunnet overtale mere end 49 personer til at tegne sig som medlemmer og abonnenter på »ENTOMOLOGICA SCANDINAVICA«. I Danmark er dette tal mindre end 10! Dette, i forbindelse med næsten fordoblede trykkeomkostninger på 6 år, har ført tidsskriftet ind i en alvorlig krise, der i værste fald kan betyde bladdøden. Det fællesnordiske publiceringsnavn (NOP) har givet »ENTOMOLOGICA SCANDINAVICA« en frist på tre år (til og med 1978) til at søge sit abonnementsstal forøget fra det nuværende ca. 250 (inkl. udenlandske institutionsabonnenter) til ca. 500. *Hvis dette tal ikke nås, vil nordisk entomologi fra og med 1. januar 1979 ophøre med at have et selvstændigt internationalt tidsskrift.*

Det er Entomologisk Forenings bestyrelses opfattelse, at »ENTOMOLOGICA SCANDINAVICA« udgør en nødvendig og naturlig forlængelse af de publikationsmuligheder som »ENTOMOLOGISKE MEDDELELSER« tilbyder danske entomologer. En nedlæggelse af det fællesnordiske tidsskrift kan derfor medføre, at omfanget af det medlemsrettede, faunistiske, biologiske og entomologisk orienterede stof må indskrænkes i »ENTOMOLOGISKE MEDDELELSER« til fordel for systematisk-entomologiske artikler. *Bestyrelsen for Entomologisk Forening retter derfor en kraftig appel til alle danske entomologer om, gennem tegning af medlemskab i Societas Entomologica Scandinavica, at være med til at sikre entomologiens muligheder for publicering gennem bevarelsen af »ENTOMOLOGICA SCANDINAVICA«.*

»ENTOMOLOGISKE MEDDELELSER« vil fortsat være et hovedorgan for dansk entomologi (inkl. Færøerne og Grønland). Hovedvægten vil blive lagt på artikler, der bidrager til kendskabet til den danske insektfauna (faunistik i videste forstand), til nordeuropæiske og arktiske insekters bionomi (almen biologi, livscyklus, fænologi osv.), funktionel anatomi og morfologi, økologi og zoogeografi, samt på oversigtsartikler. Tidsskriftet vil fortsat være dansksproget, men bringe fyldige resuméer på engelsk af alt, der kan være af interesse for international entomologi. I tilfælde, hvor artikler skønnes at have en overvægt af internationalt stof, kan hele artiklen være fremmedsproget (fortrinsvis på engelsk), dog forsynet med et dansk sammendrag.

Redaktionen

Masonaphis lambersi MacGill.
og andre for Danmark nye bladlus
(Homoptera, Aphidoidea)

af OLE E. HEIE

(With a summary: *Masonaphis lambersi* MacGill. and
other aphids new to Denmark).

Siden offentliggørelsen af »Tilføjelser til listen over danske bladlus« i Entomologiske Meddelelser (Heie, 1973) er der yderligere fundet 14 arter, som er nye for den danske fauna. Det samlede antal arter konstateret i Danmark er dermed bragt op på 389.

Særlig interessant er fundet af *Masonaphis lambersi* MacGill. Det er en rhododendronbladlus, som er beskrevet fra Nordamerika så sent som i 1960, og som i begyndelsen af 1970'erne viste sig i Nordvesteuropa i så stort antal, at det næsten havde karakter af en masseinvasion. Fra Danmark foreligger dog indtil nu kun ét sikkert fund.

Arterne anføres nedenfor i alfabetisk rækkefølge med angivelse af geografisk udbredelse, danske fund og biologiske forhold af interesse, først og fremmest værtplante-tilhørsforhold. Numrene bag artsnavnene angiver, hvor de hører hjemme i den liste over danske bladlus, »A list of Danish aphids«, som bragtes i Entomologiske Meddelelser (Heie, 1960–70).

Der skal rettes en tak til Helene Tambs-Lyche, Virum, og Jørgen Reitzel, Lyngby, for tilladelse til at medtage deres fund af nye arter.

Arter nye for Danmark

Aphis newtoni Theobald, 1927 (168a).

Geografisk udbredelse: Europa, bl. a. England, Holland og det sydlige Sverige.

Danske fund: Jyll.: Haver i Viborg (24.VII.1974) og Skive (VII–XI 1975) på Iris.

Dyrene er meget mørke, brune til sorte, og danner kolonier på bladene tæt over jordskorpen. I løbet af sommeren dækkes kolonierne af jordpartikler af myrer (*Lasius niger*), som således lukker deres »malkekøer« inde i en slags »stalde«. Om efteråret ser man de ovipare hunner vandre ud af »staldene«.

Masonaphis lambersi MacGill.

Aphis plantaginis Goetze, 1778 (170a).

Geografisk udbredelse: Europa, USSR og Lilleasien.

Dansk fund: Sjæll.: Virum (3.IX.1972) på glat vejbred (*Plantago major*) (Helene Tambs-Lyche leg. et det.).

Arten lever holocyklisk uden værtskifte på over- og underjordiske dele af vejbred.

Coloradoa campestrella Ossiannilsson, 1959 (102a).

Geografisk udbredelse: Sydeuropa, Tyskland, Polen, Mellem- og Sydsverige, samt Danmark.

Dansk fund: Jyll.: Plantage i Blokhus (2.IX.1973) på markbynke (*Artemisia campestris*).

De små, gulgrønne bladlus fandtes ved rystning af blomstrende planter. Arten kendes kun fra markbynke.

Eulachnus agilis (Kaltenbach, 1843) (212a, foran 213).

Geografisk udbredelse: Europa og Nordasien, bl. a. kendt fra Sverige.

Dansk fund: Sjæll.: Virum (14.VI.1971) på fyr (*Pinus* sp.) (Helene Tambs-Lyche leg. et det.).

Værtplanterne for denne slanke, lysegrønne bladlus er forskellige arter af fyr, bl. a. skov- og bjergfyr. Dyrene lever på nålene. De er meget livlige i deres bevægelser og forekommer oftest enkeltvis eller i smågrupper, ikke i store kolonier.

Hyperomyzus (Neonasonovia) hieracii (Börner, 1939) (62a).

Geografisk udbredelse: Tyskland, Schweiz, Østrig, England og Danmark.

Dansk fund: Fyn: Knagelbjerg Skov ved Fåborg (29.VI.1973) på skovhøgeurt (*Hieracium silvaticum*) (fig. 1).

Ligesom *Nasonovia nigra* er denne bladlus glinsende sort på ryggen og sidder enten på blade nær jorden eller som ved det danske fund på kurve og øvre stængelafsnit. I modsætning til *N. nigra* har den opsvulmede ryggrø og kan gå på flere arter af *Hieracium*. Den synes at være sjælden, og dens biologi er iøvrigt ukendt.

Macrosiphoniella abrotani (Walker, 1852) (foran 1).

Geografisk udbredelse: England, Sverige, Tyskland, Polen og Danmark.

Dansk fund: Jyll.: Engesvang (12.IX.1973) på lugtløs kamille (*Matricaria inodora*).

Det er en lysegrøn bladlus med røde øjne og hvidlige tværstriber af vokspudder. Rygrørene er ret korte og lyse og af længde med cauda (halen). Den lever på lugtløs kamille og visse arter af bynke (*Artemisia* spp., især *A. abrotanum*), hvor den foretrækker de unge skud, hvis farve den falder godt sammen med. Den er holocyklisk og har ikke værtskifte.

Macrosiphoniella tapuskae (Hottes og Frison, 1931) (8a).

Geografisk udbredelse: Europa, Vestasien, Nordafrika og Nordamerika. Kendes bl. a. fra Norge, Finland og Sverige.

Dansk fund: Jyll.: Hanbjerg nær Struer (6.VII.1974) på skive-kamille (*Matricaria matricarioides*).

Det er også en grøn bladlus med røde øjne, men rygrørene er længere end hos den foregående, slanke og trompetformede. Den lever holocyklisk og uden værtskifte på en lang række kurvplanter (Compositae), bl. a. kamille (*Matricaria*) og røllike (*Achillea millefolium*).

Macrosiphoniella trimaculata Hille Ris Lambers, 1938 (8b).

Geografisk udbredelse: Holland, Tyskland, Polen, Østrig, Ungarn, Frankrig, England, Sverige og Danmark, samt Canada.

Dansk fund: Jyll.: Skive (4.IX.1974) på dyrket form af hvid okseøj.

Det er en rødlig, vokspudret bladlus med røde øjne og brun rygplet og brune pletter foran de sorte rygrør. Den lever på undersider af nedre blade af *Chrysanthemum* (*C. maximum* og *C. leucanthemum*, okseøj) og fremkalder gule pletter eller gule spidser på bladene. De gule partier dør senere og bliver brune (nekrotiske). Den er ligesom de øvrige *Macrosiphoniella*-arter holocyklisk og ikke-værtskiftende. Den er svær at finde, fordi den som regel lader sig falde til jorden ved den mindste forstyrrelse.

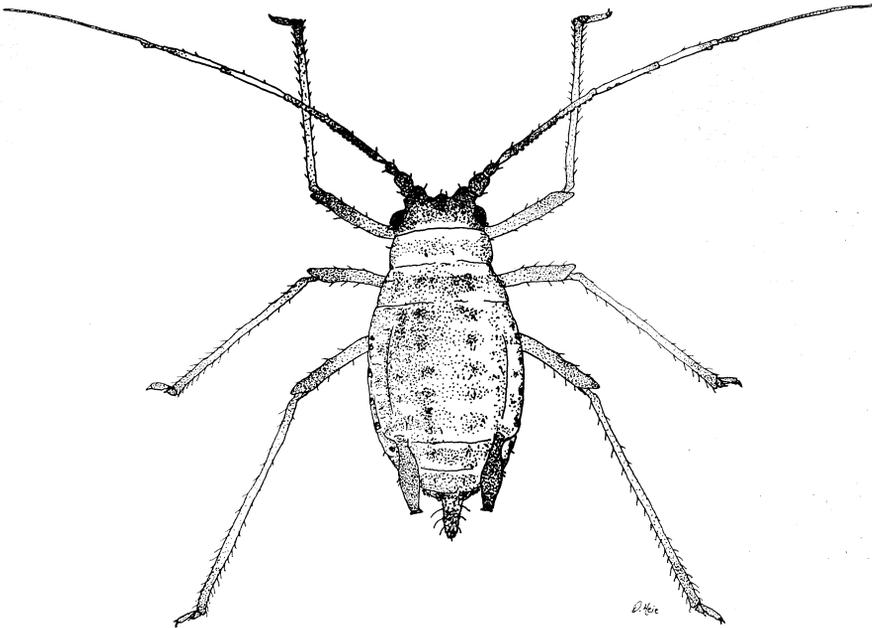


Fig. 1. *Hyperomyzus (Neonasonovia) hieracii* (Börner), uvinget jomfruhun; kropplængde 1.9 mm. (Apterous viviparous female; body length 1.9 mm; found on the island of Funen).

Masonaphis lambersi MacGill.

Masonaphis lambersi MacGillivray, 1960 (23b).

Geografisk udbredelse: Det vestlige Nordamerika (Washington, Oregon og Californien) og Nordvesteuropa (Holland, England og Danmark).

Dansk fund: Jyll.: Skive (1.IX.1974) på *Rhododendron*. Det er en ret stor bladlus med lange, let opsvulmede rygrør med nettegning nær spidsen. Den kan i følge Hille Ris Lambers (1973) optræde i tre farvevarieteter, en grøn, en lyserød og en gul, som kan forekomme inden for én og samme koloni. Den lever på unge blade af forskellige rhododendron-arter. Den blev fundet første gang i Washington State i USA i 1948 og beskrevet som ny art i 1960. I sommeren 1971 fandt Hille Ris Lambers den i store mængder i Holland. På stedegrønne rhododendronbuske (især hybrider af *R. ponticum*, *R. catawbiense* og *R. hirsutum*) fandtes først røde, senere også grønne vingede tilflyvere på de unge, klæbrige blade, som fremkommer, når blomstringen er overstået. De kolonier, som var efterkommere efter tilflyverne, forsvandt efter få ugers forløb. Hen i september var der ikke flere at finde nogen steder. Hille Ris Lambers kunne fastslå, at bladlusen var helt afhængig af tilstedeværelsen af unge blade.

Da der var tale om skadelig førstegangsoptræden på en gruppe planter, slægten *Rhododendron*, hvorpå bladluseftersøgning regelmæssigt havde fundet sted gennem en lang årrække, og da arten indtil 1971 kun havde været kendt fra de amerikanske stillehavsstater, konkluderede Hille Ris Lambers (1973), at bladlusen var blevet indslæbt til Holland fornyligt. Da der var tale om enorme mængder af tilflyvere (10–30 pr. busk pr. dag i juni), måtte arten have stor spredningsevne, hvorfor han antog det for sandsynligt, at den måtte være indslæbt fornyligt til Europa i det hele taget, og at den også måtte findes i andre nordvesteuropæiske lande. På hans opfordring ledte Stroyan og Eastop efter den i England i juli 1971 og fandt den i haver og planteskoler flere steder (Stroyan 1971, 1972). Hille Ris Lambers konstaterede i Holland angreb igen i 1972.

Jeg fik lejlighed til at erfare om disse forhold og selv se bladlusen under et besøg hos Hille Ris Lambers i september 1971. Eftersøgningen efter bladlus på *Rhododendron* har kun været foretaget i begrænset omfang i Danmark, hvorfor det ikke er usandsynligt, at *M. lambersi* også er kommet her til landet i begyndelsen af 1970'erne. Når der var lejlighed dertil, søgte jeg på unge blade af *Rhododendron* i de følgende år og fandt den som angivet ovenfor én gang (1.IX.1974) på en enkelt busk.

Der blev fundet adskillige nymfer med vingeanlæg og et par vingede jomfruhunner fordelt på to blade. Desuden sås et par døde nymfer. På grund af nymfernes tilstedeværelse måtte jeg slutte, at der var tale om tidligere kolonisering, og bladlus-ligene tydede på, at kolonien nu var ved at dø ud. Af de angivne farvevarieteter fandtes de to, nemlig den grønne (en enkelt nymfe, som udvikledes til vinget voksen kort tid efter) og den gule.

Der er aldrig fundet æglæggende, befrugtningskrævende hunner (oviparae) af denne art, og kun en eneste gang er der set en han (i laboratoriekultur i England; den er vinget). Hvor kolonier i udlandet har været under observation igennem længere tid, har slutresultatet altid været, at dyrene forsvandt, dels ved at de vingede jomfruhunner fløj bort, dels ved at de tilbageblevne uvingede og unger døde uden at efterlade sig afkom. Hvis forplantningen foregår ved jomfrufødsel året rundt, er det vanskeligt at forstå, hvordan arten kan overvinde i Nordvesteuropa. Der foreligger overhovedet intet fund fra vinterhalvåret. Det er med den gentagne sommeroptræden år efter år over et stort geografisk område siden 1971 også vanskeligt at bortforklare, at den nu har vundet fodfæste i Europa, og at forestille sig, at den bliver indslæbt fra Amerika hvert år påny.

Rhopalosiphum rufiabdominalis (Sasaki, 1899) (191a).

Geografisk udbredelse: De varme dele af den gamle og den ny verden; på vore breddegrader kun kendt fra væksthuse; den er ikke angivet for de nordiske lande af Ossiannilsson (1969).

Dansk fund: Fyn: Ejby (28.VIII.1973) indendørs på *Dieffenbachia* (J. Reitzel leg. et det.).

Det er en ret lille (1.2–2.8 mm), olivengrøn til sort, ret langhåret bladlus med rødlig pletter ved rygrørsbasis og korte, ru, næsten cylindriske rygrør, der er pølseagtigt indsnørede under den veludviklede krave. Arten kan træffes på forskellige enkimbladede, men er mest knyttet til græsser og er på engelsk blevet kaldt »The Rice Root Aphid« (risrodbladlus). De i Danmark fundne vingede individer har længere krop- og antennehår, kortere antenner og færre rhinarier (lugteorganer) på antennerne end normalt hos vingede *R. rufiabdominalis* og ligner dermed mere den uvingede morph, end det sædvanligvis er tilfældet.

Therioaphis riehmi (Börner, 1949) (284a).

Geografisk udbredelse: Europa, Asien og Nordamerika; kendes bl. a. fra Sverige.

Dansk fund: Sjælland: Emdrup i København (25.VIII.1973) på hvid stenklover (*Melilotus albus*).

Det er en sart, gullig, sortpletlet bladlus, hvis jomfruhunner alle er vingede. Den lever på bladene af forskellige arter af stenklover (*Melilotus*) og er holocyklisk og ikke-vært-skiftende. Forhofterne er stærkt forstørrede og indeholder kraftige muskler til pludselig udretning af forbenene. Når dyrene forstyrres under sugningen, kan de ved hjælp af disse trække stikbørsterne (snabelens stiletter) ud af plantevævet og undslippe ved at springe.

Uroleucon tanacetii (Linné, 1758) (17a).

Geografisk udbredelse: Europa, bl. a. Norge og Sverige, samt Centralasien.

Dansk fund: Fyn: Ryslinge (27.VI.1973) på dyrket form af regnfang (*Tanacetum* sp.).

Det er en mørkerød bladlus, som lever på undersiden af nedre blade af regnfang (*Tanacetum vulgare*, *T.* sp.).

Uroleucon (Uromelan) rapunculoides (Börner, 1939) (21a).

Geografisk udbredelse: Kendes fra Tyrkiet, Holland, Sverige, Tyskland, Polen og Danmark.

Dansk fund: Sjælland: Virum (15.VII.1969) på ensidig klokke (*Campanula rapunculoides*) (Helene Tambs-Lyche leg., Heie det.). Det er en mørkebrun bladlus, hvis eneste vært er ensidig klokke.

Uroleucon (Uromelan) similis (Hille Ris Lambers, 1935) (21b).

Geografisk udbredelse: England, Norge, Sverige, Finland, Holland, Tyskland, Polen, Frankrig, Schweiz, Østrig og Danmark.

Dansk fund: Jylland: Mellem Virksund og Ørslevkloster Sø (3.VII.1973) på bitter bakkestjerne (*Erigeron acre*).

Masonaphis lambersi MacGill.

Denne rødbrune bladlus fandtes i småkolonier på øvre stængelafsnit af flere eksemplarer af værtplanten på en brakmark, der var ved at springe i lyng. Den har kun denne ene værtplante.

SUMMARY:

Masonaphis lambersi MacGill. and other aphids new to Denmark (Homoptera, Aphidoidea).

With additional records of 14 aphid species new to Denmark the number of species known from this country is now 389.

Of special interest is *Masonaphis lambersi* MacGill., which was described from western North America as late as in 1960, but from 1971 suddenly recorded as a common pest to *Rhododendron* in western Europa (Netherlands, England). A few nymphs with wing pads and alate viviparous females, partly of the yellow variety and partly of the green one, were found on young leaves of *Rhododendron* sp. at one locality in Jutland in September, 1974.

Among the other records those of *Hyperomyzus (Neonasonovia) hieracii* (Börner), which is a very rare species, and *Rhopalosiphum rufiabdominalis* (Sasaka), which is unusual in northern Europe, are interesting.

LITTERATUR

- Heie, O. E., 1960–70: A list of Danish aphids. Parts 1–9. *Ent. Meddr.*, 29 (1960): 193–211; 31 (1961–62): 77–96, 205–224; 32 (1964): 341–357; 35 (1967): 125–141; 37 (1969): 70–94, 373–385; 38 (1970): 137–164, 197–214.
- 1972: Nogle for Danmark nye bladlusarter (Homoptera: Aphidoidea). *Flora og Fauna*, 78: 93–96.
- 1973: Tilføjelser til listen over danske bladlus (Homoptera, Aphidoidea). *Ent. Meddr.*, 41: 177–187.
- Hille Ris Lambers, D., 1973: *Masonaphis lambersi* MacGillivray, 1960 (Homoptera, Aphididae), a new pest of *Rhododendron* in Europe. *Neth. J. Pl. Path.* 79: 159–161.
- MacGillivray, M. E., 1960: Further notes of the genus *Masonaphis* Hille Ris Lambers, 1939 (Homoptera, Aphididae). *Can. Ent.* 92: 915–921.
- Ossiannilsson, F., 1959: Contributions to the knowledge of Swedish aphids. I. Descriptions of some apparently undescribed forms. *Kungl. Lantbrukshögskolans Annaler* 25: 1–46 (*Coloradoa campestris*: 28–30).
- 1969: Catalogus Insectorum Sueciae. Homoptera: Aphidoidea. *Opusc. Ent.* 34: 35–72.
- Stroyan, H. L. G., 1971: *Masonaphis lambersi* MacGill., an introduced aphid pest of hybrid *Rhododendrons*. *Pl. Path.* 20: 196.
- 1972: Additions and amendments to the check list of British aphids (Homoptera: Aphidoidea). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 124: 37–79.

Forfatterens adresse/Author's address:
Skive Seminarium,
DK – 7800 Skive, Danmark.

Morphology and biology of the gall mite *Eriophyes tiliae tiliae* Pgst. (Acarina, Trombidiformes, Eriophyidae).

by JETTE THOMSEN

Abstract: *Eriophyes tiliae tiliae* Pgst. which causes galls on *Tilia platyphylla* Scop. has been studied during the course of a year. By scanning electron microscopic investigations some morphological differences between the mites described by Keifer (1952) and the mites from the Botanical Garden of Copenhagen are illustrated.

An account of the moment of the gall initiation, the larva development, the dispersal and the wintering is given.

Introduction

Galls are growth abnormalities in plants, formed under the influence of parasitic organisms such as bacteria, fungi, nematodes, mites and insects.

The Eriophyid mite is a unisexual herbivore measuring from 0.08 to 0.2 mm. Among the 1000 known species, about 50 % cause galls. A characteristic feature in the Eriophyid galls is a heavy growth of hairs from the epidermis of the plant, but otherwise the galls often show some variation. Some appear as a hair felt, others as an involution of the plant organ, and some are pouch-shaped protuberances.

Material and methods

The aim of this investigation has been to describe the morphology and biology of *Eriophyes tiliae tiliae* Pgst. (after Buhr, 1965) which causes the formation of horn galls on *Tilia platyphylla* Scop. Regarding the anatomy of the galls, see Thomsen (1975). This gall mite has been treated by Keifer (1952) under the name of *Eriophyes tiliae typicus* (Pgst.), Nalepa in a work with detailed drawings, and by Farkas (1965) under the name of *Eriophyes tiliae* Nalepa in a key which includes schematic drawings of shield and anterior part.

During the period of a year fixations of mites from the Botanical Garden of Copenhagen have been carried out regularly. Further, the distribution of the mite in 200 buds, in 1000 galls and in a number of leaves has been examined.

Eriophyes tiliae tiliae Pgst.

For the morphological examination and determination of the mite in a light microscope, Keifer's (1952) three-step recipe for fixation and embedding has been used. Furthermore, the mites have been fixed in glacial acetic and abs. ethanol, 31/94, freeze-dried in benzol, coated with coal and gold and photographed in a Cambridge Stereoscan 600.

Morphology

According to Baker & Wharton (1952), the Eriophyid mite can be divided into three sections. See Fig. 1, showing Keifer's (1952) drawing of examples of the morphology of the Eriophyid mites.

1. Gnathosoma is the section of the body carrying the mouth parts. The mouth opening is surrounded by the pedipalps – rostrum – and inside of these by the chelicera. The latter appear as a spike-formed apparatus which seems well suited for penetration of plant cells.
2. Propodosoma is a shield-formed section provided with two pairs of legs in all stages of development.
3. Hysterosoma, which constitutes the greater part of the body, is cross-ringed and carries setae. Most often small warts – microtubercles – are found on the rings. The genital opening, which is placed in the anterior of hysterosoma, is covered by a transversally placed plate – the genital coverflap. In the female mite the flap opens backward, and in the male forward. The anal opening is in the posterior part of hysterosoma.

The morphological investigation of *Eriophyes tiliae tiliae* has been carried out on adult females from the population in the Botanical Garden and from control localities in the neighborhood of Copenhagen. There appears to be morphological differences between these mites and those described in the above works by Keifer and Farkas. See Table 1, which includes characters in mites described by Keifer as well as those from the Botanical Garden. Among the most important differences can be mentioned: the number of body rings, morphological differences in the posterior rings of the body, differences in the length of setae on the legs and differences in the number of secondary rays in the featherclaws (Figs. 2–7).

Biology

The Eriophyid mites have two different types of life cycles. The more simple cycle applies one type of female which is capable of reproducing asexually – as well as sexually after being fertilized by male spermatophore (Oldfield & Newell, 1973). The development from egg to adult mite

Table 1. Comparison of characters of adult females of *Eriophyes tiliae tiliae* described by Keifer (1952) and from the population in the Botanical Garden, Copenhagen.

	Mites according to Keifer, 1952	Mites from the Botanical Garden	Photographs of mites from the Botanical Garden
setae on rostrum	proximal	distal	Fig. 2.
shield: form and pattern		identical	Fig. 2.
1st leg: setae length on femur, patella, tibia, tarsus		correspond	Fig. 3.
2nd leg: seta length on femur, patella, tarsus	app. $\frac{1}{2} \times$ femur app. $3 \times$ patella both app. $2 \times$ tarsus	app. $\frac{1}{3} \times$ femur app. $1 \times$ patella inner app. $\frac{1}{2} \times$ tarsus outer app. $4 \times$ tarsus	Fig. 3.
proximal rays on 4-ray featherclaws	1, 1, 1 secondary rays	1,2, 1 secondary rays	Fig. 4.
microtubercles: form and position	oval, in the middle of the ring	drop-formed, close to back edge of the ring	Fig. 5.
form of bodyrings from 3rd ventral seta	correspond to the others	wider than the others microtubercles: dorsal, weaker ventral, longer	Fig. 6.
number of longitudinal scorings on genital coverflap	6	8-10	Fig. 7.
number of bodyrings	75	65-71	

involves two larva stages, in which the larvae resemble the adults, but differ from these in regard to size by having fewer microtubercles and lacking the genital coverflap. Some of the females survive the unfavorable period by searching out protected areas on the plants.

In 1942 Keifer discovered an alternation in some species between proto-

Eriophyes tiliae tiliae Pgst.

gynous females of the type mentioned above, which together with males live and reproduce during the summer, and deutogynous females with a deviating appearance. These do not reproduce during the season of hatching, but winter, and not until the following year do they start a new population.

Year cycle of Eriophyes tiliae tiliae.

During the months of January to March the mites are found in the buds under the outer cataphylls, often many together. In these areas the cataphyll cells die and appear as brown spots. The mobility of the mites is dependent on the temperature.

In the latter part of April, when the buds start swelling, the mites move to the other cataphylls and on to the lowermost foliage leaves. In late April when the leaves start bursting, the first gall initials can be observed, each one with an adult female. The initials are placed on those parts of the leaves which are protected against the light. During the early weeks each mite is able to start several gall initials and as a result a mite is no longer to be found in each initial.

Around May 12 the first eggs are present in the galls. However, eggs or mites are never seen in greenish galls measuring 1 mm or less. These galls must be considered as given up by the mites. The other galls are reddish and measure 1–3 mm. In the largest galls, eggs are always present and often mites as well, while in galls of lesser size, eggs may be found even without the mite itself being present.

Circa 10 days later the first larva stages appear and around June 1 the second larva stage is present. In the middle of June, when the galls measure app. 1 cm, the first generation of both sexes has developed, however, with the females predominating.

In July and August many mites leave the galls and can be found around the gall opening, in groups of hairs on the leaf, sometimes in the abandoned initials and freely on the abaxial side of the leaf. Simultaneously the mites reproduce in the galls, in each of which several hundred may be found.

In September both females and males begin to enter the buds, while living mites still remain in the galls. The mites do not necessarily enter the buds placed in the axils of the gall-bearing leaves, but often those buds of 4–5 mm to be found distally in the shoot system.

In October before defoliation there are no more living mites left in the galls. But the mites live on in the buds and reproduce as long as the tem-

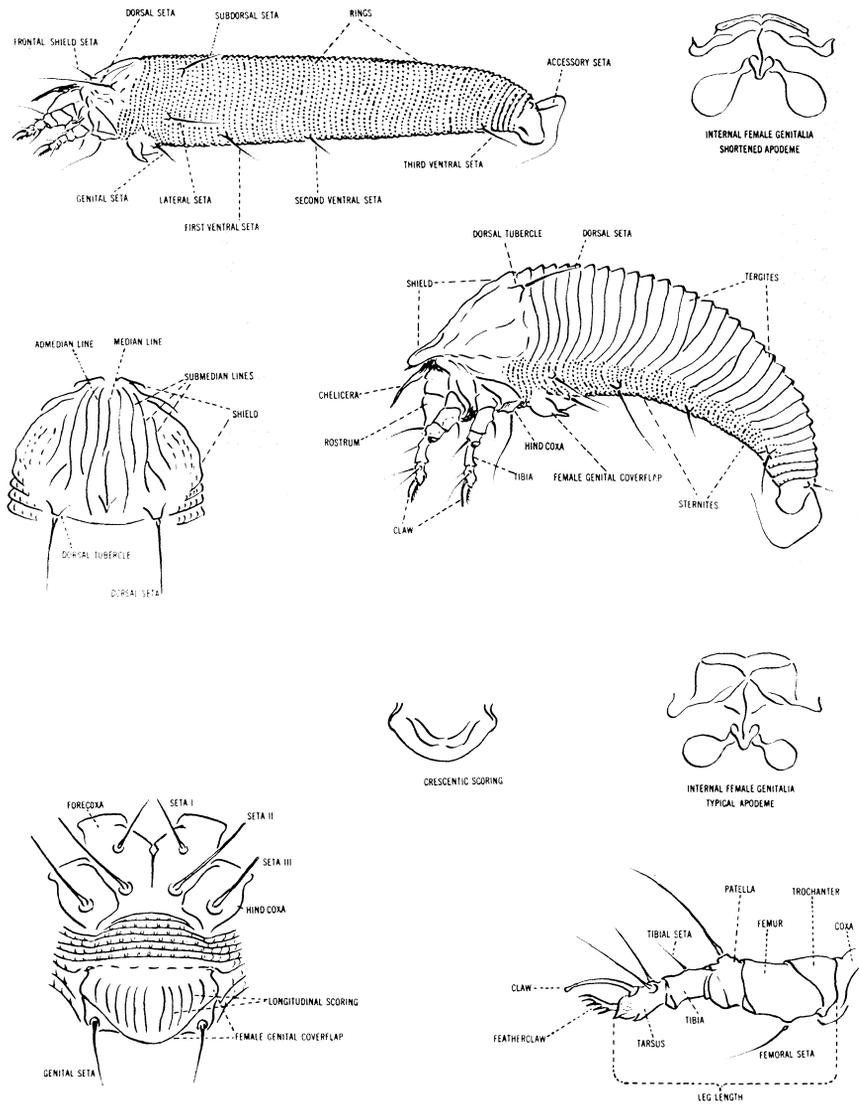


Fig. 1. H. H. Keifer's figure showing example of the morphology of the Eriophyid mites. Originally published by the University of California Press; reprinted by permission of The Regents of the University of California.

Eriophyes tiliae tiliae Pgst.

perature permits, according to Domes (1957) above 11°C. However, less than 1/4 of the mites found in the buds in fall survive until the following spring.

Discussion

The morphological differences between the mites treated by Keifer and those from the Botanical Garden may be attributed to racial variation.

Since the females found throughout the year are of the same morphological type, *Eriophyes tiliae tiliae* belongs to the group of mites with a simple life cycle. Under favorable conditions they are, however, able to reproduce in the buds. The malformation of the buds consists only in a necrosis of those cataphylls under which many mites are found.

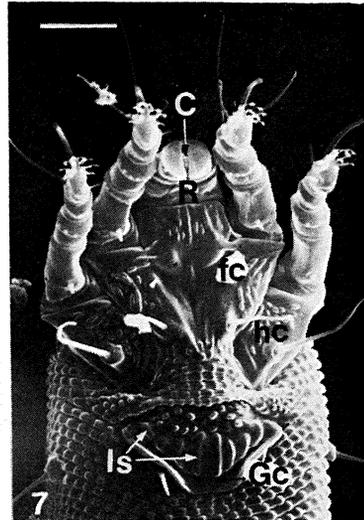
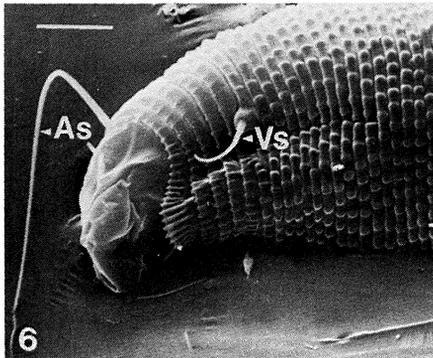
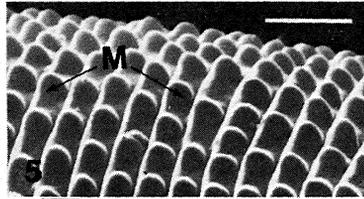
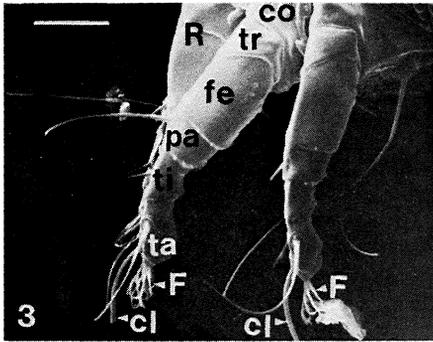
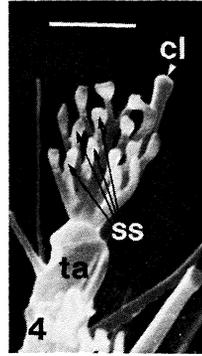
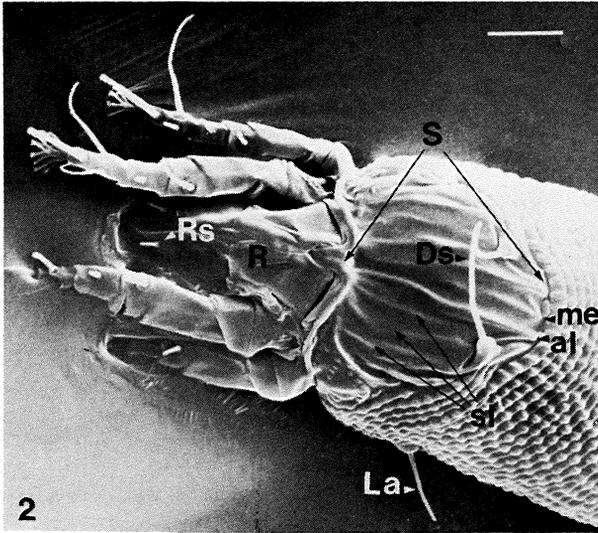
As is the case with *Eriophyes macrorhynchus* Nal. examined by Meyer (1952), it must be assumed that *E. t. tiliae* can initiate and sustain several galls, so that the galls most often visited become the more vigorous. However, in order to attract the mites, the gall must have reached a certain developmental stage at a certain time, otherwise the mite will give up the gall which will then follow another developmental pattern (Thomsen, 1975).

It must be assumed that the dispersal to new hosts can take place during July and August when the mites are found freely on the leaf and can be carried away by the wind or insects.

Fig. 2-7. *Eriophyes tiliae tiliae* Pgst.

Fig. 2. Shield and rostrum shown from the dorsal side. Form and pattern of the shield, and the distal setae on rostrum can be seen; scale 10 μ . Fig. 3. 1st. and 2nd leg shown laterally. The length of the leg segments and setae can be seen; scale 10 μ . Fig. 4. Feather-claw from the 1st leg shown from the ventral side, where the number of secondary rays are seen; scale 4 μ . Fig. 5. Detail of the dorsal hysterosoma. The front part to the right. The microtubercles are drop-formed and placed close to the back edge of the rings; scale 4 μ . Fig. 6. Oblique view from the ventral side of the posterior part of the body. From the 3rd ventral seta the body rings are wider than the others; while the dorsal microtubercles are weaker, the ventral ones are longer; scale 10 μ . Fig. 7. The front part shown from the ventral side. The female coverflap with longitudinal scorings is seen; scale 10 μ .

Explanations of symbols: al, amedian line; As, accessory seta; C, chelicera; cl, claw; co, coxa; Ds, dorsal seta; F, featherclaw; fc, fore coxa; fe, femur; Gc, genital coverflap; hc, hind coxa; La, lateral seta; ls, longitudinal scoring; M, microtubercles; me, median line; pa, patella; R, rostrum; Rs, rostrum seta; S, shield; sl, submedian lines; ss, secondary rays; ta, tarsus; ti, tibia; tr, trochanter; Vs, 3. ventral seta.



Eriophyes tiliae tiliae Pgst.

Acknowledgements

I wish to thank lecturer J. Kristiansen for inspiring advise during my work. I have received valuable technical assistance from Mr. B. W. Rasmussen, Mr. H. E. Jensen and Mr. S. Å. Svendsen. For correction of the English translation I am indebted to Mrs. K. Petersen. In addition I am grateful to The Regents of the University of California for permission to use the figure by H. H. Keifer.

LITERATURE

- Baker, E. W. & Wharton, G. W., 1952: An Introduction to Acarology. New York, 465 pp.
- Buhr, M., 1965: Bestimmungstabellen der Gallen (Zoo- und Phytocecidien) an Pflanzen Mittel- und Nordeuropas. Jena, 1572 pp.
- Domes, R., 1957: Zur Biologie der Gallmilbe *Eriophyes gracilis* Nalepa. *Z. ang. Ent.*, 41: 411–424.
- Farkas, H., 1965: Spinnentiere Eriophyidae (Gallmilben). In P. Brohmer, P. Ehrmann und G. Ulmer, *Die Tierwelt Mitteleuropas*, 3: 1–155. Leipzig.
- Hall, Jr., C. C., 1967: The Eriophyoidea of Kansas. *Kans. Univ. Sci. Bull.*, 47: 601–676.
- Keifer, H. H., 1942: Eriophyid studies XII. *Bull. California Dept. Agr.*, 31: 117–129.
- 1952: The Eriophyid mites of California (Acarina: Eriophyidae). *Bull. California Insect Survey*, 2: 123 pp., 198 pls.
- Meyer, J., 1952: Édification de galles multiples par une même fondatrice et peuplement des galles d'*Eriophyes macrorhynchus* Nal. sur *Acer pseudoplatanus*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 235: 1428–1430.
- Oldfield, G. N. & Newell, I. M., 1973: The Role of the Spermatophore in the Reproductive Biology of Protogynes of *Aculus cornutus* (Acarina: Eriophyidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 66: 160–169.
- Proeseler, G. & Eisbein, K., 1968: Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Morphologie der Gallmilben (Eriophyidae). *Biol. Zbl.*, 87: 609–615.
- Thomsen, J., 1975: Development and Histology of Galls on *Tilia platyphylla* caused by *Eriophyes tiliae tiliae*. *Bot. Tidsskrift*, 69: 262–270.
- Whitmoyer, R. E., Nault, L. R. & Bradfute, O. E., 1972: Fine Structure of Acarina: Eriophyidae. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 65: 201–215.

SAMMENDRAG:

Morfologi og biologi hos galmiden *Eriophyes tiliae tiliae* Pgst. (Acarina, Trombidiformes, Eriophyidae).

Eriophyes tiliae tiliae, som forårsager galler på *Tilia platyphylla* er blevet fulgt gennem et år. Midernes fordeling i 200 knopper, i 1000 galler samt på blade er blevet undersøgt.

Til den morfologiske undersøgelse i et Scanning elektron mikroskop (Cambridge Stereoscan 600) er miderne blevet fikseret i iseddikesyre og abs. alkohol 31/94, frysetørret i benzen og coated med kul og guld.

Der viste sig at være morfologiske forskelle mellem miden, som Keifer (1952) har undersøgt og miderne fra bestanden i botanisk have. Se tabel 1. Som de vigtigste forskelle

kan nævnes: forskel i antal kropsringe, morfologisk forskel i den bageste del af kroppen, forskel i længden af benenes setae samt forskel i antal af sekundære stråler i de såkaldte »featherclaws«. Forskellene kan være udtryk for racemæssig variation (fig. 2-7).

Da det er den samme morfologiske type af hunner, der findes året igennem, hører *Eriophyes tiliae tiliae* til gruppen af mider med en simpel livscyklus, (Keifer 1942).

Fra oktober til sent i april findes miderne under de ydre knopskæl. Misdannelserne i knopperne består kun af en necrose af cellerne i knopskællene, under hvilke der er mange mider.

Når knopperne folder sig ud sidst i april, bliver gallerne initieret af voksne hunner. Det må antages, at *Eriophyes tiliae tiliae* på samme måde som *Eriophyes macrorhynchus*, der er undersøgt af Meyer (1952), kan starte og holde flere galler i gang. Dog skal en galle til et bestemt tidspunkt være i et bestemt udviklingsstadium for at virke tillokkende på miderne, ellers opgives gallerne og følger et andet udviklingsmønster (Thomsen, 1975).

Omkring 12. maj blev de første æg observeret, og ca. 10 dage senere første larvestadium, omkring 1. juni findes andet larvestadium og i midten af juni første voksne generation med hanner og hunner.

I juli og august forlader mange mider gallerne og kan findes frit på bladet eller i hårgrupper; det må antages, at spredning til ny vært kan finde sted på dette tidspunkt.

I september opsøger både hanner og hunner knopperne, oftest de der måler 4-5 mm, og som er distalt lokaliseret i skudsysteget.

Miderne kan formere sig i knopperne, afhængig af temperaturen. Det er imidlertid under 1/4 af de mider, der findes i knopperne om efteråret, der overlever til om foråret.

Author's address:

Institute of plant Anatomy and Cytology,
University of Copenhagen, Sølvgade 83,
DK - 1307 Copenhagen K, Denmark.

Mindre meddelelse

Interessegruppen for biologisk bekæmpelse af skadedyr

Interessegruppen for biologisk bekæmpelse af skadedyr blev dannet ved et møde den 11. september 1975 på Zoologisk Institut, Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskole.

Ved biologisk bekæmpelse af skadedyr forstås i snæver betydning anvendelse af skadedyrets parasitter, prædatorer (rovdyr) og patogener som forebyggelses- eller bekæmpelsesmidler. Interessegruppen omfatter imidlertid også personer, som arbejder med insektbekæmpelse ved hjælp af andre alternative metoder til den gængse kemiske bekæmpelse. Det drejer sig i første række om udnyttelse af udviklingshæmmende stoffer (f. eks. juvenil-hormoner) og signalstoffer (f. eks. seksuelle duftstoffer), men også forskere, som beskæftiger sig med indflydelsen af kemiske og kulturtekniske metoder på nyttedafaunaen, kan være med i gruppen.

Mindre meddelelse

Formålene med gruppen er at stimulere arbejdet med disse metoder ved

1. at bringe de udøvende forskere på området i nærmere kontakt med hverandre for at udbrede kendskabet til igangværende arbejder, samt at skabe en bedre koordinering af forskningen, hvor dette er formålstjenligt.
2. at tage initiativet til nye forskningsprojekter og at udgøre et forum for diskussion af sådanne projekter allerede i planlægningsfasen, uanset om initiativet til projekterne er udgået fra gruppen eller fra personer udenfor denne.
3. at formidle kontakter og udveksle informationer med udenlandske forskere, det være sig på nordisk, europæisk eller globalt plan.
4. at informere kredse, som arbejder mere perifert med biologisk bekæmpelse, eller som er interesseret i dette arbejdsområde, herunder personer, som er involveret i den praktiske anvendelse.
5. at medvirke til overfor offentligheden at udbrede kendskabet til de nævnte metoder og deres virkning ved foredrag, publikationer og lignende.

Interessegruppen består for tiden af 21 personer, som blandt andet repræsenterer de igangværende danske projekter på området:

- a. Biologisk bekæmpelse af spindemider og mellus i agurk- og tomatvæksthouse ved hjælp af henholdsvis prædatorer og parasitter.
- b. Bekæmpelse af sommerfuglelarver med insektvirus.
- c. Bekæmpelse af kålfluer ved hjælp af parasitter og prædatorer.
- d. Anvendelse af signalstoffer, bl. a. mod æblevikleren og stuefluer.
- e. Anvendelse af udviklingshæmmende stoffer mod stikmyg og stuefluer.
- f. Insekticiders virkning på nyttefaunaen.
- g. Halmbrændingens indvirkning på nyttefaunaen.

De nuværende deltagere kommer fra følgende institutioner: Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskoles zoologiske- og plantepatologiske institutter, Københavns Universitets institut for almen zoologi, Statens planteavlslaboratorium, Statens plantepatologiske Forsøg, Statens plantetilsyn og Statens skadedyrlaboratorium.

Gruppen er alene åben for personer, som beskæftiger sig med biologisk bekæmpelse af skadedyr i ovennævnte betydning, enten som forskere, administratorer af forskningsprojekter eller undervisere indenfor området.

Kontakt med gruppen kan ske gennem

Lic. agro. Ole Zethner
Zoologisk Institut
Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskole
Bülowsvej 13, 1870 København V
Telefon (01) 35 17 88, lokal 2397

Eupithecia selinata Herrich-Schäffer, 1861 (Lepidoptera, Geometridae) i Danmark

af PREBEN BJØRN, JENS ERIK JELNES OG OLE KARSHOLT

(With a summary: *Eupithecia selinata*
Herrich-Schäffer in Denmark)

I perioden 27/6–2/7 1973 blev der fanget 5 eksemplarer af *Eupithecia selinata* Herrich-Schäffer, 1861, i Danmark. Et af disse blev fanget den 27/6 ved Blykobbe på Bornholm af Preben Bjørn, mens de øvrige blev fundet i Frejlev Skov på Lolland af artiklens to øvrige forfattere, de 2 stk. også den 27/6 og de to andre den 2/7.

Det var ventet, at *E. selinata* kunne findes i Danmark (Hoffmeyer, 1966: 220). Arten er kendt fra Ural tværs gennem Europa til Holland og Pyrenæerne (Dietze, 1913). I vore nabofaunaer er den kendt fra Nordtyskland, Mecklenburg (Friese, 1957), Pommern (Hoffmeyer l.c.) og siden 1964 fra Estland (Šulcs & Viidalepp, 1972), men ikke fra Letland og Lithauen. Siden 1946 er den fundet i Finland (Seppänen, 1956), og den er nu kendt fra flere lokaliteter i det sydlige Finland (Kaisila in litt.). Endelig blev *selinata* fundet som ny for Sverige den 17/6 1973 ved Simrishamn (Svensson in litt.). Den omstændighed, at arten først i nyere tid er fundet i vore nabofaunaer, kunne tyde på, at den er i udbredelse. Imidlertid hører *selinata* til de arter af *Eupithecia*, der er meget svære at bestemme, hvorfor man ikke kan udelukke, at arten har været overset.

Eupithecia selinata (fig. 1) ligner mest *E. trisignaria* Herrich-Schäffer, 1848 (fig. 2), men adskiller sig fra denne ved at være mere fedtglinsende og som regel mørkere; dette gør, at vingetegningen ikke er særlig tydelig, og ofte er også bølgelinien utydelig. Midtpletten er dog tydeligere og nærmere kanten hos *selinata* end hos *trisignaria* (se tegningerne hos Hoffmeyer l.c.: 219). Hunnen er hos *selinata* karakteristisk ved at være mere rund i vingefaconen end hannen. Denne kan kendes på, at den inderste del af følerne er hårede. Denne behåring findes også hos *trisignaria* hannen, men er her betydelig kortere.

Lettest kender man imidlertid *selinata* på genitalierne. Hos hannen (fig. 3) er bugpladens form og aedeagus betorning karakteristisk, mens

Eupithecia selinata HS. i Danmark

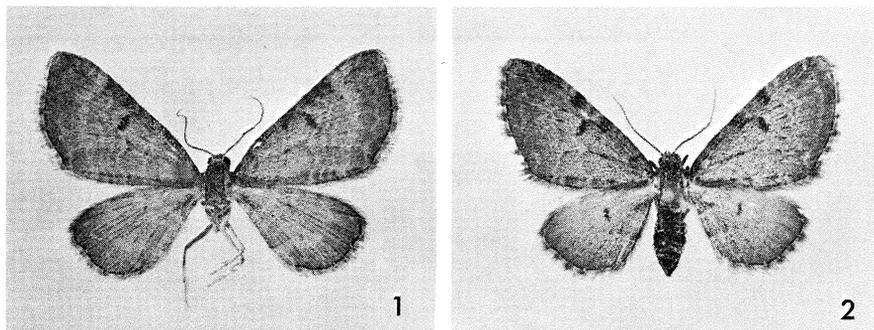


Fig. 1. *Eupithecia selinata* HS. ♀. Dania, LFM, Frejlev Skov, 24/6 1974, leg. M. Fibiger.
 Fig. 2. *Eupithecia trisignaria* HS. ♀. Dania, SZ, Bromme, la. 15/9 1942, leg. P. K. Nielsen,
 coll. Zool. Mus.

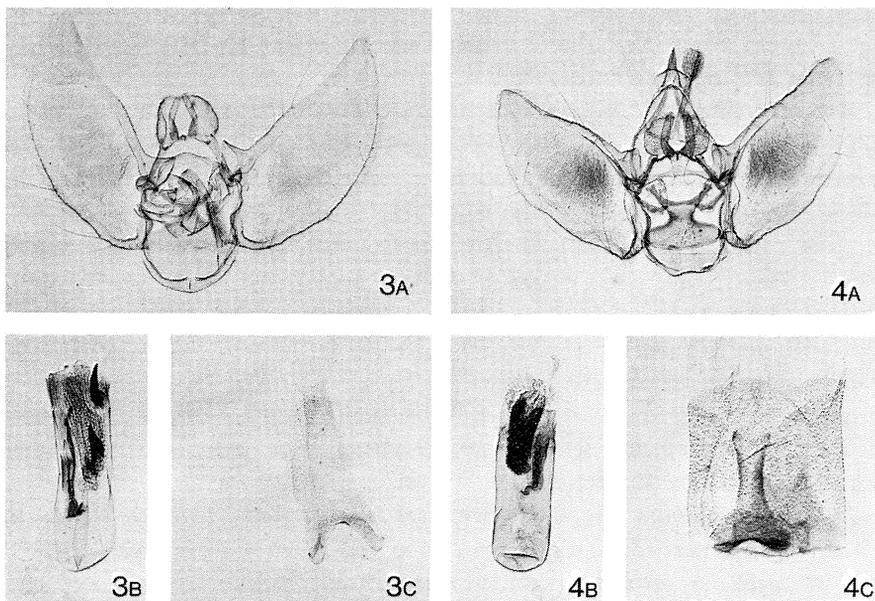


Fig. 3a. *Eupithecia selinata* HS. ♂-genitalier. b. aedeagus. c. bugplade. Præp. OK 1832,
 Dania, LFM, Frejlev Skov, 30/6 1974, leg. M. Fibiger.
 Fig. 4a. *Eupithecia trisignaria* HS. ♂-genitalier. b. aedeagus. c. bugplade. Præp. OK 1486,
 Dania, NEZ, Frederiksdal, 30/6 1969, leg. O. Karsholt.

hunner (fig. 5) kan kendes på en lang torneret plade i bursa. Til sammenligning er genitalierne af *trisignaria* afbildet (fig. 4 og 6).

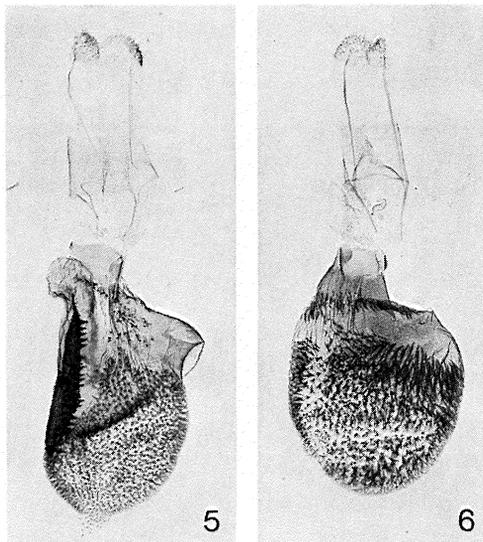
Larven er i begyndelsen gulgrøn og som voksen blågrøn, slank og til-

spidset i begge ender. Huden er stærkere kornet end hos *tresignaria*, uden tegning på ryggen. Ryglinien er mørkegrøn og ender bagtil i en sortgrøn, hvidkantet plet. Kroppens sider er skarpt fremspringende, hvidlige og undersiden mørkegrøn. Bug- og brystfødder er mørkegrønne, hos *tresignaria* er de sortagtige. I hvilestilling strækker larven hoved og munddele fremad, mens *tresignaria*-larven trækker sit hoved tilbage og dækker munddelene med det første par brystfødder. Larven af *selinata* lever i august på blomster og frø af forskellige skærmplanter som *Angelica*, *Peucedanum*, *Heraclium* og *Aegopodium* (Dietze l. c.). I Holland er den fundet på *Sium* (Hoffmeyer l. c.). Tilsyneladende er larven fuldvoksen før larven af *tresignaria*. Puppen er også forskellig fra *tresignaria*'s (se Seppänen, l. c. fig. 3).

Siden 1974 er *selinata* blevet genfundet i Frejlev Skov af flere samlere, og det er også lykkedes at finde larven på *Aegopodium podagraria* (Skvalderkål). Fundet på Bornholm står derimod stadig alene, ligesom det heller ikke endnu er lykkedes at finde *selinata* andre steder i Danmark.

Fig. 5. *Eupithecia selinata* HS. ♀-genitalier. Præp. OK 1705, Dania, LFM, Frejlev Skov, 24/6 1974, leg. M. Fibiger.

Fig. 6. *Eupithecia tresignaria* HS. ♀-genitalier. Præp. OK 397, NEZ, Frederiksdal, 5/7 1969, leg. O. Karsholt.



Jägmästare Ingvar Svensson (Österslöv) og Dr. Jouko Kaisila (Helsinki) har venligst givet oplysning om *selinata*'s forekomst i Sverige og Finland. Michael Fibiger har bestemt det bornholmske eksemplar og har sammen med Karsten Schnack hjulpet med oplysninger og udlånt materiale. Ligeledes har vi af Niels Peder Kristensen lånt materiale fra Zoologisk Museums samling. G. Brovad og Bent W. Rasmussen har fotograferet henholdsvis dyr og genitalier. Alle bedes modtage vores varmeste tak.

Eupithecia selinata HS. i Danmark

SUMMARY:

Eupithecia selinata Herrich-Schäffer, 1861, (Lepidoptera, Geometridae) in Denmark.

5 specimens of *Eupithecia selinata* HS. are recorded captured in Denmark in 1973 (1 from Bornholm and 4 from Lolland). The species is new to the Danish fauna and is established in the country as additional specimens have been captured in Lolland the following years. The larva feed there on *Aegopodium podagraria*. A comparison at wing pattern, genitalia and larvae are given for the two species *selinata* and *trisinaria*.

LITTERATUR

Dietze, K., 1913: Biologie der Eupitheciën. Berlin.

Friese, G., 1957: Tabellarische Übersicht der bis zum Jahre 1955 in Mecklenburg festgestellten Lepidoptera. I. *Arch. Freunde Naturges. Mecklenburg*, 3: 44–99.

Hoffmeyer, S., 1966: De danske målere. 2. udg. Århus.

Seppänen, E. J., 1956: *Eupithecia selinata* H.S., neu für Nordeuropa, in Finland gefunden. *Ann. Ent. Fen.* 22: 84–89.

Šulcs, A. & Viidalepp, J., 1972: Verbreitung der Grossschmetterlinge im Baltikum. IV. *Dtsch. Ent. Z., N. F.* 19: 151–209.

Forfatternes adresser/Authors addresses:

Preben Bjørn,
Nydamsvej 20,
DK-3200 Helsingø.

Jens Erik Jølnes,
Læssøesgade 1B,
DK-2200 København N

Ole Karsholt,
Ronesbanke, Skibinge,
DK-4720 Præstø

Nye og sjældne danske fluer

af ERIK RALD

(With a summary: New and rare Diptera Brachycera from Denmark).

For fluernes vedkommende (underordenen Brachycera inden for ordenen Diptera i nyere systematisk opfattelse) foreligger der ikke nogen samlet fortegnelse over den danske fauna. En del af familierne er imidlertid behandlet i bestemmelsehåndbøger og artikler, og for disses vedkommende giver det mening at tale om for landet nye arter. Disse familier nævnes her i rækkefølge efter listen i »Danmarks Fauna« bind 66 side 10 (Lyneborg, 1960). Xylophagidae, Stratiomyiidae, Rhagionidae, Tabanidae og Acroceridae er behandlet i Diptera Danica I (Lundbeck, 1907) og igen i Danmarks Fauna 66 (Lyneborg, 1960) Stratiomyiidae atter i Fauna ent. scand. 1 (Rozkošný, 1973) og Tabanidae atter i »The Horse Flies of Europe« (Chvála, Lyneborg & Moucha, 1972); Bombyliidae, Therevidae, Scenopinidae og Asilidae er behandlet i Diptera Danica II (Lundbeck, 1908) og igen i Danmarks Fauna 70 (Lyneborg, 1965); Empididae er behandlet i Diptera Danica III (Lundbeck, 1910), heraf Tachydromiinae atter i Fauna ent. scand. 3 (Chvála, 1975); Dolichopodidae er behandlet i Diptera Danica IV (Lundbeck, 1912); Lonchopteridae, Phoridae, Platypezidae, Pipunculidae og Syrphidae er behandlet i Diptera Danica V, VI og VII (Lundbeck, 1916, 1922 og 1927); en revideret fortegnelse over Danmarks Syrphidae er givet af Torp Pedersen (Pedersen, 1973); Conopidae, Micropezidae, Trepidariidae, Megamerinidae og Tanypezidae er behandlet i Entomologiske Meddelelser (Lyneborg, 1962); det samme gælder Psilidae, Platystomidae og Otitidae (Lyneborg, 1964); Sciomyzidae er behandlet af Knutson og Lyneborg (1965); Agromyzidae er behandlet i Danmarks Fauna 68 (Rydén, Lyneborg & Nielsen, 1963); Tachinidae og Calliphoridae er behandlet i Diptera Danica VII (Lundbeck, 1927); Hippoboscidae er behandlet af Johnsen (1948). Desuden foreligger der flere artikler om enkelte slægter inden for diverse familier. I det følgende vil der kun blive opregnet tillæg til ovennævnte skrifter.

Nye og sjældne danske fluer

RHAGIONIDAE

Symphoromyia crassicornis Panz.

Denne sjældne flueart blev fanget i et enkelt eksemplar på Tipperne, Vestjylland, den 21. juli 1975 (Erik Rald leg.). Det blev fanget ved ketsjning i en mere end meterhøj bevoksning af krybende pil (*Salix repens*).

TABANIDAE

Hybomitra ciureai Seg. (= *Hybomitra schineri* Lyneb.).

Denne art blev taget i 18 eksemplarer på Enebærrodde på Fyn mellem den 4. og den 10. juli 1971 ved hjælp af en malaisefælde opstillet af Erik Rald, Ole Lomholdt, Ove Jensen, Henrik Enghoff m. fl. Arten var tidligere ikke kendt fra Fyn, fra Jylland kun fra Sønderborg, men fra flere steder på Sjælland.

BOMBYLIIDAE

Phthiria canescens Loew

Fra samme entomologiske ekspedition til Fyn stammer 3 eksemplarer af denne lille humleflueart, alle fra malaisefælden på Enebærrodde den 11. juli 1971. Tidligere forelå kun 1 dansk eksemplar af arten, fra Bornholm 1883 (Allinge). En gennemgang af Zoologisk Museums ubestemte materiale af slægten *Phthiria* afslørede dog endnu et eksemplar fra Bornholm (Bagå, den 19. juni 1964, Leif Lyneborg, Ole Martin og Bo Vest Pedersen leg.).

ASILIDAE

Laphria flava L.

Til denne store og iøjnefaldende rovflues kendte udbredelse her i landet kan nu føjes tre nye lokaliteter: Størkevad (Grib Skov, Nordsjælland), Klattrup Skov (Østjylland) og Ho Plantage ved Skallingen (Vestjylland). Sidstnævnte sted optræder den i ret stor mængde, mens den ellers mere almindelige og udbredte art af samme slægt, *Laphria gilva* L., sammesteds kun er fanget få gange.

EMPIDIDAE

Tachydromia connexa Meig.

1 stk. (♀), Brændholt Bjerg ved Lilleskov, Fyn, den 7. juli 1971, Ent. exp. leg. (E. Rald m. fl.). Arten er ny for Danmark. Det skulle ifølge Chvála (1969) dreje sig om en mellemeuropæisk art, men dette danske fund, i forbindelse med de to svenske fund (Chvála, 1975), tyder på, at arten har en videre udbredelse mod nord i Europa end hidtil antaget.

Stilpon lunata Walk.

3 eksemplarer, 1 ♂ og 2 ♀♀ blev fanget i Sundby Storskov, Lolland, den 9. september 1975 af Ole Martin og Henrik Enghoff. Hannen blev fanget på en væltet bøgestamme, mens hunnerne blev sigtet fra nedfaldent bøgeløv. Findestedet ligger i udkanten af Sundby Storskov, umiddelbart op til Løgnor, ca. en halv kilometer fra Guldborgsund. Arten er i England udelukkende fundet på strandbredder, men undersøgelse af genitalierne hos det

hanlige eksemplarer viser, at det må dreje sig om denne art. Fra Danmark var arten tidligere kun kendt fra Sønderjylland (Sønderborg, 3 ♀♀, coll. Wüstnei).

Empis (Coptophlebia) hyalipennis Fall.

1 stk. i have i Roskilde, Sjælland, den 21. juli 1968, Erik Rald leg. Arten var tidligere kun fanget i Ordrup Mose, Sjælland, i 1841 og 1845.

PIPUNCULIDAE

Dorylomorpha beckeri Aczel.

1 stk., Enebærrodde, den 4. juli 1971, Ent. exp. leg. Arten er ny for Danmark. – Familien øjefluer (Pipunculidae) er ret dårligt kendt i Danmark, og det danske materiale trænger til en revision, bl. a. fordi der er beskrevet mange nye arter siden Lundbecks *Diptera Danica VI* udkom i 1922. Med henblik på at fremskaffe et større materiale af denne vanskelige familie foretog vi på ovennævnte entomologiske ekspedition en intensiv indsamling af øjefluer på Enebærrodde, især ved hjælp af malaisefælde. Udbyttet blev på 92 eksemplarer i alt, fordelt på 7 arter, hvoraf den ene, *Pipunculus campestris* Latr., blev taget i 72 eksemplarer. – En gennemgang af hele det danske materiale af *Dorylomorpha* afslørede ikke yderligere eksemplarer af *D. beckeri*.

SYRPHIDAE

Chrysotoxum intermedium Meig.

Et eksemplar af denne art blev fundet i en samling fluer, som ifølge Leif Lyneborg har tilhørt Laurids Jørgensen, som var lærer ved Strandby Skole ved Nysted på Lolland fra 1897 til 1932. Han samlede sommerfugle, fluer og bier og har publiceret om alle tre grupper, om fluer i fire små notitser i »Flora og Fauna« i årene 1913–1917. Mest kendt er han for sit bind om bier i serien »Danmarks Fauna«. Eksemplaret er som samlingens øvrige indhold ikke forsynet med etikette med angivelse af lokalitet, dato og finder, men det stammer givetvis fra Lolland og er blevet indsamlet engang i dette århundredes første årtier. Arten er ny for Danmark. Den forekommer i følgende europæiske lande: Belgien, Vesttyskland, Polen, Eur. USSR (syd), Østrig, Tjekkoslaviet, Rumænien, Schweiz, Frankrig, Portugal, Spanien, Italien, Bulgarien; i Spanien og Italien er den almindelig (Torp Pedersen, in litt.). Det drejer sig sikkert om en mediterranean art, som bliver sjælden eller meget sjælden mod nord i Europa; det kan ikke udelukkes, at det danske eksemplar er en tilflyver.

Eriozona syrphoides Fall.

1 ♀ fra ovennævnte samling, etiketteret »V (*olucella*) *haemorrhoidalis*«, men uden lokalitetsetikette, sikkert stammende fra Lolland i begyndelsen af dette århundrede. Ny for distrikt LFM.

Sphaerophoria loewi Zett.

1 ♂ Tipperne, nordlige Vestjylland (WJN), den 20. juni 1973 (Erik Rald leg.). Eksemplaret blev – såvel som alle øvrige eksemplarer taget andetsteds i landet af forfatteren – fanget i rørsump (*Phragmites communis*). Ny for distrikt WJN.

Nye og sjældne danske fluer

Pelecocera tricincta Meig.

Af denne art, som for første gang blev fanget i Danmark i 1969 på Læsø (NJE) og siden hen i Sydvestjylland (WJS) af forfatteren (se Pedersen, 1973), foreligger der yderligere to fund: 1 ♀ fra fælde opstillet på fyrskibet Kattegat Syd (NEZ) ca. 18 km nord for Gilleleje den 17. juli 1972, samt 1 ♀ Anholt (EJN) den 30. juni 1974 (O. Lomholdt leg.). Ny for disse distrikter.

Didea intermedia Loew

2 ♀♀ taget vest for Ho Plantage, Skallingen, den 22. juli 1972 (Erik Rald leg.). Eksemplarerne blev taget på blomster ved vejkant i åbent land. Ny for distrikt WJS.

OTITIDAE

Melieria cana Loew

Denne art har jeg fanget gentagne gange på Skallingen (2 stk. primo juli 1973, 1 stk. 4. juli 1975), i alle tilfældene blev dyrene fanget på strandenge ikke langt fra Ho Bugt. I Zoologisk Museums samlinger står der 6 stk. fra Ribe den 22. juli 1907, 1 stk. fra Korsør den 12. juli 1908 (leg. Axel Petersen) og 1 stk. fra »Frederiksholms Lergrave« i omegnen af Hillerød, den 6. juli 1909 (leg. C. R. Larsen). – Arten er ikke tidligere kendt fra Danmark. De danske forekomster tyder på, at arten fortrinsvis er knyttet til strandenge. Arten synes at have en vid udbredelse i Europa, Asien og Nordamerika.

TACHINIDAE

Pseudopachystylum goniaeoides Zett.

(= *Ps. gonioides*, emend.). Denne snylteflueart, af hvilken der tidligere fra Danmark kun var kendt det af Lundbeck (1927) nævnte eksemplar fra 1886, tog jeg et enkelt eksemplar af på Skallingen ved Jyllands vestkyst den 4. juli 1975. Dyret sad på den lerede sandbund i den øvre del af tidevandszonen, hvor der findes en spredt bevoksning af kveller (*Salicornia strictissima*).

Herting (1960) angiver vedr. biologien hos denne art, at larven lever som parasit i bladhevselarver af arterne *Acantholyda stellata* Christ. (= *Lyda st.* og *Acantholyda erythrocephala* L. (= *Lyda e.*). Angivelsen citeret i Lundbeck (1927) beror på en misforståelse, jf. Herting (1960). Begge disse arter findes i Danmark og lever på fyr (*Pinus* spp.). Herting angiver, at snyltefluens imago træffes enkeltvis i skove, hvilket for biotopens vedkommende ikke stemmer helt overens med de omsændigheder, under hvilke jeg fangede ovennævnte eksemplar. Den pågældende lokalitet (stik øst for Olieknolde) ligger ca. 3 km fra nærmeste skov. – En gennemgang af Zoologisk Museums ubestemte tachinide-materiale afslørede ikke yderligere danske eksemplarer.

Jeg takker stud. scient. Stig Andersen for bestemmelsen af denne art.

SUMMARY:

New and rare Diptera Brachycera from Denmark.

The following species are recorded from Denmark for the first time: *Tachydromia connexa* Meig. (Empididae, Tachydromiinae), *Dorylomorpha beckeri* Aczel (*Pipunculidae*), *Chrysotoxum intermedium* Meig. (Syrphidae), *Melieria cana* Loew (Otitidae).

The following species are previously known from Denmark, and some new localities are added to their known occurrence in Denmark: *Symphoromyia crassicornis* Panz. (Rhagionidae), *Hybomitra ciureai* Seg. (= *H. schineri* Lyneb.) (Tabanidae), *Phthiria canescens* Loew (Bombyliidae), *Laphria flava* L. (Asilidae), *Stilpon lunata* Walk. (Empididae, Tachydromiinae), *Empis* (*Coptophlebia*) *hyalipennis* Fall. (Empididae), *Eriozona syrphoides* Fall. (Syrphidae), *Pelecocera tricincta* Meig. (Syrphidae), *Sphaerophoria loewi* Zett. (Syrphidae), *Didea intermedia* Loew (Syrphidae), *Pseudopachystylum goniaeoides* Zett. (Tachinidae).

LITTERATUR

- Chvála, M., 1969: Revision of Palaearctic species of the genus *Tachydromia* Meig. (= *Tachista* Loew) (Diptera, Empididae). *Acta ent. Mus. Nat. Pragae*, 38: 415–524.
- 1975: The Tachydromiinae (Dipt. Empididae) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna ent. scand.*, 3: 1–336.
- Lyneborg, L. & Moucha, J., 1972: The Horse Flies of Europe (Diptera Tabanidae). Copenhagen.
- Herting, B., 1960: Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen. Hamburg & Berlin.
- Johnsen, P., 1948: Notes on the Danish Louse-Flies (Dipt. Hipp.). *Ent. Meddr*, 25: 278–298.
- Knutson, L. V. & Lyneborg, L., 1965: Danish Acalypterate Flies. 3. Sciomyzidae (Diptera). *Ent. Meddr*, 34: 61–101.
- Lundbeck, W., 1907: Stratiomyiidae, Xylophagidae, Coenomyiidae, Tabanidae, Leptididae, Acroceridae. *Diptera Danica*, 1. Copenhagen.
- 1908: Asilidae, Bombyliidae, Therevidae, Scenopinidae. *Diptera Danica*, 2. Copenhagen.
- 1910: Empididae. *Diptera Danica*, 3. Copenhagen.
- 1912: Dolichopodidae. *Diptera Danica*, 4. Copenhagen.
- 1916: Lonchopteridae, Syrphidae. *Diptera Danica*, 5. Copenhagen.
- 1922: Pipunculidae, Phoridae. *Diptera Danica*, 6. Copenhagen.
- 1927: Platypezidae, Tachinidae. *Diptera Danica*, 7. Copenhagen.
- Lyneborg, L., 1960: Tovinger 2. Våbenfluer, klæger m. fl. *Danmarks Fauna*, 66. København.
- 1962: Danske acalypterate fluer. 1. Conopidae, Micropezidae, Calobatidae, Megamerinidae og Tanypezidae (Diptera). *Ent. Meddr*, 31: 249–264.
- 1964: Danske acalypterate fluer. 2. Psilidae, Platystomidae og Otitidae (Diptera). *Ent. Meddr*, 32: 367–388.
- 1965: Tovinger IV. Humlefluer, stiletfluer, rovfluer m. fl. *Danmarks Fauna*, 70. København.
- Pedersen, E. Torp, 1973: Fortegnelse over Danmarks svirrefluer (Diptera, Syrphidae) og deres faunistik. *Ent. Meddr*, 41: 21–48.
- Rozkošný, R., 1973: The Stratiomyioidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna ent. scand.*, 1: 1–140.
- Rydén, N., Lyneborg, L. & Nielsen, B. Overgaard, 1963: Tovinger III. Minérfluer, Agromyzidae. *Danmarks Fauna*, 68. København.

Forfatterens adresse/Author's address: Zoologisk Museum, Universitetsparken 15, 2100 København Ø, Danmark.

En undersøgelse af loppefaunaen i nogle højarktiske ynglefugles reder (Siphonaptera)

af NIELS-ERIK FRANZMANN

(With a summary: An investigation of the flea fauna
in the nests of some high arctic birds).

I perioden 25.6 – 12.8.1974 deltog jeg i The Joint Biological Expedition (Dundee University) til Mestersvig i NØ-Grønland (72°16N, 23°55V). Hovedformålet med turen var at foretage ornithologiske observationer, herunder at kortlægge ynglefuglebestanden i omegnen af Mestersvig. Da Grønlands loppefauna, specielt Østgrønlands, er meget mangelfuldt kendt, benyttede jeg lejligheden til at indsamle et antal reder af forskellige ynglefugle. En bestemmelse af lopperne viste, at der i disse reder optrådte 4 forskellige arter, hvoraf 1 ikke før er påvist i Østgrønland.

Oversigt over de undersøgte reder og deres loppefauna:

Bramgås (*Branta leucopsis*). 1 rede indsamlet 7.7.74, Nyhavn Hills, på stejl klippevæg 15 meter over jorden. Heri *Ceratophyllus v. vagabundus* (9 ♂♂ + 14 ♀♀).

Kortnæbbet Gås (*Anser fabalis brachyrhynchos*). 6 reder.

1. Tunnellelv, 22.7.74, på jord. *Ceratophyllus v. vagabundus* (6 ♂♂, 10 ♀♀). 2. Sammesteds, 22.7.74, på jord. *C. v. vagabundus* (8 ♂♂, 5 ♀♀). 3. Sammesteds, 22.7.74, på jord. *C. v. vagabundus* (1 ♂). 4. Sammesteds, 22.7.74, på jord. *C. v. vagabundus* (3 ♂♂, 1 ♀). 5. Langdyssen, 8.7.74, på jord. *C. v. vagabundus* (11 ♂♂, 7 ♀♀). 6. Langdyssen, 29.6.74, på jord. *C. v. vagabundus* (46 ♂♂, 89 ♀♀)

Havlit (*Clangula hyemalis*). 1 rede indsamlet 6.8.74, Terneø, Noret. Reden, der var nyklækket, indeholdt ingen lopper.

Sandløber (*Crocethia alba*). 1 rede indsamlet 30.7.74, Mestersvig. Reden, der var nyklækket, indeholdt ingen lopper.

Stenpikker (*Oenanthe oenanthe leucorrhoa*). 1 rede indsamlet 10.7.74, Nyhavn Hills, i klipperevne 1/2 meter over jorden. Heri *Ceratophyllus g. gallinae* (1 ♀).

Snespurv (*Plectrophenax nivalis*). 4 reder.

1. Langdyssen, 15.7.74, i ur. *Ceratophyllus g. gallinae* (4 ♂♂, 6 ♀♀). 2. Langdyssen, 15.7.74, i ur. *Megabothris groenlandicus* (3 ♂♂, 6 ♀♀). 3. Langdyssen, 15.7.74, i ur. *C. g. gallinae* (2 ♂♂, 3 ♀♀) og *C. borealis* (9 ♂♂, 12 ♀♀). 4. Labben, 28.7.74 i ur. Ingen lopper.

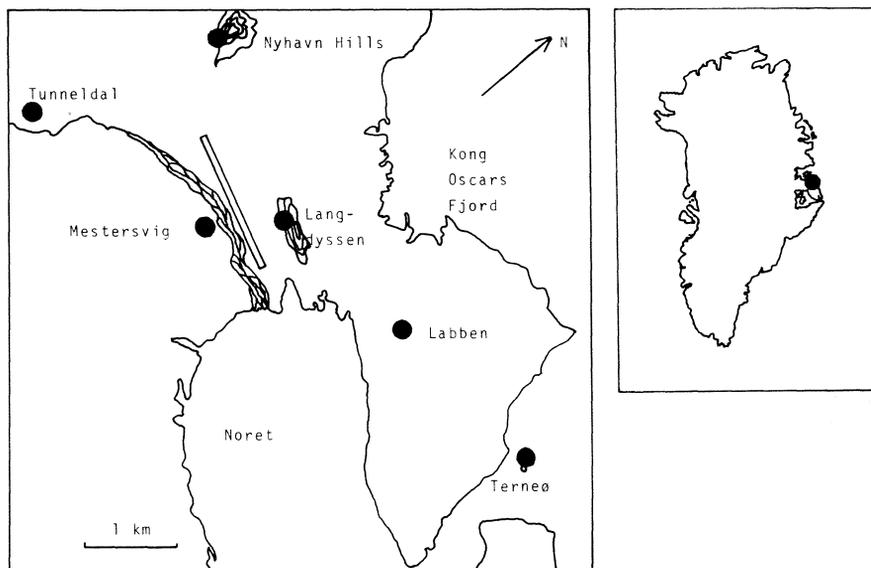


Fig. 1. Indsamlingslokaliteter i omegnen af Mestersvig, Østgrønland, (Location of collecting sites in the Mestersvig district, East Greenland).

Der er kun foretaget få indsamlinger af lopper i Grønland. Oplysninger om disse er samlet af Henriksen (1939). *Ceratophyllus g. gallinae* er således hidtil kun fundet indtil $70^{\circ}27'N$ og kun på Snespurv (*Plectrophenax nivalis*). Denne undersøgelse udvider udbredelsesområdet længere mod nord og føjer endnu en vært til: Stenpikkeren (*Oenanthe oenanthe leucorrhoea*). *Ceratophyllus v. vagabundus* er fundet på østkysten indtil Ella Ø og på måger (*Larus* sp.). Denne undersøgelse føjer endnu to værter til: Bramgås (*Branta leucopsis*) og Kortnæbbet Gås (*Anser fabalis brachyrhynchus*). *Ceratophyllus borealis* er ny for Østgrønland, den er hidtil kun truffet på Vestgrønland, hvor den ligeledes parasiterer Snespurv (*Plectrophenax nivalis*).

Fundet af *Megabothris groenlandicus* i en rede af Snespurv (*Plectrophenax nivalis*) er interessant. Denne loppe er ellers udelukkende knyttet til Lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*), på hvilken den er taget op til $73^{\circ}25'N$ på Østgrønland. Fundet kunne indicere, at *M. groenlandicus* i Lemminge-fattige år er i stand til at overleve på Snespurv.

Loppefaunaen i nogle højarktiske ynglefugles reder

SUMMARY:

An investigation of the flea fauna in the nests of some high arctic birds (Siphonaptera).

At Mestersvig, NE-Greenland (72°16N, 23°55W) a sample of breeding birds nests were collected. Four different species of fleas were found to infect the nests: *Ceratophyllus v. vagabundus* in nests of Barnacle Goose (*Branta leucopsis*) and Pink-footed Goose (*Anser fabalis brachyrhynchus*). *Ceratophyllus g. gallinae* was found to parasitise Wheatear (*Oenanthe oenanthe leucorrhoa*) and Snowbunting (*Plectrophenax nivalis*). In nests of snowbunting were also found *Ceratophyllus borealis* and *Megabothris groenlandicus*. The record of *M. groenlandicus* is interesting because this species is known specifically to infect Lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*) and might indicate that this flea could survive on Snowbunting in years deficient in Lemmings.

LITTERATUR

- Henriksen, K. L., 1939: A revised index of the insects of Greenland. – *Medd. om Grønland*, 119 (10): 1–112.
Smit, F. G. A. M., 1954: Lopper. *Danmarks Fauna* 60.
Wahlgren, E., 1903: Aphanipterologische Notizen nebst Beschreibung neuer Arten. *Arkiv for Zoologi*, 1: 181–196.

Forfatterens adresse/Author's address:
Zoologisk Museum, Universitetsparken 15,
DK - 2100 København Ø, Danmark.

MINDRE MEDDELELSE

Det XVII. Nordiske Entomologmøde

Det XVII. Nordiske Entomologmøde afholdes i Bergen, Norge, 2.–4. august, 1977.

Ekskursion 5.–7. august eller 8. august. Program for mødet samt anmodning om tilmeldelse vil blive udsendt senere.

Astrid Löken

Parthenogenese (jomfrufødsel) hos insekter, myriapoder, spindlere og landbænkebidere

af HENRIK ENGHOFF

(With a summary: Parthenogenesis in insects, myriapods,
arachnids, and terrestrial isopods).

Indledning	31
Ordliste	32
Thelytoki	33
Cyklisk parthenogenese	39
Haplodiploidi	42
Polyploidi i forbindelse med thelytoki	44
Parthenogenesens forekomst hos insekter m. m.	44
Nogle generelle træk af thelytokiens forekomst i dyreriget	56
Geografisk parthenogenese	57
Taxonomiske problemer i forbindelse med thelytoki	58
Summary	60
Litteratur	61

Indledning

Langt de fleste dyr har kønnet (sexuel) formering, dvs. at livscyklus omfatter en sammensmeltning af to celler fra forskellige individer (æg- og sædceller). Der er imidlertid et betydeligt antal dyr, der helt eller delvis har forladt sexualiteten og formerer sig ukønnet: ved knopskydning, fragmentering eller ved *parthenogenese* (jomfrufødsel), dvs. at ubefrugtede æg kommer til udvikling.

I mange tilfælde har man hos ellers kønnede former fundet, at ubefrugtede æg er begyndt at dele sig og har udviklet sig noget, uden at der er kommet færdigt afkom ud af det. Dette fænomen (rudimentær parthenogenese) omtales ikke nærmere her; det har hovedsagelig interesse for cytologer og embryologer og spiller næppe nogen rolle i naturen. Det samme gælder de utallige eksempler på, at parthenogenese er fremkaldt kunstigt: ved kemisk eller anden pirring af ubefrugtede æg. Det følgende handler udelukkende om naturligt forekommende, fuldt funktionel parthenogenese.

Parthenogenese hos insekter

Naturlig parthenogenese er konstateret hos særdeles mange former, tilhørende de fleste af dyrerigets højere taxa, dog hidtil ikke hos pattedyr (med mindre man fæster lid til en næsten 2000 år gammel anekdote). Selv om man holder sig inden for entomologiens rammer, fremtræder parthenogenesen i et utal af variationer. Derfor omfatter denne oversigt en almen gennemgang af de forskellige hovedtyper af parthenogenese før den specielt entomologiske behandling af emnet.

Adskillige personer har været mig behjælpelige med oplysninger om parthenogenese, oplysninger om litteratur om parthenogenese, eller med kritik af manuskriptet. For sådan hjælp takkes Nils Møller Andersen, Fritz Bangsholt, Jens Böcher, Inge Bødker Enghoff, E. W. Kaiser, Ellinor Bro Larsen, Ole Lomholdt, Ebbe Schmidt Nielsen, Bo Vest Pedersen, Ulf Scheller og S. L. Tuxen. K. L. Elsman takkes for udførelsen af illustrationerne.

Ordliste

Til emnet parthenogenese knytter der sig en række specialudtryk, hvoraf nogle sikkert er ukendte for nogle. For at lette læsningen af det følgende gives her en alfabetisk liste over disse udtryk:

<i>udtryk</i>	<i>synonym</i>	<i>forklaring</i>	<i>hoved- omtale side</i>
allopolyploidi	alloploidi	<i>polyploidi</i> , hvor cellerne indeholder kromosomsæt fra forskellige »former«, kræver hybridisering	44
ameiotisk thelytoki	apomiktisk thelytoki	<i>thelytoki</i> , hvor der ikke sker nogen reduktionsdeling (meiose)	35
arrhenotoki		ubefrugtede æg giver hanligt afkom (jvf. <i>haplodiploidi</i>)	42
autopolyploidi	autoploidi	<i>polyploidi</i> , hvor cellerne indeholder ens kromosomsæt	44
bisexualitet	amphimixis	omfatter <i>diplodiploidi</i> og <i>haplodiploidi</i>	
cyklisk parthenogenese	heterogoni	vekslen mellem bisexuelle og <i>parthenogenetiske</i> generationer	39
deuterotoki	amphitoki	ubefrugtede æg giver hanligt + hunligt afkom	39
diplodiploidi	»almindelig« kønnet formering	befrugtede æg giver diploiddt afkom af begge køn, ubefrugtede æg udvikles ikke	34

fakultativ parthenogenese		ubefrugtede æg giver ofte, men ikke altid, afkom	36
geografisk parthenogenese		forekomst af <i>bisexuelle</i> og <i>thelytoke</i> former med forskellig udbredelse inden for samme morfologiske art eller artsgruppe .	57
haplodiploidi		ubefrugtede æg giver haploide hanner (<i>arrhenotoki</i>), befrugtede æg giver diploide hunner	42
meiotisk thelytoki	automiktisk thelytoki	<i>thelytoki</i> , hvor der sker reduktionsdeling (meiose) og påfølgende sammensmeltning af to af moderens kromosomreducerede (azygoide) kerner (undtagelse: <i>præmeiotisk kromosomfordobling</i>)	35
parthenogenese	jomfrufødsel	ubefrugtede æg giver afkom	31
polyploidi		cellerne indeholder mere end to sæt homologe kromosomer, omfatter triploidi, tetraploidi osv. (jvf. <i>allopolyploidi</i> og <i>autopolyploidi</i>)	44
præmeiotisk kromosom- fordobling		meiotisk thelytoki, hvor kromosomtallet før meiosen fordobles for derefter ved meiosen at bringes ned på udgangstallet . .	36
pseudogami	gynogenese	<i>parthenogenese</i> , hvor ægget ikke befrugtes, men kræver aktivering af en sædcelle for at udvikle sig	36
pædogenese		ungdomsstadier (f. eks. larver) forplanter sig	41
rudimentær parthenogenese		ubefrugtede æg påbegynder udvikling, men giver ikke færdigt afkom	31
spanandri		hanner mangler eller er meget sjældne . . .	45
thelytoki		ubefrugtede æg giver hunligt afkom . . .	33
tychoparthenogenese		ubefrugtede æg giver undtagelsesvis afkom	36

Thelytoki

Dette og de to følgende afsnit er at betragte som en summarisk beskrivelse af parthenogenesens mangehånde varianter. En grundigere gennemgang finder man hos White (1973), hvis værk danner en væsentlig del af grundlaget for nærværende oversigt. Specielt for entomologer er Suomalainens (1962) artikel også vigtig.

Parthenogenese hos insekter

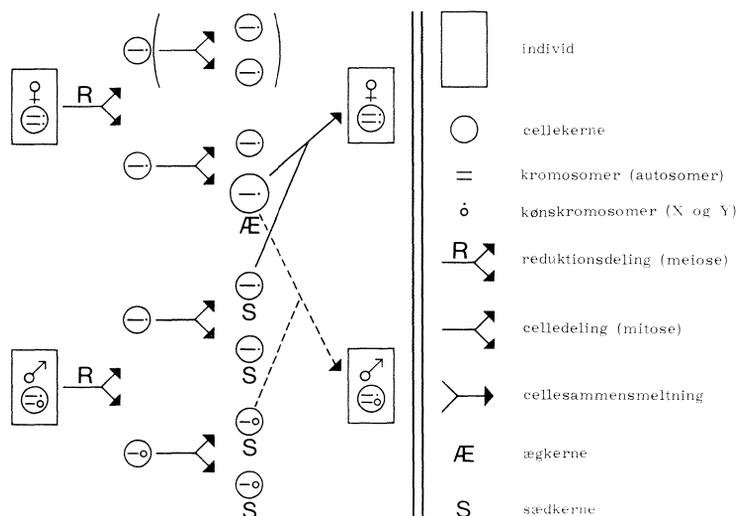


Fig. 1. Skematisk fremstilling af kønscelledannelse, kromosomforhold m. m. ved almindelig bisexuel formering (diplodiploidi). Til højre for dobbeltlinien er de forskellige symboler forklaret.

Den simpleste form for parthenogenese: at ubefrugtede hunner får hunligt afkom, benævnes *thelytoki*. Thelytoki er den almindeligste form for parthenogenese, således at forstå, at man regner med, at den er udviklet et antal af gange uafhængigt af hinanden fra seksuelle former. De fleste thelytoki former er systematisk isolerede, dvs. at deres nærmeste slægtninge er bisexuelle.

Thelytoki – eller i det mindste nogle former for meiotisk thelytoki – henregnes undertiden ligesom selvbefrugtende hermafroditisme til kønnet formering, fordi afkommet er genetisk forskelligt fra moderen (G. C. Williams, 1975). Det forekommer dog denne artikels forfatter mest naturligt at rubricere al thelytoki som ukønnet: det synes meningsløst at tale om køn, når der kun er ét af dem.

Ved overgangen fra bisexualitet til thelytoki er det et problem for den pågældende organisme, at den i stedet for at producere æg med kromosomtallet halvt så stort som dens kropscellers (azygoide ægkerner, fig. 1), skal producere afkom med samme kromosomtallet som dens kropsceller (zygoide kerner).

Den tilsyneladende mindst komplicerede måde, hvorpå dette kan foregå, består i, at der slet ikke sker nogen reduktionsdeling (meiose) under

oogenesen (fig. 2a). Dette kaldes *ameiotisk* (eller *apomiktisk*) *thelytoki*. Ved ameiotisk thelytoki er afkommet genetisk identisk med moderen, bortset fra eventuelle mutationer.

Da man regner med, at alle nulevende thelytoke former har bisexualle forfædre (G. C. Williams, 1975), bør ameiotisk thelytoki betragtes som mere avanceret end *meiotisk* (eller *automiktisk*) *thelytoki*, hvor der lige som hos bisexualle organismer sker reduktionsdeling. Efter reduktionsdelingen sker der så en sammensmeltning af to af moderens azygoide kerner, hvor-

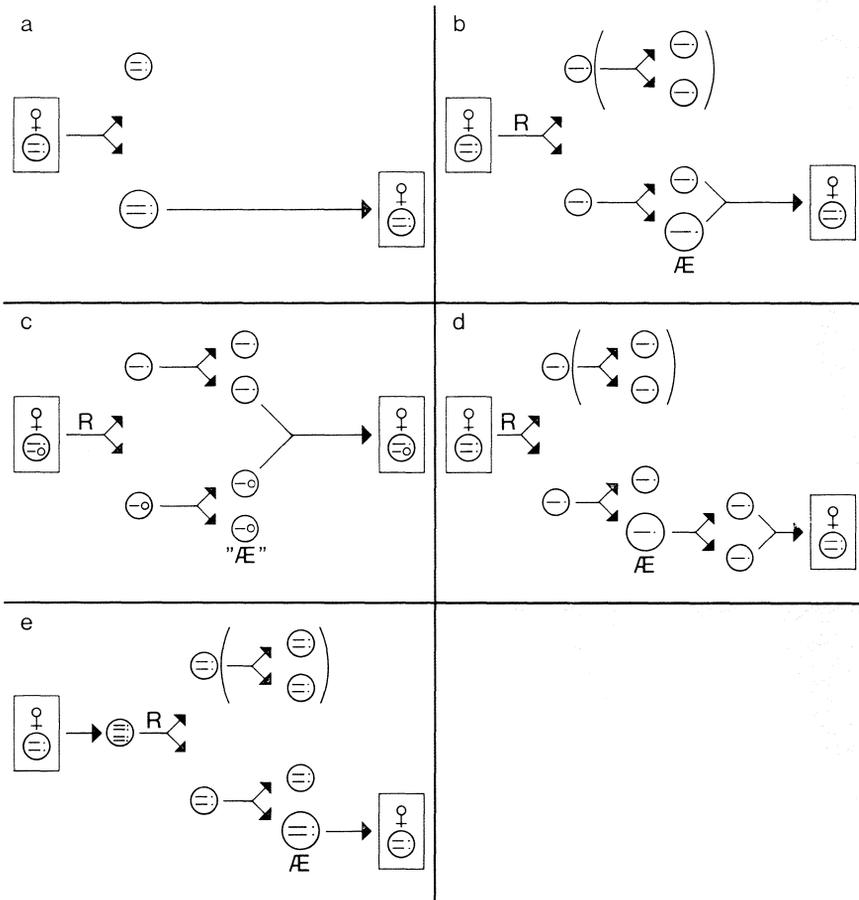


Fig. 2. Skematisk fremstilling af ægmodning, kromosomforhold m. m. ved forskellige typer af thelytoki. a: ameiotisk thelytoki, b-e: forskellige typer af meiotisk thelytoki (se teksten). Symboler som fig. 1.

Parthenogenese hos insekter

ved det zygoide kromosomtallet genetableres. Hvilke azygoide kerner, der smelter sammen, kan variere:

Fig. 2b viser sammensmeltning mellem produkterne af meiosens 2. deling (2. delings søsterkerner). Fig. 2c viser sammensmeltning mellem 2. delings ikke-søsterkerner. Fig. 2d viser sammensmeltning mellem de azygoide, identiske produkter af den første kløvningsdeling. Fig. 2e viser en afvigende form: *præmeiotisk kromosomfordobling*. Før meiosen sker der en fordobling af kromosomtallet, således at kromosomtallet efter meiosen er zygoide. Der sker altså ingen sammensmeltning af kerner.

De genetiske konsekvenser af meiotisk thelytoki afhænger af, hvilken type restitution af det zygoide kromosomtallet, der foreligger, samt af, hvorvidt der sker overkrydsninger. Her skal kun nævnes: Tilfælde 2d vil give 100% homozygot afkom, fordi de to kerner, der smelter sammen, er identiske. Tilfælde 2e vil give afkom, der er genetisk identisk med moderen, hvis kromosomparringen i den første meiotiske profase udelukkende sker mellem søster-kromosomer, hvilket sandsynligvis ofte er tilfældet; konsekvenserne af præmeiotisk kromosomfordobling er under disse omstændigheder de samme som af ameiotisk thelytoki.

Det er værd at bemærke, at den thelytoke form af sommerfuglen *Solenobia triquetrella* (se side 54) har meiotisk thelytoki af type 2c. Herved sikres, at afkommet er hunligt, idet det hos sommerfugle – i modsætning til f. eks. pattedyr – er hunnen, der har to forskellige kønskromosomer, XY. Hvis restitutionen hos *S. triquetrella* foregik ved mekanisme 2b eller 2d, ville afkommet blive hanligt (XX).

Som nævnt forekommer thelytoki hos mange dyr. Udover de tilfælde, hvor en form forplanter sig ved konstant thelytoki, kendes adskillige tilfælde (f. eks. den hjemlige markgræshoppe, *Chorthippus longicornis*), hvor normalt bisexuelle former undtagelsesvis producerer hunligt afkom uden befrugtning (*tychoparthenogenese*). Dette kan betragtes som et første trin på vejen til konstant thelytoki. Faktisk er det lykkedes i laboratoriet at forøge frekvensen af tychoparthenogenese hos en bananflueart, *Drosophila mercatorum*, ved selektion. Et videre skridt på vejen mod konstant thelytoki repræsenteres af former, hvor en betydelig del af æggene regelmæssigt udvikles uden befrugtning (*fakultativ parthenogenese*).

Pseudogami er en særpræget form for thelytoki. Pseudogame formers æg kræver ikke en egentlig befrugtning for at udvikle sig, men det er nødvendigt, at ægget »pirres« af en sædcelle. Dvs. at der må være hanner til stede (med mindre det pågældende dyr er hermafrodit), men de hanlige gener føres overhovedet ikke videre til afkommet. De nødvendige hanner er som

regel ikke sønner af pseudogame mødre; de »lånes« fra beslægtede bisexuelle former. Et eksempel på pseudogami er tyvebillen *Ptinus mobilis*, som »låner« hanner af den nærtstående bisexuelle *Pt. clavipes*.

På trods af de mange eksempler på thelytoki, som opremses side 44 ff, er det meget store flertal af dyr bisexuelle. White (1973) gætter på, at noget mindre end 1/1000 af samtlige dyrearter er thelytoke. Man må altså regne med, at der er afgørende fordele ved den komplicerede bisexuelle formering. I en helt ny bog om seksualitet forsvarer G. C. Williams (1975) det synspunkt, at bisexuel formering er en fordel, hvis afkommets fremtidige miljø ikke kan forudsiges med sikkerhed (ekstremt eksempel: marine organismer med planktoniske larver). Den bisexuelle formering vil give et mere varieret afkom end thelytoki (og andre ukønnede typer), og chancen for, at der vil være enkelte blandt afkommet, der er veltilpassede det nye miljø, vil være størst ved bisexuel formering. For en uddybning af dette spændende emne henvises til Williams' læseværdige bog.

Det er i overensstemmelse med ovennævnte hypotese, at thelytoki findes hos systematisk isolerede former og ikke er karakteristisk for højere taxa: de thelytoke former kan klare sig et stykke tid, men er ikke i stand til at ændre deres genpulje hurtigt nok, hvis miljøet ændrer sig, og uddør derfor.

På den anden side er der en række kortsigtede fordele ved thelytoki, som gør det forståeligt, at denne formeringsform er blevet »opfundet« så mange gange:

a. Thelytoke former har en fordel i spredningsmæssig henseende: Hvis en bisexuel art skal starte en ny koloni, kræves der enten både en han og en hun eller en befrugtet hun. En ny koloni af en thelytok form kan startes af et hvilket som helst individ (voksen, larve, æg).

b. En population af en bisexuel art kan uddø, som følge af at kønnene ved ringe populationstæthed kan have svært ved at finde hinanden. Et sådant problem har thelytoke former (og selvbevrugtende hermafroditter) selvsagt ikke (Tomlinson, 1966).

c. En thelytok huns afkom består, bortset fra eventuelle »fejltagelser«, udelukkende af hunner. Alt andet lige vil dette bevirke, at en thelytok form kan have en hurtigere populationsvækst end en bisexuel. Dog er »alt andet« ofte ikke lige (White, 1970): Nogle thelytoke former har, sammenlignet med bisexuelle slægtninge, nedsat produktion eller klækkeprocent af æg. Det gælder f. eks. kakerlakken *Pycnoscelus surinamensis* (Roth, 1974) (side 46), kvægmyggen *Gymnopais* sp. (Downes, 1965), bananfluen *Drosophila mangabeirai* (White, 1970) (side 52) og tusindbenet *Nemasoma varicorne* (Enghoff, i trykken b) (side 55). Den nedsatte fertilitet kan forsøgsvis

Parthenogenese hos insekter

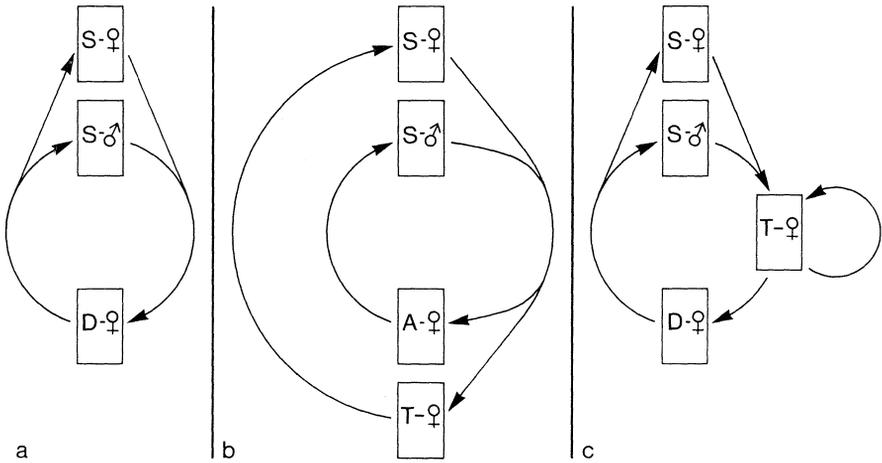


Fig. 3. Skematisk fremstilling af cyklisk parthenogenese. a-c: forskellige typer (se teksten). A-♀: arrhenotok hun, D-♀: deuterotok hun, S-♂ og S-♀: bisexuel han og hun, T-♀: thelytok hun.

forklares ved, at thelytokien i disse tilfælde er af særlig ung dato og de ny-erhvervede kromosomale mekanismer endnu ikke perfekte, således at en del af æggene mislykkes.

d. Thelytoke hunner behøver ikke bruge tid og energi på parringsadfærd – tid og energi, som i stedet kan anvendes til fødesøgning, ægproduktion m. m. Mange thelytoke former, hvis bisexuelle forfædre stadig findes, gør ikke forsøg på at parre sig med eventuelt tilstedeværende bisexuelle hanner, dvs. at der må være sket en evolution i retning af tab af parringsinteresse. Denne evolution har Ikeda & Carson (1973) delvis genskabt i laboratoriet: Efter kun to selektionscykler kunne de frembringe en klon af den thelytoke form af *Drosophila mercatorum* (side 52), som var signifikant mindre parringslysten end udgangsklonen.

e. Hos mange dyr er hanner mindre robuste end hunner, f. eks. hos skjoldlus (White, 1970), sækbærere (Pallesen, 1964) og nogle tusindben (Enghoff, i trykken b, Haacker, 1968). En thelytok form vil derfor kunne overleve på steder, hvor den bisexuelle er udelukket, fordi hannerne ikke kan tåle omgivelserne.

f. Inden for populationsgenetikken opererer man med begrebet *balanceret polymorfi*. Dette betegner forholdet, at heterozygote individer (Aa) er overlegne (mere »fit«) i forhold til begge homozygoter (AA og aa). I en bisexuel population og i de fleste typer af meiotisk thelytoke »populatio-

ner« vil der i hver generation blive produceret et antal af de »underlødige« homozygoter (den genetiske byrde), fordi generne i populationen blandes (eller hos de thelytoke former: fordi der sker rekombination af moderens gener). Ved ameiotisk thelytoki og meiotisk thelytoki med præmeiotisk kromosomfordobling vil der ikke være nogen genetisk byrde, fordi afkommet er genetisk identisk med moderen (White, 1970). Ved andre typer af meiotisk thelytoki er betingelserne for balanceret polymorfi komplicerede (f. eks. Templeton, 1974).

g. Måske den vigtigste forskel på bisexual og ukønnet formering er, at afkommet af et individ, der formerer sig ukønnet, udelukkende har moderens gener. Et bisexuelt individ vil derimod kun være ansvarligt for halvdelen af afkommets gener. Bisexual formering må således forventes at være behæftet med en 50% negativ selektionsværdi. Konsekvenserne af dette interessante synspunkt diskuteres af G. C. Williams (1975).

h. Et specialtilfælde udgøres af de rent thelytoke (anholocykliske) bladlus, der er udviklet fra cyklisk parthenogenetiske (holocykliske) arter med værtsskifte. Ved at springe den bisexuelle generation over bliver disse bladlus i stand til at leve på steder, hvor kun den ene værtsplante gror (eks. *Sacchiphantes* side 47).

Cyklisk parthenogenese

En regelmæssig vekslen mellem bisexuelle og parthenogenetiske generationer kaldes *cyklisk parthenogenese* eller *heterogoni* og kendes hos et beskedent antal grupper i dyreriget. Til gengæld er det så ofte således, at et helt højere taxon er karakteriseret ved denne komplicerede forplantningsmåde. Cyklisk parthenogenese kendes hos bladlus, galhvepse og enkelte andre årevingede, nogle få galmyg og hos en enkelt, højt mærkværdig, amerikansk bille: *Micromalthus debilis* (side 51). Blandt ikke-insekter findes cyklisk parthenogenese hos hjuldyr, dafnier, digene ikter og enkelte parasitiske rundorme.

Fig. 3 viser nogle varianter af cyklisk parthenogenese. Fig. 3a skal anskueliggøre den simpleste form, som findes hos mange galhvepse: Den bisexuelle generation (S-♀ og S-♂) producerer udelukkende hunligt afkom. Disse hunner (D-♀) producerer ved parthenogenese afkom af begge køn, hvorved cyklen er komplet. Det fænomen, at en og samme parthenogenetiske hun producerer såvel hunligt som hanligt afkom, benævnes *denterotoki*.

Hos andre galhvepse er systemet lidt mere raffineret (fig. 3b). Her består den bisexuelle generations afkom af to slags parthenogenetiske hunner:

Parthenogenese hos insekter

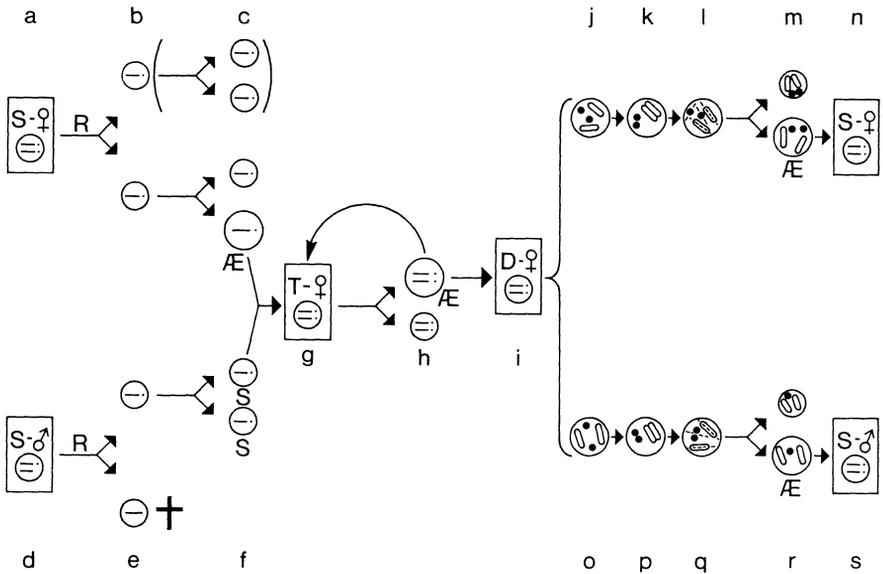


Fig. 4. Schematisk fremstilling af kønscelledannelse, kromosomforhold m. m. hos bladlus. Symboler som fig. 1, dog er kerner og kromosomer tegnet større end ellers i den højre del af figuren (j-m & o-r); her er autosomer repræsenteret af aflange, åbne symboler, kønskromosomer af udfyldte cirkler. Se i øvrigt teksten.

hun-producerende (T-♀) og han-producerende (A-♀). (Når afkommet fra en parthenogenetisk hun er hanligt, taler man om *arrhenotoki*).

Hos bladlus er der mellem den bisexuelle og den deuterotoke (eller thelytoke + arrhenotoke) generation indskudt et antal rent thelytoke generationer (fig. 3c).

Der er to kritiske punkter i sådanne cykler. For det første skal det sikres, at alt afkommet af den bisexuelle generation bliver hunligt; for det andet skal den genetiske kønsbestemmelse »genopstå« hos parthenogenetiske hunner. Som eksempel på, hvordan disse problemer kan klares, gennemgås cyklus hos bladlus (en grundigere behandling findes hos White, 1973):

Fig. 4 viser, at oogenesis hos de seksuelle hunner (S-♀) foregår ganske normalt, med halvering af kromosomtallet fra $2N+XX$ ($2N$ =autosomer, XX =kønskromosomer) til $N+X$ (a-b). Hos hannen, som kun har ét kønskromosom ($2N+XO$), sker der ligeledes en reduktion, således at der dannes to sekundære spermatocytter (d-e): én med $N+X$ og én med $N+O$. Den celle, der intet kønskromosom får ($N+O$), modtager imidlertid meget mindre cytoplasma end den anden og degenererer. Det er altså kun $N+X$ -

spermatocytten, der gennemgår en yderligere (mitotisk) deling (e-f) og giver ophav til spermatozoer. Dvs. at alle spermatozoer har $N+X$ kromosomer, og når de befrugter et æg (med $N+X$ kromosomer) (cf-g), bliver resultatet en hun ($2N+XX$). Denne hun ($T-\text{♀}$) producerer ved ameiotisk thelytoki døtre, som kan give ophav til flere thelytoke generationer (g-h, g-h, g-h...).

Før eller siden ophører denne rent thelytoke formering, og $T-\text{♀}$ producerer deuterotok døtre ($D-\text{♀♀}$). En deuterotok hun producerer to slags æg: 1) Hos *hun-æg* sker der, som normalt ved kønscelledannelse, en parring af homologe kromosomer (j-k). Imidlertid falder de homologe kromosomer fra hinanden igen (k-l) og deles mitotisk, så resultatet bliver en hun ($2N+XX$) (l-n). 2) Hos *han-æg* sker der ligeledes en kromosomparring (o-p), men kun autosomerne falder fra hinanden igen, X-kromosomerne forbliver parrede (p-q). Mens autosomerne deles mitotisk i modningsdelingen, falder X-kromosomerne simpelthen »forsinket« fra hinanden uden at deles; herved fås en han ($2N+X$) (q-s).

Det må understreges, at ovenstående kun er et eksempel. I den anden store insektgruppe med cyklisk parthenogenese, galhvepsene, foregår generationsskiftet således på en ganske anden måde i forbindelse med de årevingedes specielle kromosomforhold (side 42).

Hos de galmyg, der har cyklisk parthenogenese, samt hos billen *Micro-malthus debilis*, er de parthenogenetiske generationer *pædogenetiske*, dvs. at de forplanter sig på et larvestadium.

Former med cyklisk parthenogenese kombinerer de langsigtede fordele ved bisexual formering med nogle af thelytokiens kortsigtede plusser (side 37); det er derfor forståeligt, at cyklisk parthenogenese i modsætning til ren thelytoki kan være karakteristisk for hele højere taxa.

En smuk illustration af den genetiske forskel mellem konstant thelytoki og cyklisk parthenogenese er Hebert's (1974a, b) studier over dafnien *Daphnia magna*. På ustabile lokaliteter (udtørrende damme) har *D. magna* regelmæssig cyklisk parthenogenese; populationen starter hvert år fra befrugtede, overvintrende æg. Enzymelektroforetiske undersøgelser over sådanne populationer viste, at de som regel var i genetisk (Hardy-Weinberg) ligevægt. På stabile lokaliteter er forplantningen næsten udelukkende thelytok, og på sådanne lokaliteter fandt Hebert ofte store afvigelser fra Hardy-Weinberg ligevægt (for mange heterozygoter i forhold til det forventede, jvf. side 38).

Interessante teoretiske overvejelser over cyklisk parthenogenese, bl. a. over forholdet mellem antallet af bisexuelle og parthenogenetiske generationer, findes hos G. C. Williams (1975).

Parthenogenese hos insekter

Haplodiploidi

Denne betegnelse dækker over et bisexualt system, hvor hanner er haploide (har ét kromosomsæt, N) og fremgår af ubefrugtede æg, mens hunner er diploide (har to identiske kromosomsæt, 2N) og fremgår af befrugtede æg. Fig. 5 viser, hvordan haplodiploidi fungerer: Oogenesis er normal, med reduktionsdeling, således at ægget bliver haploidt som hos »almindelige« bisexuelle (diplodiploide) organismer. Derimod sker der ingen reduktionsdeling under spermatogenesis; sædcellerne har altså samme kromosomtallet (N) som hannens celler. Hvis det haploide æg befrugtes, fås et diploidt afkom (en hun); hvis det ikke befrugtes, fås et haploidt afkom (en han). Som nævnt side 40 benævnes dette, at ubefrugtede æg giver hanligt afkom, *arrhenotiki*.

Ligesom cyklisk parthenogenese, og i modsætning til thelytoki, er haplodiploidi kun opstået nogle få gange, men er til gengæld ofte karakteristisk for hele højere taxa. Således er, så vidt vides, alle årevingede insekter og thrips haplodiploide (bortset fra isolerede former, der sekundært er blevet thelytoke). Endvidere kendes haplodiploidi hos en gruppe skjoldlus (tribus Iceryni), hos nogle mellus, hos billen *Micromalthus debilis* (side 51) samt hos enkelte barkbiller. Uden for insekterne kendes haplodiploidi i adskillige grupper af mider og hos en stor gruppe af hjuldyr.

Der knytter sig mange interessante teoretiske problemer til haplodiploidi. For eksempel: Hvorfor bliver haploide individer hanner og diploide individer hunner? Hos snyltehvepsen *Bracon hebetor* (= *Habrobracon juglandis*) har man fundet, at individer, der er heterozygote for en antal »kønsfaktorer« (af disse findes mindst 9, som muligvis kan betragtes som multiple

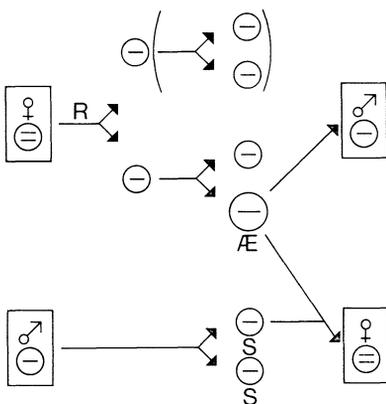


Fig. 5. Skematisk fremstilling af kønscelledannelse, kromosomforhold m. m. ved haplodiploidi. Symboler som fig. 1.

alleler på et enkelt locus), bliver hunner; individer med kun én type allel bliver hanner. Eksistensen af et stort antal alleler vil stærkt mindske chancen for, at et diploidt individ får to eksemplarer af samme allel. Sådanne individer kan dog tænkes opstået ved stærk indavl, og ved stærk indavl har man i laboratoriet netop produceret diploide hanner. Voila! Denne ret simple mekanisme er dog ikke generelt forekommende hos haplodiploide organismer; Crozier (1971) omtaler de vigtigste alternative hypoteser.

Haplodiploide formers genetik adskiller sig væsentligt fra andre bisexuelle (diplodiploide) formers. Hartl (1971) behandler nogle af de populationsgenetiske aspekter af haplodiploidi. Her skal blot nævnes følgende: De haploide hanner kan selvfølgelig ikke være heterozygote. Et eventuelt underlødigt gen vil i hannerne blive udsat for fuld selektion, mens det i en diploid organisme delvis vil kunne »skjule sig« som heterozygot (hvis det er recessivt). Som følge heraf vil man ikke forvente så megen balanceret polymorfi (side 38) hos en haplodiploid organisme som hos en diplodiploid.

Det er omdiskuteret, hvorvidt man vil forvente størst genetisk variabilitet hos de haploide hanner eller de diploide hunner; endnu hersker der uklarhed på dette punkt (Oliver & Herrin, 1974).

En yderst interessant teori om sammenhængen mellem haplodiploidi og *social adfærd* er udviklet af W. D. Hamilton og diskuteres udførligt af Wilson (1971). Social adfærd er udviklet ca. et dusin gange inden for de årevingede insekter (dog kun i gruppen Aculeata: gravehvepse, gedehamse, bier, myrer m. m.). Blandt de øvrige arthropoder kendes egentlig social adfærd kun hos termitter. Kernen i Hamiltons teori er, at i det haplodiploide system har en hun flere gener fælles med sine søstre end med sin mor og sine døtre. Derfor kan det bedre betale sig for en given hun (arbejder) at hjælpe sin mor (dronning) med at producere mere afkom (søstre) end at producere afkom selv. Dette skal forstås således, at det bedst kan betale sig for et individ at sørge for, at der bliver produceret afkom med så mange gener som muligt fælles med det pågældende individ.

Man kan spekulere over, hvorfor social adfærd ikke forekommer hos andre haplodiploide grupper såsom thrips og ikke-aculeate årevingede. Wilson (1971) foreslår som forklaring, at disse dyr ikke besidder en anden nødvendig forudsætning for udviklingen af social adfærd: at moderen forbliver i tæt kontakt med sit afkom. Denne forudsætning opfyldes af de haplodiploide barkbiller (*Xyleborus* spp., side 51) og Wilson (*l. c.*) anser disse billers mangel på social adfærd som et modargument til Hamiltons teori.

Parthenogenese hos insekter

Polyploidi i forbindelse med thelytoki

Hos de fleste dyr indeholder kropscellerne to sæt homologe kromosomer (diploidi), mens kønscellerne kun har ét sæt (haploidi).

Polyploidi betyder, at en organismes celler indeholder mere end to sæt homologe kromosomer. Polyploidi omfatter *triploidi* (tre sæt homologe kromosomer), *tetraploidi* (fire sæt), *pentaploidi* (fem sæt) osv.

Polyploidi er vidt udbredt blandt højere planter. I modsætning hertil er kun få dyr polyploide. White (1973) gennemgår forskellige hypoteser om denne forskel mellem dyr og højere planter.

Det er et faktum, at flertallet af de dyriske polyploider, der kendes, er thelytoke. Det vil føre for vidt at komme ind på alle de hypoteser, der er udkastet om dette emne; blot følgende nævnes: Det vil være et stort problem for en polyploid form, at der meget nemt kan komme uorden i paringen af homologe kromosomer under reduktionsdelingen. I en normal, diploid celle, parres jo de homologe kromosomer to og to (danner bivalenter); hvis der er mere end to sæt homologe kromosomer, er der fare for dannelse af multivalenter, og produkterne af reduktionsdelingen vil da ikke få det rigtige antal kromosomer. Det er klart, at hos former med ameiotisk thelytoki, hvor der slet ikke sker nogen reduktionsdeling, er denne hindring for polyploidi ikke til stede. Det samme gælder former med meiotisk thelytoki af typen med præmeiotisk kromosomfordobling og påfølgende parring udelukkende mellem søsterkromosomer.

Man kan skelne mellem to typer polyploidi: *autopolyploidi* (autoploidi), hvor polyploidiseringen sker »ved egen hjælp«, og *allopolypliodi* (allopliodi), hvor polyploidiseringen sker ved hybridisering med en nærtstående form. En triploid form (3N) kan f. eks. tænkes opstået ved hybridisering mellem en diploid ameiotisk thelytok form (diploide æg, 2N) og en nærtbeslægtet diploid, bisexual form (haploide sædceller, N). Både auto- og allopolyplioder synes at være repræsenteret blandt polyplioide, thelytoke dyr (Suomalainen, 1962).

En vigtig genetisk konsekvens af polyploidi *per se* vil være, at en mutation vil have meget svært ved at udtrykke sig, fordi den som »modvægt« har to eller flere portioner af den oprindelige allel. Dvs., at man må forvente stor genetisk stabilitet hos polyplioide former.

Parthenogenesens forekomst hos insekter m. m.

I dette afsnit omtales kortfattet parthenogenese hos de enkelte ordner af insekter og hos andre landarthropoder. Der lægges hovedvægt på eksempler

fra den danske fauna, men nogle af de bedst undersøgte tilfælde omtales uafhængigt af geografisk forekomst. Herved får man forhåbentlig et mere levende billede af parthenogenesens mangearthethed og betydning i naturen, end hvad der var muligt at give i de foregående afsnit.

I mange tilfælde må man, selv om endegyldigt bevis ikke foreligger, antage at en form forplanter sig ved thelytoki, hvis hanner er ukendte eller meget sjældne i forhold til hunner. Dette betegnes *spanandri*. Eksempler, hvor spanandri er det eneste grundlag for en mistanke om thelytoki, er kun medtaget i meget begrænset omfang.

For hvert af de omtalte højere taxa er, så vidt muligt, angivet en eller flere oversigtsartikler om parthenogenese. De eksempler, der ikke er forsynet med kildehenvisning, er taget fra disse oversigter.

Insekt- (hexapod-) ordnernes rækkefølge og navngivning følger Kristensen (1970). Parthenogenese er, så vidt jeg ved, ukendt hos følgende hexapodordner: Diplura, Protura, Odonata (guldsmede), Plecoptera (slørvinger), Dermaptera (ørentviste), Grylloblattodea, Zoraptera, Megaloptera (dovenfluer, kamelhalsfluer m. m.), Mecoptera (skorpionfluer) og Siphonaptera (lopper) samt hos myriapodklassen Symphyla.

Collembola, springhaler

Oversigt: Schaller (1970), Petersen (1971). Thelytoki er påvist hos flere arter, bl. a. to almindelige danske former: *Tullbergia krausbaueri* og *Isotoma notabilis*. Hos den ligeledes danske *Neanura muscorum* kendes en bisexual, diploid form og en thelytok polyplloid (polyplloidiseringsgrad variabel) form (Cassagnau, 1972). *Onychiurus procampatus* (dansk) har tilsyneladende to typer hunner: en lille, normalt bisexual form og en stor thelytok form, som imidlertid kun forplanter sig, hvis der er hanner af *O. tricampatus* (dansk) til stede. Dette må fortolkes som pseudogami (Hale, 1964).

Thysanura, urinsekter

Thelytoki er påvist hos den vidt udbredte væksthussart, *Nicoletia meinerti* (Picchi, 1972). I den artsfattige skandinaviske fauna er hanner ukendte hos to arter, *Dilta suecica* og *Petrobius lohmanderi*, skønt et betydeligt antal hunner foreligger (spanandri) (Agrell, 1944).

Ephemeroptera, døgnfluer

Oversigt: Illies (1968), McCafferty & Huff (1974). Hos adskillige arter forekommer spanandri, og thelytoki er påvist hos flere. *Centroptilum luteolum* (dansk) er bemærkelsesværdig, idet man hos denne art har klækket både hanner og hunner af ubefrugtede æg (deuterotoki).

Embioptera

Oversigt: Kaltenbach (1968). Adskillige thelytoke former kendes i denne orden (som ikke har nordeuropæiske repræsentanter).

Parthenogenese hos insekter

Et særligt interessant tilfælde, den mediterrane *Haploembia solieri*, er undersøgt af Stefani, hvis resultater refereres af White (1970): Foruden en bisexual, diploid form omfatter denne art en thelytok, diploid form (triploide individer findes nu og da og opstår tilsyneladende fra den thelytoke, diploide form). På visse lokaliteter findes den bisexuelle og den thelytoke form sammen, og det spændende er, at der på disse lokaliteter er en nøje sammenhæng mellem procenten af thelytoke hunner og procenten af individer (begge køn), der er parasiterede af en gregarin (encellet dyr). Denne gregarin er mest skadelig for hanner, som bliver sterile ved parasiteringen. Herved har den thelytoke form fået »forørende« en selektiv fordel (jvf. side 38, punkt e).

Dermaptera, ørentviste

Parthenogenese er ukendt hos ørentviste (Chapman, 1969). Dog beretter Günther & Herter (1974) om en hun af den almindelige *Forficula auricularia* (fra Azorerne), som i kultur fik et kuld på 24 ♀♀, 0 ♂♂. Forfatterne nævner parthenogenese (thelytoki) som en tænkelig forklaring på dette, men det kan absolut ikke udelukkes, at den skæve kønsfordeling skyldes en tilfældighed eller har en anden årsag.

Orthoptera, græshopper og fårekylinger

Oversigter: Beier (1972), White (1973). Tychoparthenogenese og fakultativ thelytoki er vidt udbredt i denne orden. Den hjemlige markgræshoppe *Chorthippus longicornis* er allerede nævnt, og de to velkendte vandregørshopper, *Locusta migratoria* og *Schistocerca gregaria* kan også lejlighedsvis forplante sig parthenogenetisk.

Konstant thelytoki kendes hos den europæiske myrmekofile fårekyling *Myrmecophila acervorum* (kun i dele af udbredelsesområdet). Endvidere hos den store, mediterrane, vingeløse løvgræshoppe *Saga pedo* (tetraploid), der ofte fremhæves som et eksempel på geografisk parthenogenese (side 57): *S. pedo* findes i vidt adskilte kolonier fra det sydlige Rusland til Spanien, slægtens andre arter har langt mindre udbredelsesområder.

En af de bedst undersøgte thelytoke græshopper er den australske markgræshoppe *Moraba virgo*, undersøgt af White. *M. virgo* er især bemærkelsesværdig, fordi den har præmeiotisk kromosomfordobling (side 36), hvilket er sjældent hos insekter.

Cheleoptera, vandrende pinde og blade

Oversigter: Beier (1968a), White (1973). Både fakultativ og konstant thelytoki er hyppig blandt »pinde og blade«. Her nævnes kun det velkendte laboratorie- og terrariedyr *Carausius morosus*, som er konstant thelytok.

Dictyoptera, knælere, kakerlakker, termitter

Oversigter: Beier (1968b, 1974), Weidner (1970). Enkelte tilfælde af thelytoki kendes hos knælere og termitter. Blandt kakerlakker er der beskrevet adskillige tilfælde af fakultativ thelytoki, således hos den amerikanske kakerlak, *Periplaneta americana*, som findes indslæbt hos os, men kun en enkelt art, *Pycnoscelus surinamensis*, er konstant thelytok.

Psocoptera, barklus og boglus

Oversigter: Mockford (1971), Weidner (1972). Blandt ordnens ca. (!) 1647 arter er thelytoki påvist hos 28 og findes formodentlig hos yderligere 13. Hos 12 af de 28 arter, der vides at kunne forplante sig ved thelytoki, kendes dog også bisexuelle former. De thelytoke

former synes at være jævnt fordelt gennem ordnens 32 familier, således at forstå, at der ikke er nogle familier, der udmærker sig ved særlig høj frekvens af thelytoke former.

Af ca. 100 mellemeuropæiske arter er ikke mindre end 14 thelytoke. Som eksempel på en dansk thelytok Psocopter nævnes den almindelige *Caecilius flavidus*.

I de tilfælde, hvor en nominel art omfatter både en bisexual og en thelytok form, er den thelytoke ofte udbredt over større områder end den bisexualle (geografisk parthenogenese, side 57).

Phthiraptera, pelslus, fjerlus, lus

Oversigt: Kéler (1969). Blandt pelslus og fjerlus (underordner *Amblycera* og *Ischnocera*) er parthenogenese påvist i nogle få tilfælde. Parthenogenese er så vidt jeg ved ukendt hos ægte lus (underorden *Anoplura*).

Hemiptera, næbmundede

Det er praktisk at opdele omtalen af de næbmundede efter de fire underordner, da disse forholder sig yderst forskelligt m. h. t. forekomst af parthenogenese.

Coleorrhyncha: Parthenogenese så vidt jeg ved ukendt.

Heteroptera, tæger: Parthenogenese er meget sjælden. Indtil for nylig har man kun regnet med én thelytok form, blomstertægen *Campyloneura virgula* (dansk), hvor hanner er overmåde sjældne i Europa skønt almindelige i Nordafrika (Wagner, 1968). For nylig er der imidlertid påvist et par andre eksempler på spanandri hos tæger: Blomstertægen *Chlamydatus pullus* vidt udbredt i den palæarktiske region, og begge køn forekommer her. Men arten er også vidt udbredt på Grønland, og herfra kendes kun hunner, skønt Böcher (1971) har undersøgt over 800 imagines. Et lignende, omend mindre overbevisende eksempel er skøjteløberen *Mesovelvia amoena*. Skønt den er bisexual i Nordamerika, fandt Gagné & Howarth (1975) 26 ♀♀, 0 ♂♂ i huler på Hawaii, hvortil *M. amoena* formodes at være indslæbt. Forfatterne anser parthenogenese (thelytoki) som en mulig forklaring på dette.

Auchenorrhyncha, cikader: Parthenogenese er meget sjælden. Så vidt jeg ved, er thelytoki kun påvist hos den nordamerikanske *Agallia quadripunctata* (Black & Oman, 1947).

Sternorrhyncha, bladlopper, mellus, bladlus, skjoldlus:

Ingen bladlopper (*Psylloidea*) er mig bekendt parthenogenetiske.

Blandt mellusene (*Aleyrodoidea*) forekommer derimod både thelytoki og haplodiploidi. Den meget almindelige væksthus-mellus, *Trialeurodes vaporariorum* (»hvide fluer«) omfatter endog både en thelytok og en haplodiploid »race« (Thomsen, 1927). Den thelytoke form har meiotisk thelytoki med sammensmeltning af produkterne af første kløvningsdeling (side 35, fig. 2d).

Bladlus (*Aphidoidea*) er skoleeksempler på cyklisk parthenogenese, og denne formeringsform er – i et utal af mere eller mindre komplicerede variationer – karakteristisk for hele overfamilien. Som eksempel gennemgås, efter Steffan (1968) og Heie (1973), livscyklus hos 3 arter af slægten *Sacchiphantes* (= *Chermes*), hvoraf 2 er velkendte som forårsagere af de store ananasgaller på rødgran (fig. 6).

Sacchiphantes viridis (»den grønne ananasgallelus«) er værtsskiftende mellem gran (*Picea*) og lærk (*Larix*). Dens cyklus er toårig (de fleste bladlus har etårig cyklus og den familie,

Parthenogenese hos insekter

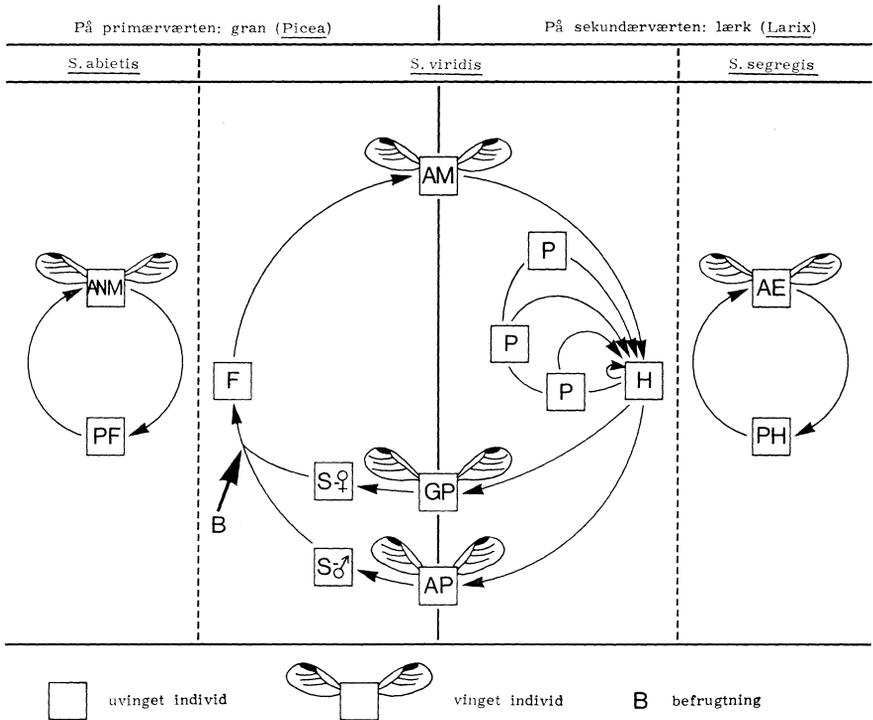


Fig. 6. Skematisk fremstilling af livscyklus hos 3 arter af bladluslægten *Sacchiphantes* (ananasgallelus). Omtegnet og forenklet efter Steffan (1968). AE: alata-exsulans, AM: alata-migrans, ANM: alata-non-migrans, AP: andropara, (B: befrugtning), F: fundatrix, GP: gynopara, H: hiemosistens, P: progrediens, PF: pseudo-fundatrix, PH: pseudo-hiemosistens, S-♂ og S-♀: sexuales han og hun. Alle undtagen S-♂ er hunner.

som slægten *Sacchiphantes* tilhører (*Adelgidae*) er yderligere bemærkelsesværdig ved, at alle generationer er æglæggende (hos de fleste bladlus er de fleste generationer levende-fødende, vivipare). Ananasgallerne dannes af en overvintrende, vingeløs, thelytok hun (*fundatrix*) og især dens unger (*alatae-migrantes*). Alatae migrantes er vingede og thelytoke og flyver fra gran til lærk, hvor de lægger æg. Ud af disse kommer *hiemosistens*-generationen (uvingede, thelytoke hunner), som overvintre. Hiemosistentes kan få to typer afkom: 1) uvingede, thelytoke hunner (*progredientes*), der forbliver på lærk og kan leve der i flere generationer, 2) vingede hunner, der flyver til gran, hvor nogle af dem (*gynoparae*) lægger æg, der bliver til hunner (gynoparae er altså thelytoke), mens andre (*androparae*) lægger han-æg (androparae er arrhenotoke). Disse hunner og hanner (*sexuales*) er vingeløse og repræsenterer den eneste generation med kønnet forering. Af det befrugtede æg kommer fundatrix, og cirklen er sluttet.

Denne indviklede cyklus, med både bisexuelle og parthenogenetiske generationer, kaldes en *holocyklus*. Bemærk, at *S. viridis* har en »bicyklus« på lærk af udelukkende thelytoke

generationer (hiemosistentes og progredientes). Fra en sådan »bicyklus« er springet ikke langt til en konstant thelytok cyklus, der er uden forbindelse med holocyklus. En sådan anholocyklisk form kendes da også. Den regnes som en selvstændig art, *Sacchiphantes segregis*. *S. segregis* har to typer hunner: *pseudohiemosistentes* (svarer til *S. viridis*' hiemosistentes) og *alatae-exsulantes*, som – skønt de er vingede – forbliver på lærk (de kan dog naturligvis sprede arten fra ét lærketræ til et andet).

På gran findes også en anholocyklisk form, *Sacchiphantes abietis* (»den gule ananagallelus«) med to typer hunner: *pseudofundatrices* (svarer til *S. viridis*' fundatrices) og *alatae-non-migrantes*.

Disse tre arter af *Sacchiphantes* illustrerer ganske godt væsentlige træk af bladlusenes parthenogenese. De kromosomale mekanismer er omtalt side 40. Vil man vide mere om disse yderst interessante dyr, kan Heie's pamflet (1973) anbefales, og Lampel (1969) giver en uhyre grundig gennemgang af forskellige bladlus' livscykler.

Der findes et væld af parthenogenetiske skjoldlus (*Coccoidea*), og adskillige typer af parthenogenese er repræsenteret blandt dem. En god oversigt er givet af Nur (1971); det følgende er et koncentrat af denne artikel:

a. *Haplodiploidi* er karakteristisk for medlemmerne af tribus *Iceryini* (fam. *Margarodidae*). Mindst 3 arter, bl. a. det frygtede skadedyr »vatpudeskjoldlusen« *Icerya purchasi*, er gået et skridt videre, og er blevet hermafroditter, hvilket er meget sjældent hos insekter (»rene« haploide hanner kan dog også optræde hos disse arter).

b. *Diploid arrhenotoki*, dvs. at ubefrugtede æg bliver til diploide hanner, kendes fra en enkelt art (*Lecanium putmani*) og ellers ikke i dyreriget (bortset fra i forbindelse med cyklisk parthenogenese).

c. *Deuterotoki* kendes hos et par arter.

d. *Meiotisk thelytoki* kendes hos adskillige *Lecanium*-arter, hvor den er af den type, som vises på fig. 2b (sammensmeltning af 2. delings søster-kerner). Meiotisk thelytoki med sammensmeltning af produkter af de første kløvningsdelinger (fig. 2d) kendes hos andre slægter.

e. *Ameiotisk thelytoki* kendes bl. a. hos to *Lecanium*-arter (*L. hesperidum* og *L. hemisphaericum*), der også har en fakultativt meiotisk thelytok form (Thomsen, 1927).

En idé om, hvor hyppig parthenogenese er hos skjoldlus, kan man få af følgende tal: Blandt 140 undersøgte arter af egentlige skjoldlus (*Diaspididae*) var 24 parthenogenetiske (11 af disse havde også bisexuelle former). Af 80 arter uldlus (*Pseudococcidae*) var 8 parthenogenetiske (1 havde også en bisexual form).

Thysanoptera, thrips.

Oversigter: Priesner (1968), Lewis (1973). Ordnen som helhed er karakteriseret ved haplodiploidi. Der findes dog et betydeligt antal thelytoke former, som uden tvivl er opstået fra haplodiploide forfædre. Nogle arter omfatter både haplodiploide og thelytoke former, ofte udbredt forskelligt. Hos andre synes der at være en årstidsvariation i forplantningsmåden (cyklisk parthenogenese??). Thelytoki er særlig hyppig blandt arter, der lever i væksthuse.

Neuroptera, netvinger.

Jeg kender kun New's (1967) udokumenterede påstand: at adskillige af de almindelige britiske arter af familierne *Chrysopidae* (guldojer) og *Hereroiidae* er fakultativt parthenogenetiske.

Parthenogenese hos insekter

Coleoptera, biller.

Oversigter: White (1970, 1973), Smith (1971). Både thelytoki, cyklisk parthenogenese og haplodiploidi kendes hos biller.

Thelytoki kendes først og fremmest hos snudebiller (*Curculionidae*). Af hjemlige eksempler kan nævnes hovedparten af vore *Otiorrhynchus*-arter, *Polydrosus mollis* og *Strophosomus melanogrammus*. Mange af disse snudebiller har både en bisexual og en thelytok form, adskillige endda flere thelytoker former med forskellige polyploidiniveauer, og disse former har som regel forskellig udbredelse, se f. eks. fig. 7. Snudebillernes thelytoki er ameiotisk, og polyploidi er reglen: Smith (1971) kender således kun 2 thelytoker former, som er forblevet diploide, men hele 30 triploider, 14 tetraploider, 6 pentaploider og 2 hexaploider.

Også blandt bladbiller (*Chrysomelidae*) findes thelytoker former. Den bedst kendte er



Fig. 7. Udbredelsen af *Otiorrhynchus singularis*, en snudebille. De tre krydser i Pyrenæerne viser forekomst af den bisexualle form, i resten af udbredelsesområdet (hvis østgrænse er ukendt og som også omfatter Azorerne) er arten thelytok. Efter Magnano, 1973.

Adoxus obscurus, som i Europa er thelytok og triploid, men i Canada er bisexual og diploid.

Ptinus mobilis (*Ptinidae*) er allerede nævnt (side 37) som et eksempel på pseudogami.

Yderligere eksempler på thelytoki hos biller findes i familierne vandkærer (*Hydrophilidae*) (den nordamerikanske og sibiriske *Helophorus orientalis* (Angus, 1970)), *Ciidae* (den nordamerikanske *Cis fuscipes*), klannere (*Dermestidae*) (*Reesa vespulae*, som bl. a. i de senere år har gjort sig bemærket som skadedyr i de skandinaviske lande (Andersson, 1973)) og endelig rovbiller (*Staphylinidae*), hvor thelytoki er påvist hos *Atheta fungi* (Korge, 1975) og yderligere må formodes at forekomme hos *Atheta hercynica* (Brundin, 1943) og flere arter af slægten *Amischa* (S. A. Williams, 1969).

Micromalthus debilis er en i reproduktiv henseende overmåde besynderlige bille. Den er eneste repræsentant for familien *Micromalthidae*, som placeres i den primitive underorden Archostemata. De fleste individer af *Micromalthus* er hunlige larver, der forplanter sig ved thelytoki (pædogese, side 41). Nogle af de pædogenetiske larver producerer imidlertid imagines af begge køn: diploide hunner og haploide hanner. Dette leder tanken hen på cyklisk parthenogenese med en vekslen mellem thelytoke (pædogenetiske) og haplodiploide generationer (jvf. nedenfor, galhvepse). Imidlertid er i hvert fald de hanlige imagines funktionsløse, så i praksis er *Micromalthus* konstant thelytok. »Spildproduktionen« af imagines tyder dog på, at der tidligere har været en funktionel bisexual (haplodiploid) generation.

Haplodiploidi er i øvrigt kendt hos to (ikke danske) barkbiller (*Scolytidae*) af slægten *Xyleborus*.

Hymenoptera, årevingede.

Oversigter: Bischoff (1927), Slobodchikoff & Dalby (1971), White (1973). Med nogle thelytoke undtagelser er alle hidtil undersøgte årevingede haplodiploide. De årevingede (ca. 100.000 arter) nævnes ofte som eksempel på, at haplodiploidi er et succesrigt »påfund«. Se i øvrigt side 43 om sammenhængen mellem haplodiploidi og social adfærd hos årevingede.

Thelytoki er ret almindelig blandt årevingede. Både meiotisk og ameiotisk thelytoki kendes, og der findes thelytoki i de fleste store undergrupper af årevingede:

Bladhvepse (*Tenthredinoidea*). Dansk eksempel: *Fenusa* (= *Caliosysphinga*) *dohrnii* (Pieronek, 1973).

Ichneumonoidea. Dansk eksempel: *Venturia* (= *Nemeritis*) *canescens*.

Chalcidoidea. Et stort antal former, bl. a. 16 ud af 53 undersøgte *Aphytis*-arter, 16 ud af 41 undersøgte *Thysanus*- eller *Signiphora*-arter.

Galhvepse (*Cynipoidea*). Se nedenfor.

Bethyloidea.

Myrer (*Formicoidea*). Se nedenfor.

Bier (*Apoidea*). Dansk eksempel: Honningbien, *Apis mellifera* har tycho-parthenogenese; den sydafrikanske underart, *A. m. capensis*, er dog regelmæssigt fakultativt thelytok (Wilson, 1971).

Cyklisk parthenogenese findes hos galhvepse (*Cynipoidea*) (se side 39). Her skal tilføjes, at de to generationer: haplodiploid og rent parthenogenetisk, er af forskelligt udseende og lever i forskelligt udseende galler. Flere galhvepse bl. a. i slægten *Andricus* har mistet den haploide generation og er rent thelytoke, analogt med de anholocykliske bladlus.

Cyklisk parthenogenese kendes også fra nogle få galledannende chalcidoider (Bischoff,

Parthenogenese hos insekter

1927) og hos enkelte myrer af slægterne *Oecophylla*, *Harpagoxenos* og *Crematogaster* (Wilson, 1971).

Diptera, tovingede.

Oversigter: White (1970, 1973), Hennig (1973). Thelytoki er vidt udbredt hos fluer og myg. Både meiotisk og ameiotisk thelytoki kendes, og adskillige ameiotisk thelytoke tovingede er polyploide; dog er der hidtil kun fundet triploider. Manglen på højere polyploider (tetraploider, pentaploider osv.) forklares forsøgsvis af White (1973) ved, at høje polyploidiserings-grader muligvis er uforenelige med de polytene kromosomer, også kaldet kæmpekromosomer, som findes i mange af de tovingedes celler (bedst kendt i spytkirtler).

Forekomsten af kæmpekromosomer letter i øvrigt studiet af genetiske forhold hos thelytoke tovingede, fordi man direkte kan se strukturelle detaljer i kæmpekromosomerne. Hos mange thelytoke former er der fundet stærk heterozygoti for kromosom-inversioner (se side 38). M. h. t. disse inversioner er der i flere tilfælde fundet polymorfi, både geografisk variation og variation på samme lokalitet. Af kvægmyggen *Cnephia mutata* er der således fundet over 700 thelytoke »biotoper« karakteriseret ved forskellige kombinationer af inversionsheterozygotier.

Thelytoki kendes hos følgende tovinge-familier:

Sommerfuglemyg, *Psychodidae*. Dansk eksempel: *Psychoda severini*.

Stikmyg, *Culicidae*. Tycho parthenogenese hos *Aedes aegypti* og *Culex pipiens fatigans*.

Dansemyg, *Chironomidae*. Mange former. Dansk eksempel: *Pseudosmittia virgo* (Bo Vest Pedersen, personlig meddelelse).

Kvægmyg, *Simuliidae*. Adskillige former, bl. a. den overfor nævnte *Cnephia mutata*. Nogle kvægmyg er ud over at være thelytoke mere eller mindre reduceret morfologisk. I det nordlige Norge lykkes det således ikke for de fleste individer af *Prosimulium ursinum* at komme ud af puppen; æggene frigives fra den døde hun, når den efterhånden går i opløsning (Downes, 1965).

Mitter, *Ceratopogonidae*.

Galmyg, *Itonididae* (= *Cecidiomyidae*). Tycho parthenogenese kendes hos *Wachtliella persicariae*, som også herhjemme danner galler på pileurt (*Polygonum*). Se i øvrigt nedenfor under cyklisk parthenogenese.

Dansefluer, *Empididae*. Spanandriske former kendes hos flere danske arter af slægten *Platypalpus* (Chvála, 1975).

Spidsvingefluer, *Lonchopteridae*. Den nordamerikanske *Lonchoptera dubia* omfatter fire thelytoke biotyper, som kan skelnes på deres (kæmpe-) kromosomer. To eller flere af de fire former findes ofte på samme lokalitet, og det antages, at formerne har lidt forskellige nicher, da en af dem ellers »burde« udkonkurrere de andre. Den europæiske (bl. a. danske) *L. furcata* er ligeledes thelytok (Baud, 1973).

Markfluer, *Chamaemyiidae*.

Minérfluer, *Agromyziidae*. Nogle *Phytomyza*-arter.

Bananfluer, *Drosophilidae*. Tycho parthenogenese kendes hos adskillige *Drosophila*-arter, bl. a. *D. mercatorum* (side 38). En enkelt art, den sydamerikanske *D. mangabeirai*, er konstant thelytok.

Cyklisk parthenogenese i forbindelse med pædogese kendes hos galmyg (*Itonididae*), bl. a. de danske arter *Miastor metraloas* og *Heteropeza pygmaea* (= *Oligarces paradoxus*). Af historiske og/eller patriotiske årsager bør det nævnes, at *M. metraloas* og *O. paradoxus*

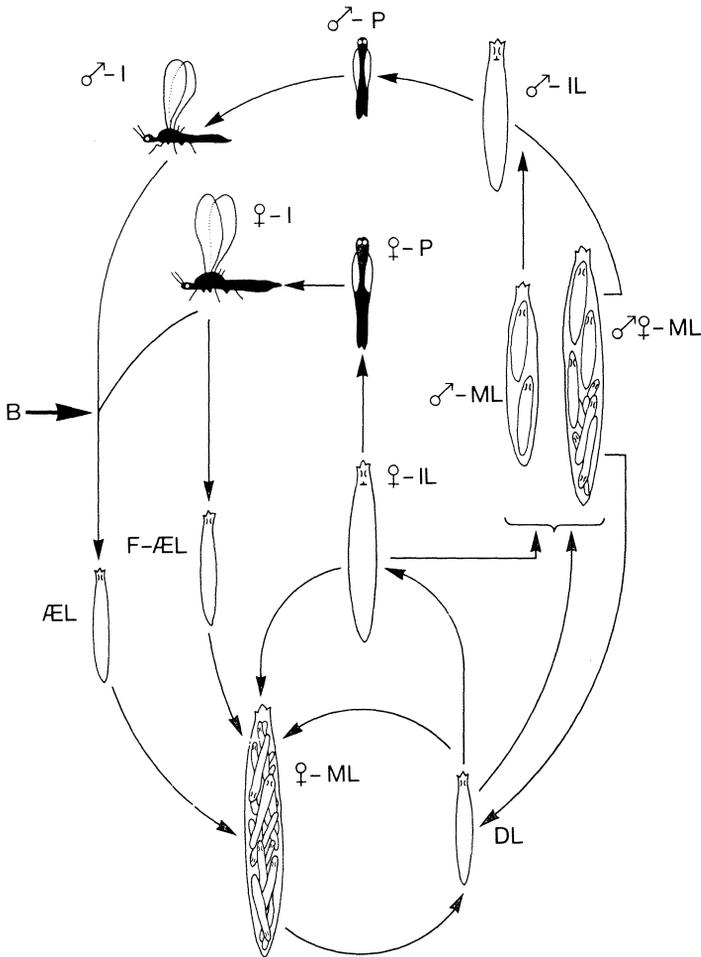


Fig. 8. Skematisk fremstilling af livscyklus hos galmyggen *Heteropeza pygmaea*. Omtegnet og forenklet efter Hennig, 1973. (B: befrugtning), DL: datterlarve, F-ÆL: faderløs æglarve, ♂-I: han-imago, ♀-I: hun-imago, ♂-IL: han-imagolarve, ♀-IL: hun-imagolarve, ♂-ML: han-moderlarve, ♂♀-ML: han-hun-moderlarve, ♀-ML: hun-moderlarve, ♂-P: han-puppe, ♀-P: hun-puppe, ÆL: æglarve.

er beskrevet af danskeren Meinert (1864, 1865), som også omtalte pædogesen hos de to arter. Her gennemgås efter Hennig (1973) den komplicerede cyklus hos *Heteropeza pygmaea* (fig. 8):

Den »centrale« fremtrædelsesform af *H. pygmaea* er den larve, som kaldes *hun-moderlarve* (♀-ML). Hun-moderlarven producerer ved thelytok, pædogenetisk vivipari *datterlarver* (DL).

Parthenogenese hos insekter

En datterlarve kan vokse op til a: en hun-moderlarve, som producerer datterlarver osv., osv., b: en *hun-imagolarve* (♀-IL), c: en *han-moderlarve* (♂-ML), d: en *han-hun-moderlarve* (♂♀-ML).

Hun-imagolarven har også flere muligheder: Den kan forpuppe sig (♀-P) og blive til en *hun-imago* (♀-I), men den kan også udvikle sig til en hun-moderlarve, en han-moderlarve eller en han-hun-moderlarve.

Han-moderlarven producerer ved arrhenotok, pædogenetisk vivipari *han-imago-larver* (♂-IL), som forpupper sig (♂-P) og bliver til *han-imagines* (♂-I).

Han-hun-moderlarven er deuterotok, pædogenetisk og vivipar. Dens hanlige afkom er han-imagolarver og dens hunlige afkom datterlarver, hvis mange muligheder er omtalt ovenfor.

Hun-imago kan lægge to slags æg, a: ubefrugtede, hvoraf fremgår *faderløse æglarver* (F-ÆL), b: befrugtede, hvoraf fremgår *æglarver* (ÆL). Begge typer æglarver udvikler sig til hun-moderlarver.

Trichoptera, vårfluer.

Oversigter: Corbet (1966), Malichy (1973). Thelytoki kendes bl. a. hos flere *Apatania*-arter, deriblandt vor hjemlige *A. muliebris*.

A. muliebris er yderst variabel, og der er beskrevet et antal underarter, hvoraf flere kan forekomme på én og samme lokalitet, f. eks. *A. m. cimbrica* og *A. m. intermedia* i Lille Blåkilde i Himmerland (Nielsen, 1969). Sameksistens af underarter vil være uhørt hos en bisexual art, hvor allopatri (geografisk adskillelse) indgår i den gængse underartsdefinition (se videre side 59).

Lepidoptera, sommerfugle.

Oversigt: White, 1973. Det klassiske eksempel på parthenogenese hos sommerfugle er sækbærerne, *Psychidae*. Inden for denne familie, som bl. a. er karakteriseret ved at hunnerne har mere eller mindre reducerede vinger, er der mange arter, som har thelytoke former. Den thelytoke sommerfugl par excellence er *Solenobia triquetrella* (se også side 36). Denne art omfatter tre former: en bisexual diploid form, som næsten udelukkende findes på schweiziske nunatakker (bjerge, der ragede op over isen under istiderne) og i deres nærmeste omgivelser; en diploid thelytok form, som er udbredt i en ret smal zone uden for den bisexuelle forms område; en tetraploid thelytok form, som findes over store dele af Europa, bl. a. i Danmark (Seiler, 1961).

Et tilfælde, hvor både den bisexuelle og den thelytoke form findes i Danmark er *Solenobia lichenella* (Pallesen, 1964).

Uden for sækbærernes familie findes der thelytoke former i familierne *Lymantriidae* (penselspinderen *Orgyia antiqua* og *O. gonostigma* er fakultativt thelytoke, mens *O. dubia* er rent thelytok i en del af sit udbredelsesområde (Vandel, 1931)) og *Lasiocampidae* (*Mesocelis* sp. fra Sydafrika (Taylor 1966)). Både *Orgyia*-arterne og *Mesocelis* sp. har hunner med reducerede vinger.

Strepsiptera, viftevinger.

Oversigt: Kinzelbach (1971). Hanner af viftevinger fanges sjældent, hvorfor der har været udkastet teorier om thelytoki. Dog kan det fastslås, at parthenogenese ikke findes i familien *Stylopidae*. Angivelser om parthenogenese inden for andre familier kan ikke tilbagevises.

Diplopoda, tusindben.

Oversigt: Enghoff (i trykken a). Thelytoki er påvist hos tre arter, som alle forekommer i Danmark: *Polyxenus lagurus*, *Nemasoma varicorne* og *Proteroiulus fuscus*. Hertil kommer et antal helt eller delvis spanandriske arter. *P. lagurus* og *N. varicorne* omfatter foruden thelytoke også bisexuelle former. I begge tilfælde har de to former delvis overlappende udbredelser, og i begge tilfælde findes både de thelytoke og bisexuelle former i Danmark. Den bisexuelle form af *N. varicorne* har sin nordvestgrænse i Danmark, idet den kun findes på Lolland-Falster-Møn, Sjælland, Fyn og Østjylland op til Djursland, mens den thelytoke form findes over hele landet (Enghoff, upubliceret).

Chilopoda, skolopendre.

Sograff (1882) mener at have påvist parthenogenese hos *Geophilus proximus*, men hans resultater giver ikke det afgørende bevis. Dog er *G. proximus* (som er dansk) spanandrisk i hovedparten af sit udbredelsesområde (Palmén & Rantala, 1954). Af andre danske spanandriske skolopendre findes *Brachyschendyla dentata* (Enghoff, 1973), *Lamyctes fulvicornis* og *L. coeculus* (Enghoff, 1975) samt *Lithobius macilentus* (= *aulacopus*) (Eason, 1964).

Pauropoda.

Oversigt: Scheller, 1970. Adskillige arter, især inden for slægten *Allopauropus*, er spanandriske i dele af eller hele deres udbredelsesområde.

Arachnida, spindlere.

Oversigter (mider): Oliver (1971), White (1973). Inden for denne store gruppe af leddyr er parthenogenese først og fremmest kendt hos mider (*Acari*):

Haplodiploidi findes hos adskillige midefamilier, og haplodiploidien er ofte karakteristisk for højere taxa (f. eks. familier). Haplodiploidi er udbredt inden for grupperne Mesostigmata (rovmidler m. m.), Prostigmata (galmider, spindemider m. m.) og Astigmata, men er ukendt hos Cryptostigmata (pansermider) og Metastigmata (flåt m. m.). Af familier, der som helhed er karakteriserede ved haplodiploidi (med undtagelse af sekundært thelytoke former) kan nævnes rovmiddefamilien *Macrochelidae* og spindemiderne (*Tetranychidae*).

Skønt midegruppernes indbyrdes slægtskabsforhold langt fra er afklarede, kan det fastslås, at haplodiploidi er opstået mere end én gang hos mider.

I modsætning til haplodiploidi er thelytoki hos mider som hos andre dyr udviklet et stort antal gange hos systematisk isolerede former. Thelytoke former findes i grupperne Mesostigmata (rovmidler m. m.), Metastigmata (flåt m. m.), Prostigmata (galmider, spindemider m. m., bl. a. stikkelsbærmiden *Bryobia praetiosa*), Astigmata og Cryptostigmata (pansermider).

En af de bedst kendte thelytoke mider er flåten *Haemaphysalis longicornis*, som er vidt udbredt i Østasien og den australske region. Der findes en bisexuel, diploid form og en thelytok, triploid form, og de to former har forskellige udbredelsesarealer (geografisk parthenogenese, side 57).

Uden for miderne kendes parthenogenese (thelytoki) hos en enkelt, brasiliansk skorpion (*Scorpiones*), *Tityus serrulatus* (Matthiesen, 1971).

Efter at forekomsten af thelytoki hos edderkopper (*Araneae*) har været stærkt debatteret, må det nu accepteres, at mindst én afrikansk *Theotima*-art (*Ochyroceratidae*) er

Parthenogenese hos insekter

thelytok. Skønt det afgørende bevis: produktion af yngel fra en garanteret ubefrugtet hun, ikke foreligger, kan Machado's (1964) iagttagelser (ingen hanner blandt flere hundrede individer, skønt hanner er hyppige hos beslægtede arter; ingen hunner med spermatozoer i kønsvejene, skønt voksne hunner af beslægtede arter næsten altid har spermatozoer) næppe fortolkes som andet end thelytoki.

Tilfælde af spanandri, som nok må forklares ved thelytoki, kendes også hos piskeskorpioner (*Uropygi*) (Lawrence, 1958) og mejere (*Opiliones*) (Briggs, 1971).

Oniscoidea, landbænkebidere.

Oversigt: White (1973). Blandt bænkebidere findes et klassisk eksempel på geografisk parthenogenese (side 57) *Trichoniscus pusillus* findes i størstedelen af Mellem- og Nord-europa som en thelytok, triploid form (underarten *pusillus*). I Sydeuropa og det sydlige Mellemeuropa (nordligst i England) findes bisexualle, diploide former (underarten *provissorius* og andre) (Vandel, 1960). I de dele af Frankrig, hvor begge former findes, lever den thelytoke form på de tørreste lokaliteter (habitat segregation, side 58).

Nogle generelle træk af thelytokiens forekomst i dyreriget

Det er påfaldende, at thelytoke dyr som regel er udstyret med ringe spredningsevne: Tages de næbmundede insekter som eksempel, er thelytoki hyppig blandt de lidet mobile skjoldlus, men meget sjældent blandt de mobile tæger og cikader. En anden sammenligning kan gøres mellem mider (lidet mobile, thelytoki hyppig) og edderkopper (meget mobile, thelytoki meget sjældent). Thelytoki er ukendt hos guldsmede, som er yderst mobile dyr, men forholdsvis hyppig hos tusindben (Enghoff, i trykken a), som er kendt for at være lidet mobile.

I grupper, hvis medlemmer normalt er mobile, er de thelytoke former ofte sekundært immobile. Et smukt eksempel er sommerfugle, hvor de thelytoke former (i familierne *Psychidae*, *Lymantriidae* og *Lasiocampidae*) har kortvingede eller vingeløse hunner.

Det vil altså være nærliggende at betragte thelytokien som en kompensations for nedsat spredningsevne (jvf. side 37 pkt. a-b). White (1973) anfører dog, at kombinationen af thelytoki og immobilitet kan opfattes som en afspjeling af thelytoke formers ringe evne til at ændre deres genotype: Mobile dyr er nødt til at være »forberedt« på flere forskellige miljøer end immobile, derfor kan thelytoki ikke så godt udvikles hos mobile dyr.

White's teori er dog ikke ganske overbevisende, og Clark (1972) anfører da også en modstridende generalisering af thelytokiens forekomst; nemlig at thelytoki er almindelig hos dyr, der bebor diskontinuerte og/eller ustabile habitater (f. eks. temporære pytter, henfaldende plantemateriale, ådsler, frugter, gødning), men sjældent hos dyr, der bebor forholdsvis stabile og ensartede miljøer (f. eks. havet). Det, som favoriserer thelytoki i ustabile og

diskontinuerte miljøer, er den forøgede spredningsevne og reproduktions-evne (det gælder om at udnytte ressourcen, så længe den er der).

I overensstemmelse med Clarks teori er en anden generalisation (Ricklefs, 1973, se også Enghoff, i trykken a), nemlig at thelytoki er hyppigst hos små dyr. Dyr, som bebor ustabile miljøer, vil fortrinsvis være små former på grund af det i disse miljøer eksisterende selektionstryk for hurtig reproduktion (r-selektion).

Geografisk parthenogenese

I mange tilfælde regnes et thelytokt taxon som en »form« eller »underart« af en ellers bisexual art (se side 58). I disse tilfælde, samt hvor der findes nært beslægtede bisexuelle og thelytoke arter, er der ofte betydelige forskelle i udbredelse mellem de bisexuelle og thelytoke former. Dette har der været nævnt adskillige eksempler på i afsnittet side 44 ff, og fænomenet betegnes *geografisk parthenogenese* efter Vandel (1928) som giver en oversigt over de dengang kendte eksempler.

Her skal kort repeteres nogle eksempler på geografisk parthenogenese: fårekyllingen *Myrmecophila acervorum* (side 46), græshoppen *Saga pedo* (side 46), adskillige bark- og boglus (side 46), tægen *Chlamydatus pullus* (side 47), bladlus af slægten *Sacchiphantes* (anholocykliske former videre udbredt end holocykliske, side 47), snudebiller af slægten *Otiorrhynchus* (side 50, fig. 7), bladbillen *Adoxus obscurus* (side 51), sækbæreren *Solenobia triquetrella* (side 54), tusindbenene *Polyxenus lagurus* og *Nemasoma varicorne* (side 55), flåten *Haemaphysalis longicornis* (side 55) og bænkebidere *Trichoniscus pusillus* (side 56).

Ofte er udbredelsesmønstret sådan, at den bisexuelle form har en ret lille, til tider relik-agtig udbredelse, mens den thelytoke form er videre udbredt, således at den bisexuelle form er »omringet« af den thelytoke (f. eks. *Otiorrhynchus singularis* (fig. 7), *Solenobia triquetrella* og *Nemasoma varicorne*). Den vide (marginale) udbredelse af thelytoke former kan let forstås ud fra de på side 37 nævnte konsekvenser af thelytoki (forøget spredningsevne m. m.), især når man tager i betragtning, at mange thelytoke former utvivlsomt er polyfyletiske, dvs. opstået flere gange fra samme bisexuelle art, eventuelt fra forskelligt tilpassede lokale populationer af samme art (White, 1973). De tilfælde, hvor den thelytoke form mangler i den del af udbredelsesområdet der er besat af den bisexuelle form, kan forklares ud fra konkurrencen mellem formerne (Enghoff, i trykken b): Den bisexuelle form er overlegen i et vist område, hvor dens miljøkrav er opfyldt, evt. fordi den

Parthenogenese hos insekter

producerer flere æg end den thelytoke (side 37, punkt c), og kan her udkonkurrere den thelytoke form. Uden for dette område er den thelytoke form overlegen (f. eks. på grund af forøget spredningsevne, eller fordi den ikke er afhængig af skrøbelige hanner, side 37, punkt a, b og d) og udkonkurrerer den bisexuelle form, for så vidt som denne nogensinde når frem. Enghoff (i trykken b) fortolker eksempelvis udbredelsesforholdene hos tusindbenet *Nemasoma varicorne* på denne måde.

Der kendes også eksempler på, at bisexuelle og thelytoke former findes i samme geografiske område, men lever i forskellige habitater, f. eks. bænkebideren *Trichoniscus pusillus* (side 56) (habitat segregation, se Enghoff (i trykken b)).

På grund af mange thelytoke formers evne til at leve under barske forhold kan man finde visse generelle geografiske tendenser i hyppigheden af thelytoki. Således er thelytoki forholdsvis hyppig blandt arktiske insekter (Downes, 1965). Suomalainen (1954, 1962) har påvist, at den procentvise andel af thelytoke, polyploide *Otiorrhynchus*-former tiltager kraftigt fra syd (Østrig, Schweiz) mod nord (Fennoskandien), ligesom det er tilfældet for planternes vedkommende.

Taxonomiske problemer i forbindelse med thelytoki

Trods stadige diskussioner er vel de fleste taxonomer, der arbejder med nulevende dyr, enige om at definere den taxonomiske grundenhed, *arten*, biologisk: En art er en gruppe af individer, der er indbyrdes forplantningsdygtige, og som er forplantningsmæssigt isoleret fra andre sådanne grupper (Mayr, 1969).

I dette biologiske artsbegreb indgår altså, at individer skal kunne parres med positivt resultat. Dette kriterium kan ifølge sagens natur ikke mødes af rent thelytoke organismer. Man må altså søge andre veje, hvis man vil afgrænse thelytoke arter. Nærliggende er det at benytte et rent morfologisk artsbegreb, hvor en art defineres som noget i retning af »en gruppe individer, der ligner hinanden og er forskellige fra andre grupper af individer«.

Som tidligere nævnt er thelytoke former oftest systematisk isolerede, dvs. at deres nærmeste slægtninge er bisexuelle. I tilfælde, hvor en thelytok form er »tydeligt« forskellig fra sine formodede nærmeste slægtninge og er nogenlunde ensartet, er der ikke noget i vejen for, at den kan kaldes en art. Men hvor der findes morfologisk meget ens bisexuelle og thelytoke former, eventuelt flere thelytoke former med forskelligt polyploidiniveau, som f. eks. inden for sommerfugleslægten *Solenobia* og snudebilleslægten *Otiorrhynchus*, bliver artsafgrænsningen problematisk. Den mulige polyfyli af

chelytoke former (side 57) bidrager yderligere til at vanskeliggøre en artsdefinition.

I mangel af bedre løsning foreslår Mayr (1969) at betegne de thelytoke taxa som »former« – et neutralt ord, som bl. a. udmærker sig ved ikke at give nomenklatoriske problemer. F. eks. »den thelytoke form af *Nemasoma varicorne*«, »den tetraploide, thelytoke form af *Solenobia triquetrella*«. Udtrykket »biotype« ses også hyppigt anvendt. I alle tilfælde må det frarådes at benævne thelytoke former som underarter (som det f. eks. er gjort hos bænkebideren *Trichoniscus pusillus* og vårfluen *Apatania muliebris*), da underarter inden for det biologiske artsbegreb betegner geografiske racer.

Strengt taget bør man heller ikke tale om thelytoke populationer, for en population er i evolutionslæren defineret som en gruppe individer, der forplanter sig indbyrdes (Mayr, 1969).

Udover disse teoretiske problemer er der nogle praktiske, men ikke mindre generende: I mange dyregrupper er systematikken i uforholdsmæssig høj grad baseret på hanlige kønsorganer, som ofte er meget komplicerede og giver gode taxonomiske karakterer. I sådanne tilfælde er thelytoki »katastrofal«. Hos mange thelytoke former optræder der nogle få »fejltagelses-hanner« – man kunne tro, at sådanne hanner kunne redde systematikeren, men det behøver ikke at være tilfældet: Disse hanner er formodentlig oftest funktionsløse og er altså ikke udsat for en stabiliserende selektion. Som følge deraf kan de tillade sig at se »forkerte« ud, dvs. at de meget få hanner udviser en uforholdsmæssig stor indbyrdes variation. Dette kan forlede taxonomer til at beskrive alt for mange arter.

Problemet er mig bekendt ikke omtalt i tidligere litteratur, men kan opfattes som et specialtilfælde af »degenererende strukturers høje variabilitet« (Simpson, 1944). Hunlige karakterer, der står i forbindelse med parring, kan ligeledes forventes at udvise forøget, degenerativ variabilitet hos thelytoke former. Som eksempel herpå kan nævnes spermateket hos rovbillen *Atheta fungi* (Korge, 1975).

Cyklisk parthenogenese lægger ingen hindringer i vejen for anvendelse af det biologiske artsbegreb. Skønt artens formering i lang tid kan ske ved thelytoki, indskydes der med regelmæssige mellemrum en bisexual generation, hvor den indbyrdes forplantningsdygtighed kan afprøves.

Ej heller haplodiploidi volder taxonomiske knuder, da der jo her til stighed foregår parring.

Parthenogenese hos insekter

SUMMARY:

Parthenogenesis in insects, myriapods, arachnids, and terrestrial isopods.

The major types of parthenogenesis: thelytoky, cyclical parthenogenesis, haplodiploidy, and the related phenomena arrhenotoky, deuterotoky, pseudogamy, pedogenesis, poly-ploidy, and spanandry are reviewed, chiefly on the basis of White's (1973) book. General trends in the occurrence of thelytoky in the animal kingdom are discussed as are the genetical, ecological, biogeographical, and taxonomical consequences of thelytoky.

Examples of proved or suspected parthenogenesis in the insect orders and groups of other terrestrial arthropods are given. These include: Collembola: *Tullbergia krausbaueri*, *Isotoma notabilis*, *Neanura muscorum*, *Onychiurus tricampatus* (thelytokous). Thysanura: *Nicoletia meinerti*, *Dilta suecica*, *Petrobius lohmanderi* (thelytokous). Ephemeroptera: *Centroptilum luteolum* (deuterotokous). Embioptera: *Haploembia solieri* (thelytokous). Orthoptera: *Chorthippus longicornis*, *Locusta migratoria*, *Schistocerca gregaria* (tycho-parthenogenetic), *Myrmecophila acervorum*, *Saga pedo*, *Moraba virgo* (thelytokous). Cheleutoptera: *Carausius morosus* (thelytokous). Dictyoptera: *Periplaneta americana* (facultatively thelytokous), *Pycnoscelus surinamensis* (thelytokous). Psocoptera: *Caecilius flavidus* (thelytokous). Hemiptera Heteroptera: *Campyloneura virgula*, *Chlamydatus pullus*, *Mesovelvia amoena* (thelytokous). Hemiptera Auchenorrhyncha: *Agallia quadripunctata* (thelytokous). Hemiptera Sternorrhyncha, Aleyrodoidea: *Trialeurodes vaporariorum* (thelytokous and haplodiploid forms). Hemiptera Sternorrhyncha, Aphidoidea: Cyclical parthenogenesis characteristic of entire superfamily, purely thelytokous (anholocyclic) forms are *Sacchiphantes segregis* and *S. abietis*. Hemiptera Sternorrhyncha, Coccoidea: tribe Iceryini (haplodiploid), *Icerya purchasi* (haplodiploid hermaphroditic), *Lecanium putmani* (diploid arrhenotokous), *Lecanium hesperidum*, *L. hemisphaericum*, *L. spp.* (thelytokous). Thysanoptera: Haplodiploidy characteristic of entire order, some forms secondarily thelytokous. Coleoptera: *Otiorrhynchus spp.*, *Polydrosus mollis*, *Strophosomus melanogrammus*, *Adoxus obscurus*, *Ptinus mobilis*, *Helophorus orientalis*, *Cis fuscipes*, *Reesa vespulae*, *Atheta fungi*, *A. hercynica*, *Amischa spp.* (thelytokous), *Micromalthus debilis* (thelytokous, cyclical parthenogenetic, haplodiploid, pedogenetic), *Xyleborus spp.* (haplodiploid). Hymenoptera: Haplodiploidy characteristic of entire order, thelytokous forms are *Fenusa dobrni*, *Venturia canescens*, *Aphytis spp.*, *Thysanus* or *Signiphora spp.*; *Apis mellifera capensis* (facultatively thelytokous), *Oecophylla sp.*, *Harpagoxenos sp.*, *Crematogaster sp.*, Cynipoidea (cyclical parthenogenetic). Diptera: *Aedes aegypti*, *Culex pipiens*, *Wachtliella persicariae*, *Drosophila mercatorum* (tychoparthenogenetic), *Psychoda severini*, *Pseudosmittia virgo*, *Cnephia mutata*, *Prosimulium ursinum*, *Platypalpus spp.*, *Lonchoptera dubia*, *L. furcata*, *Phytomyza spp.*, *Drosophila mangabeirai* (thelytokous), *Miastor metraloas*, *Heteropeza pygmaea* (cyclical parthenogenetic). Trichoptera: *Apatania muliebris* (thelytokous). Lepidoptera: *Orgyia antiqua*, *O. gonostigma* (facultatively thelytokous), *Solenobia triquetrella*, *S. lichenella*, *Orgyia dubia*, *Mesocelis sp.* (thelytokous). Diplopoda: *Polyxenus lagurus*, *Nemasoma varicorne*, *Proteroiulus fuscus* (thelytokous). Chilopoda: *Geophilus proximus*, *Brachyschendyla dentata*, *Lamyctes fulvicornis*, *L. coeculus*, *Lithobius macilentus* (thelytokous). Pauropoda: *Allopauropus spp.* (thelytokous). Acari: Haplodiploidy characteristic of several families, thelytokous forms are *Bryobia praetiosa*, *Haemaphysalis longicornis*. Scorpiones: *Tityus serrulatus* (thelytokous). Araneae: *Theotima spp.* (thelytokous). Onischoidea: *Trichoniscus pusillus* (thelytokous).

In the beginning of each paragraph on an insect order etc., one or more references to comprehensive treatments of parthenogenesis are given, when possible (Danish: »Oversigt«). Numerous special references are given in the text.

To the author's knowledge, parthenogenesis has not been recorded in Diplura, Protura, Odonata, Plecoptera, Dermaptera, Grylloblattodea, Zoraptera, Megaloptera, Mecoptera, Siphonaptera, Symphyla, and several orders of arachnids.

LITTERATUR

- Agrell, I., 1944: Die schwedischen Thysanuren. *Opusc. ent.* 9: 23–36.
- Andersson, G., 1973: En för Sverige ny skadegörare – *Reesa vespulae* (Mill.). *Fauna Flora, Upps.* 68: 69–73.
- Angus, R. B., 1970: *Helophorus orientalis* (Coleoptera: Hydrophilidae), a parthenogenetic water beetle from Siberia and North America, and a British Pleistocene fossil. *Can. Ent.* 102: 129–143.
- Baud, F., 1973: Biologie et cytologie de cinq espèces du genre *Lonchoptera* Meig. (Dipt.) dont l'une est parthénogénétique et les autres bissexués, avec quelques remarques d'ordre taxonomique. *Revue suisse Zool.* 80: 473–515.
- Beier, M., 1968a: Phasmida (Stab- oder Gespenstheuschrecken). *Handb. Zool.* 4 (2) 2/10: 1–56.
- 1968b: Mantodea (Fangheuschrecken). *Ibid.* 4 (2) 2/12: 1–47.
- 1972: Saltatoria (Grillen und Heuschrecken). *Ibid.* 4 (2) 2/9: 1–217.
- 1974: Blattariae (Schaben). *Ibid.* 4 (2) 2/13: 1–127.
- Bischoff, H., 1927: Biologie der Hymenopteren. 598 pp. Verlag von Julius Springer. Berlin.
- Black, L. M. & Oman, P. W., 1947: Parthenogenesis in a leafhopper, *Agallia quadripunctata* (Provancher) (Homoptera: Cicadellidae). *Proc. ent. Soc. Wash.* 49: 19–20.
- Briggs, T. S., 1971: Relict harvestmen from the Pacific Northwest. *Pan-Pacif. Ent.* 47: 165–178.
- Brundin, L., 1943: Zur Kenntnis einiger in die *Atheta*-Untergattung *Metaxya* M. & R. gestellten Arten (Col. Staphylinidae). *Lunds Univ. Årsskr. N. F.* 2. 39: 1–37,7 pl.
- Böcher, J., 1971: Preliminary studies on the biology and ecology of *Chlamydatius pullus* (Reuter) (Heteroptera: Miridae) in Greenland. *Meddr Grønland* 191,3: 1–29, 6 pl.
- Cassagnau, P., 1972: Parthénogénèse géographique et polypléidie chez *Neanura muscorum* (Templeton), Collembole Neanuride. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris Ser. D. Sci. Nat.* 274: 1846–1848.
- Chapman, R. F., 1969: The insects. Structure and function. xii + 819 pp. The English Universities Press Ltd. London.
- Chvála, M., 1975: The Tachydromiinae (Dipt. Empididae) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna ent. scand.* 3: 1–336.
- Clark, W. C., 1972: The ecological implications of parthenogenesis. 1 p. Abstracts of papers to be presented at the Aphid Symposium of the 21st Anniversary Conference. Entomological Society of New Zealand.
- Corbet, P. S., 1966: Parthenogenesis in caddisflies (Trichoptera). *Can. J. Zool.* 44: 981–982.
- Crozier, R. H., 1971: Heterozygosity and sex determination in haplo-diploidy. *Am. Nat.* 105: 399–412.

Parthenogenese hos insekter

- Downes, J. A., 1965: Adaptations of insects in the Arctic. *A. Rev. Ent.* 10: 257–274.
- Eason, E. H., 1964: Centipedes of the British Isles. x+ 294 pp., 5 pl. Fr. Warne & Co. London and New York.
- Enghoff, H., 1973: Diplopoda and Chilopoda from suburban localities around Copenhagen. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.* 136: 43–48.
- 1975: Notes on *Lamyctes coeculus* (Brölemann), a cosmopolitan, parthenogenetic centipede (Chilopoda: Henicopidae). *Ent. scand.* 6: 45–46.
- i trykken a: Parthenogenesis and spanandry in millipedes.
- i trykken b: Competition in connection with geographic parthenogenesis. Theory and examples, including some original observation on *Nemasoma varicorne* C. L. Koch (Diplopoda: Blaniulidae).
- Gagné, W. C. & Howarth, F. G., 1975: The cavernicolous fauna of Hawaiian lava tubes 6. Mesoveliidae or water treaders (Heteroptera). *Pacif. Insects* 16: 399–413.
- Günther, K. & Herter, K., 1974: Dermaptera (Ohrwürmer). *Handb. Zool.* 4 (2) 2/11: 1–158.
- Haacker, U., 1968: Deskriptive, experimentelle und vergleichende Untersuchungen zur Autökologie rhein-mainischer Diplopoden. *Oecologia (Berl.)* 1: 87–129.
- Hale, W. G., 1964: Experimental studies on the taxonomic status of some members of the *Onychiurus armatus* species group. *Revue Ecol. Biol. Sol* 1: 501–510.
- Hartl, D. L., 1971: Some aspects of natural selection in arrhenotokous populations. *Am. Zool.* 11: 309–325.
- Hebert, P. D. N., 1974a: Enzyme variability in natural populations of *Daphnia magna* II. Genotypic frequencies in permanent populations. *Genetics* 77: 323–334.
- 1974b: Enzyme variability in natural populations of *Daphnia magna* III. Genotypic frequencies in intermittent populations. *Ibid.* 77: 335–341.
- Heie, O. E., 1973: Bladlus. *Natur Mus., Århus* 15, 4: 1–22.
- Hennig, W., 1973: Diptera (Zweiflügler). *Handb. Zool.* 4 (2) 2/31: 1–337.
- Ikeda, H. & Carson, H. L., 1973: Selection for mating reluctance in females of a diploid parthenogenetic strain of *Drosophila mercatorum*. *Genetics* 75: 541–555.
- Illies, J., 1968: Ephemeroptera (Eintagsfliegen). *Handb. Zool.* 4 (2) 2/5: 1–63.
- Kaltenbach, A., 1968: Embiidea (Spinnfüßer). *Ibid.* 4 (2) 2/8: 1–29.
- Kéler, S. V., 1969: Mallophaga (Federlinge und Haarlinge). *Ibid.* 4 (2) 2/17: 1–72.
- Kinzelbach, R., 1971: Strepsiptera (Fächerflügler). *Ibid.* 4 (2) 2/24: 1–68.
- Korge, H., 1975: Untersuchung einer parthenogenetischen Population von *Atheta fungi* (Gravenhorst, 1806). *Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer* 71: 165–172.
- Kristensen, N. P., 1970: Systematisk entomologi. 173 pp. Munksgaards forlag. København.
- Lampel, G., 1968: Die Biologie des Blattlaus-Generationswechsels. 264 pp. Gustav Fischer Verlag. Jena.
- Lawrence, R. F., 1958: Whipscorpions (Uropygi) from Angola, the Belgian Congo and Mossambique. *Publçoes cult. Co. Diam. Angola* 40: 71–79. Citeret efter Machado, 1964.
- Lewis, T., 1973: Thrips. Their biology, ecology and economic importance. xv + 349 pp. Academic Press. London and New York.
- Machado, A. de B., 1964: Ochyroceratidae nouveaux d'Afrique (Araneae). *Ann. Natal Mus.* 16: 215–230.
- Magnano, L., 1973: Gli »*Otiorhynchus*« dei gruppi »*singularis*« L. e »*carmagnolae*« Villa e considerazioni sulla partenogenesi di alcune di esse. *Atti Mus. civ. Stor. nat. Trieste* 28,2: 305–396.

- Malicky, H., 1973: Trichoptera (Köcherfliegen). *Handb. Zool.* 4 (2) 2/29: 1–114.
- Matthiesen, F. A., 1971: The breeding of *Tityus serrulatus* Lutz and Mello 1927, in captivity (Scorpiones: Buthidae). *Rev. Bras. Pesqui. Med. Biol.* 4: 299–300. Citeret efter Biological Abstracts bd. 54, nr. 31735.
- Mayr, E., 1969: Principles of systematic zoology. xii + 428 pp. McGraw-Hill Book Company. New York etc.
- McCafferty, W. P. & Huff, B. L. Jr., 1974: Parthenogenesis in the mayfly *Stenonema femoratum* (Say) (Ephemeroptera: Heptageniidae). *Ent. News* 85: 76–80.
- Meinert, F., 1864: *Miastor metraloas*: Yderligere Oplysning om den af Prof. Nic. Wagner nyligt beskrevne Insektlarve, som formerer sig ved Spiredannelse. *Naturh. Tidsskr.* 3. R. 3: 37–43.
- 1865: Endnu et Par Ord om *Miastor* tilligemed Bemærkninger om Spiredannelsen hos den anden *Cecidomyia*-Larve og om Æggets Dannelse og Udvikling i Dyreriget overhovedet. *Ibid.* 3: 225–238.
- Mockford, E. L., 1971: Parthenogenesis in Psocids (Insecta: Psocoptera). *Am. Zool.* 11: 327–339.
- New, T. R., 1967: The flight activity of some British Hemerobiidae and Chrysopidae, as indicated by suction-trap catches. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)* 42: 93–100.
- Nielsen, A., 1969: On the subspecies of *Apatania muliebris* Mcl. (Trichoptera). *Ent. Meddr* 37: 313–318.
- Nur, U., 1971: Parthenogenesis in Coccids (Homoptera). *Am. Zool.* 11: 301–308.
- Oliver, J. H. Jr., 1971: Parthenogenesis in mites and ticks (Arachnida: Acari). *Ibid.* 11: 283–299.
- Oliver, J. H. Jr. & Herrin, C. S., 1974: Morphometrics of sexual dimorphism in an arrhenotokous mite, *Ornithonyssus bacoti* (Acari: Mesostigmata). *J. exp. Zool.* 189: 291–302.
- Pallesen, G., 1964: Om vore *Solenobia*-arter. *Flora Fauna* 70: 70–83.
- Palmén, E. & Rantala, M., 1954: On the life-history and ecology of *Pachymerium ferrugineum* (C. L. Koch) (Chilopoda, Geophilidae). *Suomal. eläin-ja kasvit. Seur. van. eläin. Julk.* 16,3: ii + 44 pp.
- Petersen, H., 1971: Parthenogenesis in two common species of Collembola: *Tullbergia krausbaueri* (Börner) and *Isotoma notabilis* Schäffer. *Revue Ecol. Biol. Sol* 8: 133–138.
- Picchi, V. D., 1972: Parthenogenetic reproduction in the silverfish *Nicoletia meinerti* (Thysanura). *Jl. N. Y. ent. Soc.* 80: 2–4.
- Pieronek, B., 1973: The biology and morphology of larval *Fenusa dohrnii* Tischbein (Tenthredinidae, Hymenoptera). *Acta zool. cracov.* 18: 41–72, 4 pl. (på polsk, engelsk resumé).
- Priesner, H., 1968: Thysanoptera (Physopoda, Blasenfüsser). *Handb. Zool.* 4 (2) 2/19: 1–32.
- Ricklefs, R. E., 1973: Ecology. x + 861 pp. Thomas Nelson & Sons Ltd. London.
- Roth, L. M., 1974: Reproductive potential of bisexual *Pycnoscelus indicus* and clones of its parthenogenetic relative, *Pycnoscelus surinamensis*. *Ann. ent. Soc. Am.* 67: 215–223.
- Schaller, F., 1970: Collembola (Springschwänze). *Handb. Zool.* 4 (2) 2/1: 1–72.
- Scheller, U., 1970: The Pauropoda of Ceylon. *Ent. scand., Suppl.* 1: 5–97.
- Seiler, J., 1961: Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei *Solenobia triquetrella* F. R. (Lepidoptera, Psychidae). III. Mitteilung. Die geographische Verbreitung der drei Rassen von *Solenobia triquetrella* (bisexuell, diploid und tetraploid par-

Parthenogenese hos insekter

- thenogenetisch) in der Schweiz und in angrenzenden Ländern und die Beziehungen zur Eiszeit. Bemerkungen über die Entstehung der Parthenogenese. *Z. VererbLehre* 92: 261–316, 4 pl.
- Simpson, G. G., 1944: Tempo and mode in evolution. xviii + 237 pp. Columbia University Press. New York.
- Slobodchikoff, C. N. & Daly, H. V., 1971: Systematic and evolutionary implications of parthenogenesis in the Hymenoptera. *Am. Zool.* 11: 273–282.
- Smith, S. G., 1971: Parthenogenesis and polyploidy in beetles. *Ibid.* 11: 341–349.
- Sograff, N., 1882: Zur Embryologie der Chilopoden. Vorläufige Mittheilung. *Zool. Anz.* 5: 582–585.
- Steffan, A. W., 1968: Evolution und Systematik der Adelgidae (Homoptera: Aphidina). *Zoologica, Stuttg.* 40,5: 1–139, 2 pl.
- Suomalainen, E., 1954: Zur Zytologie der parthenogenetischen Curculioniden der Schweiz. *Chromosoma* 6: 627–655.
- 1962: Significance of parthenogenesis in the evolution of insects. *A. Rev. Ent.* 7: 349–366.
- Taylor, J. S., 1966: An unusual moth from Pearston. *Afr. wild Life* 20: 23–27.
- Templeton, A. R., 1974: Density dependent selection in parthenogenetic and self-mating populations. *Theor. Popul. Biol.* 5: 229–250.
- Thomsen, M., 1927: Studien über die Parthenogenese bei einigen Cocciden und Aleurodiden. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 5: 1–116, 4 pl.
- Tomlinson, J., 1966: The advantages of hermaphroditism and parthenogenesis. *J. Theor. Biol.* 11: 54–58.
- Vandel, A., 1928: La Parthénogenèse géographique. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 62: 164–281, 3 pl.
- 1931: La Parthénogenèse. xx + 412 pp. G. Doin & Cie, Editeurs. Paris.
- 1960: Isopodes terrestres (Première Partie). *Faune Fr.* 64: 1–416.
- Wagner, E., 1968: Über *Campyloneura virgula* Herrich-Schäffer (Hem. Het. Miridae). *Mitt. dt. ent. Ges.* 27: 46–47.
- Weidner, H., 1970: Isoptera (Termiten). *Handb. Zool.* 4 (2) 2/14: 1–147.
- 1972: Copeognatha (Psocodea). *Ibid.* 4 (2) 2/16: 1–94.
- White, M. J. D., 1970: Heterozygosity and genetic polymorphism in parthenogenetic animals. in: Hecht, M. K. & Steere, W. C. (eds.): Essays in evolution and genetics in honor of Theodosius Dobzhansky. North-Holland Publishing Company. Amsterdam: 237–262.
- 1973: Animal cytology and evolution (third edition). viii + 961 pp. Cambridge, at the University Press.
- Williams, G. C., 1975: Sex and evolution. Monographs in population biology 8. x + 200 pp. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Williams, S. A., 1969: The British species of the genus *Amischa* Thomson (Col. Staphylinidae), including *A. soror* Kraatz, an addition to the list. *Entomologist's mon. Mag.* 105: 38–43.
- Wilson, E. O., 1971: The insect societies. x + 548 pp. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.

Forfatterens adresse/author's adress:
Zoologisk Museum, Universitetsparken 15,
DK-2100 København Ø, Danmark.

Studies on *Lasius flavus* F. (Hymenoptera, Formicidae): I. Population density, biomass, and distribution of nests

by MOGENS GISSEL NIELSEN, NILS SKYBERG AND LIS WINTHER

Abstract: On a study area (625 m²) in a Danish tidal meadow the number of *Lasius flavus* nests were 191. The mean area covered by each nest was 0.39 m²; 11.6% of the ground area were ant nests. The above ground volume of the nests varied from 1.2 to 115 liters with a mean of 36.8 liters. The distribution of the ants in the nests was studied by taking sectors of the nests at different compass directions. The number of ants in the nests was determined by handsorting of seven whole nests, three half nests, and one fourth nest.

The number of ants in the nests can be described by

$$y = 303 + 609x \quad (r = 0.96)$$

where y = number of ants in the nest

x = above ground volume in liters

The mean number of ants in the nests was 22100 ± 760 ; outside the nest was the density 230 ants per m². The mean territory of each nest was 3.28 m², which gives a density of ants for the whole area of 7290 ± 815 ants per m² or 2435 ± 270 mg d.wt. per m².

Introduction

On many localities, especially on meadows and tidal meadows, the nests of *Lasius flavus* F. occur in high density. The ants collect all their food in the ground, and they are rarely seen aboveground; however, the conspicuous nest domes attest to their presence. In the work presented here, we have investigated the distribution of the nests and the population density of *Lasius flavus* in tidal meadows of Denmark.

Lasius flavus has been intensively studied in England where Pickles (1936, 1937, 1938, 1940), and Carey and Diver (1937) investigated the territories and biomasses of this ant species. The distribution of *Lasius flavus* was studied by Waloff and Blackith (1962), Gallé (1972), and Elmes (1974), and competition between *Lasius flavus* and *Lasius niger* (L.) by Pontin (1957, 1961, 1963). Pontin (1960) investigated the colony foundation by *Lasius flavus* and Odum and Pontin (1961) determined the population density on a calcareous grassland.



Fig. 1. The study area at the tidal meadow near Stavns Fjord, Samsø, showing the conspicuous nests of *Lasius flavus*.

Study area

The investigations were carried out in summer and early fall, 1975, at Stavns Fjord on the island of Samsø, and on the neighbouring island Hjortholm, Denmark. Fig. 1 shows the study area at Stavns Fjord. This area is inundated by exceptionally high tides a few times per year. The vegetation on the area, which is grazed by cattle, is dominated by *Festuca rubra* L. and *Agrostis tenuis* Sibth. Besides the two dominant species the following plants were found: *Phragmites communis* Trin., *Juncus gerardi* Lois, *Armeria maritima* (Mill.) Willd., *Sieglingia decumbens* (L.) Bernh., and *Carex extensa* Good. One species of reindeer moss, *Cladonia rangiformis* Hoffm. was found in the area between the ant nests.

The vegetation on the anthill had a higher diversity than the surroundings, but the two dominant grass species, *Festuca rubra* and *Agrostis tenuis*, were the same. In addition the following plant species were found on the anthills, *Armeria maritima* (Mill.) Willd., *Cochlearia danica* L., *Plantago maritima* L., *Empetrum nigrum* L., *Sagina procumbens* L., *Sagina maritima* Don, *Cerastium* sp., *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., and *Stellaria media* (L.) Vill.

Three species of reindeer moss were found on the anthills: *Cladonia rangiformis* Hoffm., *C. fimbriata* (L.) Fr., *C. furcata* (Huds.) Schrod., and four genera of moss were present, *Barbula* sp., *Cephaloziella* sp., *Bryum* sp., and *Brachythecium* sp.

On the island Hjortholm, unlike the Stavns Fjord site, the nests occur above the tidal zone. Fig. 2 shows the study area, which is about 10 m above sea level.

Methods

a. Distribution of the nests

At Stavns Fjord the ant nests occur only on the tidal meadow. A typical area of 25×25 m of the tidal meadow was chosen as study area (Fig. 1). The position of each nest within the study area was mapped (Fig. 3). For all nests in the area the greatest and smallest diameter and the height were measured. The elliptic area and the aboveground volume were calculated for each nest.



Fig. 2. The study area at the island Hjortholm in Stavns Fjord. The altitude is 10–15 meters above the tidal zone.

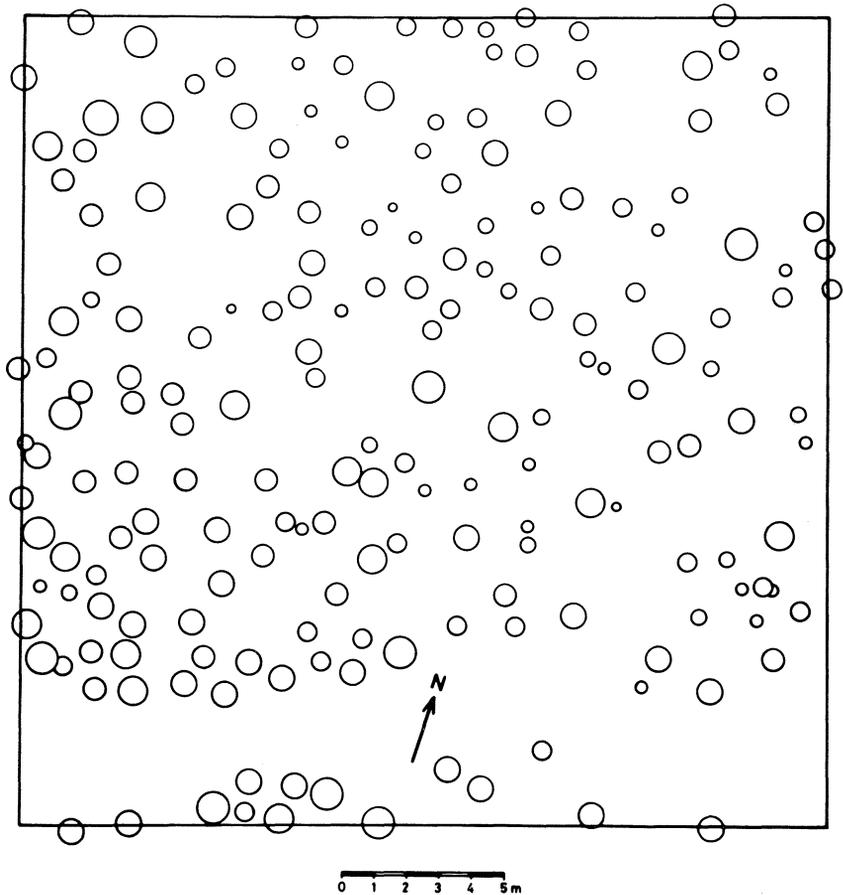


Fig. 3. Distribution of the nests on the study area at the tidal meadow. The band lacking nests at the bottom of the figure corresponds with the lowest and wettest part of the study area.

b. Distribution of the ants in the nest

To determine the distribution of the ants in the nest sectors of 45° of the nest were taken using a triangle shape which could be pressed down through the nest and about 15 cm down into the soil. Each sector could then be taken out separately. A total of 22 sets of samples was taken.

The samples were kept in closed plastic-boxes until the sorting. All samples were handsorted and the ants were sucked from the galleries in the soil. Most of the sand was then sieved from the samples and the rest, mostly

plant material, was placed in heat extraction funnels and the ants were collected in formaldehyde. The sorting methods were very laborious, but the efficiency was high, more than 98 %, measured by carefully repeated sortings.

The number of ants was calculated by weighing, and about 10 % of the ants were counted as control.

Results

a. Density of nests in the study areas

The 625 m² study area at Stavns Fjord included 191 nests of *Lasius flavus*. The area covered by the nests ranged from 0.071 to 0.867 m² (mean = 0.389; standard deviation = 0.186 m²). The area covered by ant nests on the experimental site was 72.4 m², or 11.6 % of the total area. The aboveground volume of the nests varied from 1.2 to 115.4 liters (mean = 36.8 liters; standard deviation = 28.5 liters).

On the study area at the island Hjortholm, the density of the nests was only 92 nests per 625 m². The mean area of the nests was 0.45 m², so 6.6 % of the total area were covered by ant nests. The mean aboveground volume for the nests was 40.45 liters, which does not differ significantly from the tidal meadow.

b. Distribution of the ants in the nests

Fig. 4 shows the distribution of ants in sectors of the nest at the different compass directions. The number of ants is expressed as number per liter of

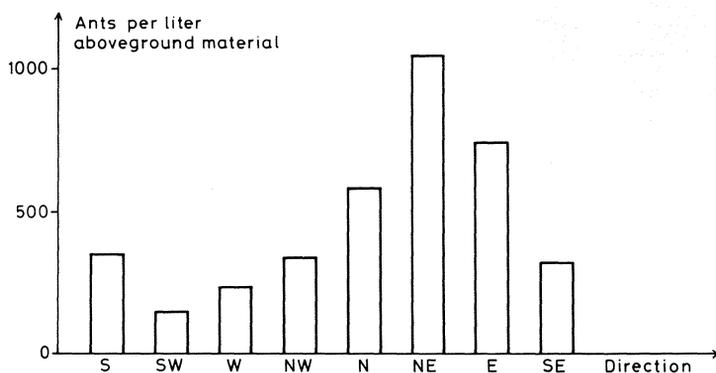


Fig. 4. Number of ants in each 45°-sector of a *Lasius flavus* nest. The values are expressed as number of ants per liter aboveground nest materials.

Studies on Lasius flavus F.

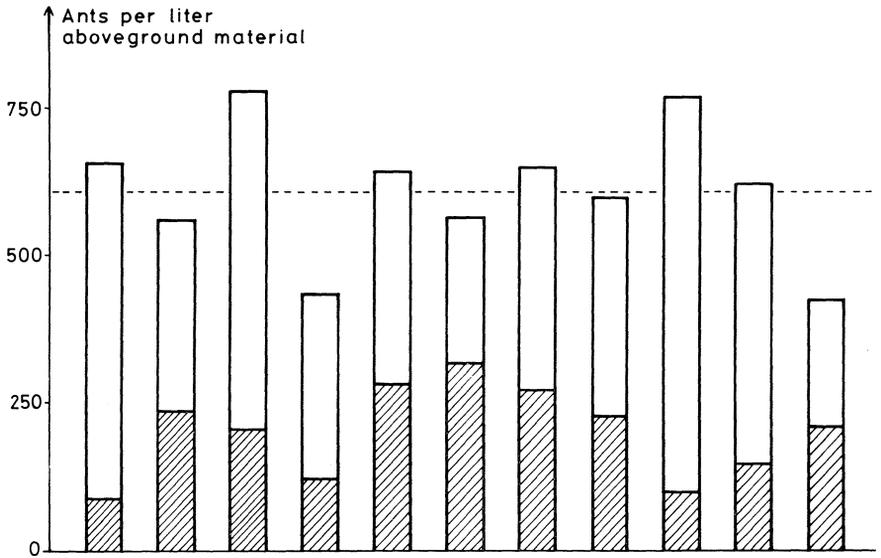


Fig. 5. The number of ants in paired samples taken in opposite directions. The values are expressed as number of ants per liter aboveground nest materials.

aboveground nest material. The highest value is more than seven times higher than the lowest; indicating that the ants were not uniformly distributed within the nest. Rather, there was a distinct tendency for ants to be concentrated in the northeast and neighbouring sectors, with much lower densities in the opposite (SW) sector.

For all samples taken as sectors the number of ants per liter aboveground nest material were calculated. The mean for these samples was 610 and the standard deviation was 310 or 51 % of the mean.

In Fig. 5 the samples are lumped so the opposite sections are added. In this case the mean was the same but the standard deviation was only 115 or 19 % of the mean.

c. Number of ants in the nests

To determine the population density of workers in nests of different size, a number of nests were dug up and the ants were sorted out.

The nests were selected so that greatest variation in size was obtained. Because of the laborious hand sortings, only seven whole nests, three half nests (45°-sectors were taken in the direction N, S, E, and W) and one fourth nest, sectors taken N and S, could be analyzed.

The number of ants in each nest was correlated with the aboveground volume of the nest (Fig. 6). The equation of the regression line is:

$$y = 303 + 609 x$$

($r = 0.96$ and the 95 % confidence limits were ± 760)

where y is number of ants in the nest
 x aboveground volume in liters

The mean population density in the nests at the study area on the tidal meadow, estimated from nest volume and the regression equation, was 22100 ± 760 ranging from 1035 to 70500.

d. Density of ants outside the nest

Samples taken with a circular soil core of 177 cm^2 were used to determine the density of ants at different distances from the nests. The samples were taken 0–15, 15–30, and >30 cm from the nests and the means \pm one standard deviation were 25.1 ± 34.9 ($n = 14$), 21.0 ± 12.6 ($n = 8$), and 4.0 ± 3.1 ($n = 13$) ants per sample, respectively. The ants were aggregated and therefore the standard deviations for these samples are high and

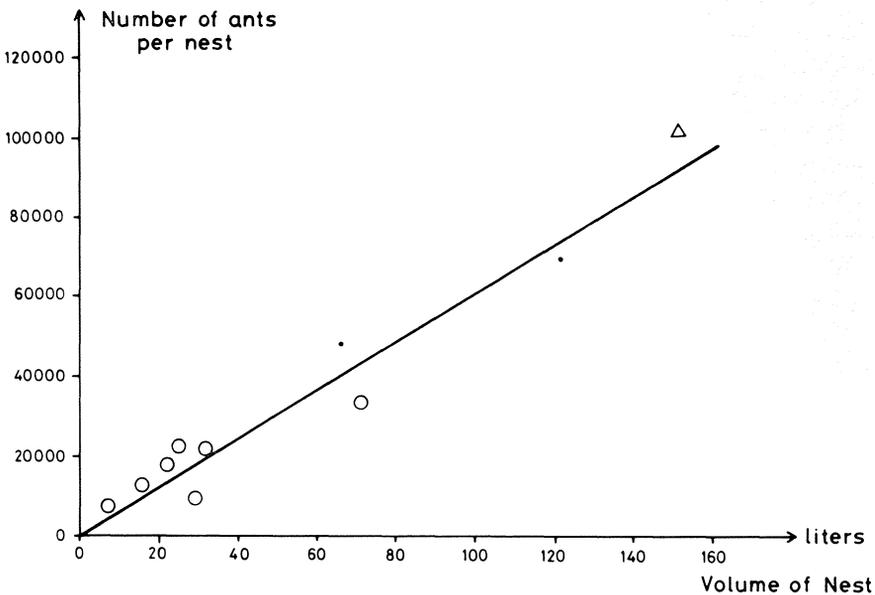


Fig. 6. Number of *Lasius flavus* workers in the nests as a function of aboveground volume. (o) whole nest is sorted, (·) half of the nest sorted, and (Δ) one fourth of the nest sorted.

Studies on Lasius flavus F.

Table 1. Distribution of *Lasius flavus* workers at the tidal meadow.

	Total area	Nests	Zone 0–30 cm from nests	Zone > 30 cm from nests
Area m ²	625	72.35	178.86	373.79
Percentage of total area	100	11.58	28.62	59.80
Mean territory for the nests m ²	3.28	0.38	0.94	1.96
Mean number of ants in each territory	23880 ± 2675	22100 ± 760	1325 ± 1565	450 ± 350
Percentage of total number in the territory	100	92.6	5.5	1.9
Density (ants per m ²)	7290 ± 815	58160 ± 2000	1400 ± 1665	230 ± 180
Biomass (mg d.w. per m ²)	2435 ± 270	19425 ± 668	470 ± 555	77 ± 60

strongly correlated with the mean. The values for 0–15 and 15–30 cm from the nests are not significantly different and therefore these two sets of samples are taken as one. The number of ants per sample for the zone 0–30 cm is then 24.2 ± 28.6 ($n = 22$).

The mean area surrounding the nests at the experimental site was 3.28 m² and the mean area for the nests was 0.38 m². The mean area of the zone 0–30 cm around the nest is 0.94 m² which gives an ant population of 1325 ants or 1400 ants per m². The zone more than 30 cm from the nests occupy 1.96 m² of the mean territory, and the ant population is then 450 or 230 ants per m².

In table 1 the values for the distribution of the ants on the area are summarized. 92.6 % of the ants are found in the nests. The area more than 30 cm from the nests, which covers 59 % of the total area, includes only 1.9 % of the ants. The ant density for the whole area is estimated to be 7290 ± 815 ants per m² which corresponds to 2435 ± 270 mg d. w. per m².

Discussion and Conclusions

On the experimental area on the tidal meadow 11.6 % of the ground is covered by *Lasius flavus* nests. Waloff and Blackith (1962) found that *Lasius flavus* nests occupy up to 10–11 % of the ground on a sandy dry

area at an altitude of about 60 meters in Berkshire, England. It is remarkable that nests of *Lasius flavus* on two so different localities can achieve the same high density.

The most accurate method to determine the population density of ant nests is to count all ants in the nest, but this method is highly time consuming and destructive. Because of the uneven distribution of the worker ants in the nests of *Lasius flavus*, it is difficult to take representative subsamples of the ant population. In this work subsamples taken as one sector of 45° of the nest showed such high variation that it was impossible to estimate the ant population from one sample. If two samples of 45° were taken in opposite directions the accuracy of the population estimation increased significantly.

In this experiment the standard deviation decreased from 51 % of the mean to 19 % when two opposite samples were used instead of one.

The regression between number of ants and aboveground volume of the nest shows a strong correlation ($r = 0.96$), and therefore the number of ants in the nests is calculated with high accuracy. The values for the number of ants outside the nests show a high variation, but the values are much smaller than the number of ants in the nest, so the estimations of total ant density still have a good accuracy.

Odum and Pontin (1961) used capture-recapture method to estimate the population density in ant nests, but they did not make any test of efficiency for their method (Nielsen, 1974). This might be the reason why they only found up to 10000 ants in a big nest, whereas Waloff and Blackith (1962) found up to 24500 ants per nest, and we have found up to about 100000 ants in our largest nest.

Using their low estimate of number of ants per nest, Odum and Pontin (1961) only found a population density of 1130 ants per m² for the area with the highest values. Our estimate of 7290 ants per m² is in fine agreement with Waloff and Blackith (1962) who found a mean density of 5210 ants per m² for their three areas.

Acknowledgements

For permission to work at the study area we wish to thank Brattingborg Property. For very valuable assistance during the work at Samsø we want to express our gratitude to Ole V. Jakobsen and for assistance during the laborious sortings we want to thank stud. scient. Hans Jørgen Skuldbøl and Mrs. Jenny Petersen. We also want to thank Jette Schellke Nielsen for drawing the graphs and Dr. S. Læggaard for identification of the plants. Finally we want to thank Dr. Stephen F. MacLean for criticism of the manuscript and for linguistic improvements.

Studies on Lasius flavus F.

REFERENCES

- Carey, E. and C. Diver, 1937: Territory in the yellow field ant, *Lasius flavus*. *J. Anim. Ecol.* 6: 193–194.
- Elmes, G. W., 1974: The spatial distribution of a population of two ant species living in limestone grassland. *Pedobiologia*, 14: 412–418.
- Gallé, L., 1972: Study of ant-populations in various grassland ecosystems. *Acta Biologica Szeged*, 18: 1–4.
- Nielsen, M. G., 1974: The use of Lincoln Index for estimating the worker population of *Lasius alienus* (Först) (Hymenoptera: Formicidae). *Natura Jutlandica*, 17: 87–90.
- Odum, E. P. and A. J. Pontin, 1961: Population density of the Underground Ant, *Lasius flavus*, as determined by tagging with P-32. *Ecology*, 42: 186–188.
- Pickles, W., 1936: Populations and Territories of the ant, *Formica fusca*, *Acanthomyops flavus*, and *Myrmica ruginodis* at Thornhill, York. *J. Anim. Ecol.* 5: 262–272.
- Pickles, W., 1937: Populations, Territories, and Biomasses of Ants at Thornhill, Yorkshire 1936. *J. Anim. Ecol.* 6: 54–61.
- Pickles, W., 1938: Populations, Territories, and Biomasses of Ants at Thornhill, Yorkshire 1937. *J. Anim. Ecol.* 7: 370–380.
- Pickles, W., 1940: Fluctuations in the populations, weights and biomasses of ants at Thornhill, Yorkshire, from 1935 to 1939. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 90: 467–485.
- Pontin, A. J., 1957: An investigation of the interaction between *Lasius flavus* (F.) and *Lasius niger* (L.). *Proc. R. Ent. Soc. London (C)*, 22: 49.
- Pontin, A. J., 1960: Field experiments on colony foundation by *Lasius niger* (L.) and *L. flavus* (F.) (Hym., Formicidae). *Insectes sociaux*, 7: 227–230.
- Pontin, A. J., 1961: Population stabilization competition between the *Lasius flavus* and *L. niger*. *J. Anim. Ecol.*, 30: 47–54.
- Pontin, A. J., 1963: Further considerations of competition and the ecology of the Ants *Lasius flavus* and *Lasius niger*. *J. Anim. Ecol.*, 32: 565–574.
- Waloff, N. and R. E. Blackith, 1962: The growth and distribution of the mounds of *Lasius flavus* (Fabricius) (Hym., Formicidae) in Silwood Park, Berkshire. *J. Anim. Ecol.*, 31: 421–437.

SAMMENDRAG:

Studier over den gule engmyre, *Lasius flavus* F. (Hymenoptera, Formicidae).
I. Populationstætheder, biomasse og fordeling af tuerne.

Den gule engmyre *Lasius flavus* F. bygger nogle meget karakteristiske kuppelformede jordtuer, som man især finder på enge og strandenge. Myrerne ses sjældent på jordoverfladen, da de samler al deres føde under jorden.

Formålet med dette arbejde var at bestemme fordelingen af tuerne og populationstætheden af *Lasius flavus* på en strandeng ved Stavns Fjord og på den nærliggende ø Hjortholm, Samsø. Figur 1 viser det undersøgte område ved Stavns Fjord, der oversvømmes nogle få gange om året. Arealet bliver brugt til græsning for kreaturer, og vegetationen mellem tuerne domineres af rød svingel (*Festuca rubra* L.) og almindelig hvene (*Agrostis tenuis* Sibth.). Vegetationen på tuerne var betydelig mere artsrig, men de to dominerende arter var de samme.

Ved Stavns Fjord udvalgte et typisk område på 25×25 m, hvor alle tuerne blev kortlagt (fig. 3). For hver tue blev den største og mindste diameter samt højden målt, og det elliptiske areal og det overjordiske volumen beregnet. Arealet af myretuerne udgjorde 11,6 % af området, og tuernes volumen varierede fra 1,2 til 115,4 liter med et gennemsnit på 36,8 liter.

På det udvalgte område på Hjortholm, fig. 2, dækkede myretuerne 6,6 % af arealet, og den gennemsnitlige tuestørrelse var 40,5 liter.

Waloff og Blackith (1962) fandt på et område i Berkshire i England, at *Lasius flavus* tuer udgjorde 10–11 % af arealet.

For at bestemme myrernes fordeling i tuerne blev der taget udsnit af tuerne ved hjælp af en metal trekant på 45° , der kunne presses ned i tuerne og yderligere ca. 15 cm ned i jorden. Alle prøverne blev håndsorteret, og de fleste myrer blev suget fra gallerierne i jorden. Derefter blev sandet sigtet fra, og myrerne i det resterende materiale blev udrevet i modificerede Berlese apparater. Denne sorteringsmetode er meget arbejdskrævende, men til gengæld var vores effektivitet meget høj, 98 %. Antallet af myrer blev beregnet ved vejning, og ca. 10 % af myrerne blev optalt som kontrol.

Fig. 4 viser fordelingen af myrer i en tue i forhold til verdenshjørnerne. Figuren viser, at myrerne ikke er ensartet fordelt i tuerne. Der var dog en udtalt tendens til koncentration af myrerne i de nordøstlige udsnit af tuerne og en tilsvarende mindre tæthed i de sydvestlige udsnit. Ved at addere antallet af myrerne i modsatrettede udsnit får man en betydelig mere repræsentativ prøvestørrelse, der med rimelighed kan anvendes til bestemmelse af totalpopulationen, fig. 5.

Populationsstørrelsen i 11 tuer af forskellig størrelse blev bestemt, og antallet af myrer i hver tue blev korreleret med tuernes overjordiske volumen, fig. 6:

$$y = 303 + 609x \quad (r = 0,96), \text{ hvor}$$

y er antal myrer i tuen, og

x er overjordisk volumen i liter.

Til bestemmelse af antallet af myrer uden for tuerne blev der taget prøver med jordbor (177 cm^2) i forskellig afstand fra tuerne. Antallet af myrer uden for tuerne viste meget stor variation, men værdierne er meget mindre end antallet af myrer i tuerne, så estimeringen af den totale population kan stadig beregnes med god nøjagtighed. I afstanden 0–30 cm var populationstætheden 1400 ± 1665 myrer/ m^2 , og i afstande større end 30 cm fandtes 230 ± 180 myrer/ m^2 .

I tabel 1 ses, at 92,6 % af myrerne blev fundet i tuerne, og i afstand større end 30 cm blev kun fundet 1,9 % af myrerne.

På forsøgsområdet ved Stavns Fjord varierede antallet af myrer pr. tue fra 1030 til 70500 med et gennemsnit på 22100 ± 760 . For hele området fandtes en populationstæthed på 7290 ± 815 myrer/ m^2 svarende til $2,44 \pm 0,27$ gram tørvægt/ m^2 , hvilket er i overensstemmelse med Waloff og Blackith (1962) opgivelser om populationstætheder på 5210 myrer/ m^2 .

Authors addresses:

Zoologisk Institut, Laboratorium A, Universitetsparken, DK-8000 Århus C.

Mindre meddelelse

MINDRE MEDDELELSE

Entomologisk Årsmøde i Århus februar 1976

Århus Entomologklub stod for arrangementet af det andet entomologiske årsmøde, der blev afholdt i Naturhistorisk Museums lokaler i Århus i weekend'en den 28. og 29. februar 1976.

Mødet indledtes kl. 13 i kantinen på Naturhistorisk Museum, hvor deltagerne blev indregistrerede og fik udleveret navneskilte. Medbragt udstillingsmateriale blev samtidigt indleveret til mødets sekretær. Der var mødt noget nær 70 entomologer op, da Århus Entomologklubs formand, Gunnar Dam Jeppesen, en halv time senere bød deltagerne velkommen og forklarede om mødets forløb.

Derefter blev udstillingen åbnet. Den bestod fortrinsvis af sommerfugle, men der var flere mere utraditionelle bidrag. Således blev Naturhistorisk Museums lysbilledsamling fremvist fortløbende under hele udstillingen. Et andet initiativ, der fortjener særlig omtale, var Chr. Skøtt's meget dygtigt lavede udstilling af forskellige myretuer i deres naturlige biotop. Under udstillingsperioden var der mulighed for at få fotograferet dyr af speciel interesse. Fra kl. 14 blev museets samlinger og bibliotek åbnet. Her var der, med bistand fra museets ansatte, bl. a. mulighed for at se Skat Hoffmeyers samling, der var overdraget museet. Efter et par timers givende ophold på udstillingen og i samlingerne, mødtes alle i museets auditorium, hvor man kunne komme med korte foredrag og indlæg.

Michael Fibiger indledte med et causeri om sine erfaringer med forskellige typer lysfælder. Preben Holst fortalte om sin nordvestjyllandsundersøgelse af lepidopterer. Han afsluttede med at efterlyse materiale fra området. Chr. Skøtt berettede om sit arbejde med de danske myrer, under dette især tilbagegangen i egnede lokaliteter for visse arter. Svend Kaaber viste lysbilleder og plancher om sin landsdækkende spindelundersøgelse, som han nu er ved at færdiggøre. Jon Plougmann fortalte kort om dansk guldsmedefaunistik, med et nødråb til lepidopterologerne om bistand. Gunnar Dam Jeppesen afsluttede med at fortælle om sit arbejde med adskillelse af *Thera albonigrata* og *T. variata*.

Efter indlæggene gik man over til Matematisk Instituts kantine, hvor man indtog en udmærket middag. Dagen blev afsluttet ved kaffebordet med ivrig snak og hyggeligt samvær indtil kl. 22, hvor der blev lukket. Arrangørerne havde sørget for privat indkvartering af de fleste udenbys deltagere, og der blev kikket på dyr og snakket til langt ud på natten.

Søndag den 29. indledtes med Høegh-Guldbergs foredrag »15 års Ariciastudier«. Tiden tillod ikke Høegh-Guldberg at gå i dybden i dette spændende emne, men han kunne takket være sin store indsigt i området give sit foredrag overskuelighed og en fin afrunding. Efter foredraget var der igen mulighed for at besøge udstillingen og samlingerne. Fra kl. 11 kunne man afhente frokost i kantinen. Efter frokost skiltes man efterhånden, indtil der blev definitivt lukket kl. 14.

Det må siges at være et særdeles vellykket arrangement, som skyldes deltageres positive indstilling, og først og fremmest arrangørernes arbejde med at tilrettelægge mødet. Her må vel rettes en særlig tak til Søren Levring, mødets sekretær, og til Århus Entomologklubs dynamiske formand, Gunnar Dam Jeppesen, for en virkelig god ledelse af mødet.

Jon Plougmann

Fluefamilien Canacidae (Diptera) eller skøjtefluer i Danmark

af ERIK RALD

(With a summary: The family Canacidae in Denmark).

Familien Canacidae (ofte, men mindre korrekt, stavet Canaceidae), er en lille familie af små acalyptrate fluer, af hvilken der for tiden er kendt 45 arter i hele verden fordelt på 7 slægter (Wirth, 1951, 1954, 1956, 1964, 1969, 1970; Griffiths, 1972). De forekommer næsten alle på havkyster, de fleste ved Stillehavets kyster, tre arter dog ved ferskvand på Hawaii og Java. Larverne til to arter fra Hawaii er kendt (Williams, 1938).

I Nordeuropa findes to arter, hvoraf den ene nu er fundet i Danmark. Tidligere var familien ikke kendt fra Danmark, men den står opført på listen over de familier, som forekommer eller kunne tænkes at forekomme i Danmark (Lyneborg, 1960). Der findes ingen eksemplarer af arter tilhørende denne familie i Zoologisk Museums samlinger.

Den 18. august 1975 indsamlede jeg på Skallingen i Vestjylland et eksemplar af arten *Xanthocanace ranula* (Loew) (= *Dinomyia ranula* (Loew)). Dyret blev taget på Skallingende ved nordbredden af den store sø, som står i forbindelse med Ho Bugt, en habitat, som må anses for meget typisk for arten (Brauns, 1959). Eksemplaret har muligvis været dødt ved indsamlingen, da det var i en ejendommelig forfatning; således manglede blandt andet det meste af sugesnabelen.

Hos Brauns (1959: 591) findes et kort over artens udbredelse. Her er hele den jyske vestkyst prikket ind og samtidig forsynet med et spørgsmålstegn. Der angives ingen konkrete fund fra Danmark, og det må formodes, at signaturen kan anses for at være en tydeliggørelse af Brauns' egne fund umiddelbart syd for grænsen. Fundet af arten i Danmark var således forventet.

Skøjtefluerne, som jeg herved foreslår, at de kaldes på dansk, er små grå fluer med en stor flad pande og en stor halvcirkelformet åbning på undersiden af hovedet (fig. 1). De ligner habituelt visse vandfluer (Ephydridae), men analcellen findes hos canaciderne, mens den mangler hos ephydriderne, costa er ikke afbrudt ved den humerale tværåre som hos ephydriderne, og

Fluefamilien Canacidae

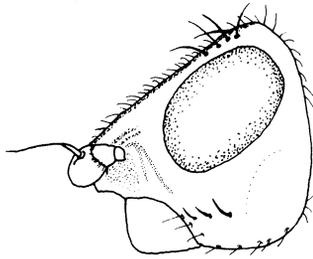


Fig. 1. Hoved af *Xanthocanace ranula* (Loew), set fra siden. (*Head of Xanthocanace ranula (Loew), in side view.*)

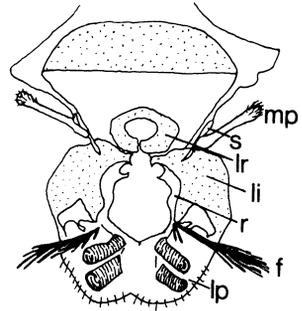


Fig. 2. Snabel af *Xanthocanace ranula* (Loew), set forfra. Forkortelser forklaret i teksten. (*Proboscis of Xanthocanace ranula (Loew), in front view. Legend: lr: labrum; s: maxilla; mp: maxillary palp; li: labium; f: filter-apparat; r: food-grooves; lp: labial palps.*)

de 7 tydelige abdominalsegmenter (i modsætning til ephydridernes 5) sammen en række andre karakterer gør, at man i dag regner dem for en selvstændig familie, som ikke er særlig nært beslægtet med vandfluerne, til trods for overensstemmelsen i økologi.

De to nordeuropæiske arter fordeles på hver sin slægt og kan adskilles ved hjælp af følgende nøgle:

1. Alle hår og børster på bryst og bagkrop hvide, børsterne ikke meget længere end kroppens øvrige hårbeklædning. Pande metalglinsende grønligsort. Hovedets underkant fortil med en stor bugt opad, som eksponerer clypeus. Sugesnabelen med fremtrædende, specielt udformet fangapparat *Xanthocanace ranula* (Loew)
- Hår og børster sorte. Pande mat, brun. Hovedets underrand lige. Sugesnabelens fangapparat mindre udviklet *Canace nasica* Haliday

Den danske arts biologi er, hvad larveudviklingen angår, ikke kendt, men man kan formode, at larven lever af alger i det øverste lag af sandet, ligesom de to arter fra Hawaii. Derimod er imagos meget specielle fødebiologi undersøgt af Gercke (1887), og supplerende undersøgelser over munddelenes bygning er foretaget af Frey (1921). Disse undersøgelser citeres i det følgende, ligesom en gengivelse af Freys tegning kan ses på fig. 2.

Munddelene er noget anderledes bygget end hos andre Diptera Schizophora. Labrum (lr på figuren) er meget kort, og siderne er rullet ind, så den antager form af en i begge ender åben tønde (på figuren ses den lige forfra). Hypopharynx er fuldstændig rudimentær og kan ikke skelnes. Maxillerne

er normalt udviklede, maxillarpalperne (mp) er slanke og noget kølleformede, resten af maxillen ses som en stavformet figur (s). Labium (li) er meget kort, betydeligt bredere end lang, på oversiden meget bredt rendeformet; på begge sider af renden dannes af to folder et indadtil åbent rør (r), som fører fra basis af pseudotracheerne til spidsen af labrum. Labialpalperne (labellerne, lp) er korte og fuldstændigt sammenvoksede, så de danner en flad, i midten indskåret skive, der er besat med en række børster i randen. På oversiden af denne skive befinder der sig på hver side 3 meget ejendommeligt udformede pseudotracheer (canaliculi). Det basale par består næsten kun af en enkelt række, yderst stærkt forlængede, kutikulære lister (f), som sikkert repræsenterer en omdannelse af den ene halvdel af de halvringformede forstærkninger, som findes i normale pseudotracheer. De to andre pseudotracheepar er meget korte, men af mere normalt udseende. Forstærkningslisterne er halvringformede, med enderne alternerende trukket ud i en spids. Den yderste liste er ringformet, kraftigere og uden spids. I hvert fald det mellemste pseudotracheepar står i forbindelse med de to omtalte halvåbne rør, som igen fører op til spidsen af labrum.

Om munddelenes funktion oplyser Gercke (1887) og Brauns (1939): I forbindelse med en luftblære gennempløjer fluerne overfladen af mindre vandansamlinger på strandbredden og fisker med den af pseudotracheerne dannede ketsjer efter infusionsdyr og andre planktoniske organismer. Fluerne lignes ved »dansende sølvgnister«, når de skøjter rundt på overfladen. Gercke fandt diatomeer, blandt andet arter af *Cocconema* og *Gomphonema*, i tarmen og svælget på flere undersøgte individer. Hos arter af slægten *Canace* er der ifølge Becker (1926) og Séguy (1934) udviklet et mindre specialiseret fangapparat, som imidlertid skal tjene samme formål.

SUMMARY:

The dipterous family Canacidae in Denmark.

Xanthocanace ranula (Loew) (= *Dinomyia ranula* (Loew)) is recorded from Denmark for the first time (West Jutland), and a description of its mouth-parts and feeding-biology, based on existing literature, is presented. A key to the two species found in northern Europe is given.

LITTERATUR

- Becker, Th., 1926: Ephydridae und Canacidae, In: E. Lindner (ed.): *Die Fliegen der paläarktischen Region*, 6 (1). 115 pp. Stuttgart.
- Brauns, A., 1939: Autökologische Untersuchungen über die thallassicolen Zweiflügler (Diptera) im schleswig-holsteinischen Bereich der Nord- und Ostsee. *Arch. f. Hydrobiol.*, 55: 453-594.

Fluefamilien Canacidae

- Frey, R., 1921: Studien über den Bau des Mundes der niederen Diptera Schizophora nebst Bemerkungen über die Systematik dieser Dipteren-gruppe. *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.*, 48 (3): 1–245.
- Gercke, G., 1887: Einige Beobachtungen über die Eigenart der *Canace ranula* Loew. *Wien. Ent. Zeitschr.*, 6: 1–4.
- Griffiths, G. C. D., 1972: The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha. 341 pp.
- Séguy, E., 1934: Diptères (Brachycères) (Muscidae Acalypterae et Scatophagidae). *Faune de France*, 28. 832 pp.
- Williams, F. X., 1938: Biological studies in Hawaiian water-loving insects, part III. Diptera or Flies. *Proc. Hawaii. Ent. Soc.*, 10: 85–129.
- Wirth, W. W., 1951: A revision of the dipterous family Canaceidae. *B. P. Bishop Mus. Occas. Papers*, 20: 245–275.
- 1954: A new intertidal fly from California, with notes on the genus *Noticanace* Malloch (Diptera: Canaceidae). *Pan-Pacific Entomologist*, 30: 59–62.
 - 1956: Two new Neotropical species of surf flies of the genus *Canace* (Diptera, Canaceidae). *Rev. Brasil. Ent.*, 5: 161–166.
 - 1964: New species and records of the genus *Trichocanace* Wirth (Diptera, Canaceidae). *Pac. Insects*, 6: 225–227.
 - 1969: The shore flies of the genus *Canaceoides* Cresson (Diptera: Canaceidae). *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 36: 551–570.
 - 1970: The American beach flies of the *Canace snodgrassii* group (Diptera: Canaceidae). *Proc. Ent. Soc. Wash.*, 72: 397–403.

Forfatterens adresse/Author's address:

Zoologisk Museum, Universitetsparken 15, DK-2100 København Ø, Denmark.

En undersøgelse af løbebillefaunaens sammensætning og sæsonaktivitet i en dansk bøgeskov (Coleoptera, Carabidae)

af PALLE JØRUM

(With a summary: A study on the composition and seasonal activity of the ground beetle fauna of a Danish beech forest).

Kendskabet til løbebillefaunaens sammensætning i danske skovsamfund er temmelig mangelfuldt. Den eksisterende viden herom bygger i hovedsagen på S. G. Larsson's »Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden« (Larsson, 1939). Dette arbejde er imidlertid koncentreret om løbebillernes fænologi, og en detaljeret fremstilling heri af billernes biotoptilknytning har ikke været mulig som følge af materialets heterogene beskaffenhed. Fra vore nabolande foreligger der flere analyser af løbebillefaunaen i forskellige skovsamfund (f. eks. Lauterbach, 1964; Thiele, 1964), men da habitatvalget kan være underkastet betydelig geografisk variation, kan resultater fra sådanne undersøgelser ikke uden videre overføres på danske forhold.

Gennem en ca. toårig periode, fra foråret 1969 til det sene efterår 1970, har forfatteren foretaget undersøgelser over løbebillefaunaen i et bøgeskovs-område i Hestehaveskoven ved Rønde. Nærværende artikel beskæftiger sig med sammensætningen af skovens carabide-fauna. Oplysninger om faunasammensætningen blev tilvejebragt ved anvendelse af faldgrubefælder, og undersøgelsen vedrører derfor kun de epigæiske løbebillearter, d. v. s. arter, som i al fald på visse tidspunkter færdes fremme på skovbunden.

Med baggrund i fældefangsterne redegøres endvidere for sæsonaktiviteten hos de mest almindelige carabide-arter fra skovbunden. Larsson (1939) inddelte vore løbebiller i forårsforplantere og efterårsforplantere. I henhold til Larsson finder æglægningen hos den førstnævnte gruppe sted om foråret eller i forsommeren, larvetiden falder i sommermånederne, og forvandlingen er tilendebragt samme efterår; overvintring sker på imagostadiet. Efterårsforplanternes reproduktionsperiode er sommer- eller efterårsmånederne, og larvetiden strækker sig fra efteråret til det følgende forår, hvor forpup-

Løbebillefaunaen i en bøgeskov

ning finder sted; den nye generation fremkommer i løbet af foråret eller sommeren. Overvintringen hos efterårsforplanterne sker således på larvestadiet, dog kan tillige gamle imagines overvintrere. Ifølge Larsson er det regelen, at løbebillerne kun lever ét år, og at de kun forplanter sig én gang. Gamle imagines, der overvintrer efter at have forplantet sig, hævdes at dø før starten på en ny forplantningsperiode. I en række arbejder fra de senere år har Schjøtz-Christensen (1961; 1965; 1966 a; 1966 b; 1968) påvist, at udviklingsforløbet ofte afviger betydeligt fra dette generaliserede mønster; eksempelvis er det blevet godtgjort, at mange løbebiller i naturen kan opnå levetider på flere år, og at de kan forplante sig flere gange. Schjøtz-Christensens undersøgelser vedrører næsten udelukkende carabide-arter fra åbne, sandede biotoper, især arter af slægterne *Harpalus* og *Amara*. Under mit arbejde i Hestehaven kom det hurtigt til at stå klart, at også for en række skov-carabiders vedkommende er en revideret fremstilling af udviklingsforløbet tiltrængt. I afsnittet om sæsonaktiviteten redegøres for livscyklus hos de enkelte arter i det omfang, udviklingsforløbet i Hestehaveskoven har vist sig at afvige fra eller at komplettere de oplysninger om livscyklus, der findes hos Larsson (1939).

Biotopen

Hestehave er en 176 ha stor blandingsskov beliggende syd for Rønde ved Kalø Vig. Undersøgelsesområdet er i skoven er henlagt til en ca. 90-årig ren bøgebevoksning på muldbund. Urtevegetationen præges om foråret af især hvid anemone (*Anemone nemorosa* L.), stedvis med kraftig indblanding af vorterod (*Ficaria verna* Huds.). Senere på året dominerer enblomstret flitteraks (*Melica uniflora* Retz.) og skovmærke (*Asperula odorata* L.); af planter med mere spredt forekomst kan fremhæves skovsyre (*Oxalis acetosella* L.), der nogle steder danner sammenhængende bevoksninger, skovstar (*Carex silvatica* Huds.), som er hyppig på fugtig bund, dunet steffensurt (*Circaea lutetiana* L.), stor fladstjerne (*Stellaria holostea* L.) og skovbyg (*Hordeum europaeum* L.).

Metoder

Som faldgrubefælder er anvendt nedgravede glas (højde 11 cm, indvendig diameter 6 cm) forsynet med en 4 0/0 formalinopløsning. En lille masonitplade på ben anbragt over hvert glas har beskyttet fælderne mod regn. Kun 9 fælder var i brug i 1969, mens 30 fælder blev benyttet i 1970. Fælderne blev røgtet med 8–14 dages mellemrum, i den kolde årstid dog mindre hyppigt.

Faldgrubefælder er velegnede til indsamling af overfladeaktive arthropoder. Imagines af de fleste Carabidae udviser i al fald i en del af året en betydelig epigæisk aktivitet og vil derfor normalt være numerisk stærkt repræsenteret i fælder af denne type, hvorimod larverne som oftest fører en temmelig skjult tilværelse. Af Hestehavens løbebiller optrådte kun larver af slægterne *Nebria* og *Leistus* i større tal i fælderne.

Det antal individer af en art, der fanges i fælderne pr. tidsenhed, afhænger af populationstætheden, men tillige af dyrenes aktivitet i indsamlingsperioden. Når fældefangst-metoden her er benyttet til at belyse sammensætningen af skovbundens løbebillefauna, må det derfor erindres, at fangsttallene ikke kan betragtes som relative mål for de enkelte arters populationstætheder.

Løbebillernes lokomotoriske aktivitet er i almindelighed størst i den re produktive periode, mens en periode med inaktivitet kan optræde f. eks. i forbindelse med en imaginal diapause. Det er derfor åbenbart, at materialet fra formalinfælderne, sammenholdt med andre oplysninger, kan danne baggrund for en beskrivelse af billernes livscyklus.

En del hunner fra formalinfælderne er blevet dissekeret med henblik på en undersøgelse af ovarietilstanden. Ved æggenes passage fra ovarium til æggeleder bliver de tomme follikler liggende ved grunden af ovariolerne som »gule legemer«; størrelsen af disse synes at være proportional med antallet af lagte æg (Vlijm & van Dijk, 1967). Kendskab til ovarietilstanden er således af væsentlig betydning, når billernes livscyklus skal klarlægges. På basis af ovariernes udseende er hunnerne blevet inddelt i følgende grupper (jf. Gilbert, 1956; Schjøtz-Christensen, 1961; Vlijm & van Dijk, 1967):

1. Umodne hunner: Ovarierne små, uden æg og uden gule legemer.
2. Modne hunner: Ovarierne store, med modne æg. Hvis æglægningen var påbegyndt, fandtes såvel modne æg som gule legemer; de sidste var især iøjnefaldende mod slutningen af æglægningsperioden.
3. Brugte hunner: Ovarierne små, uden æg. Tydelige gule legemer som tegn på, at æglægning tidligere havde fundet sted. Hos nogle individer var æg under udvikling, og sådanne hunner har følgelig været på vej ind i en ny forplantningsperiode.

Der er ikke foretaget gonadeundersøgelser på hannerne.

Løbebillefaunaen i Hestehave

I løbet af undersøgelsesperioden er der i formalinfælderne indsamlet ialt 11.538 imagines af Carabidae fordelt på 33 arter. I Tabel 1 er anført fangst-

Løbebillefaunaen i en bøgeskov

Tabel 1. Fangsttal for carabide-arter indsamlet i faldgrubefælder i Hestehave, 1969-70.

Table 1. Ground beetles recorded in pitfall traps in Hestehave, 1969-70.

	Antal (Nos.)	%
<i>Carabus hortensis</i> L.	3598	31.2
<i>Pterostichus melanarius</i> Illig.	2170	18.8
<i>Abax ater</i> Villers	1231	10.6
<i>Nebria brevicollis</i> Fabr.	994	8.6
<i>Trechus obtusus</i> Er.	868	7.5
<i>Pterostichus niger</i> Fabr.	728	6.3
<i>Carabus coriaceus</i> L.	508	4.4
<i>Carabus violaceus</i> L.	492	4.3
<i>Harpalus latus</i> L.	222	1.9
<i>Patrobus atrofusus</i> Strøm	202	1.8
<i>Pterostichus strenuus</i> Panz.	199	1.7
<i>Leistus rufomarginatus</i> Duft.	95	0.8
<i>Agonum assimile</i> Payk.	61	0.5
<i>Pterostichus nigrita</i> Fabr.	30	0.3
<i>Carabus granulatus</i> L.	29	0.3
<i>Loricera pilicornis</i> Fabr.	22	0.2
<i>Notiophilus biguttatus</i> Fabr.	16	0.2
<i>Carabus nemoralis</i> Müll.	15	0.1
<i>Trechus secalis</i> Payk.	15	0.1
<i>Badister sodalis</i> Duft.	15	0.1
<i>Bembidion lampros</i> Hbst.	6	0.1
<i>Calathus piceus</i> Marsh.	6	0.1
<i>Cychrus caraboides</i> L.	2	0.0
<i>Bembidion guttula</i> Fabr.	2	0.0
<i>Agonum mülleri</i> Hbst.	2	0.0
<i>Stomis pumicatus</i> Panz.	2	0.0
<i>Trichocellus placidus</i> Gyll.	2	0.0
<i>Leistus rufescens</i> Fabr.	1	0.0
<i>Synuchus nivalis</i> Panz.	1	0.0
<i>Pterostichus gracilis</i> Dej.	1	0.0
<i>Amara plebeja</i> Gyll.	1	0.0
<i>Amara aenea</i> Deg.	1	0.0
<i>Bradycellus similis</i> Dej.	1	0.0
	11538	

tallene for hver enkelt art, ligesom arternes procentiske andel af det totale individtal er medtaget. Det fremgår, at kun få arter er registreret i stort tal. Således repræsenterer de 6 hyppigste arter 83 % af det samlede individtal, og de 8 hyppigste tegner sig for lige ved 92 % af alle individer.

Følgende arter er fundet i undersøgelsesområdet uden at være noteret fra formalinfælderne: *Pterostichus versicolor* Sturm (1 stk., 1970), *Pterostichus oblongopunctatus* Fabr. (2 stk., 1969) og *Harpalus rufipes* Deg. (1 stk., 1970). Med disse fund når antallet af registrerede løbebillearter fra skovbunden i forsøgsområdet i Hestehave op på 36.

Fundet af *Pterostichus gracilis* er faunistisk set interessant; arten er fra Jylland hidtil kun kendt fra 5 lokaliteter og kun fundet på 1 siden 1930, og arten menes at tiltage i sjældenhed herhjemme (Bangsholt, 1968). De øvrige arter hører derimod alle til vore almindelige eller ret almindelige arter.

Som den fremtræder på basis af fældefangsterne er Hestehaveskovens løbebillefauna i temmelig høj grad præget af eurytope arter. Blandt de talræmte betydningsfulde arter, hvortil her regnes de arter, der er repræsenteret ved mindst 0,5 % af det totale individtal, er *Pterostichus melanarius* og *Harpalus latus* de to løbebiller, hos hvilke valget af levested er underkastet størst variation. Begge anses for i særlig grad at være knyttet til det åbne land, hvor de kan findes i mange forskellige habitater, men de er tilfældige i stand til at etablere populationer i skov, fortrinsvis i lyse bevoksninger (Lindroth, 1945). *Pterostichus strenuus* kan ligeledes optræde såvel i som uden for skov, men altid på relativt fugtig bund. Hvor den optræder som skovform, synes den at foretrække løvskov (Lindroth, 1945).

Blandt de arter, der primært er knyttet til skovhabitater, er *Nebria brevicollis*, *Patrobus atrorufus* og antagelig tillige *Trechus obtusus* især hjemmehørende i mindre skovbevoksninger, i skovbryn, krat o.l. (Thiele, 1964; Pollard, 1968), men de er endvidere i stand til at opbygge populationer i såvel egentlige skovområder som i det åbne land. Som skovform er *N. brevicollis* i udpræget grad knyttet til fugtig løvskov (Thiele, 1964). *P. atrorufus* viser i sit habitatvalg præference for meget fugtig bund og er iøvrigt i forhold til *N. brevicollis* mere tilbøjelig til at undgå helt lukkede skovbevoksninger (Thiele, 1964). I Hestehaveskoven er *P. atrorufus* næsten udelukkende fanget i glas på et lavtliggende, fugtigt område, hvor vegetationen domineres af skovstar.

De deciderede skovformer blandt Hestehavens almindelige carabider omfatter dels de tre eurytope skovarter *Carabus hortensis*, *Carabus violaceus* og *Pterostichus niger*, dels nogle arter med mere specifikke habitatkrav.

Løbebillefaunaen i en bøgeskov

Abax ater og *Carabus coriaceus* er eurytope i Mellemeuropa, hvor de findes i såvel løv- som nåleskov (Lindroth, 1945; Lauterbach, 1964); hos os synes begge arter at være langt mere stenotope, helt overvejende knyttet til bøgeskov (Lindroth, 1945; Hansen, 1968). *Leistus rufomarginatus* betragtes ligeledes som en udpræget bøgeskovsart (Hansen, 1968). *Agonum assimile* forekommer især i mørk, fugtig løvskog (Larsson, 1939; Lindroth, 1945; Thiele, 1967); den er i Hestehave hovedsagelig registreret fra den lavtliggende, fugtige skovstar-lokalitet, hvor også *P. atrorufus* fandtes.

Arter som *Bembidion lampros*, *Pterostichus versicolor*, *Pt. gracilis*, *Amara plebeja*, *A. aenea*, *Harpalus rufipes* og *Bradycellus similis* anses i almindelighed for at være hjemmehørende i det åbne land, og deres forekomst i skoven i det aktuelle tilfælde bør næppe tages som udtryk for et egentligt tilhørsforhold til skovfaunaen. Da der kun ca. 100 m øst for undersøgelsesområdet findes dyrkede marker, og da der umiddelbart syd for området findes en mindre skovlysning, forekommer det overvejende sandsynligt, at de nævnte arter enten har været tilfældige gæster i skoven, eller at de har benyttet skoven som vinterkvarter.

Løbebillernes sæsonaktivitet

I det følgende redegøres for sæsonaktiviteten hos de arter, der er registreret i faldgrubefældeerne i et antal svarende til mindst 0,5% af det totale individtal. Det drejer sig om ialt 13 arter.

Carabus hortensis er en efterårsforplanter med overvintring i 1. larvestadium (Larsson, 1945). Desuden kan imidlertid en betragtelig del af de voksne biller overvintre for siden at forplante sig igen (Schjøtz-Christensen, 1968).

I Hestehave har der i såvel 1969 som i 1970 været aktivitetsmaksima i juni og september (fig. 1). Da nyklækkede imagines først optrådte i fældeerne fra slutningen af juli, kan aktiviteten i forsommeren helt og holdent tilskrives gamle, overvintrede biller. I højsommeren har fangsttallene været små, et forhold der i højere grad har beroet på nedsat lokomotorisk aktivitet end på høj mortalitet blandt de gamle biller; dette fremgår af fælde-materialet fra august, hvor der foruden imagines tilhørende den nye generation er registreret et betydeligt antal gamle individer. Forplantningsperioden har omfattet tiden fra sidst i august til begyndelsen af oktober.

Larver blev kun fundet i beskedent omfang i formalinfældeerne, 1. stadium i november samt i perioden april-juni, 2. stadium i maj-juni og 3. stadium i juni-juli.

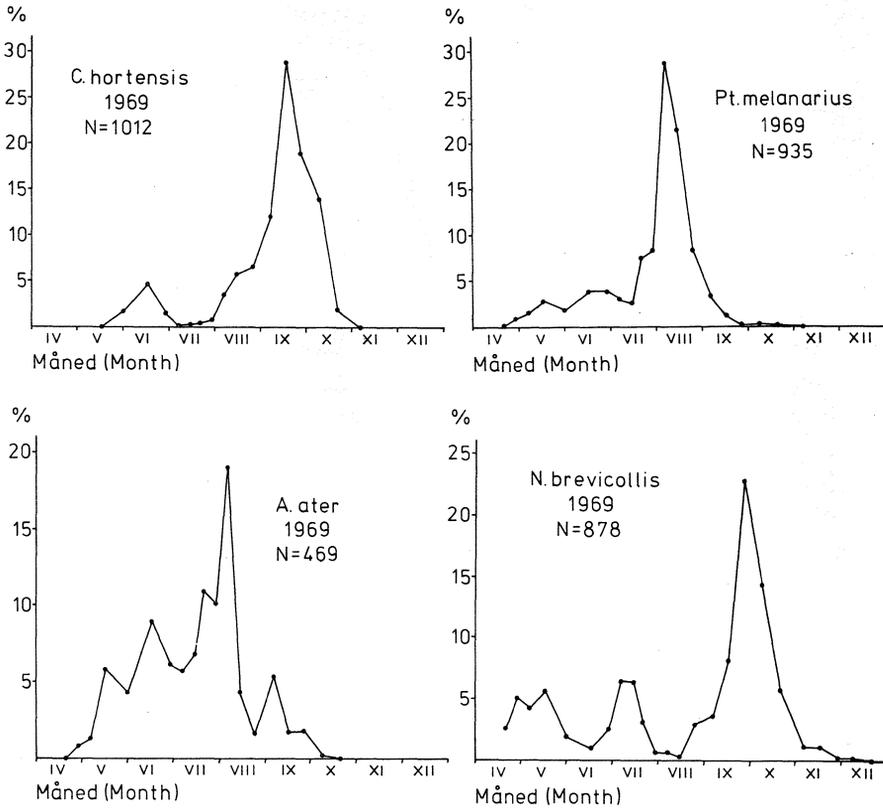


Fig. 1. Sæsonaktiviteten hos *Carabus hortensis*, *Pterostichus melanarius*, *Abax ater* og *Nebria brevicollis*. Fangstallene er omregnet til antal individer indsamlet pr. tidsenhed og er udtrykt i procent af totalfangsterne. N betegner det totale individtal for hver art.

Fig. 1. Seasonal activity of *Carabus hortensis*, *Pterostichus melanarius*, *Abax ater* and *Nebria brevicollis*. The catches have been adjusted to numbers caught per unit time and are expressed in terms of percentage of total catches. N is the total number of individuals of each species.

Pterostichus melanarius karakteriseres af Larsson (1939) som en efterårsforplanter (æglægning juni–august) med overvintring på 3. larvestadium og endvidere med en usædvanlig høj overvintringsprocent blandt de voksne biller; disse gamle, postreproduktive imagines hævdes at dø før starten på den efterfølgende forplantningsperiode.

Livscyklus hos *Pt. melanarius* har i Hestehave i 1969 og 1970 på afgørende punkter formet sig anderledes (for detaljer se Jørum, under udarbej-

delse). Imagoaktiviteten fra slutningen af april til omkring midten af juli (fig. 1) skyldtes udelukkende gamle biller, som havde overvintret; ovarieundersøgelser har vist, at disse biller omfattede såvel umodne hunner som hunner, der tidligere havde lagt æg. Forplantningsperioden for de overvintrede biller – altså dels førstegangsforplantere, dels biller der havde forplantet sig tidligere – startede i slutningen af maj eller begyndelsen af juni og varede ved til ind i september. I slutningen af juli voksede fangsttallene betragteligt, især i 1969, og et maksimum blev nået i første halvdel af august. Denne kraftige stigning var forårsaget af fremkomsten af den nye imago-generation. De unge billers aktivitetsperiode var kortvarig, og ovarieundersøgelser har dokumenteret, at billerne ikke forplantede sig i det år, de fremkom. De overvintrede som umodne og tog først del i forplantningsaktiviteten i den følgende sæson. *Pt. melanarius* har således i Hestehaven været to år om at gennemføre udviklingen fra æg til kønsmoden bille.

Abax ater betragtes af Larsson (1939) som en typisk efterårsforplanter, omend med en usædvanlig høj overvintringsprocent blandt imagines, hvorimod Drift (1951) har påvist, at en population af *A. ater* i en hollandsk bøgeskov var opdelt i to fraktioner, én med forårs- og én med efterårsforplantning.

I Hestehave er nyklækkede imagines fundet i alle månederne maj-oktober, især dog i forsommeren (maj-juni). Parring er iagttaget i maj, juni og juli. Hunner med modne æg er registreret fra maj til september (Tabel 2).

Det fremgår af fig. 1, at *A. ater* påbegyndte sin aktivitet omkring 1. maj. I foråret er dels fundet nyklækkede individer, dels forplantningsaktive biller. De modne hunner, der er undersøgt fra maj måned, har alle været førstegangsforplantere. Afkommet efter de forårsforplantende biller gennemførte deres udvikling i løbet af sommeren, og nyklækkede imagines fremkom hen på efteråret. Aktiviteten hos den nye imagogeneration var dog særdeles beskednen, muligvis overvintrede billerne i vidt omfang i puppelejet, og først i det følgende forår startede deres egentlige aktivitetsperiode.

De biller, der fremkom som nyklækkede imagines om foråret, forplantede sig i sensommeren, især i august. Deres afkom overvintrede på larvestadiet, og den nye imagogeneration dukkede op det følgende forår.

Det vil heraf være fremgået, at *A. ater* i Hestehaveskoven har omfattet en gruppe individer med forårsforplantning (maj-juni) og en gruppe med efterårsforplantning (juli-september).

Ved individuel mærkning af 659 biller er det blevet påvist, at *A. ater* i Hestehave har været i stand til at leve i hvert fald næsten to år som imago, og i konsekvens heraf må det anses for givet, at en del af populationen har

Tabel 2. Klassifikation af *Abax ater* hunner på basis af ovarietilstanden.
 Table 2. Classification of females of *Abax ater* based on the condition of the ovaries.

Fangst- tidspunkt (Time of capture)	Antal dissekerede (Nos. dissected)	Antal umodne (Nos. immature)	Antal modne (Nos. mature)	Antal brugte (Nos. spent)
Maj (May) 1970	13	5	8	0
Juni (June) 1970	46	19	23	4
Juli (July) 1970	32	6	24	2
Aug. (Aug.) 1970	37	2	30	5
Sept. (Sept.) 1970	27	2	11	14
Okt.–Nov. (Oct.–Nov.) 1970	8	2	0	6

forplantet sig mere end én gang. Ovarieundersøgelser og genfangster af mærkede dyr kunne tyde på, at biller, der havde overvintret efter en forudgående reproduktionsperiode, påbegyndte en ny forplantningsperiode i juni måned.

Nebria brevicollis forplanter sig om efteråret. Larsson (1939) anfører slutningen af juli og begyndelsen af august som vigtigste forplantningstidspunkt og gør gældende, at overvintring hovedsagelig finder sted på 3. larvestadium.

Livscyklus hos *N. brevicollis* i Hestehave er beskrevet hos Jørum (under trykning). Forplantningsperioden strakte sig fra slutningen af august til et stykke ind i november, med sidste del af september som vigtigste forplantningstidspunkt. Larverne overvintrede på 1. og 2. stadium. De nyklækkede imagines fremkom i sidste halvdel af juni, og efter en kortvarig aktivitetsperiode (fig. 1) påbegyndte de en sommerdiapause (Gilbert, 1958), der varede fra ca. midten af juli til slutningen af august. I denne inaktive periode kunne billerne findes skarevis under sten, træstykker o. l. Først omkring begyndelsen af september blev aktiviteten genoptaget i forbindelse med forplantningsperiodens start.

Foruden larver overvintrede en del imagines, der havde forplantet sig om efteråret. De genoptog aktiviteten i det tidlige forår og blev registreret i fælderne i betydeligt tal i april–maj (fig. 1). Fra slutningen af maj faldt

Løbebillefaunaen i en bøgeskov

deres aktivitet, men individuel mærkning og ovarieundersøgelser har godtgjort, at mange af de gamle biller på ny blev aktive hen på efteråret og da gennemlevede en ny forplantningsperiode:

Livscyklus hos *N. brevicollis* i Hestehave har vist sig at stemme overens med livscyklus hos arten i Storbritannien (Gilbert, 1958; Williams, 1959; Greenslade, 1965; Penney, 1966, 1969) og i Tyskland (Thiele, 1969) og

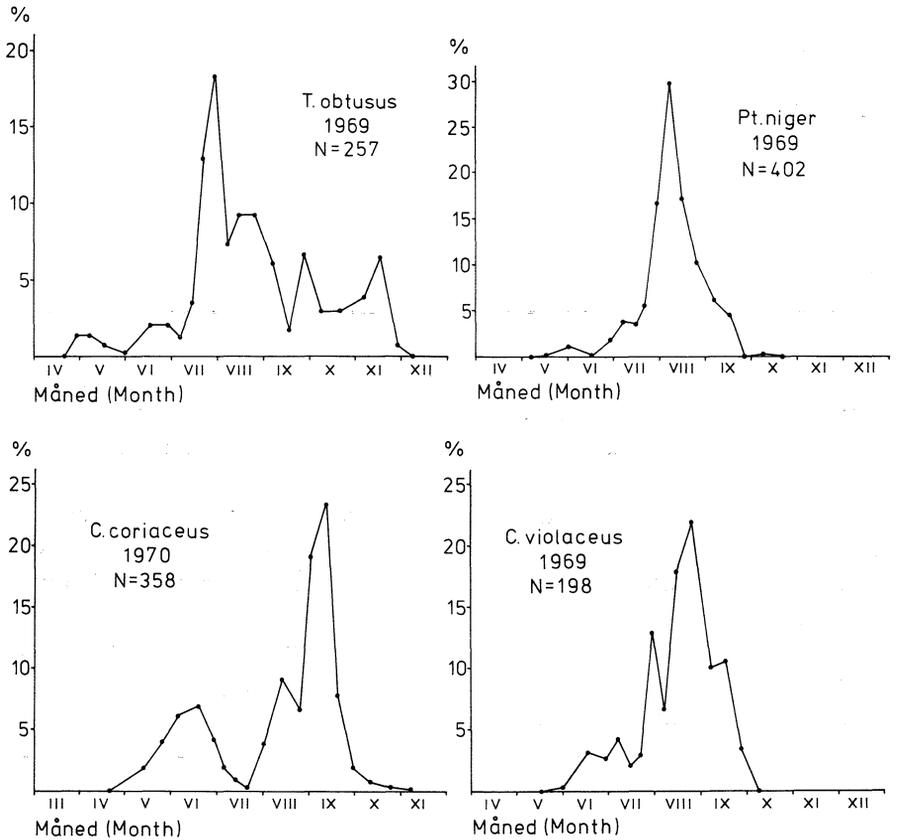


Fig. 2. Sæsonaktiviteten hos *Trechus obtusus*, *Pterostichus niger*, *Carabus coriaceus* og *C. violaceus*. Fangsttallene er omregnet til antal individer indsamlet pr. tidsenhed og er udtrykt i procent af totalfangsterne. N betegner det totale individualtal for hver art.

Fig. 2. Seasonal activity of *Trechus obtusus*, *Pterostichus niger*, *Carabus coriaceus* and *C. violaceus*. The catches have been adjusted to numbers caught per unit time and are expressed in terms of percentage of total catches. N is the total number of individuals of each species.

afspejler formentlig det i Danmark normale udviklingsforløb. Når Larsson (1939) som nævnt ovenfor anfører juli–august som forplantningstidspunkt, beror det antagelig på en fejltolkning af indsamlingsdata, jf. Jørum (under trykning).

Trechus obtusus er i Hestehave især registreret fra perioden juli–august (fig. 2), og da hunner med modne æg er fundet i tiden fra juni til september, må det formodes, at høj- og sensommeren har været vigtigste forplantningstidspunkt. Larver er ikke noteret fra fælderne, men nyklækkede imagines er fundet i antal i oktober–november; kun én nyklækket bille er konstateret uden for denne periode, nemlig i juli måned.

Mens Larsson (1939), alene på basis af et beskedent imagomateriale, betragter *T. obtusus* som en efterårsforplanter med larveovervintring, synes arten i Hestehave hovedsagelig at have overvintret som imago. Det sene tidspunkt, på hvilket nogle af de modne hunner er fundet, gør det dog overvejende sandsynligt, at arten tillige i et vist omfang har overvintret på larvestadiet; det enlige fund fra juli af en nyklækket bille understøtter en sådan formodning. Muligvis har *T. obtusus* populationen været sammensat af én gruppe med forplantning forår–sommer og imagoovervintring og en anden gruppe med forplantning sommer–efterår og larveovervintring.

Ovarieundersøgelserne har vist, at gamle hunner, der havde lagt æg, kunne overvintre og forplante sig i den følgende sæson. Således indeholdt 4 af de dissekerede hunner fra maj og juni tydelige gule legemer, og samtidig var en ny ægudvikling i gang.

Pterostichus niger omtales af Larsson (1939) som en efterårsforplanter med forplantningsperiode i juli–august og med overvintring på 3. larvestadium; endvidere anføres det, at et usædvanligt stort antal gamle biller lever videre efter forplantningsperiodens ophør frem til det følgende forår.

Livscyklus hos *Pt. niger* i Hestehave er beskrevet i detaljer af Jørum (under udarbejdelse). Aktiviteten fra maj til hen mod slutningen af juli (fig. 2) skyldtes biller, der havde overvintret fra året før. Ovarieundersøgelser har vist, at de overvintrede hunner især omfattede umodne biller, men tillige biller, der havde lagt æg tidligere. Begge grupper forplantede sig i sommerens løb, hovedsagelig i juli måned. I slutningen af juli og i begyndelsen af august fremkom den nye imagogeneration, hvilket er forklaringen på august-toppen på kurven over sæsonaktiviteten (fig. 2). De nyklækkede biller var kun aktive en kort tid og overvintrede uden at have forplantet sig; først den efterfølgende sommer startede deres reproduktionsaktivitet. Livscyklus hos *Pt. niger* i Hestehave var således i 1969–1970, i lighed med forholdene hos *Pt. melanarius*, en toårig cyklus.

Løbebillefaunaen i en bøgeskov

Carabus coriaceus er efterårsforplanter og overvintrer på 1. larvestadium (Larsson, 1939). Foruden larver overvintrer et betragteligt antal voksne biller, hvilket af Lindroth (1945) tages som udtryk for, at arten kan forplante sig flere gange.

I Hestehaveskoven har aktiviteten hos læderløberen været størst om efteråret (fig. 2). Et aktivitetsmaksimum omkring midten af august skyldtes nyklækkede biller. På samme tid registreredes gamle, fuldt udhærdede imagines, der havde forplantet sig tidligere. Modne hunner er fundet i månederne august–november, men det fremgår af fig. 2, at aktiviteten fra slutningen af september har været særdeles beskednen, og perioden fra sidst i august til omkring midten af september må anses for at have været artens vigtigste forplantningstidspunkt.

Om foråret fandtes en del overvintrede biller i fælderne. Aktiviteten hos disse gamle biller var størst i juni måned, hvorefter den faldt til et ganske lavt niveau i juli. I august blev billerne imidlertid igen aktive, og de har antagelig taget del i forplantningen om efteråret.

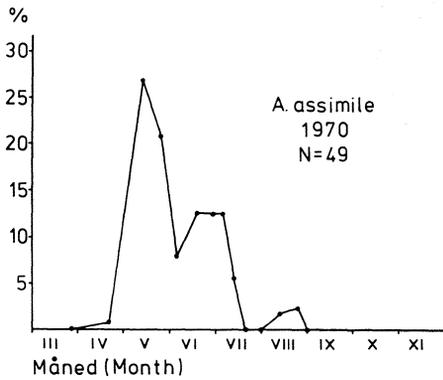
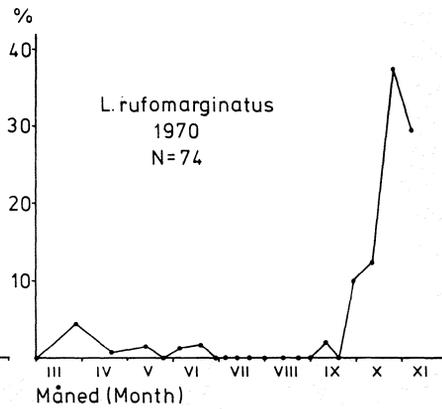
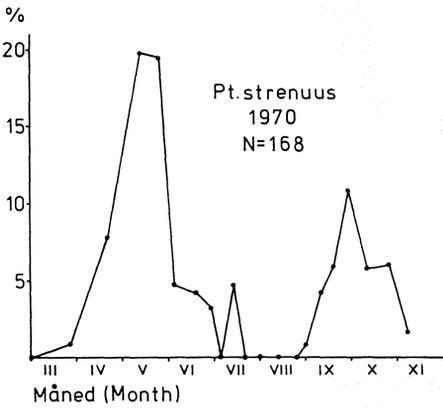
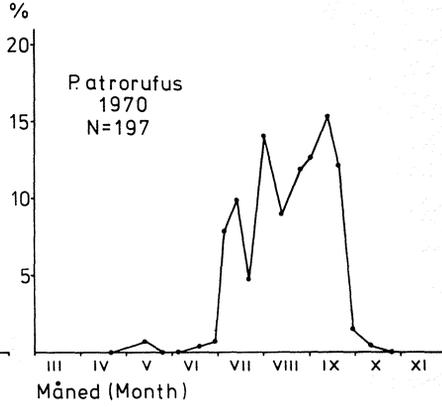
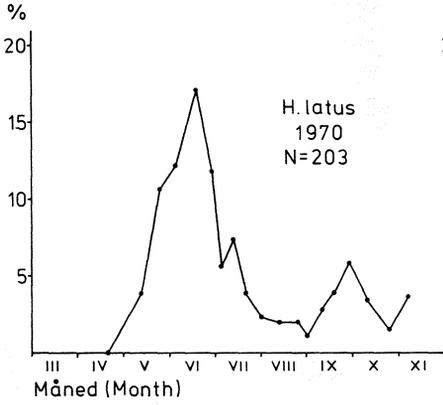
Carabus violaceus forplanter sig hos os i juli–august og overvintrer på 3. larvestadium (Larsson, 1939). I Hestehave har forplantningsaktiviteten været størst i slutningen af august (fig. 2). Nyklækkede imagines er fundet i fælderne i slutningen af juli og i første del af august. Aktiviteten forår og forsommer må tilskrives gamle, overvintrede biller, som antagelig har forplantet sig igen i eftersommeren.

Harpalus latus hører til de løbebiller, der både forplanter sig forår og efterår, idet populationen er opdelt i to fraktioner, den ene med forårsforplantning og den anden med efterårsforplantning (Schjøtz-Christensen, 1966 a).

I Hestehave er bløde imagines fundet om foråret (maj–juni), men dog især om efteråret (august–november), hvor antallet af nyklækkede biller langt oversteg antallet af fuldt udhærdede imagines. Ovarieundersøgelser har vist, at hunner med modne æg forekom i månederne maj–august. Sam-

Fig. 3. Sæsonaktiviteten hos *Harpalus latus*, *Patrobus atrorufus*, *Pterostichus strenuus*, *Leistus rufomarginatus* og *Agonum assimile*. Fangsttallene er omregnet til antal individer indsamlet pr. tidsenhed og er udtrykt i procent af totalfangsterne. N betegner det totale individtal for hver art.

Fig. 3. Seasonal activity of *Harpalus latus*, *Patrobus atrorufus*, *Pterostichus strenuus*, *Leistus rufomarginatus* and *Agonum assimile*. The catches have been adjusted to numbers caught per unit time and are expressed in terms of percentage of total catches. N is the total number of individuals of each species.



menholdes dette med kurven over sæsonaktiviteten (fig. 3), kan der ikke være tvivl om, at *H. latus* i Hestehaven i første række har haft forårsforplantning og har overvintret på imagostadiet; kun hos en mindre del af populationen har forplantningen fundet sted om efteråret.

Hos nogle af de dissekerede hunner fra juni har der været tydelige gule legemer samtidig med, at en ny ægudvikling var i gang. Disse biller var således på vej ind i en ny forplantningsperiode, der formentlig ville være faldet i juli–august.

Patrobus atrorufus har efterårsforplantning og overvintrer på 3. larvestadium (Larsson, 1939). I Tyskland, hvor Thiele (1969) har undersøgt fænologien hos *P. atrorufus*, kunne der i april–maj noteres et beskedent antal overvintrede imagines. I maj–juni fremkom den nye imago-generation, som efter en kortvarig aktivitetsperiode påbegyndte en sommerdiapause; denne varede ved til begyndelsen af august, hvor forplantningsperioden startede.

Aktivitetsforløbet i Hestehaven i 1970 fremgår af fig. 3. Det ses, at *P. atrorufus* næsten kun har udvist epigæisk aktivitet i juli–september. I første halvdel af juli skyldtes aktiviteten helt overvejende nyklækkede biller, hvis antal efter en kulmination 8.–16. juli faldt mod slutningen af måneden. Der er dog i juli måned tillige registreret enkelte gamle biller, der havde forplantet sig tidligere, og som nu var startet på en ny forplantningsperiode. Den egentlige reproduktionsaktivitet startede imidlertid først omkring begyndelsen af august, hvor den nye generation igen blev aktiv. Efter aktivitetsforløbet (fig. 3) at dømme har forplantningsperioden været august og september. Der er intet, som tyder på, at gamle biller har overvintret i større omfang.

Det fremgår af ovenstående, at livscyklus i Hestehaveskoven i alt væsentligt har været i overensstemmelse med udviklingsforløbet i Tyskland (Thiele, 1969).

Pterostichus strenuus har forplantningsperiode i april–maj; larverne findes i forårs- og sommermånederne, og den nye generation fremkommer sensommer og efterår (Larsson, 1939). Larssons beskrivelse af livscyklus hos *Pt. strenuus* passer udmærket på forholdene i Hestehaven 1969 og 1970, jf. fig. 3.

Leistus rufomarginatus er en udpræget efterårsforplanter. Larsson (1939) anfører august–september som æglægningsperiode. Ifølge samme forfatter finder overvintring sted på 1. larvestadium, og forpupning foregår i maj–juni.

Forår og forsommer har imagoaktiviteten i Hestehave været meget be-

skeden (fig. 3), tilsyneladende har overvintringsprocenten blandt imagines været ubetydelig. Nyklækkede biller fremkom antagelig i slutningen af juni måned, men fældematerialet tillader ikke sikre slutninger på dette punkt (én nyklækket bille 24. juni 1970). Den nye imago-generation var lokomotorisk inaktiv sommeren igennem, og først hen på efteråret (1969: september, 1970: oktober) blev billerne aktive i forbindelse med forplantningsperiodens start. I 1969 kulminerede forplantningsaktiviteten i sidste halvdel af oktober, i 1970 lå aktivitetsmaksimum omkring midten af november.

Larverne af *L. ruformarginatus* udviser betydelig overfladeaktivitet og er følgelig registreret i stort tal i faldgrubefælderne. Fældematerialet tyder stærkt på, at larverne udelukkende har overvintret på 1. stadium.

Den lange inaktive periode, der forløber fra fremkomsten af de nyklækkede biller til forplantningsperiodens begyndelse, taler for, at arten i lighed med *N. brevicollis* gennemløber en sommerdiapause.

Agonum assimile betegnes af Larsson (1939) som forårsforplanter med forplantningsperiode i april-maj. De nyklækkede biller begynder allerede at komme frem i højsommeren, deres aktivitet kulminerer i september, hvorefter de søger vinterkvarter. I Tyskland er registreret imagomaksimum i maj, men ingen lokomotorisk aktivitet hos den nye generation (Thiele, 1961).

Fig. 3 viser, at aktiviteten hos *A. assimile* i Hestehave var størst i maj-juni, hvor forplantningen fandt sted. Larver er fundet i beskedent tal i fælderne sommeren igennem. Derimod er kun 2 nyklækkede biller registreret i fælderne (18. og 28. august 1970), hvilket stemmer overens med Thieles (1961) observationer.

Diskussion

Det materiale, der er tilvejebragt ved hjælp af faldgrubefælderne, er næppe helt repræsentativt for den epigæiske løbebillefauna i Hestehaveskoven. Arter med stor mobilitet vil selvsagt være mere udsat for at falde i fangglassene end langsommere arter, og store former vil alt andet lige fanges hyppigere end mindre arter (Drift, 1951; Thiele & Kolbe, 1962); *Carabus*-arternes dominansstilling er af denne grund formentlig overvurderet. Det er ligeledes påvist, at døgnaktiviteten hos en art er medbestemmende for, hvor ofte arten registreres i fælder af den her benyttede type. Dagaktive biller synes således generelt at være underrepræsenteret i forhold til nataktive arter (Greenslade, 1964), velsagtens fordi de kan se og dermed undgå fælderne (Williams, 1959). *Notiophilus biguttatus* er ofte set løbe omkring

Løbebillefaunaen i en bøgeskov

i skovbunden i dagtimerne, så dens beskedne andel af det samlede fangsttal afspejler næppe artens faktiske hyppighed. Formentlig har også andre faktorer (mikroklima, vegetationsdække m. m.) påvirket fangsttallene for de enkelte arter i forskellig grad og hermed bidraget til at give et noget for- tegnet billede af faunasammensætningen.

Trods disse indvendinger mod indsamlingsmetoden kan der ikke herske tvivl om, at Hestehavens løbebillefauna domineres af eurytope arter. Hertil hører arter, der overvejende er tilknyttet det åbne land (*Pt. melanarius*, *H. latus* m. fl.), samt arter, hvis biotopvalg især går i retning af småskove, skovbryn o. lign. (*N. brevicollis*, *T. obtusus*, *P. atrorufus* m. fl.). Disse to grupper udgør tilsammen ca. 39 % af det totale individtal fra formalin-fælderne. Omtrent samme dominansstilling (ca. 42 %) indtager de eurytope skovarter med forekomst i en lang række forskellige skovsamfund (*C. hortensis*, *Pt. niger*, *C. violaceus* m. fl.), hvorimod de stenotope løvskovsarter (*A. ater*, *C. coriaceus*, *L. rufomarginatus*, *A. assimile* m. fl.) kun tegner sig for omkring 17 % af fangsterne.

Hos nogle få arter er en udpræget pletvis forekomst i skoven noteret. I alle tilfælde har der været tale om arter, der i særlig grad var knyttet til en fugtig *Carex silvatica* lokalitet: *P. atrorufus*, *Pt. nigrita*, *A. assimile* og *L. pilicornis*. Årsagen skal utvivlsomt søges i disse billers krav om et fugtigt mikroklima.

En undersøgelse af forplantningsforholdene hos de mest almindelige af Hestehaveskovens løbebillearter har godtgjort, at arter med overvintring på larvestadiet (efterårsforplantere) numerisk indtager en meget dominerende stilling, idet de tegner sig for ca. 77 % af det totale individtal. Arter, der overvintrer på imagostadiet (forårsforplantere), udgør kun ca. 3 % af den samlede individmængde. Endelig tilhører ca. 20 % af de indsamlede biller arter med såvel forårs- som efterårsforplantning (*T. obtusus* er henregnet til denne gruppe, jfr. s. 91).

Hos *N. brevicollis* og *A. ater* har livscyklus forment sig væsentligt anderledes end beskrevet af Larsson (1939), mens der har været god overensstemmelse med nyere udenlandske undersøgelser (se s. 89 og 88). Hos *Pt. melanarius* og *Pt. niger* har livscyklus i Hestehave i 1969–70 været toårig; begge arter har hidtil været betragtet som efterårsforplantere med normal, énarig livscyklus. Der synes ikke at foreligge vidnesbyrd om, at disse to *Pterostichus*-arter i Mellemeuropa skulle være to år om at blive kønsmodne, hvorimod Larsson's (1939) og Lindroth's (1945) observationer af, at begge arter i vidt omfang overvintrer som imagines, tyder på, at et sådant toårigt udviklingsforløb er almindeligt på vore breddegrader. Antagelig vil år med

tidlig fremkomst af nyklækkede biller resultere i forplantning samme år, hvorimod de nye imagines i år med sen fremkomst overvintrer som umodne for så først at forplante sig i den efterfølgende sæson. Hos *H. latus* var populationen i Hestehave opdelt i en gruppe med forårsforplantning og en gruppe med efterårsforplantning, af hvilke den førstnævnte var størst. Hos *T. obtusus* har der muligvis været talt om en lignende opdeling.

Hos en del arter er det blevet påvist, at imagines kan leve i flere år og forplante sig flere gange.

SUMMARY:

A study on the composition and seasonal activity of the ground beetle fauna of a Danish beech forest (Coleoptera, Carabidae).

In 1969–70 Carabidae were studied in a pure stand of beech (*Fagus sylvatica* L.) on a mull soil in Hestehave, Kalø, East Jutland. The herb vegetation included *Anemone nemorosa* L., *Ficaria verna* Huds., *Melica uniflora* Retz., *Asperula odorata* L., *Oxalis acetosella* L., *Carex sylvatica* Huds., *Circaea lutetiana* L., *Stellaria holostea* L. and *Hordeum europaeum* L. Carabidae were sampled by means of pitfall traps containing a 4% formalin solution. A number of females collected in the traps were dissected for examination of ovaries; they were classified as immature, mature or spent according to the gonad condition.

A number of 11,538 imagines of ground beetles, belonging to 33 species, were trapped (Table 1). In addition to this three more species were found on the forest floor, but did not appear in the formalin traps: *Pterostichus versicolor* Sturm, *Pterostichus oblongopunctatus* Fabr. and *Harpalus rufipes* Deg. Thus, a total of 36 epigeic species of Carabidae were recorded from the study area.

In the carabid fauna of Hestehave eurytopic species predominated. Among these were beetles, viz. *Pt. melanarius* and *H. latus*, which in the main inhabit arable land and grassland, although they may establish populations in woodland, and eurytopic woodland species which prefer habitats like edges of wood and hedgerows, viz. *N. brevicollis*, *P. atrorufus* and *T. obtusus*. These two groups made up about 39% of the total number of individuals from the pitfall traps. *P. atrorufus* lives in damp places; in Hestehave this carabid species was found almost exclusively in a low, moist area dominated by *Carex sylvatica*. Among the true woodland species, eurytopic Carabidae (*C. hortensis*, *C. violaceus*, *Pt. niger* and others) constituted about 42% of the total number of individuals. Stenotopic woodland species (*A. ater*, *C. coriaceus*, *L. rufomarginatus*, *A. assimile* and others) represented about 17% of the catch. *A. ater* and *C. coriaceus* are considered as eurytopic woodland species in Central Europe; in Denmark, however, both species seem to be stenotopic, almost restricted to beech forests.

Some species, viz. *B. lampros*, *Pt. versicolor*, *Pt. gracilis*, *A. plebeja*, *A. aenea*, *H. rufipes* and *B. similis*, which are generally considered as open country species, were probably either accidental visitors from adjacent cultivated fields, or beetles which used the forest as a hibernation site.

The phenology of a number of carabid beetles from Hestehave is described. In *Pt. melanarius* and *Pt. niger* callow beetles emerged in July and August. They hibernated as

Løbebillefaunaen i en bøgeskov

immature and reproduced in the following summer. In *A. ater*, *H. latus* and, probably, *T. obtusus* the populations were composed of a spring breeding and an autumn breeding group. *N. brevicollis* is an autumn breeder. In Hestehave callows emerged in June; they entered a summer diapause and resumed activity in the autumn. Breeding took place in August–November. Callow adults of *L. ruformarginatus* emerged in the early summer, and reproduction took place late in the autumn. During the summer the beetles were locomotory inactive, and presumably passed through an aestivation diapause.

In a number of species imagoes lived more than a year and reproduced more than once.

Autumn breeding species represented about 77%, spring breeders made up about 3%, and species with both spring and autumn reproduction constituted about 20% of the total number of individuals from the pitfall traps.

LITTERATUR

- Bangsholt, F., 1968: Ændringer i nogle danske løbebillers hyppighed (Col., Carabidae). *Ent. Meddr*, 36: 527–545.
- Drift, J. van der, 1951: Analysis of the animal community in a beech forest floor. *Tijdschr. Entom.*, 94: 1–168.
- Gilbert, O., 1956: The natural histories of four species of *Calathus* (Coleoptera, Carabidae) living on sand dunes in Anglesey, North Wales. *Oikos*, 7: 22–47.
- 1958: The life history patterns of *Nebria degenerata* Schaufuss and *N. brevicollis* (Fabricius) (Coleoptera, Carabidae). *J. Soc. Brit. Entom.*, 6: 11–14.
- Greenslade, P. J. M., 1964: Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). *J. Anim. Ecol.*, 33: 301–310.
- 1965: On the ecology of some British carabid beetles with special reference to life histories. *Trans. Soc. Brit. Entom.*, 16: 149–179.
- Hansen, V., 1968: Biller 24. Sandspringere og løbebiller. *Danmarks Fauna*, 76, København.
- Jørum, P., under trykning: Life cycle and population density of *Nebria brevicollis* F. (Coleoptera, Carabidae) in a Danish beech forest.
- Under udarbejdelse: Aspects of the ecology of *Pterostichus melanarius* Illig. and *Pt. niger* Fabr. in Denmark (Coleoptera, Carabidae).
- Larsson, S. G., 1939: Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. *Ent. Meddr*, 20: 277–560.
- Lauterbach, A. W., 1964: Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. *Abb. Landesmus. Naturkde. Münster W.*, 26: 1–103.
- Lindroth, C. H., 1945: Die Fennoskandischen Carabidae. I. *Göteborgs Kungl. Vetensk. Vitterb. Samb. Handl.*, Ser. B, 4: No 1.
- Penney, M. M., 1966: Studies on certain aspects of the ecology of *Nebria brevicollis* (F.) (Coleoptera, Carabidae). *J. Anim. Ecol.*, 35: 505–512.
- 1969: Diapause and reproduction in *Nebria brevicollis* (F.) (Coleoptera, Carabidae). *J. Anim. Ecol.*, 38: 219–233.
- Pollard, E., 1968: Hedges. IV. A comparison between the Carabidae of a hedge and field site and those of a woodland glade. *J. appl. Ecol.*, 5: 649–657.
- Schjøtz-Christensen, B., 1961: Forplantningsbiologien hos *Amara infima* Dft. og *Harpalus neglectus* Serv. *Flora og Fauna*, 67: 8–18.

- Schjøtz-Christensen, B., 1965: Biology and population studies of Carabidae of the Corynephorum. *Nature Jutl.*, 11: 5–173.
- 1966 a: Biology of some ground beetles (*Harpalus* Latr.) of the Corynephorum. *Natura Jutl.*, 12: 225–229.
- 1966 b: Some notes on the biology of *Bradycellus collaris* Payk. and *B. similis* Dej. (Col., Carabidae). *Natura Jutl.*, 12: 230–234.
- 1968: Some notes on the biology and ecology of *Carabus hortensis* L. (Col., Carabidae). *Natura Jutl.*, 14: 127–151.
- Thiele, H. U., 1961: Zuchtversuche an Carabiden, ein Beitrag zu ihrer Ökologie. *Zool. Anz.*, 167: 431–442.
- 1964: Ökologische Untersuchungen an bodenbewohnenden Coleopteren einer Heckenlandschaft. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 53: 537–586.
- 1967: Ein Beitrag zur experimentellen Analyse von Euryökie und Stenökie bei Carabiden. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 58: 355–372.
- 1969: The control of larval hibernation and of adult aestivation in the carabid beetles *Nebria brevicollis* F. and *Patrobus atrorufus* Stroem. *Oecologia*, 2: 347–361.
- & W. Kolbe, 1962: Beziehungen zwischen bodenbewohnenden Käfern und Pflanzengesellschaften in Wäldern. *Pedobiologia*, 1: 157–173.
- Vlijm, L. & Th. S. van Dijk, 1967: Ecological studies on carabid beetles. II. General pattern of population structure in *Calathus melanocephalus* (Linn.) at Schiermonnikoog. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 58: 396–404.
- Williams, G., 1959: Seasonal and diurnal activity of Carabidae with particular reference to *Nebria*, *Notiophilus* and *Feronia*. *J. Anim. Ecol.*, 28: 309–330.

Forfatterens adresse/Author's address:
 Nørremøllevej 84,
 DK-8800 Viborg.

ANMELDELSE

M. Fibiger & N. P. Kristensen: The Sesiidae (Lepidoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica*, vol. 2, 1974. 91 pp. Scandinavian Science Press, Gadsstrup, Denmark. Pris: D.kr. 40,00.

Det første sommerfuglebind i den nye serie *Fauna Entomologica Scandinavica* omhandler glassværmerne, familien *Sesiidae*. Selvom denne familie i systematisk henseende står de egentlige macrosfamilier dagsommerfugle, ugler og målere, samt de egentlige sværmere og spindere fjernt, har den på grund af sine store særprægede arter med deres dagflyvende

Anmeldelse

vaner været en gruppe som også har interesseret mange macrossamlere. Siden 1960 har der således været et stigende antal danske samlere, der har arbejdet med denne tidligere meget forsømte families biologi, og under dette arbejde er der bl. a. blevet erkendt to nye arter, *Sesia melanocephala* og *Synanthedon flaviventris* Stgr. som danske. Den foreliggende bog vil utvivlsomt også medføre, at endnu flere får lyst til at lære denne interessante familie nærmere at kende.

Sammenlignet med de tidligere håndbøger har den foreliggende gennemført en lang række ændringer af hidtil anvendte slægts- og artsnavne. Disse ændringer vil utvivlsomt ærgre mange, men er ikke desto mindre nødvendige for at få skabt det ensartede og internationalt anvendelige system af navne, som der er et stort behov for. Hvad angår glassværmerne er der næppe tvivl om, at man er ved at nå dette mål; men bogen rummer selv et par eksempler på, hvor svært det er at få tilvejebragt ordnede tilstande på dette område. Det har således vist sig, at slægtsnavnet *Aegeria*, som forfatterne benytter til de mindre rød- og gulbæltede arter, skal erstattes med det tidligere anvendte *Synanthedon* Hb. Endvidere viser bogen, hvor svært det er selv for fagentologer at manøvrere med de gældende nomenklaturregler. Således har man fra britisk side gjort forsøg på at erstatte det velkendte artsnavn *tipuliformis* Cl. med det helt glemte, men et år ældre *salmachus* L., et navn som Linné selv tog afstand fra ved at benytte Clercks navn i sine senere arbejder. Man må være den ene af forfatterne, N. P. Kristensen, taknemlig for, at han nu gør et forsøg på at få *salmachus*-navnet manet definitivt i jorden.

Indholdsmæssigt har bogens to forfattere delt tekststoffet mellem sig, således at de generelle afsnit om bl. a. taxonomi, klassifikation, nomenklatur og faunistik, samt bestemelsesnøglerne og de specielle systematiske afsnit er skrevet af N. P. Kristensen, mens M. Fibiger er forfatter til afsnittene om de enkelte arters biologi og de samle tekniske forholdsregler. Redaktionelt set er det dog ikke lykkedes at give teksten et enhedspræg. Mens Kristensens afsnit er præget af et stringent sprog med udførlige henvisninger til litteraturen, er de biologiske afsnit alt for løst disponerede og uden mulighed for læseren til at skelne mellem førstehåndsoplysninger og det, der alt for ofte uden kildeangivelse er skrevet af efter ældre litteratur. Denne sammenblanding er så meget mere beklagelig, fordi der i løbet af de sidste 15 år er indsamlet et væld af oplysninger om mange arters danske biologi, som tydeligt viser et langt mere begrænset valg af værtsplanter sammenlignet med de sydlige dele af Europa. En mere kritisk holdning til litteraturen ville utvivlsomt også have fået afsnittets forfatter til at opdage (p. 59), at *Ribes grossularia* og *R. uvacrispi* er samme plante, nemlig stikkelsbær.

Bogen er rigt illustreret, både med farveplancher af Roland Johansson, med stregtegninger af hanlige og hunlige genitalier, samt med fotos af en række angrebne værtsplanter. Farvetavlerne giver som helhed et udmærket indtryk af de enkelte arters farver og tegningsmønster. Derimod er billederne af det inficerede plantemateriale desværre alt for utydelige som følge af en uheldig papirkvalitet. Et ubetinget plus ved bogen er den supplerende omtale, som den giver af en række arter, som endnu ikke er kendt fra det behandlede område.

Trods de kritiske bemærkninger skal det ikke skjules, at bogen klart opfylder sit hovedformål som bestemmelseslitteratur, og at læseren vil kunne finde et væld af nyttige oplysninger, som ikke mindst han som samler vil kunne få glæde af.

Det er anmelderens ønske, at den hurtigt må blive udsolgt og erstattet af en revideret udgave, hvor de iøjnefaldende formelle mangler er fjernet.

Svend Kaaber

Eriopygodes imbecilla (F.)
(Lepidoptera, Noctuidae) ny for Danmark

af JENS ERIK JELNES

(With a summary: *Eriopygodes imbecilla* (F.) new to Denmark)

Den 9.7.1975 blev en han af *Eriopygodes imbecilla* (Fabricius, 1794) fanget i en have i Charlottenlund. Det var ventet, at man kunne finde arten i Danmark, da den er kendt fra Norge, Sverige (bl. a. i Skåne), Finland, Baltikum, Preussen og Pommeren (Hoffmeyer, 1962). I 1972 blev arten fundet i et enkelt eksemplar i Storbritannien (Horton & Heath, 1973). Den er ikke genfundet, men betragtes alligevel som fastboende (Horton in litt.).

E. imbecilla (fig. 1 og 2) er meget karakteristisk ved sin rødgule grundfarve og det lyse nyremærke og kan ikke forveksles med nogen anden dansk art. Hannen (fig. 1) er større og mere bredvinget end hunnen (fig. 2). Afbildning af han genitalier findes hos Horton & Heath (1973).

Larven beskrives af Nordström & Wahlgren (1941) som gulbrun til brungrå med en lysere ryg, der er smykket med en række sammenhængende ovale rygpletter og en fin, hvidlig ryglinie. Af den lyse sidelinie deles kroppen i en øvre, mørkere og en nedre, lysere del. Hovedet er lille, gulbrunt med to brede rustbrune bånd. Larven lever i følge Lhomme (1923) på *Stellaria*, *Rumex*, *Artemisia*, *Plantago* med mere. I følge Nordström & Wahlgren (1941) og Horton & Heath (1973) sker overvintringen i puppe-

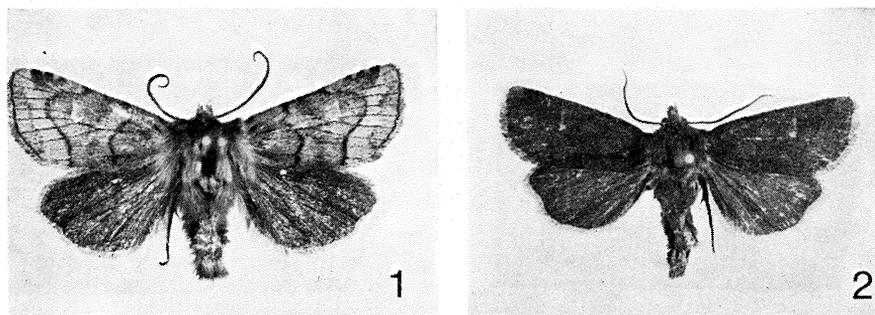


Fig. 1-2. *Eriopygodes imbecilla* (F.) Fig. 1. ♂, Charlottenlund, 9.7.1975, Dania, J. E. Jernes leg. (x 2,1), Fig. 2. ♀, Mus. Westerm. Coll. Zool. Mus. Kbh. (x2).

Eriopygodes imbecilla (F.)

stadiet, medens Forster & Wohlfarth (1971) angiver, at larven overvintrer. Forpupningen sker i en jordkokkon i følge alle tre kilder.

I Skåne er *E. imbecilla* fundet i et smalt bælte fra øst til vest gående igennem Lund (Nordström et. al., 1969). Det danske eksemplar er sandsynligvis en tilflyver fra dette område, da det blev fanget i slutningen af en periode med varm og østlig vind.

G. Brovad, Zoologisk Museum, København, takkes for godt udført fotografisk arbejde.

SUMMARY:

Eriopygodes imbecilla (F.) (Lepidoptera, Noctuidae) new to Denmark.

One male of *Eriopygodes imbecilla* is recorded captured in Charlottenlund, Northern Copenhagen, Denmark in 1975. The species is new to the Danish fauna, and probably the specimen is a migrant from Sweden.

LITTERATUR

Forster, W. & Wohlfarth, Th. A., 1971: Die Schmetterlinge Mitteleuropas, band IV. 329 pp. Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.

Hoffmeyer, S., 1962: De danske Ugler, 2. udg. 387 pp. Århus Stiftsbogtrykkerie, Århus.

Horton, G. A. N. & Heath, J., 1973: *Eriopygodes imbecilla* (Fabricius) (Lep., Noctuidae), a species new to Britain. *Ent. Gaz.*, 24: 219–222.

Lhomme, L. 1923–35: Catalogue des Lépidoptères de France et de Belgique, 1: 1–800. Le carriol.

Nordström, F., Kaaber, S., Opheim, M. & Soavalt, O. 1969: De fennoskandinaviska og danska nattflynas utbredning (Noctuidae). 309 pp. Gleerup, Lund.

Nordström, F. & Wahlgren, E. 1941: Svenska Fjärilar. 353 pp. Stockholm.

Forfatterens adresse/Author's address:

Læssøesgade 1B st.

DK - 2200 København N., Danmark.

Skovbrugets skadedyr 1975

af B. BEJER-PETERSEN

Klimamæssigt var 1975 – som snart alle år – ret stærkt afvigende fra det normale. Vinteren var ganske overordentlig mild, når bortses fra en enkelt uge midt i februar. Foråret blev omtrent normalt regnrigt og delvis lidt køligt uden dog at kunne udligne de senere års nedbørsunderskud. Derefter slog en langstrakt varme og tørke ind, med tilhørende rekorder. Resultatet var som bekendt, bl. a., at brønde flere steder i landet løb tørre hen på efteråret.

Næbmunde (Rhynchota).

Vintermildheden lagde op til angreb af sitkalus som året forud. Prøvetagninger bekræftede dette. Antagelig virkede den ovennævnte senkulde og regn noget begrænsende. Der blev ganske vist talrige angreb, men ikke i samme udstrækning som i 1974. Sammenlagt har de to år dog medført udbredt kraftig afnåling af mange sitkabevoksninger, især nær kysten. I haver og hegn ses tilsvarende skæmmende afnålinger på hvidgran og blågran m. fl.

Til gengæld medførte åbenbart forårsklimaet ugunstige forhold for nåletrægallelusene (Adelgidae). Galledannelsen på rødgran m. fl. gik stærkt tilbage. Endnu mere gunstigt var forløbet for alm. ædelgranlus (*Dreyfusia*). Disse ellers økonomisk betydningsfulde angreb var i 1975 af usædvanligt ringe omfang.

Som det eneste vigtigere insekt, der virkelig profiterede stærkt af sommerens tørke og varme, må nævnes bøgeskjoldlusen (*Cryptococcus fagi*). Dens formering starter nemlig i august. Uden at der er nået egentlig katastrofebestand, må det siges, at det er mange år, siden bøgeskjoldlusen landet over har været på så højt niveau. Stedvis er nu i yngre bøgebevoksninger op mod hvert tiende træ hvidt. Hvis bøgenes vandmangel fortsætter, kan situationen blive alvorlig.

Sommerfugle (Lepidoptera).

Som ventet var nonneangrebet gået tilbage, endda sådan at det var svært at finde nogen. Både virusepidemi og snyltefluer har bidraget stærkt hertil, men andre faktorer har muligvis også været involveret.

Fyrrevikleren var langt fra så skadelig som året før. Derimod fortsatte endnu enkelte steder angreb af ædelgranvikleren (*Semasia rufimitrana*) på *Abies alba*.

Biller (Coleoptera).

Af det beskedne antal forespørgsler fortjener at nævnes, at gråsnuder (*Strophosomus* sp.) på nogle lokaliteter i Jylland har gjort ret betydelig skade ved at afgræsse nålene på nyplantninger efter stormfald. Nåletræsnudebiller (*Hylobius abietis*) har i enkelte tilfælde, hvor DDT-dypning var undladt, ligeledes anrettet betydelig skade. Endelig kan det nævnes, at typografen (*Ips typographus*) alt i alt synes at have etableret sig bedre i

Skadelige insekter i 1975

Danmark i de senere år, begunstiget af stormfald, aflægningsgrænser og tørke. Angrebene kan være yderst generende, hvor man prøver at stabilisere udsatte bevoksningsrande. Som et kuriosum kan det nævnes, at typografen 1975 blev fundet i antal i effekter af contortafyr (Grindsted). I vinterens løb (1975–76) er det indberettet, at dobbelt-øjet barkbille (*Polygraphus poligraphus*) på flere jyske skovdistrikter har angrebet rødgran og sitkagran. Da den sværmer sent, har denne barkbille formentlig nået at få glæde af granernes tørkesvækkelse.

Årevingede (Hymenoptera).

Stor lærkehveps (*Pristiphora erichsoni*) var 1975 mere talrig end i mange år og forekom spredt landet over med beskedne afnålinger her og der. Til gengæld forsvandt angrebene af rød fyrrehveps (*Neodiprion sertifer*) med et slag, ganske som i de nordiske nabolande.

Forfatterens adresse:

Zoologisk Institut,
Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole,
Bülowsvej 13, 1870 København V.

Land- og havebrugets skadelige insekter i 1975

af PETER ESBJERG

Jævnfør Bejer-Petersens omtale har klimaet været ret usædvanligt. Dog sås slet ikke de voldsomme stigninger i skadedyrsforekomsterne, som kunne frygtes under sådanne omstændigheder. Enkelte skadedyr reagerede på varmen med en ekstra generation, som ellers kun ses længere sydpå.

Næbmunde (Rhyncota).

Bladlusene (Aphididae) startede på et ret normalt leje; men den populations-eksplosion, en så varm sommer kunne medføre for disse dyr, kom slet ikke.

I kornmarkerne var kornbladlusen (*Sitobion avenae*) tilstede i normale mængder i forårsperioden, og opformering begyndte at tage fart; men omkring kornets skridningstidspunkt forsvandt bladlusene helt. Som helhed er årsagen uvis, dog synes en sammenhæng med usædvanlig store mængder mariehøns nærliggende for nogle lokaliteter.

Både bedebladlusen (*Aphis fabae*) og ferskenbladlusen (*Myzus persicae*) optrådte kun i tynde bestande i roemarkerne på nær enkelte områder, hvor ferskenbladlusen var talstærk.

Kålbladlusen (*Brevicoryne brassicae*) gav i modsætning til de ovennævnte arter et meget tydeligt udslag på varmen og tørken. I august kunne kraftige angreb konstateres i både kålroemarker og diverse former for kål. Bekæmpelse blev ikke foretaget p. g. a. det sene tidspunkt. Det var måske heldigt, da også parasitering var i stærk udvikling på dette tidspunkt.

Sommerfugle (Lepidoptera).

I frugtplantagerne konstateredes omfattende angreb af den lille frostmåler (*Operophtera brummata*) i maj måned. Disse larver blev udryddet ved sprøjtning.

Æblevikleren (*Laspeyresia pomonella*) nød godt af den stærke sommervarme, så mange privathaver led under omfattende angreb. I frugtplantagerne udgjorde den ikke et problem som følge af sprøjtning. – Den kraftige, vedvarende sommervarme satte sine spor i form af en begrænset 2. generation, hvilket aldrig før er konstateret så langt mod nord. Flyvningen af denne generation fandt sted mellem 20. august og 20. september på flere sjællandske lokaliteter, der var under overvågning med feromonfælder.

Kålsommerfugle (*Pieris brassicae* og *P. rapae*) havde en kraftig flyvning midt på sommeren, og i september forekom ret omfattende angreb en del steder.

Den store plage for land- og havebrug i dette år blev knoporme, larverne af Ageruglen (*Scotia segetum*) og Udråbstegnuglen (*S. exclamationis*). P. g. a. en meget ringe fangst i lysfælder landet over var kun beskedne angreb ventet, men det gik som bekendt helt anderledes. Knopormene forårsagede alvorlige skader på roer, kål rødbeder, gulerødder og ikke mindst kartofler, hvoraf især aspargeskartoflerne fik en hård medfart. – Skadernes omfang blev så stort, bl. a. fordi angrebene blev opdaget så sent, at enhver form for kemisk bekæmpelse var udelukket.

Biller (Coleoptera).

I marker med vårraps har glimmerbøsser (*Meligethes* spp.) voldt en del besvær i juni. Angrebene må nærmest betegnes som normale i denne afgrøde; men de tog et usædvanligt omfang, antagelig fordi tørken begunstigede glimmerbøsserne og svækkede vårrapsen samtidig.

Coloradobillen (*Leptinotarsa decemlineata*). 4 fund blev gjort i nærheden af Ribe, 1 i Tinglev (Sønderjylland) og 1 på Bornholm. Ved Tinglev var der tale om larver i en kartoffelmark, i de øvrige tilfælde biller og larver i kornmarker med gengroninger af kartoffel. – Desuden blev en enkelt bille fundet på stranden ved Sønderborg. Disse fund var på ingen måde foruroligende. Man må snarere konkludere, at den massive 1972-indvandring ikke har fået omfattende, varige følger.

Øresnudebiller (*Otiorrhynchus sulcatus*) gik på friland nærmest tilbage i forhold til 1974, selvom det modsatte var frygtet. I væksthuse, hvor den angriber en række pryplanter, var den stadig til meget besvær især i rosegartnerier. Generelt synes øresnudebiller at være i fremgang over hele Skandinavien, og gartneriejere og jordbærvædere står i nogen grad magtesløse overfor dette både fysisk og kemisk meget robuste insekt.

Tovingede (Diptera).

Larver af stankelben (*Tipula* spp.) forårsagede en del skader i græs over hele landet, alvorligst dog i Vestjylland, hvor også voldsom sværmeaktivitet kunne iagttages i august.

Den lille kålflue (*Hylemya brassicae*) reagerede på den milde vinter og den lange, varme sommer med en tidlig flyve-start og en sen afslutning. Resultatet viste sig også i form af en delvis 4. generation. Larverne forårsagede betydelige skader på blomkål og kålroer i forsommeren, mens skaderne resten af sæsonen holdt sig indenfor, hvad der må

Skadelige insekter i 1975

karakteriseres som normalt. Den store kålflue (*Hylemya floralis*) holdt sig helt på normalt niveau, hvilket vil sige en del kålroeødelæggelse i Jylland.

Løgfluen (*Hylemya antiqua*) udviklede talstærke populationer under de gunstige forhold. I mange haver blev skalotteløg totalt ødelagt, og hos de større løgavlere var der også problemer med disse løg.

Gulerodsfluen (*Psila rosae*) gav forbavsende nok ingen problemer i 1975. Man har friestes til at sætte dette i relation til den centraliserede gulerodsdyrkning, hvori behandling mod gulerodsfluen indgår rutinemæssigt. Blot har gulerodsfluen heller ikke optrådt på ubehandlede småarealer i 1975.

Forfatterens adresse:

Statens plantepatologiske Forsøg,
Lottenborgvej 2,
2800 Lyngby.

MINDRE MEDDELELSE

Nye danske fund af myren Harpagoxenus sublaevis Nyl. (Hym., Formicidae) på Sjælland. I Teglstrup Hegn på Nordsjælland fandt jeg den 22/6 1974 to kolonier af *Harpagoxenus sublaevis* Nyl. hos *Leptothorax acervorum* F. Disse fund er de første på øerne, og fundene giver anledning til videre perspektiver vedr. artens udbredelse.

Ifølge Chr. Skøtt (Bidrag til den jyske myrefauna. Mindre medl. *Flora og Fauna*. Årg. 76: 159 (1970)) er de hidtil kendte lokaliteter alle konstateret spredt over næsten hele Jylland: Svinkløv plantage (Nordjylland), Henne strand (Vestjylland), Christians hede (Midtjylland), Silkeborg (fundet af Meinert i 1860), Vrads sande og Bryrup skovene (Midtjylland), Karup flyveplads (Midtjylland) og Agerbæk ved Grindsted. Alle fund af arten er konstateret i forbindelse med *Leptothorax acervorum* F. på vidt forskellige miljøforekomster. Der er derfor al mulig grund til at antage, at arten er udbredt over hele landet.

Rune Larsen, Borgevej 23, 2800 Lyngby.

Træborende snudebille, *Pentarthrum buttoni*
Woll. (Coleoptera, Curculionidae) ny for Danmark

af STEEN RASMUSSEN

(With a summary: New woodboring weevil, *Pentarthrum buttoni* Woll. in Denmark)

Da Statens Skadedyrlaboratorium den 16. marts 1976 fik indsendt nogle små snudebiller, som angiveligt havde ødelagt et dørtrin i en kælder, forventede vi at gense *Euophryum rufum* Broun, som vi tidligere har fundet et par gange som skadedyr i indendørs træ her i landet (Rasmussen, 1971). Imidlertid er vi i mellemtiden kommet i besiddelse af en bog (Hickin, 1975), som indeholder beskrivelser af de arter af snudebiller, som har optrådt som træskadedyr i England, og det viste sig, at de nye biller tilhørte en anden art i den new-zealandske *Pentarthrum*-gruppe, nemlig en art af hovedslægten: *Pentarthrum buttoni* Woll. Af de tre arter af denne gruppe, som er fundet i England, har vi nu altså også fundet de to, og der er god grund til at vente, at vi også kan finde den tredje.

Det vil derfor være naturligt at give en lidt nærmere beskrivelse af de tre arter og vise, hvordan de kan indplaceres i nøglen i Hansen (1965).

De tilhører underfamilien Calandrinae og er udstyrede med smukke, krumme torne på ydersiden af skinnebenene (Hansen, 1966, fig. 78), som især ♀♀ bruger til at hage sig fast i træet med, hvis man vil tage dem. Vingedækkerne dækker bagkroppen fuldstændigt («Pygidium dækket»), men, og det er det karakteristiske ved dem: følehornssvøben er 5-leddet, og hermed ryger vi ud af slægtoversigten (Hansen, 1965, p. 133) og ind i den gamle *Pentarthrum* slægt.

De tre arter, som skal omtales her, kan adskilles således:

1. Metasternum fint og tæt punkteret med en snæver grube i midtlinien. Vingedækkernes spids uden udfladede sider. Snuden ikke kendeligt indsnævret ved grunden *Pentarthrum buttoni* Woll.
- Metasternum spredt punkteret med grovere punkter og uden en median grube. Vingedækkerne langs bagkanten med en let opadbøjet kant. Snuden noget indsnævret ved grunden 2

Pentarthrum huttoni Woll.

2. Pronotum med en upunkteret linie langs midten, ofte kun lige omkring centrum. Punkturen noget grovere *Euophryum confine* Broun
– Pronotum fuldstændigt dækket af fine punkter, uden antydning af
upunkteret midtlinie *Euophryum rufum* Broun

Mens det er forholdsvis let at adskille de to slægter, er de to *Euophryum*-arter ganske vanskelige at se forskel på, og det er måske tvivlsomt, om det er to arter. Imidlertid har Britisk Museum bestemt vore til *Euophryum rufum*, og vi venter herefter på, om der skulle dukke eksemplarer op, som vi vil kalde *Euophryum confine*.

Alle tre arter er små aflange mørke, fint punkterede snudebiller, der minder noget om de danske slægter: *Cossonus*, *Pselactus* og *Rhyncolus*, men de adskilles let fra disse ved den femleddede svøbe.

Pentarthrum-arterne er i højere grad knyttet til huse end de hjemlige boresnudebiller, og det er mindre sandsynligt at finde dem udendørs, da de næppe tåler megen frost. I England er *Euophryum confine* dog fundet i døde partier af gamle træer, men der er klimaet jo noget mildere.

Arterne synes at være afhængige af, at træet har været angrebet af svamp – især kældersvampen *Coniophora cerebellum*, og det sidste findested, som var i et hus i Københavns nordvestlige hjørne, er derfor ganske typisk, nemlig et dørtrin i en kælder, der havde været vandskadet for nogen tid siden.

Iøvrigt henvises til den citerede litteratur for nærmere oplysninger om biologi m. m.

SUMMARY:

New woodboring weevil, *Pentarthrum huttoni* Woll. (Coleoptera, Curculionidae) in Denmark.

In Denmark we have earlier found one species of the woodboring weevils introduced from New Zealand to Europe, viz. *Euophryum rufum* (Rasmussen, 1971). Recently another species of this group was encountered as a wood destroyer in a cellar in the northwest suburb of Copenhagen. It was *Pentarthrum huttoni* according to the description in Hickin (1975).

In England three species of this group has been found and as we can expect the same species to appear in Denmark a key for the distinction of the three species is given as an extension of the key in Hansen (1965).

LITTERATUR

Hansen, V., 1965: Biller XXI, Snudebiller. *Danmarks Fauna* 69, København.

Hickin, Norman F., 1975: The Insect Factor in Wood Decay. Associated Business Programmes, London.

Rasmussen, Steen, 1971: Træsnudebillen *Euophryum rufum* fundet som skadedyr i Danmark (Col. Cossonidae) *Ent Meddr*, 39: 127–128.

Forfatterens adresse/Author's address:

Statens Skadedyrlaboratorium,
Skovbrynet 14,
DK - 2800 Lyngby, Danmark.

ANMELDELSE

Thorkild Eskholm: Landbrugets Økologi.
Haases Forlag (serien Orientering) 1975, 152 sider.

Bogens titel kan fortolkes på forskellige måder, den misforstås, hvis man tror, at landbruget har en særlig økologi, som ikke kommer den øvrige økologi ved. Indholdet lægger da netop op til at give en bred og populær forklaring på såvel de udadvendte som de mere interne aspekter i de miljöpåvirkninger, som moderne produktionsmetoder i landbruget medfører.

I forordet står bl. a.: »Landbrug er naturindgreb« og »Det er naturens modangreb mod landmandens seneste landvindinger, der har tvunget denne til at ty til stadig skrappere våben« og videre »Vi vil se på disse våben – og risikoen«. Forfatteren forsøger på denne baggrund at give et billede af, hvorfor landmanden bærer sig ad, som han gør, og hvilke fordele det giver ham, samt hvilke fordele og ulemper landbrugsproduktionen giver den øvrige del af samfundet.

Første afsnit handler om planternes ernæring. Her diskuteres ikke alene naturgødning kontra kunstgødning, men også problematikken omkring genbrug af organiske affaldsstoffer med indhold af tungmetaller, nedbørens stigende svovlindhold og faren for vandforurening gennem nedsivning af uorganiske plantenæringsstoffer til grundvandet og gennem afløb til bække, åer og søer.

Under genbrug af rensningsanlæggenes slam diskuteres såvel dettes gødningsværdi som den hygiejniske side af sagen, og i relation til vandet gives en række analyseresultater af overflade- og drænvands indhold af plantenæringsstoffer.

Problematikken omkring halmafbrænding diskuteres også.

Det næste afsnit hedder plantebeskyttelse, og det handler især om pesticidanvendelsen med deraf følgende fordele og ulemper. Efter en ret omfattende almen omtale af sikkerhedsforholdsregler og risici ved brug af pesticider ofres der ca. 20 sider på ukrudtsbekæmpelsen, ca. 10 sider på plantesygdomsbekæmpelsen og godt 20 sider på skadedyrbekæmpelsen. Sammenlignes denne fordeling med de kvanta af pesticider, der anvendes mod de 3 grupper af skadegørere, får faunaen sin rigelige proportion, da insekticiderne kun udgør ca. 7 pct. af det samlede pesticidforbrug.

Dette skyldes ikke en fejlurdering, men er baseret på det faktum, at de kemiske insekticider, og skadedyrbekæmpelsen i det hele taget, har givet og stadig giver de største miljømæssige problemer. Da denne del af bogen må formodes at have størst interesse for entomologer, vil der i det følgende især blive lagt vægt på vurderingen af denne side af sagen.

I et stykke med overskriften »balancen« skrives bl. a.: »Blandt insekterne tyder de hidtidige erfaringer heldigvis på, at lige så lidt som det hidtil er lykkedes at udrydde noget skadedyr, mod hvilket dog bekæmpelsen er rettet, lige så lidt har man truet eksi-

Anmeldelse

stensen af noget nytteinsekt«. Dette er rigtigt i store træk, men det siger ikke noget om, at et andet balancepunkt, hvor nyttedyrene kunne få en større indflydelse, ville være til gavn for såvel planteavleren som for »naturen« som helhed. Videre står der: »Faunaen regenererer fra det omliggende biologiske reservoir«. Her røres ved noget essentielt i økologien. Hvor store er omgivelsernes biologiske reserver? Hvad er de afhængige af? I hvilken udstrækning og med hvilken hastighed regenereres henholdsvis nytte- og skadedyrfaunaen?

Teksten fortsætter: »Men det må samtidig understreges, at man for nærværende ikke har tilstrækkelig viden om, hvor sårbar/hårdfør den skjulte mikroflora og -fauna er«. Det er usikkert, hvad der her sigtes til med udtrykket mikrofauna. Hvis det kun er protozoerne, må der tilføjes, at det samme desværre gælder de fleste af de hvirvelløse metazoer, men der kunne dog nok være fundet nogle velunderbyggede eksempler på såvel drastiske som uvæsentlige bivirkninger på markfaunaen. Når det velkendte eksempel om vandre-droslernes død i Nordamerika nævnes, burde det kunne ses, at det i første omgang var regnormene, der, tilsyneladende uden væsentlige påvirkninger, optog DDT i sig og bragte det videre til droslerne.

Selv om det konkluderes: »Men indtil videre må biologisk skadedyrbekæmpelse betragtes som et supplement til den kemiske«, og da dette må erkendes at være realistisk bedømt, ville det være ønskeligt, at afsnittene om disse emner havde været behandlet grundigere. Når det i forbifarten nævnes, at insektvira »kan opbevares krystallinsk«, »at værtsspecificitet ofte kendetegner de lave trin i det biologiske system«, og at faren for biologisk forurening anses for ubegrundet »så længe man arbejder med naturens egne patogener«, er det udtrykt så kortfattet eller generelt, at man frygter misforståelser. Dertil kommer nogle direkte misvisende oplysninger, f. eks. når det angives, at tægen *Perillus bioculatus* i Frankrig og parasitiske nematoder i Polen »med held« bekæmper coloradobillen. Dette er desværre ikke rigtigt. Det vides heller ikke, om det russiske *Bac. thuringiensis*-præparat »Insectin« (ikke som anført insekin) kan redde de 5–6 milliarder m³ tømmer, som forventes ødelagt af *Dendrolimus sibiricus*.

Endelig må det beklages, at forfatteren henfalder til at give hjemmelavede definitioner på biologiske og biotekniske metoder, efter at man på internationalt plan længe har søgt at få orden i definitionerne, f. eks. henregnes sterilisationsmetoderne pr. definition til biologisk bekæmpelse, fordi der her anvendes levende dyr, medens brug af hormon- og feromonanaloger henregnes til bioteknisk – en modificeret form for kemisk bekæmpelse.

I det sidste afsnit, som kaldes »Naturen omkring os«, beskrives bl. a. populationssvingninger for jagtbare dyrearter og rovfugle. Herunder søges belyst, hvilke farer landbruget udsætter dyrene for. Her omtales dog igen kun de større og velkendte dyr og blandt insekterne kun honning- og humlebie.

Trods de kritiske bemærkninger må det hilses med glæde, at en lærer for vordende landmænd har givet sig i kast med den vanskelige opgave at give en samlet beskrivelse af landbrugsproduktionens miljøpåvirkninger, og at der er peget på en række problemer, som er både landmandens og samfundets. På mange punkter er der givet god dokumentation, på nogle savnes det.

En væsentlig del af de påpegede mangler skyldes, at vor viden om den hvirvelløse faunas økologi, om vekselvirkningen mellem flora og fauna på ekstensivt, og udyrket jord, er alt for ringe. Her vil det være på sin plads at appellere til entomologerne om at være med til at afhjælpe dette savn.

Jørgen Jørgensen

De danske saltfluer (Diptera, Tethinidae)

af ERIK RALD

(With a summary: The Danish species of Tethinidae).

Familien Tethinidae er en artsfattig familie af små acalyptrate fluer. De danske arter har ikke tidligere været genstand for bearbejdning, og fra Danmark var tidligere kun kendt de to af Paul Ardö nævnte arter (Ardö, 1957). I nærværende artikel nævnes syv arter som danske, men flere kan forventes at blive fundet, hvorfor alle de i Nordeuropa forekommende arter er medtaget i nøglerne. Disse er i alt væsentligt baseret på eksisterende litteratur (Hendel, 1934; Czerny, 1928; Collin, 1960 og 1966).

Almen karakteristik

Tethiniderne er små, 2–3 mm lange, grå eller gråbrune fluer, som træffes i umiddelbar nærhed af kysten. I Mellem- og Østeuropa er de også truffet inde i landet ved saltholdige kilder og saltsøer. På grund af deres udpræget halophile optræden introduceres her det danske navn saltfluer som betegnelse for denne fluefamilie. Navnet saltfluer er tidligere givet til visse arter vandfluer (familien Ephydriidae), som træffes på lignende lokaliteter, men da de halophile arter er i mindretal inden for ephydriderne, mens alle tethinider er bundet til saltforekomster, foreslår jeg, at navnet saltfluer reserveres de sidstnævnte.

De nordeuropæiske arter kendetegnes ved følgende kombination af morfologiske karakterer (for forklaring af de anvendte termer vedr. vingerne og hovedets børster se fig. 1 og fig. 2, de øvrige fagudtryk følger terminologien i Danmarks Fauna bind 66 (Lyneborg, 1960)). Panden med 1–4 opadbøjede frontorbitalbørster (or), med eller uden mindre børster på midten, issen med et par konvergerende (evt. manglende) postvertikalbørster (pvt), kindernes underrand med en enkelt række peristomalbørster (p), vibrisser (vi) findes eller mangler. Kinder ofte høje (højere hos ♀ end hos ♂) og hvidlige. I vingen er costa (C) afbrudt kort før ribbe R_1 's udmundning i costa (ved x på fig. 1), subcosta (Sc) er kun tydelig i de basale $\frac{2}{3}$ af sit forløb,

De danske saltfluer

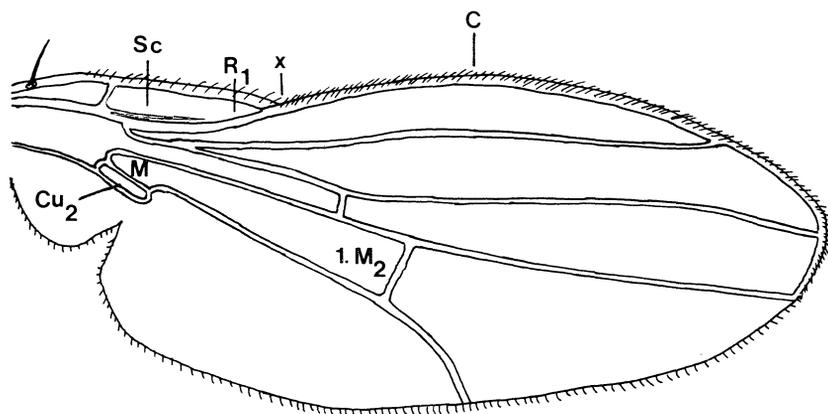


Fig. 1. Vinge af *Pelomyiella mallochi* Sturt. Forkortelser: Sc, subcosta; R₁, den øverste gren af radius; costa; x, brud på costa; M, 2. basalcelle; Cu₂, analcellen; 1. M₂, diskcellen. Kun de i teksten anvendte betegnelser er medtaget.

2. basalcelle (M) åben (som på fig. 1) eller lukket udadtil, analcellen (Cu₂) findes, analribben (A₁) mangler.

Fluerne træffes både på sandstrande og på lækyster med strandeng, ofte helt nede ved vandkanten, sjældnere i klitter. I felten kan saltfluerne kendes fra vandfluerne (Ephydridae), som – ofte i stort antal – træffes på samme slags biotoper, ved at vandfluerne er mere brunligt farvede, og ved at vandfluernes åbning på undersiden af hovedet, hvor sugesnabelen er fæstet, hos mange af arterne er meget stor og halvcirkelformet fremstående. Den i den hvide klit forekommende markflue *Chamaemyia flavipalpis* Hal. (Chamaemyiidae) er lidt større end de fleste saltfluer og af en lysere grå farve.

I Europa forekommer der to slægter af familien Tethinidae, *Pelomyiella* og *Tethina*. Sidstnævnte opdeles undertiden i to slægter, *Tethina* og *Rhinoessa*, således af Collin (1966). Her er de imidlertid atter forenet, følgende det nyeste synspunkt (Cogan & Dear, 1975).

De yderst få foreliggende danske eksemplarer af denne fluefamilie kunne få én til at tro, at arterne var meget sjældne. Det forholder sig dog nok snarere således, at de forekommer på steder, hvor ikke ret mange andre arter forekommer, og hvor der derfor sjældent bliver foretaget indsamlinger. Denne oversigt over arternes forekomst i Danmark må derfor blive meget foreløbig og skal ses som et forsøg på at opmuntre studiet af denne lidt udforskede fluefamilie.

Nøgle til de nordeuropæiske arter af saltfluen

1. Panden uden børster på midten, højst med fine hår, langs øjeranden findes kun 1–2 or. Kinder med mere eller tydelig hvidlig eller grålig behåring foruden børsterne langs underranden. I vingen er celle M åben udadtil mod 1. M_1 . Forhofterne ikke forlængede. Mesonotum uden acrostichalbørster. Ansigtet uden længderygge, uden kitinknopper 1. *Pelomyiella*
- Panden med 2 par længderækker af indadbøjede interfrontalbørster foruden den laterale række på 3–4 or. Kinder uden behåring, kun med peristomalbørster og vibrisser langs underranden. Celle M udadtil afgrænset ved en tværråre fra 1. M_1 . Forhofterne forlængede, deres længde er $\frac{2}{3}$ af forlårenes længde. Ansigtet med et par længderygge. Ved mundranden findes oven for vibrisserne en lille glinsende kitinknop (k). Mesonotum med acrostichalbørster langs midterlinien 2. *Tethina*

1. *Pelomyiella* Hendel, 1934

1. Øjne rundagtige. Kinderne ret lave, deres højde er ca. halvdelen af øjenhøjden. Kinderne beklædt med grå udstående hår. 2 or. 2 postalarbørster. Hoved fig. 3. (Kendt fra den danske og engelske Nordsøkyst, Pommern, Berlin, Spanien, Kanariske Øer, Tibet) *P. cinerella* Hal.
- Øjne ovale med skrånstillet længdeakse. Kinderne høje, deres højde er næsten lige så stor som øjenhøjden. Kinderne med meget fin, lys behåring. 1 or. 1 postalarbørste. Hoved fig. 4, vinge fig. 1. (Kendt fra den danske Kattegatkyst, den danske og den engelske Nordsøkyst, Nord- og Østersølande, Østrig, Ungarn, Triest, Nordamerika, Alaska) *P. mallochi* Sturt.

2. *Tethina* Haliday, 1839

1. En lille stigmatikalbørste findes under spiraklet på mesothorax (forstigmet) foruden den lille prothorakale børste. Begge disse børster er sorte. De små børster på bagkroppen er sorte (*Rhinoëssa*) 3
- Stigmatikalbørste mangler, prothorakalbørsten er hvid. De små børster på bagkroppen er hvide (*Tethina*) 2
2. Alle store og små børster på bryst og bagkrop hvide. Hovedet meget længere end højt, næsten trekantet i profil, med mundranden meget længere fremspringende end pandens forkant. Hoved fig. 5. (Kendt fra den danske og svenske Kattegatkyst, den danske og engelske Nordsøkyst, den engelske Kanalkyst, Irland, Holland, Belgien) *T. illota* Hal.
- Alle store børster sorte, alle små børster hvidlige. Hoved i profil mere firkantet, mundranden mindre fremspringende. (Kendt fra den engelske Nordsø- og Kanalkyst, Nord- og Østersølande, den europæiske Atlanterhavskyst, Middelhavslande) *T. albosetulosa* Strobl
3. Forhofternes børster alle lyse. Kinderne meget høje, deres højde større end den halve øjediameter, helt sølvhvide uden nogen anderledes farvet længdestribe. Den anteroven-trale spore på bagtibiaerne er lille og gullig. Peristomalbørsterne (p) gule hos hannen, mørke hos hunnen. Vinger med alle ribber gullige. Hoved fig. 2. (Kendt fra den svenske Østersøkyst, den danske og svenske Kattegatkyst, den norske Skagerrakkyst, den danske og engelske Nordsøkyst, den engelske Kanalkyst, Østtyskland (Artern), den europæiske Atlanterhavskyst, Kanariske Øer) *T. grisea* Fall.

De danske saltfluer

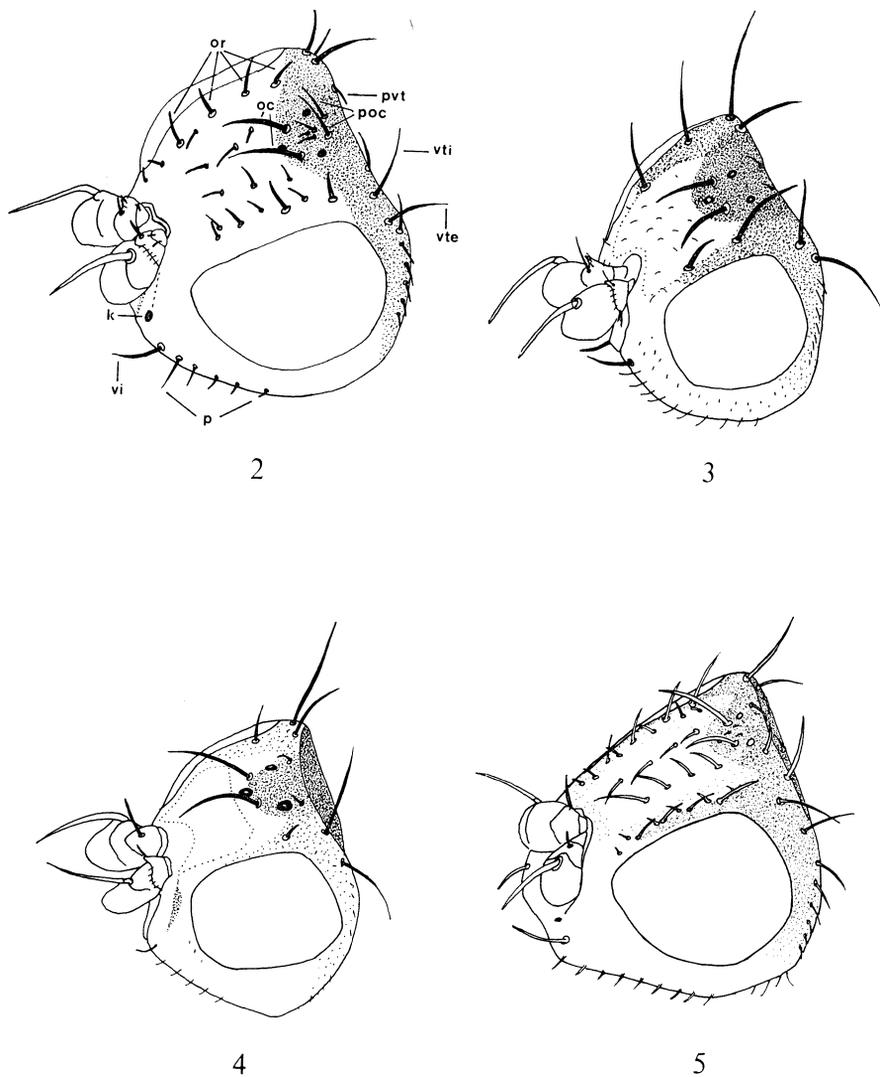


Fig. 2-5. Hoveder af danske saltfluer (Tethinidae). Fig. 2. *Tethina grisea* Fall. Fig. 3 *Pelomyiella cinerella* Hal. Fig. 4. *Pelomyiella mallochi* Sturt. Fig. 5. *Tethina illota* Hal. Forkortelser: k, kitinknop; oc, ocellarbrøster; or, frontorbitalbrøster; p, peristomalbrøster; poc, postocellarbrøster; pvt, postvertikalbrøster; vi, vibrisser; vte, ydre vertikalbrøster; vti, indre vertikalbrøster.

- Forhofternes børster alle mørke. Kinder lavere, deres højde mindre end den halve øjediameter. Peristomalbørsterne mørke hos begge køn. Den anteroventrale spore på bagtibierne mørk 4
- 4. Kinder med en tydeligt gullig fedtglinsende længdestribe, som er mere tydelig set fra visse vinkler end andre 5
- Kinder kun med en svag antydning af en sådan længdestribe. Det hanlige hypopygium lille. Acrostichalbørsterne står i fire uregelmæssige rækker. (Kendt fra den danske og engelske Nordsøkyst, Spanien, Italien) *T. flavigenis* Hend.
- 5. Bagtibier kun mørktfarvede på den yderste spids. Ret få acrostichalbørster og andre små børster på mesonotum, acrostichalbørsterne står foran tværfuren i to længderækker. Forhofterne med gul grundfarve, men tæt hvidligt bestøvede, med kun 1 lang mørk børste lige over midten og med kun få andre korte børster på undersiden. Bagkroppen med meget brede, gule bagrande på tergitterne. (Kendt fra den engelske Kanalkyst (Cornwall), Spanien, Algeriet, Ægypten, Syrien) *T. incisuralis* Macq.
- Bagtibier anderledes farvede 6
- 6. Hovedet set i profil med ansigtskølen så langt fremragende, at den når til et punkt vertikalt under midten af tredje antenneled. Thorax ensfarvet mat grå med temmeligt mange acrostichalbørster, som står i 3–5 rækker foran tværfuren. (Kendt fra den engelske Kanalkyst, Frankrig, Berlin, Polen, Ungarn, Sicilien, Spanien) *T. strobliana* Merc.
- Hovedet set i profil med ansigtskølen mindre langt fremragende 7
- 7. Benene overvejende mørke, tarserne lyse på det basale led. Alle vingeribber mørke. Oversiden af brystet brungråt med lysere skulderpartier. Acrostichalbørster foran tværfuren i 2–4 længderækker. (Kendt fra Berlin, Pommern, Nord- og Østersølande, Sicilien, Syrien) *T. nigripes* Cz.
- Tarser lysere, brystet mere gråligt, vingeribberne lyse 8
- 8. Bagkroppen med tydelige gule bagrande på tergitterne, den gule farve ofte mere udbredt på de to første tergitter. Hypopygium stort. Penis udformet som et slankt, buet filament uden hager. (Kendt fra den engelske Nordsøkyst) *T. simplex* Coll.
- Bagkroppen med mindre tydelige gule bagrande på tergitterne. Hypopygium lille. Penis kraftigere end hos *T. simplex*, på den konvekse side før den let udvidede spids med et par let krummede fremspring. (Kendt fra den engelske Nordsøkyst og den danske Østersøkyst) *T. penita* Coll.

Saltfluernes forekomst i Danmark

Pelomyiella cinerella (Haliday, 1837): 1 stk., efter etiketten at dømme fra Københavnsområdet (Lersøen-Damhussøen) fra slutningen af 1800-tallet (R. W. Schlick leg.) Keldsnor, Langeland, 1 stk. 24. juli 1964 (Ole Martin leg.).

Pelomyiella mallochii (Sturtevant, 1923) (= *Pelomyia kuntzei* Czerny, 1928; = *Pelomyia angustifacies* de Meijere, 1928): Læsø, 1 stk. juli 1884 (H. J. Hansen leg.), Bovet Bugt, 1 stk. 25. juli 1969 (Erik Rald leg., strandeng). Rømø, 2 stk. 22. maj 1899 (Coll. Wüstnei). Skallingen, 1 stk. 10. juli

De danske saltfluer

1932 (Ellinor Bro Larsen leg.), siden 1971 truffet hvert år i antal på fugtig del af den øvre strandbred (Erik Rald *et al.* leg.).

Tethina illota Haliday, 1839: Årgab, Holmslands Klit, Vestjylland, 1 stk. 30. juli 1951 (K. O. Leth leg.). Klitmøller, Nordvestjylland, 2 stk. 20. juli 1953 (klit) (Paul Ardö leg. (Ardö, 1957)). Anholt, 4 stk. 15. juli 1953 (P. Meurling leg. (Ardö, 1957)). Tisvilde, i antal medio maj (Ardö, 1957: 184). Skallingen, i antal på blomstrende kurve af ager-svinemælk i klit (*Sonchus arvensis* var. *integrifolius*) medio august 1974 (Jørgen Rabøl leg.).

Tethina albusetulosa Strobl, 1900: Hellenor, Langeland, 1 stk. 5. august 1975 (Leif Lyneborg, Ole Martin og Verner Michelsen leg.).

Tethina grisea (Fallén, 1823) (= *Tethina cinerea* Loew sensu Czerny): Frederikshavn, 1 stk. juli 1881 (H. J. Hansen leg.). Grenå, Østjylland, 1 stk. 23. juli 1953 (klit) (Paul Ardö leg. (Ardö, 1957)). Anholt, 1 stk. 10. juli 1953 (strand) (P. Meurling leg. (Ardö, 1957)). Tisvilde, i antal medio maj (Ardö 1957: 184). Ordrup Næs, Nordvestsjælland, 1 stk. 2. august 1964 (Børge Petersen leg.). Skallingen, 1 stk. fra den øvre del af tidevandszonen i marskområde primo juli 1974 (Erik Rald leg.). Blåvandshuk, 1 stk. 28. maj 1975, 2 stk. 18. august 1975, alle i nærheden af fugtigt parti i den øvre del af strandbredden (Erik Rald leg.).

Tethina flavigenis (Hendel, 1934): Skallingen, 1 stk. fra den øvre del af tidevandszonen i marskområde primo juli 1974 (Erik Rald leg.).

Tethina penita (Collin, 1966): Hellenor, Langeland, 1 stk. 5. august 1975 (Leif Lyneborg, Ole Martin og Verner Michelsen leg.).

SUMMARY:

The Danish species of Tethinidae (Diptera).

Seven species of Tethinidae are recorded from Denmark, most of them for the first time: *Pelomyiella cinerella* Hal., *Pelomyiella mallochi* Sturt., *Tethina illota* Hal., *Tethina albusetulosa* Strobl, *Tethina grisea* Fall., *Tethina flavigenis* Hend., and *Tethina penita* Coll. Keys to species found in Northern Europe based on existing literature are provided together with figures of the head of four species.

LITTERATUR

Ardö, P., 1957: Studies in the marine shore dune ecosystem with special reference to the dipterous fauna. *Opusc. Ent. Suppl.*, 14.

- Cogan, B. H. & Dear, J. P., 1975: Additions and corrections to the list of British Acalyp-
terate Diptera. *Entomologist's mon. Mag.*, 110: 173-181.
- Collin, J. E., 1960: British Tethinidae. *Entomologist*, 93: 191-194.
- 1966: A revision of the Palaearctic species of *Tethina* and *Rhinoëssa*. *Boll. Mus. Civ.
Venezia*, 16: 19-32.
- Czerny, L., 1928: 55. Tethinidae. In: Lindner, E. (ed.): Die Fliegen der Paläarktischen
Region, 6 (1).
- Hendel, F., 1934: Revision der Tethiniden (Dipt. Muscid. acal.). *Tijdschr. Ent.*, 77: 37-54.
- Lyneborg, L., 1960: Tovinger 2. Våbenfluer, klæger m. fl. *Danmarks Fauna*, 66.

Forfatterens adresse/Author's address:

Zoologisk Museum, Universitetsparken 15,
DK - 2100 København Ø, Danmark.

ANMELDELSE

Gerhard H. Schmidt (ed.): Sozialpolymorphismus bei Insekten. Probleme der Kasten-
bildung im Tierreich. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft MBH. Stuttgart. 1974. 974 pp.,
355 figs. Pris: 290 DM (= ca. 696 kr.)

og

Edward O. Wilson: The insect societies. The Belknap press of Harvard University press.
Cambridge, Massachusetts. 1971. 548 pp., 298 figs. Pris: indb. 192,50 kr., paperback
81,75 kr.

Har man sagt Schmidt, må man også sige Wilson. Derimod gælder det omvendte ikke, hvis
man vel at mærke accepterer Wilson's idégrundlag! Faget »insektsociologi« er endnu kun i
støbeskeen, og kun få hypoteser er gennemprøvet. Begge publikationer er at betragte som
review-artikler, og det tilgrundliggende litteraturmateriale er i meget høj grad fælles. Dog
er der den meget iøjnefaldende forskel, at Schmidt overvejende citerer den europæiske
litteratur, hvorimod Wilson i høj grad anvender den anglo-amerikanske. Selv om de to
voluminøse værker ofte overlapper hinanden, behandles de samme emner (f. eks. kaste-
determination og -differentiering) meget forskelligt og ud fra væsensforskellige synsvinkler.

Anmeldelse

I »Sozialpolymorphismus« (der er udarbejdet af ikke færre end 26 forfattere) anvendes en, til tider lidt tør, rent deskriptiv metode, hvorimod Wilson gennemgående betragter emnerne i et evolutionsmæssigt/fylogenetisk lys. Ganske vist afsluttes mange afsnit i Schmidt med en diskussion af evolutionen af den i afsnittet behandlede adfærd/tilpasning, og til sidst i bogen findes et afsnit om evolution af socialpolymorfi, men desværre er konklusionerne ofte citater. I Wilson (ingen medforfattere) opbygges de ofte originale konklusioner på strengt logisk argumentation, men jeg må indrømme, at mange er fremsat suggestivt.

Det er ikke meningen her at præsentere en komprimeret indholdsfortegnelse over de to værker, men temaerne kan godt sammenlignes og bedømmes. I det følgende skal kun de syntetiserende afsnit omtales, og det forekommer mig urimeligt her at beskæftige sig med petisser såsom de næsten manglende trykfejl og de forsvindende unøjagtigheder i de fortræffelige figurer.

De tre grundideer, hvorpå en behandling af de sociale hymenopterer må baseres (jeg skal ikke her beskæftige mig med termitterne), er følgende: 1) Dzierzon's »lov«, der siger, at hanner udvikles fra ubefrugtede (haploide) æg, og at befrugtede (diploide) æg udvikles til hunner (arrhenotoki). 2) Hamilton's teori, der forudsiger en større sandsynlighed for udviklingen af social adfærd hos Hymenoptera end hos andre insekter (kin-selection). 3) Emery's regel, der forudsiger, at socialparasitiske arter vil være parasitter hos deres nærmeste slægtninge. Disse tre principper er grundigt diskuteret i Wilson. I Sozialpolymorphismus har Hamilton selv bidraget med en letforståelig – og noget udvidet – omarbejdning af sine to publikationer i J. Theoret. Biol. (1964): The genetical evolution of social behaviour, men teorien behager åbenbart ikke Schmidt, der på p. 821 anfører, at Hamilton's teori må modificeres, idet hanlig haploidi også forekommer hos f. eks. spindemider, thysanopterer, aleurodider, skjoldlus og visse biller, hvor social levevis ikke forekommer. Schmidt har måske misforstået, hvad »inclusive fitness« er, nemlig: den samlede effekt på individet af både dets egen og alle dets slægtnings fitness, vægtet ved graden (koefficienten) af slægtskab (mellem mor-døtre, døtre-sønner osv.). I populationer, hvor altruisme og derfor også højt udviklet yngelpleje forekommer, vil chancen for udviklingen af social levevis være større end hos udpræget solitært levende arter. Emery's regel blev formuleret i 1909, og velkendte eksempler på dens princip ses f. eks. i relationerne mellem *Bombus* – *Psithyrus*, *Halictus* – *Sphcodes*, *Polistes* – *Sulcopolistes*, og næsten alt for overbevisende i slægterne *Vespula* og *Formica*. En fuldstændig fortegnelse gives i Wilson, og emnet er grundigt behandlet i begge værker, dog med den lille forskel, at Buschinger (*in* Schmidt) ikke definerer reglen. Desværre findes Dzierzon's artikel fra 1845 hverken anført i Schmidt's eller Wilson's litteraturfortegnelser.

Det er klart, at konklusionerne i de to værker tildels bliver forskellige, når meningerne om diskussionernes udgangspunkter er divergerende, men den, der læser begge opfattelser, får et virkeligt solidt grundlag for selv at tage stilling. Sekvensen af de enkelte afsnit i begge bøger er yderst logisk opbygget, og man fornemmer faktisk effekten af årmillionernes evolution. Enkelte livsformer er dømt til snarlig uddøen, hvorimod andre sikkert vil vise sig succesrige i lang tid fremover. De hundredevis af eksempler og de utallige navne kan måske afskrække ikke-entomologer fra at anskaffe og læse værkerne, men ofres der lidt tid på at overstå dette uvæsentlige problem, er disse værker absolut uundværlige for alle, der beskæftiger sig med »sociobiologi«. En bog med denne titel er iøvrigt netop udkommet, forfattet af Edward O. Wilson!

Ole Lomholdt

Agnathosia propulsatella (Rebel)
(Lepidoptera, Tineidae) ny for Danmark

af JENS ERIK JELNES

(With a summary: *Agnathosia propulsatella* (Rebel) new to Denmark).

Tre stk. *Agnathosia propulsatella* (Rebel, 1892) (*mendicella* auct.)* (fig. 1) er klækket fra poresvamp i perioden juni til august 1973. Svampene blev indsamlet i Grib Skov, Nordsjælland, den 17.3.1973. Arten er karakteristisk ved sin sorte forvingefarve med 3–4 gullighvide til hvide pletter.

A. propulsatella er kendt fra Sverige, Finland, de baltiske lande og Tyskland, alle steder er den sjælden (Petersen, 1969). I følge I. Svensson (in litt.) findes arten i Sverige og Finland mest ved lyslokning.

Larven lever som allerede angivet i poresvampe (*Polyporaceae*), om det er *Polyporus* s. str., som angivet af Pallesen & Palm (1974), er et åbent spørgsmål, da der i klækkeburet, hvor eksemplarerne fremkom, var flere slægter af *Polyporaceae* repræsenteret.

Han og hun genitalier er afbildet hos Petersen (1961 og 1969).

G. Brovad, Zoologisk Museum, København, takkes for godt udført fotografisk arbejde.

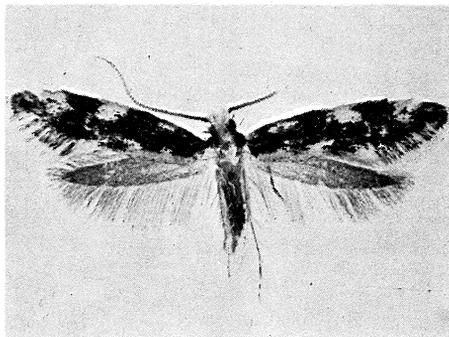


Fig. 1. *Agnathosia propulsatella* (Rebel) Grib Skov, 17.3.1973, J. E. Jernes leg. (x 6).

* Angående anvendelse af navnet *propulsatella* se Karsholt & Nielsen (1976).

Agnathosia propulsatella (Rebel)

SUMMARY:

Agnathosia propulsatella (Rebel) (Lepidoptera, Tineidae) new to Denmark.

Three specimens of *Agnathosia propulsatella* have been bred from *Polyporaceae* collected March 1973 in Grib Skov, North Zealand. The species is new to the Danish fauna.

LITTERATUR

Karsholt, O. & Nielsen, E. S., 1976: Systematisk Fortegnelse over Danmarks Sommerfugle (Lepidoptera). 128 pp. Scandinavian Science Press, Klampenborg.

Pallesen, G. & Palm, E., 1974: Fund af småsommerfugle fra Danmark i 1973. *Flora og Fauna*, 80: 95-101.

Petersen, G., 1961: Zur Identität und generischen Stellung von *Tinea mendicella* Hb. und *Tinea piercella* Bent. *Not. ent.*, 41: 80-85.

Petersen, G., 1969: Beiträge zur Insekten-Fauna DDR: Tineidae. *Beitr. Ent.* 19: 311-388

Forfatterens adresse/Author's address:

Læssøesgade 1 B st.,

DK - 2200 København N., Danmark.

Kønkvotienten hos den kystlevende skolopender,
Strigamia maritima (Leach) (Chilopoda: Geophilidae)

af HENRIK ENGHOF

(With a summary: The sex ratio in the littoral centipede,
Strigamia maritima (Leach)).

Blandt de danske skolopendre udmærker *Strigamia* (= *Scolioplanes*) *maritima* (Leach) sig ved udelukkende at leve på strande. Den kan f. eks. findes under opskyllede alger og angives at leve af tanglopper, rurer, strand-snegle m. m. (Lewis, 1961).

Det første danske fund af arten rapporteredes af Bergsøe & Meinert (1866), som angav et fund af 1 ♂, 55 ♀♀ fundne »under Steen på Havstokken under Møens Klint« (LFM). Knap hundrede år senere undrede dette underskud af hanner Jeekel (1964): »Forholdet mellem hanner og hunner synes at være nogenlunde normalt på Helgoland og i Norge. Derimod fortjener den udprægede mangel på hanner på Møn særlig opmærksomhed. Yderligere undersøgelser vil vise, om arten optræder som en parthenogenetisk race ved Østersøkysten« (oversat fra tysk).

Bergsøe & Meinert's materiale befinder sig på Zoologisk Museum, København. En gennemgang af materialet viste, at hvad Bergsøe & Meinert kaldte »hunner«, i virkeligheden er en sammenblanding af voksne hunner samt unge individer af begge køn. Hermed bortfalder grundlaget for Jeekels formodning om parthenogenese. Det kan oplyses, at kønkvotienten i museets øvrige materiale af *S. maritima* (Rørvig, NWZ; Stevns, SZ; Halls Huk, Gotland, Sverige) ligeledes er normalt, dvs. ca. 1 ♂ : 1 ♀. Göran Andersson, Göteborg, har venligst oplyst, at det samme er tilfældet med et stort materiale fra den svenske vestkyst (Bohuslän), ligesom Lewis (1961) angiver ca. 1 ♂ : 1 ♀ fra Sydengland.

SUMMARY:

The sex ratio in the littoral centipede, *Strigamia maritima* (Leach) (Chilopoda: Geophilidae).

A restudy of Bergsøe & Meinert's (1866) material of *Strigamia maritima* revealed that these authors misidentified several juvenile ♂♂ as ♀♀. Thus, the basis of Jeekel's (1964) suspicion: that the species might occur as a parthenogenetic race at the coasts of the Baltic Sea, is eliminated. Other samples from Denmark and Sweden also show a normal sex ratio.

Kønkvotienten hos *Strigamia maritima*

LITTERATUR

- Bergsøe, V. & Meinert, F., 1866: Danmarks Geophiler. *Naturh. Tidsskr. 3. Rk.* 4: 81–108.
- Jeekel, C. A. W., 1964: Beitrag zur Kenntnis der Systematik und Ökologie der Hundertfüßer (Chilopoda) Nordwestdeutschlands. *Abh. Verb. naturwiss. Ver. Hamburg, N. F.* 8: 111–153.
- Lewis, J. G. E., 1961: The life history and ecology of the littoral centipede *Strigamia* (= *Scolioplanes*) *maritima* (Leach). *Proc. zool. Soc. Lond.* 137: 221–248.

Forfatterens adresse/author's address:
Zoologisk Museum, Universitetsparken 15,
DK-2100 København Ø, Danmark.

ANMELDELSE

Carcasson, R. H.: Revised Catalogue of the African Sphingidae (Lepidoptera) with Descriptions of the East African Species. 2nd edition, E. W. Classey Ltd., 1976. 150 sider, 17 tavler. Pris £ 5,80.

I 1968 udkom i det Kenyanske tidsskrift, East Africa Natural History Society and National Museum, bind 26, et hefte med ovennævnte titel. Emnet er populært, og det varede kun kort, før oplaget var udsolgt. Nu har Classey i England udsendt, hvad han kalder en anden udgave. Det er lidt falsk varebetegnelse for et uændret genoptryk, hvorfor titlens første ord skal tages med et gran salt; der er lavet en del Sphingide-systematik i de seneste otte år.

Katalogets dyd er forfatterens evne til at koncentrere det store stof. Han omtaler 269 arter, hvoraf 97 er østafrikanske. Beskrivelserne af de østafrikanske arter er korte, men meget præcise – det gælder de tilfælde, hvor anmelderen har brugt beskrivelserne. Der er beskrevet 7 nye arter og oprettet 14 nye slægter. Beskrivelserne her er overmåde fyldige og gode; de måtte gerne danne skole. Synonymer er kun medtaget som supplement til Rothschild & Jordan: A Revision of the family Sphingidae, 1903. Inddelingen i kategorier over slægtsniveau er let altmodish; der er ydet skyldig respekt til R. & J.'s gamle, men prægtige revision.

Det eneste virkelige minus ved kataloget er illustrationernes kvalitet. På ti tavler gives i sort-hvide fotografier ikke færre end 177 voksne dyr, mange af dem kun halvt, hvad der sparer plads, men ser så grimt ud. Reproduktionen er meget dårlig, og alt står gråt i gråt. Genital-figurerne på de følgende tavler er om muligt endnu ringere; mange af dem er uskarpe, og de er gengivet i så ringe størrelse, at de, med den grove reproduktion, mister enhver detalje. Endelig har forfatteren selv med bred pensel malet nogle få genital-figurer, om hvilket der kun kan siges: sjusk.

Hvad glæde kan man da have af bogen? Teksten er som nævnt fyldig og upåklagelig, også selv om den har otte år på bagen. Vi har her i let tilgængelig form alle Afrikas sphingider samlet. Det er ikke nogen felthåndbog, det har den aldrig været ment som, men med et af de gamle billedværker til hjælp ved identifikationen er det en værdifuld bog for den interesserede. Prisen er rørende.

Ove Jensen



JENS BRÆNDEGÅRD

** 22. januar 1887*

† 2. april 1976

I den høje alder af 89 år er Jens Brændegård gået bort, og endnu en af de gamle systematikere faldet fra. Selvom han i sine sidste år ikke kunne arbejde mere, havde han højt op i årene sin viden og sin hukommelse, som man kunne ty til og søge hjælp hos. Yngre kræfter må nu fortsætte, hvor han slap.

Jens Rasmus Jensen var født på gården Brændegård i Ringsebølle ved Rødby på Lolland og købte, da familien fraflyttede gården, der forøvrigt senere brændte, dens navn som slægtsnavn. Han tog lærereksamen fra Nør-

† Jens Brændegård

re Nissum Seminarium 1908 og blev lærer på Årup Realskole 1908–1910, ved Hesselager Kostskole 1911 og ved Københavns kommunale skolevæsen, Kommuneskolen i Vestervoldgade, 1913–25. 1913 tog han sløjdlærereksamen og samme år studentereksamen fra Arvins kursus og begyndte så samtidig med skolegerningen at studere naturhistorie. I 1924 blev han cand. mag. i naturhistorie i en alder af 37 år og kunne egentlig først da hellige sig de dyr, han allerede havde publiceret et par småting om, edderkopperne. Hvordan interessen netop for disse dyr opstod, har han aldrig røbet, det ved man jo oftest ikke; men det blev dem, og dem alene, der optog ham resten af livet.

Efter skoleembedseksamen blev han ansat som adjunkt ved Rysensteen Gymnasium, for i 1927 at komme til Efterslægtsselskabets Skole, hvor han forblev resten af sin tid, fra 1933 som lektor. Edderkoppestudiet måtte således blive en fritidsbeskæftigelse; og Brændegård er et af de forholdsvis få eksempler inden for entomologien på gymnasielærere, der bidrog til en dyregruppes kendskab; ellers var det i århundredets første halvdel mere kommunelærerne, der drev entomologisk faunistik og biologi.

Brændegårds første artikler er små faunistiske studier fra 1920 og fremefter. Kommunalærer Emil Nielsen var nogle år før begyndt på et biologisk studium af de danske edderkopper; og de to af karakter meget forskellige mænd kom i et nært samarbejde, hvor Brændegård ikke mindst kunne hjælpe Emil Nielsen med systematikken. Hans første større arbejde blev da også en fortegnelse over de danske edderkopper og deres kendte findesteder, som tillæg til Emil Nielsen »De danske Edderkoppers Biologi«, 1928. Allerede denne fortegnelse er præget af den omhu, hvormed han altid reviderede tidligere oplysninger.

På dette tidspunkt blev han af R. Spärck opfordret til at bearbejde edderkopperne fra Færø-indsamlingerne og samtidig af Carl H. Lindroth til en bearbejdelse af dennes Islands-materiale. Begge dele kom i årene 1928–29 og gav ham en interesse for Nord-Atlantens fauna, som aldrig siden forlod ham. I 1932 kom han med på sommertogtet under Lauge Kochs 3-årige Østgrønlands-Ekspedition og dannede sig der ved selvsyn et indtryk af edderkoppernes livsforhold på denne barske kyst samtidig med, at han foretog sine indsamlinger. I de følgende år kom der, foruden endnu et Islands-arbejde, bearbejdelser af Scoresbysund-Ekspeditionens materiale, af materiale fra Sydøst-Grønland og fra Ellesmereland samt nogle systematiske arts-revisioner, og endelig kom i 1946 det store arbejde om Øst-Grønlands edderkopper, faunistisk og geografisk belyst, som indbragte ham doktorgraden.

Det er et omfattende arbejde, der naturligvis først og fremmest reviderer alt, hvad man troede at vide om Øst-Grønlands edderkopper og derved reducerer antallet af formodede endemiske arter fra 35 til 14 og sandsynligvis til nul. Men dernæst gennemgår han først de forskellige faunaelementer økologisk, idet han påviser en grænse mellem et aridt og et humidt faunaelement hhv. nord og syd for Scoresbysund. Og endelig diskuterer han indvandringsveje og indvandringsmuligheder. Han er klar over vindspredningens betydning især i forbindelse med »flyvende sommer«, de unge edderkoppers sætten-af med vinden, båret af en spindetråd (derom skrev han flere små artikler); men han mener, der må andre forklaringer til, og det bringer ham ind på at bygge hele udbredelsen på Wegeners teori om kontinentforskydninger og polvandring. Dette var på det tidspunkt ikke god latin på bjerget og er, i hans udformning, muligvis heller ikke helt holdbart, men det vidner om en frigjorthed og evne til selvstændig stillingtagen.

12 år senere kom i »The Zoology of Iceland« hans bearbejdelse af den islandske edderkoppefauna, ligeså omhyggelig i systematisk henseende og med den overbevisende konklusion, at de islandske arter næsten udelukkende er palæarktiske, hvorfor grænsen mellem den nearktiske og palæarktiske zone må gå gennem Danmarksstrædet. Igen en selvstændig og interessant, omend muligvis ikke i alle tilfælde holdbar konklusion.

Et arbejde om Peary-Land kom i 1960, og nu manglede han kun Vest-Grønland for at få sine teorier be- eller afkræftede. Men der led han den skuffelse, han aldrig kom over, at han ikke kunne få adgang til et nyindsamlet vest-grønlandsk edderkoppemateriale, uden hvilket hans bearbejdelse ville blive ufuldstændig. Han opgav da at fortsætte med Nord-Atlanten og vendte i stedet tilbage til den danske fauna. At edderkoppebind ville være velkomne i »Danmarks Fauna« var indlysende, det er spændende dyr, som det er forholdsvis let at få fat i, og det første bind, med oversigten og de første grupper kom i 1966. Seks år senere, i sin alders 85. år, afsluttede han andet bind. Det tredje, med lycosider og de små theridier, som de hed i gamle dage, magtede han ikke at skrive og tegne til, synet og hånden svigtede. At hans første bind trods sproget blev anerkendt også i udlandet fik jeg selv en bekræftelse på under et internationalt møde.

Brændegård var et elskværdigt og velmenende menneske, men han var stædig og vejede ikke sine ord på en guldvægt, hvorved han ofte kom til at sære uden at ville det. Navnlig i hans yngre dage kunne dette afstedkomme alvorlige uoverensstemmelser. Således gerådede han som formand for Naturhistorielærerforeningen i strid med Biologisk Studiesamlings dynamiske grundlægger og leder mag. Asger Ditlevsen. Begge publicerede »redegørel-

† Jens Brændegård

ser« med beskyldninger, der af den anden blev betegnet som ærerørige; det er forunderlig læsning nu 50 år efter; diplomat var Brændegård ikke. Men han fik begrænset Biologisk Studiesamlings indflydelse på Lærerforeningen, som måtte nedlægges og nyskabes til den ende.

Entomologisk Forening omfattede Brændegård altid med stor interesse. Han blev medlem i 1920 og var medlem ved sin død. Men forinden havde han, da arbejdsevnerne begyndte at svigte, foræret sin samling til Zoologisk Museum og ligeledes bortgivet hele sit bibliotek, således at museet kunne udtage, hvad det ikke havde, og resten skulle sælges ved auktion til fordel for »Entomologisk Fond«, der skønt stiftet i 1920 endnu ikke havde nået de 50.000 kr., der krævedes for at Foreningen kunne nyde renterne. Hans donation bidrog stærkt til, at fondets kapital steg; og andre donationer har nu siden gjort, at målet er nået og endog meget væsentligt overskredet. En uselvisk indsats fra Brændegårds side har således bragt Foreningen varig gavn. Fotografiet over disse linier har Brændegård foræret mig i 1963.

S. L. Tuxen

J. BRÆNDEGÅRDS ZOOLOGISKE PUBLIKATIONER

- 1920 The male of *Thanatus striatus* C. L. Koch (Aran. Philodrom.) found for the first time. *Ent. Meddr*, 13: 189–191.
— Nye og sjældne danske Edderkopper. *Ibid.*: 192.
1922 Nye og sjældne danske Edderkopper. *Ibid.* 14: 21–22.
1925 *Lycosa plumata* n. sp. En ny Art af *Lycosa monticola*-Gruppen. *Ibid.* 16: 9–12.
— A case of Lateral Hermaphroditism in a Spider, *Lycosa pullata* Cl. *Ibid.*: 13.
— Nogle for den danske Fauna nye eller sjældne Edderkopper. *Ibid.*: 30–34.
1928 Fortegnelse over Danmarks Edderkopper. I: E. Nielsen, De danske Edderkoppers Biologi, Kbh. 1928: 679–706.
— Araneina. Zoology of the Faroes part 47, 28 pp., Kbh.
1929 Araneæ. I: Carl H. Lindroth, Zur Land-Evertebratenfauna Islands II. *Kungl. Vet. Vitt.-Samb. Handl. Göteb.* (5) B I No. 6: 29–34.
1930 Nogle Edderkopper fra Sydsjælland samlet i Holmegaards Mose af J. P. Kryger. *Flora & Fauna*: 125–126.
1932 Araneae. I: Isländische Spinnentiere I. *Kungl. Vet. Vitt.-Samb. Handl. Göteb.* (5) B II No. 7: 8–36.
1934 Vindens Betydning for Spredning af Insekter og andre Landleddyr. *Naturens Verden*: 306–312.
1934–35 Preliminary Statement of the Synonymity of Certain Greenland Spiders. *Vid. Meddr dansk Nat. For.* 98: 47–48.
1935 Araneae, I: The Scoresby Sound 2nd East Greenland Expedition in 1932 to King Christian IX's Land. *Meddr om Grøn.* 104 Nr. 16: 16–18.
1936 Revisal of Spiders from Ellesmereland collected by the Second Arctic Expedition of the »Fram«. *Norsk Ent. Tidsskr.* 4: 128–130.

- 1937 Spiders (Araneina) from Southeast Greenland. *Meddr om Grønland* 108, 4: 15 pp.
 — Observations on spiders starting off on »ballooning excursions«. *Vid. Meddr dansk Nat. Foren.* 101: 115–117.
- 1938 Start til »Flyvende Sommer« under Høslet. *Naturens Verden*: 76–79.
 — Om »Flyvende Sommer« i arktiske Egne. *Ibid.*: 444–451.
 — Emil Nielsen, 3. januar 1876–1. Februar 1938. *Nat. Tidende* 2: 29.
 — E. Nielsen 3/1 1876–1/2 1938. *Ent. Meddr*, 20: 185–187.
 — Aeronautic spiders in the Arctic. *Meddr om Grønland*, 119, 5: 8 pp.
- 1939 I. Supplementary list to »Spiders (Araneina) from Southeast Greenland«. – II. *Arctosa alpigena* Dol. and *Arctosa insignita* Th. (Fam. Lycosidae). *Ibid.*: 108, 7: 12 pp.
- 1940 I. Spiders (Araneina) from Northeast Greenland between Lats, 70°25' and 76°50' N. – II. On the possibility of a reliable determination of species of the females of the genus *Erigone*. *Ibid.* 125, 8: 31 pp.
- 1946 The spiders (Araneina) of East Greenland. A faunistic and zoogeographical investigation, Zool. of East Greenland Nr. 15. *Meddr om Grønland*, 121, 15: 128 pp. (Disp.).
- 1958 Araneida. *The Zoology of Iceland* III, 54 Cph: 113 pp.
 — Om neoteni hos edderkopper. *Naturens Verden*: 289–290 (svensk i *Nat. Värld* 1960: 81–82).
- 1960 The spiders (Araneida) of Peary Land, North Greenland. *Meddr om Grønland*, 159, 6: 24 pp.
 — Bidrag til forståelse af Grønlands zoogeografi. *Naturens Verden*: 346–352 (svensk i *Nat. Värld* 1961: 250–256).
- 1962 Den danske fugleedderkop. *Ibid.*: 219–224 (svensk i *Nat. Värld* 1963: 252–257).
- 1965 Danish spider fauna I. *Ent. Meddr*, 34: 167–171.
- 1966 *Danmarks Fauna* 72. Edderkopper eller spindlere I. Kbh. 224 pp.
- 1972 *Danmarks Fauna* 80. Edderkopper eller spindlere II. Kbh. 231 pp.

ANMELDELSE

L. G. Higgins: *The Classification of European Butterflies*. 320 sider, 700 figurer. Collins. London. 1975. Pris £ 7.50.

Denne bog dækker de europæiske og nordafrikanske dagsommerfugles systematik fra arts-niveau til superfamilie, medens underartsbegrebet underkastes en mere plervis behandling. Der er en diagnose af alle de medtagne enheder, men det mest fremstående træk i bogen er nøjagtige stregtegninger af de hanlige genitalier for alle undtagen én art og for de fleste underarter med afvigende genitalier. Som det var tilfældet med Higgins & Rileys

Anmeldelse

Europas Dagsommerfugle, kan der stables kritik på kritik af et så stort anlagt værk, objektivt og efter personlig smag, i detalje og i helhed. Men det vigtigste ved bogen er nu engang, at vi får en grundig og professionel helhedsoversigt over et emne, der ikke har været genstand for en sådan behandling i dette århundrede, og som måske ellers aldrig var blevet skrevet – og det er inden for denne ramme, at enhver kritik må ses.

Det bedste ved bogen er utvivlsomt de mange nydeligt udførte tegninger af genitalier samt et skønsomt udvalg af andre detaljer såsom ben, vingeribbenet, duftskæl og palper. Havde en sådan oversigt stået til rådighed tidligere, er der næppe tvivl om, at megen unødigt diskussion og forvirring inden for de vanskeligste grupper havde været undgået, samt at nomenklaturen på den generiske plan havde været mere stabil, end den er. Forfatteren har taget meget af den kritik, der blev rettet mod den systematiske opbygning af Europas Dagsommerfugle, til hjerte, og der er næppe tvivl om, at det ny system vil finde mere generel accept. Der har især været forbedringer blandt blåfuglene. Det er naturligvis kun at forvente, at bogen har næsten alle sine fakta i bedste orden.

Da det er klart, den tilsigtede læserkreds dækker den interesserede amatør såvel som den mere videnskabeligt trænede, ville det måske have været nyttigt med en lidt bredere diskussion af de forskelligartede måder, hvorpå ældre forfattere beskrev de hanlige kønsorganer. Afsnittet om hvordan man fremstiller de mikroskopiske præparater er ikke helt godt nok til nybegynderen; det er i hvert fald ikke en erstatning for en venlig personlig vejledning fra en erfaren kollega. Til gengæld er vinket om, at man kan få sit destillerede vand fra køleskabets rimfrost, meget jordnært! Selv i et værk, hvis sigte er overvejende systematisk, havde det nok været på sin plads, om de sværeste grupper fik en grundigere behandling på de andres bekostning. Det ville have været urimeligt at forlange en grundig behandling også af de hunlige kønsorganer, men helt at ignorere dem som den foreliggende bog gør, er i betragtning af deres vigtighed ikke den rigtige løsning. Det kan også indvendes, at diagnosen af de forskellige genera er lovlig summariske, selv om det ofte er den oprindelige autors skyld. De fleste amatører, der normalt ikke er fortrolige med Hemmings værk om dette emne, savner nok en diskussion om den vigtigste del af synonymien på den generiske plan – alt for mange amatører har indtryk af, at dette er et særligt kinesisk puslespil for skrivebords-zoologer, og det er jo ikke rigtigt.

Anmelderen synes, at der er lagt lidt for bredt et syn an på artsbegrebet. På den anden side er valget af medtagne underarter rimeligt, da dette ikke er stedet for den gennemgribende revision af den europæiske subspecifikke jungle, der er så hårdt tiltrængt.

Dr. Higgins har allerede gjort meget for den europæiske entomologi, og man må lykønske ham med at fuldføre dette sidste værk i en fremskreden alder. Kun den, der selv har dissekeret sommerfugle i hundredevis og aftegnet genitalierne (alle 700 tegninger er fra forfatterens egen hånd) kan værdsætte den arbejdsindsats, der ligger bag dette værk. Uanset hvilke kritikpunkter de måtte have, vil fremtidens entomologer stå i gæld til forfatteren. Denne bog – hvis pris efter nutidens forhold er ganske rimelig – fortjener en plads på boghylden hos den amatør, der sigter videre end på blot at være samler; for den mere videnskabeligt orienterede er den uundværlig.

Torben B. Larsen

Stankelbensstudier

af AXEL M. HEMMINGSEN

(With a summary: Crane-fly studies)

Indledning	129
Generelt om imagines	130
Ovipositors rolle under parringen	131
Æglægning i overfladen	136
Dybdeborende æglægning med skovlformede cerci	138
Andre særligt specialiserede ovipositorer	141
Vingereduktion og dybdeborende æglægning	142
Konvergens med markgræshopper	143
Dybdeborende æglægning med mere normale cerci	145
Æg	146
Larver	149
Pupper	150
Tørhedstilpasningens natur	150
Adaptiv radiation	151
Summary: Crane-fly studies	152
Litteratur	154

Indledning

Denne artikel er et forsøg på at imødekomme et ønske om en oversigt på dansk over mine undersøgelser over stankelben gennem den sidste snes år, publicerede på engelsk til dels sammen med medarbejdere. Der lægges derfor særlig vægt på egne undersøgelser med henvisninger til de nummererede afhandlinger i litteraturlisten. Men for den sammenhængende fremstillings skyld inddrages også detaljer fra andre kilder. Det ville føre for vidt at citere dem i alle enkelte tilfælde. Når der er henvisninger til andre kilder, kan de findes i den supplerende litteraturliste.

Hvis jeg ikke tidligere havde betragtet stankelben som temmelig »kedelige« dyr, kunne jeg nok have haft fornøjelse af dem under mit 7-årige ophold 1939-46 på den anden side af kloden, hvorfra jeg faktisk kun har iagttagelser over én art, som senere skal omtales.

Men i 1949 så jeg i Tisvilde Hegn, idet jeg med en kikkert undersøgte jordoverfladen i nogen afstand, en hun, der borede hele sin bagkrop ned i sandet, til vingerne hvilede fladt på sandoverfladen. Da det ellers var den

Stankelbensstudier

almindelige anskuelse, at stankelben lagde æg ved blot at prikke bagkropsenden i substratet, vakttes min interesse, og jeg ville straks publicere en notits om denne nye iagttagelse. Dr. Tuxen gjorde imidlertid (heldigvis) gældende, at det lige så godt kunne dreje sig om noget helt andet end æglægning; og denne impuls blev så udgangspunktet for de undersøgelser, der skal refereres i det følgende.

Generelt om imagines

En vis uvilje hos mange entomologer mod at samle stankelben skyldes nok, at de lange ben så let knækker af. Opbevares dyrene i Fæsters vædske, sker dette ikke. Vil man have dem på nål, er det formålstjenligt at montere dem på siden med benene bøjet hen langs bagkroppens underside. Iøvrigt er benene oftest uden taxonomisk betydning, så at det i den henseende ikke gør så meget, hvis nogle ben mangler.

Af de tre underfamilier er det med en del undtagelser særlig i Limoniinae (herhjemme især *Pedicia* (*Pedicia*) *rivosa* (L.) og *Limnophila* (*Eutonia*) *barbipes* (Meigen)) hovedsagelig Tipulinae, der er store nok til at omfattes af, hvad man populært forstår ved stankelben. De andre to underfamilier, Limoniinae og Cylindrotominae, vil på grund af deres mindre størrelse populært opfattes blot som myg. En undergruppe af Cylindrotominae, Stibadocerini, er begrænset til de orientalske, australske og neotropiske regioner.

Taxonomien bygger på imagines. De fleste slægter er delt i underslægter, der anføres i parentes efter slægtsnavnet. Der kendes mindst 13.000 arter af stankelben (Tipulidae), hvoraf de ca. 10.000 er beskrevet af den nu 87-årige Ch. P. Alexander, U.S.A., fra hvis hånd der foreligger henved 1.000 mindre og større publikationer.

Der beskrives stadig nye arter. Selv har jeg fundet 2 nye arter på de kanariske øer (9, 19) og 11 i Australien, beskrevet af henholdsvis Peder Nielsen og Alexander. To *Gonomyia*-arter nævnt som nye (9) har senere vist sig at være synonyme.

Peder Nielsen (1941) har 230 danske arter. Senere er hertil kommet: *Tipula* (*Platytipula*) *autumnalis* Loew (21, p. 87), *Tipula* (*Savtshenkia*) *cheethami* Edwards (18, p. 9) og *Tipula* (*Pterelachisus*) *pseudoirrorata* Goetghebuer (5, p. 279).

Visse nomenklatoriske stridspunkter er forelagt Nomenklaturkommissionen (11, 14).

Det er almindeligt at se limoniiner sværme på lignende måde som myg,

særligt henad aften. De enkelte individer inden for sværmen foretager bevægelser indenfor et meget begrænset område. Det kan særligt tydeligt ses, når »sværmen« består af et enkelt individ, hvilket undertiden ses. Det påstås undertiden, at tipuliner ikke sværmer. Jeg har dog set *Tipula (Lunatipula) fascipennis* Meigen sværme ved solnedgang lavt over bredden af en dam; men det er kun kendt for få andre tipuliner (1, p. 394).

Hannerne viser sig som regel før hunnerne og er tilsyneladende talrigere. Men der klækkes gennemgående nogenlunde lige mange af hvert køn. Hunnerne, der ofte er tungere og dårligere flyvere end hannerne, i visse tilfælde vingeløse, lever blot mere skjult. Hos mange, særligt eksotiske arter, er derfor kun hannerne kendt. Hannerne ses ofte flyve op ad træstammer eller mere sporadisk omkring, hunnerne ofte i mere rette linier. Hunner af *Tipula (Emdotipula) saginata* Bergroth, der lægger æg på mos i stærkt rindende vand, ses ofte flyvende mod strømmens retning, et træk kendt også fra andre insekter, og som nok tjener til at kompensere for tendensen til bortskylning af æg, larver og pupper i modsat retning (15). Visse stankelben ses styrte ned mod vandoverflader, formentlig for at drikke. Det gælder begge køn.

Hos en del limoniiner, særligt af underslægten *Limonia (Dicranomyia)*, udfører begge køn, når de står, gyngende bevægelser ligesom visse mejere og vandrende pinde, ved at strække og bøje benene, ofte i hurtigt tempo, ja i visse tilfælde så hurtigt, at de næsten bliver usynlige (1, p. 410–413). I en skov i Thailand så jeg således mod mørk baggrund ved foden af et træ talrige små hvide punkter, der bevægede sig op og ned. Det viste sig at være de hvide tarser (med spidsen af tibia) på gyngende eksemplarer af begge køn af *Trentepohlia (Mongoma) pennipes* Osten Sacken (1, p. 511). Hvide tarser er karakteristisk for andre (ikke danske) arter af meget forskellige slægter, der gynger i eller på edderkoppespind. Det gør nærværende art også, men jeg så ikke noget spind, formodentlig fordi jeg ikke så efter det. Den biologiske betydning af de gyngende bevægelser, og hvide tarser, forbliver gådefuld.

Ovipositors rolle under parringen

Visse morfologer har insisteret på, at æglægningsapparatet hos tipulider skulle kaldes oviscapt eller ovicauda, da det ikke er homologt med ovipositor hos visse andre insekter. Da ordet ovipositor imidlertid i sin latinske oprindelse betyder æglægger, det bruges bl. a. også for visse fisk, og ikke er udtryk for nogen homologi, synes det mest praktisk at bibeholde det i den funktionelle betydning.

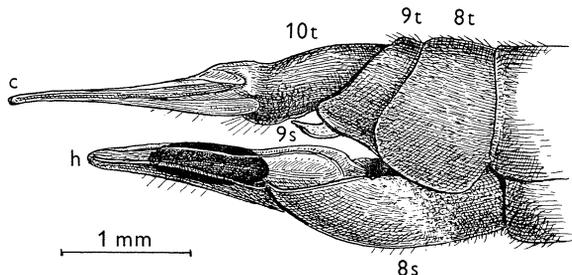


Fig. 1. Ovipositor af *Tipula (Tipula) oleracea* L. c cerci, h hypovalves, s sternit, t tergite. Tegnet af H. Bülow Hansen (10).

Hunnens bagkropsende, ovipositor (fig. 1), er delt i en øvre og en nedre del. Hunnen har 8 frie bagkropstergiter, men i modsætning til hannen kun 7 frie bagkropsterniter. Her nummereres kun efter synlige segmenter, medens visse forfattere, der regner med et første ikke synligt 1. segment, giver det første synlige segment no. 2. En stilk bestående af den mindre tergite 9 og den større tergite 10 bærer ovipositors øverste del, de øvre klapper, tergalvalverne, kaldet cerci (fordi de siddende på den sidste tergite antages at være homologe med andre insekters halenokker, cerci). En anden stilk bestående af sternit 8 bærer ovipositors nederste del, de nedre klapper, sternalvalverne, hypovalves. Sternit 8 kan være mere eller mindre sammenvokset med de nedre klapper. En rudimentær sternit 9 spiller en vis rolle ved æglægningen (herom senere).

Den bageste del af hannens bagkrop, hypopygiet, er modificeret (specialiseret eller forstørret) i forbindelse med kopulationen, d. v. s. 9. og også ofte 8. sternit. Hos nogle arter er også tergite 8 og segment 7 forstørret. Under parringen griber vedhæng på 9. sternit i hannens hypopygium den dorsale del af hunnens 8. sternit og basis af de nedre klapper under cerci's stilk. Derved anbringes bagkanten af hannens 9. tergite på undersiden af cerci's basalhalvdel, idet de nedre klapper indskydes i hannens 9. segment, så at de ikke er synlige under kopulationen (fig. 2). Hunnens dorsale og hannens ventrale overflader vender altså i samme retning. Den almindeligste parringsstilling er med hannen hængende med hovedet nedad under den sværere hun (fig. 3).

Der er ikke konstateret nogen specifik adfærd i forbindelse med parringen. Men hos mange tipuliner er særlige vedhæng hos hannen, ofte på 8. sternit på ejendommelig måde tilpasset til hunnens cerci under kopulationen.

Hypopygiets bygning hos hannerne er af stor systematisk betydning, men

dets funktion i detaljer under parringen har hos limoniinerne ikke været genstand for nærmere studier. Hos en lang række limoniiner kunne det konstateres, at cerci ikke var involveret. Hos to nye arter af *Phyllolabis* fundet af mig på Gran Canaria var der måske en antydning til en tilpasning af de ret komplicerede vedhæng på hannens hypopygium til cerci, men det kunne ikke afgørende vises (19).

Hos de 4 danske arter af *Cylindrotominae* er der en ejendommelig korrelation mellem cerci's bevægelser under æglægning og under parring (1, 10, 18). Hos den mest specialiserede, *Cylindrotoma distinctissima* (Meigen) saver cerci med sine savtakkede rande en rille i et blad til ægget, og de samme bevægelser ses hos cerci under parringen. De tre andre arter har mere eller mindre rudimentære savtakker på cerci, som ikke saver i blade; men de bevæger alligevel cerci på samme »savende« måde under æglægningen. Den ene af disse, *Diogma glabrata* (Meigen), »saver« også under parringen, den anden *Triogma trisulcata* (Schummel), gør det undertiden, og den tredje, *Phalacrocerca replicata* (L.) gør det slet ikke. Nævnte rækkefølge svarer

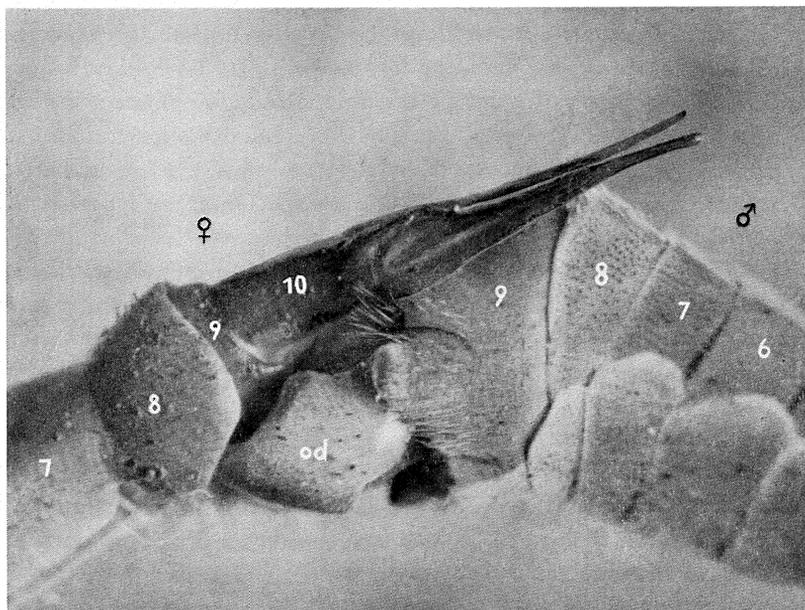


Fig. 2. Parring. *Tipula* (*Tipula*) *paludosa* Meigen. $\times 17.5$, od ydre dististylus, vedhæng til hannens 9. sternit. Foto Arne Nørrevang (13).

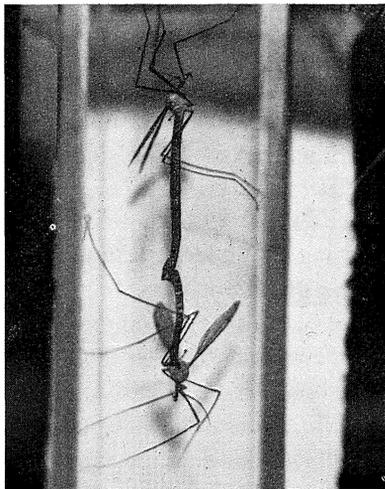


Fig. 3. Parring. *Tipula (Odonatisca) juncea*. × 1. Foto A. Hemmingsen (13).

iøvrigt til rækkefølgen af 1) visse tilpasninger hos æg og 2) larvehabitater. Herom senere.

Hos nogle tipuliner, f. eks. *Tipula (Vestiplex)*-arter, står cerci fritud under parringen. Hos andre hviler de på en derefter formet køl på sternit 9 (fig. 2), eller der er særlige vedhæng hos hannen, ofte på 8. eller 9. sternit, på ejendommelig måde tilpasset til at holde eller gnide hunnens cerci (13, 20). Der er talrige variationer. Der kan være enkelte eller forkede, eller dobbelte vedhæng på 8. sternit; eller hårtotter på 8. eller 9. sternit kan gnide mod cerci eller stilken. Kun nogle mere specialiserede typer skal omtales her.

I simple tilfælde hviler cerci's spidser blot mod en tungeformet udvækst på sternit 8 (fig. 3); eller 1–3 delte 8. sternit-vedhæng, der i hvile hænger bagud, slås under parringen ind under cerci og bearbejder dem med rytmiske bevægelser, som hos visse sydamerikanske arter (20). Hos *Tipula (Savtshenka) stægeri* Nielsen og *T. (S.) signata* Staeger er to sternit 8 vedhæng, der omslutter cerci under parringen og bevæges evt. vibreres under denne, besat med småtorne, der er anbragt således, at de prikker mod cerci under disse vibreringer (fig. 4) (3, 13). Der er fra art til art indenfor den gruppe af arter, hvortil de to nævnte arter hører, en progressiv række fra mere eller mindre sammenvoksede vedhæng til de helt frie hos *T. stægeri*.

I underslægten *Schummelia* bærer 8. sternit et uparret vedhæng, der fra art til art varierer fra tungeform til form som en sammenfoldet plade, der f. eks. hos den også i Danmark forekommende *T. (S.) variicornis* Schum-

mel danner en lomme, hvori cerci hviler under parringen (fig. 5). Udenfor parringen vender lommen bagud.

Hos *Tipula (Beringotipula) unca* Wiedemann (fig. 6) har 8. sternit et par dybe aflange, membranøse fordybninger med en snæver median køl imellem. Man skulle tro, at kølen var tilpasset til undersiden af cerci, men de hviler faktisk i enten den ene eller anden fordybning, hvori de glider frem og tilbage. Cerci og dens stilk dækkes og formentlig fastholdes af et par gennemsigtige, trekantede, membranøse udvidelser af sternit 9. De ses som skygger i fig. 6.

Den mest nærliggende forklaring på de beskrevne tilpasninger er vel nok, at de tjener til at sikre artsspecifikke parringer; selv om mange nutildags er mere tilbøjelige til generelt at tilskrive adfærsforskelle større betydning i den henseende. Imidlertid er de givne eksempler jo ikke simple nøgle-lås mekanismer, men måske en slags mellemtung mellem disse og rene adfærsforhold.

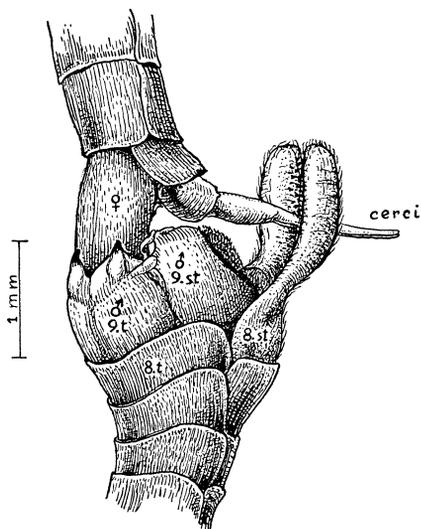


Fig. 4. Parring. *Tipula (Savtshenkia) stegeri* Nielsen. Tegnet af H. Bülow-Hansen (3).

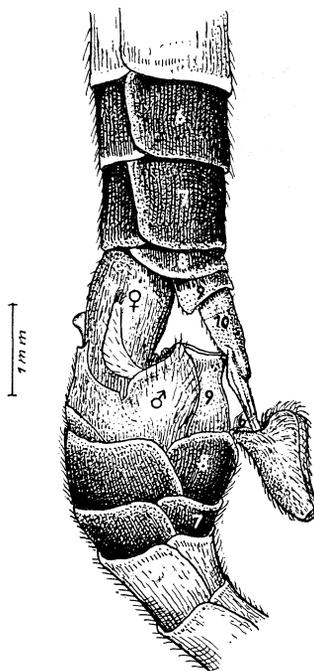


Fig. 5. Parring. *Tipula (Schummelia) variicornis* Schummel. $\times 12$. Tegnet af H. Bülow-Hansen (13).

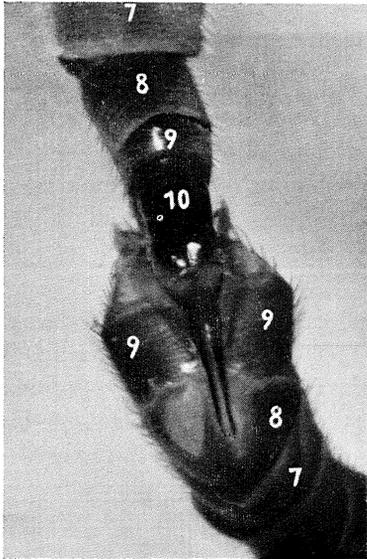


Fig. 6. Parring. *Tipula (Beringotipula) unca* Wiedemann. \times ca. 15. Foto A. Hemmingsen (13).

Æglægning i overfladen

Man ser ofte stankelbenhunner prikkende substratet med bagkropsspidsen, og man kunne tro (det er at læse flere steder), at de hver gang aflagde et æg. Det har imidlertid vist sig, at et stort antal af disse prikkinger ikke giver æg, men blot er en slags tomgang, der vel også kan virke som prøvestik (1). Hos de i det følgende omtalte dybdeborende *Vestiplex*-arter kan det dreje sig om lukning af borehullet (5).

Mange tipulider lægger æg i eller lige under overfladen af substratet ved hjælp af en ovipositor som den, der er afbildet i fig. 1. Processen, der består af tre faser (5), kan studeres under stereomikroskop ved at holde ovipositor mod eller stukket ned i vådt vat. I første fase træder ægget ud i det mellemrum, der dannes mellem øvre og nedre del af ovipositor ved, at de nedre klapper med stilk bevæges lidt nedad og sommetider de øverste lidt opad. I næste fase lukkes mellemrummet ved modsatte bevægelser af klapper + stilk, hvorved ægget presses ned mellem de nederste klapper, der ligesom danner en slags »båd« til at modtage ægget i. Her spiller også den rudimentære sternit 9 en rolle, hvilket kan vises ved at fjerne cerci + stilk. Man ser da, at det lige udtrådte ægs forreste del af den rudimentære sternit 9 presses ned i »båden«, medens den bageste del ikke kommer derned, da det ikke får det nødvendige pres fra cercistilken. Hvis også den rudimentære sternit 9 fjernes, kommer ægget slet ikke ned i »båden«. I tredje fase

udskydes, man kan næsten sige udsvipses, ægget fra ovipositor, d. v. s. fra »båden« dannet af de nedre klapper, samtidig med at cerci åbnes, så at de peger skråt nedad. Herved passerer båden med ægget mellem de divergerende cerci ned i den åbning i substratet, der dannes ved cerci's åbning. Nedadbøjningen af cerci sker ved en bøjning af hele den øverste del af ovipositor fra og med 9. tergite til cerci (fig. 7e).

Tilsyneladende sker de tre processer i fase 3: Bøjning af den øverste del af ovipositor, åbningen af cerci og udsvipsningen af ægget samtidigt. Det kunne se ud, som om cerci ved den pludselige kombinerede åbning og nedadbøjning ved et smæld på æggets forende skød det ud af »båden«. Imidlertid viser det sig, at hvis man bøjer cerci op med en pincet eller amputerer dem, bliver ægget presset ud som normalt ved samtidige indadbevægelser af »bådens« sider, de to nederste klapper. Åbningen af cerci tjener ty-

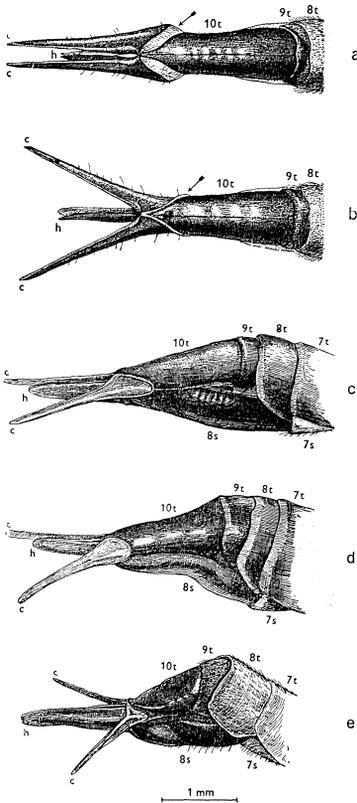


Fig. 7. Ovipositorer af (a, b og c) *Tipula* (*Oreomyza*) *truncorum* Meigen; (d) *Tipula* (*Pterelachisus*) *pseudoirrorata* Goetghebuer; og (e) *Tipula* (*Beringotipula*) *unca* Wiedemann, c, cerci; h, hypovalves; s. sternit; tergite. Pilene i a og b viser det bøjelige bløde hudareal. Tegnet af H. Bülow-Hansen (5).

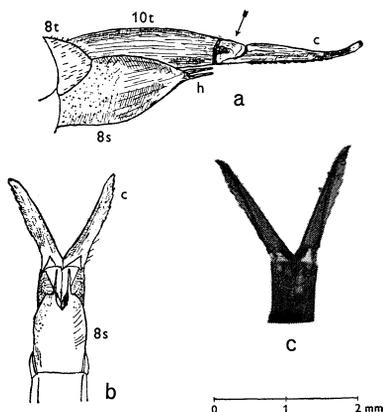


Fig. 8. Ovipositor af *Tipula (Vestiplex) scripta* Meigen. a set fra siden, b og c nedfra, c cerci, h hypoalves, s sternit, t tergit. Pilene i a viser det bøjelige, bløde hudareal, set i c som trekantede hvide arealer, i hvis ydre kanter mørke bånd formentlig spiller en rolle ved åbning af cerci. Tegnet af A. Hemmingsen (a, b). Foto Per Wolthers (c) (5).

deligt nok ikke til at udskyde ægget, men til at skabe en åbning i substratet, hvori »båden« kan trænge ind, og ægget udskydes. Dette støttes af cinematografiske optagelser (17), hvor det ses, at ægget er på vej ud, inden cerci er nået længere end til dets midte. Det kunne også vises, at den afstand, hvortil ægget kunne udskydes, hvis hunnen holdes frit i luften, er den samme med og uden cerci.

Lægges en æglæggende hun på ryggen med ovipositor hvilende i vådt vat fixeret til en plade, trækker cerci's bevægelser dyret mod pladen. De åbner altså ikke alene en slids i substratet, men tjener aktivt til at trække ovipositor ned (17).

Dybdeborende æglægning med skovlformede cerci

Den substratåbnende funktion af cerci er undergået en vidtgående specialisering hos to underslægter, *Tipula (Vestiplex)* (over 80 holarktisk-orientalske arter; heraf 3 i Danmark, 1 i Grønland) og *Tipula (Odonatisca)* (mindst 9 holarktiske arter, heraf 1 i Danmark) (1, 5).

Æglægningsmetoden hos *Vestiplex* blev studeret på de tre arter, der forekommer i Danmark, *T. scripta* Meigen, *T. nubeculosa* Meigen (= *rubripes* Schummel), og *T. hortorum* L. (= *nubeculosa*, Schummel), én boreoalpin art, *T. excisa* Schummel, én alpin art med vingeløse hunner, *T. sexspinosa* Strobl, og i Grønland den arktisk-circumpolare *T. arctica* Curtis. De skovlformede cerci ses af fig. 8.

Ved at holde glasset indeholdende en hun med jord, sand, eller bitte små glaskugler (ballotini) lykkedes det at få den til at æglægge ved randen, så-

ledes at hele processen kunne iagttages (5) og i nogle tilfælde filmes (17) gennem glasvæggen (fig. 9).

Æglægningsprocessen hos *Vestiplex* består i princippet af 4 faser: 1) nedboring af hele abdomen indtil thorax i substratet ved hjælp af åbninger (abduktion) og lukninger (adduktion) af cerci i frontal- og sagittalplanerne (90° vridninger til hver side) med udvidelse af den nederste del af boreringskanalen, idet bagkropsenden dér bøjes til siderne. Vingerne hviler da til sidst presset til overfladen. Hos *T. arctica* kan det se ud, som om hunnen gerne ville endnu længere ned. 2) Lægning af en portion æg (op til 30–60) i det dannede kammer i bunden af kanalen. 3) Lukning af kanalen under langsom optrækning af abdomen, hvorunder cercibevægelserne er mindre udpræget end under boringen. Hos *T. sexspinosa* bøjer bagkroppen til siderne også under lukningen. 4) Prikning af den lukkede kanalåbning og dens omgivelser med cerci næsten lukkede. Vidste man ikke bedre, kunne man tage fase 4 for en af de tidligere omtalte tomgangsprikninger. Hos *T. arctica* lykkedes det kun at iagttage fase 1, og det er uvist, men vel højst sandsynligt at den også graver kammer. Når cerci nogle få gange hos et par arter syntes at virke som en pincet, der tog om jordpartikler og flyttede dem, er det formentlig tilfældigt.

Undertiden gennemførtes processen uden at der aflagdes æg, altså med alle faser undtagen fase 2, men med fase 4, der altså her er ganske formålsløs. En sådan »tomgang« med alle 4 stadier er set også hos en hun uden ben liggende på ryggen.

Æglægningsprocessen hos *Odonatisca* blev studeret på *T. juncea* Meigen, der i Danmark forekommer i klitter og andre flyvesandsområder, i Rusland også i sandet grund med større fugtighed, i mosepræget skov ved bredden af fersk vand (Savchenko, 1964). Også *T. (O.) pribilofensis* Alexander, der på Pribiloføerne har reducerede vinger (12, pp. 92–94) lever dér i sandklitter.

Boringen hos *T. juncea* er mindre specialiseret end hos *Vestiplex*-arterne, forsåvidt som der ikke dannes noget kammer i bunden af kanalen og sker

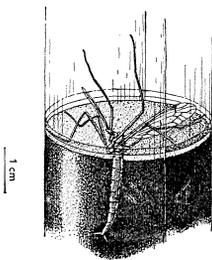


Fig. 9. *Tipula (Vestiplex) nubeculosa* Meigen (= *rubripes* Schummel) borende og dannende et kammer til æggene i bunden af borekanalen. Tegnet af H. Bülow-Hanssen (5).

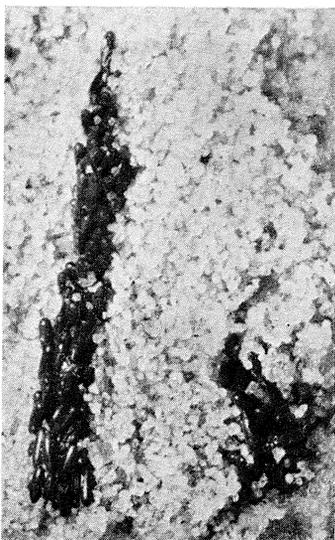


Fig. 10. Æg af *Tipula (Odonatisca) juncea* Meigen, i borekanal i sand. Foto Arne Nørrevang (5).

en mindre udpræget lukning af kanalen, der mere eller mindre lukker sig af sig selv i løst sand. Cerci er også kortere og ikke tandede som almindeligt hos *Vestiplex*. Men deres måde at grave på er principielt den samme. I de fleste tilfælde lagdes æg kun i den nederste del af kanalen, men i visse tilfælde fyldtes den næsten helt op (fig. 10). 14–80, i ét tilfælde 121, æg talt. På den anden side er bagkroppen mere forlænget end hos *Vestiplex*. Lægges en hun uden ben med cerci i sandoverfladen, trækkes bagkroppen ned i sandet, så snart cerci begynder at arbejde.

Dybdeboringerne må ses som tilpasning til forholdsvis tørre substrater bl. a. for at undgå høje temperaturer i overfladen. De fleste tipulideæg skrumper hurtigt ved ringe indtørring. Selv i løst sand er den relative fugtighed ret stor, så snart man kommer blot lidt ned. Man har indtryk af, at i et glas med sand foretrækker hunnen af *T. juncea* mere fugtigt for mere tørt sand. *Vestiplex*-arterne forekommer omend ikke i flyvesand som *T. juncea* så dog heller ikke i udpræget våde biotoper, men i skovbund (f. eks. de danske), eller i alpine og arktiske klimater, hvor substraterne er udsat for udtørring. En *Vestiplex*-art, *T. fernandezi* Theowald, er fundet på Tenerife, der jo har et ret tørt klima; men hunnen er ukendt.

Vestiplex-arterne ses sjældent æglæggende i det fri, formentlig fordi de arbejder om natten. *T. arctica* og formentlig også de boreale *Vestiplex*-arter må dog arbejde i lys i de nordlige områder, hvor det om sommeren er lyst

hele døgnet. *T. juncea* begynder i Danmark først ved tussmørkets frembrud, så at man kan nå at se flere æglægninger i det fri, inden det bliver mørkt.

Som nævnt er den gravende-borende funktion af cerci, de øvre klapper, hos de dybdeborende i virkeligheden en yderligere specialisering af den substrat-åbnende funktion, som cerci har hos de i overfladen æglæggende arter.

Hvad angår de nedre klapper, har de dybdeborende jo ingen brug for at få hvert æg ført af dem ned i en åbning dannet af cerci i adskilte priknin-ger. De nedre klapper er da også hos de dybdeborende rudimentære (h i fig. 8). Æggene udskydes ét efter ét direkte fra genitalåbningen, indtil den underjordiske hule (*Vestiplex*) eller kanalen (*T. juncea*) helt eller delvis er fyldt.

Den 9. tergite er hos de dybdeborende arter stærkt reduceret (*Vestiplex*) eller mangler tilsyneladende (*Odonatisca*). Det hænger formentlig sammen med, at de dybdeborende arter under æglægningen ikke udviser den karakteristiske ventrale bøjning af cerci + stilk, som ses hos de overfladisk æglæggende, og som de dybdeborende ikke behøver.

Det lyse, bløde parti ved roden af cerci er hos de dybdeborende meget større end hos de andre i forbindelse med de større udsving, cerci udviser under boringen (figs. 7–8).

Der findes adskillige asiatiske arter, der kun med en vis tvivl henføres til *Vestiplex*, fordi de har mindre specialiserede cerci og mere udviklede nedre klapper end de typiske *Vestiplex*. Men intet vides om deres æglægning.

Andre særligt specialiserede ovipositorer

Ligesom de nedre klapper er reducerede hos de nævnte dybdeborende arter, der ikke har brug for dem, kunne man forvente reduktion af både cerci og nedre klapper hos arter, der ikke har brug for at få åbnet substratet, f. eks. i vand. Dette gælder *Tipula (Emodotipula) saginata*, der lægger æg på mosser i stærkt rindende vand. Hos den er cerci reducerede og sammenvoksede ved basis, så de ikke kan åbnes, og de nedre klapper er også reducerede (10, 15). Også i *T. fascipennis*-gruppen indenfor underslægten *Lunatipula* er der lignende reduktioner, men det er uvist, om det hænger sammen med særlig overfladisk anbringelse af de linse-kugleformede æg (10).

Den reducerede 9. sternit, der hos nogle tipuliner hjælper med til at føre ægget ind mellem de nedre klapper, er hos nogle limoniiner meget længere og fungerer som et låg til »båden«. Hos sådanne arter behøver ægget ikke at presses ned i »båden« ved hjælp af cerci + stilk.

Stankelbensstudier

Nogle limoniiner har ikke et sådant låg, men den øverste rand af de nedre klapper er forsynet med hår, der vender indad-bagud, og som i det mindste hos nogle arter i forbindelse med en indadbøjning af randen danner et dække, der erstatter låget (10).

Medens *Cylindrotoma* benytter den savtaktede øvre rand af cerci til på undersiden af et blad med savende alternerende bevægelser af cerci at skære en slids, hvori ægget lægges, har de øvrige tre danske arter af *Cylindrotominae* blot rudimentære savtakker på øvre rand af cerci, men de bevæger alligevel cerci på samme alternerende måde under æglægningen. Muligvis hjælper disse bevægelser med ved udstødningen af ægget fra de nedre klapper. Som tidligere nævnt ses de samme bevægelser af cerci under parringen, undtagen hos *Phalacrocera* (1, 10, 18).

Alternerende savbevægelser kendes også hos bladhvepsenes ovipositor, men savtænderne peger ikke som hos *Cylindrotoma* i to retninger, de bageste bagud, de forreste forud. Noget sådant, også i andre kombinationer af savtandsretninger, kendes derimod ved menneskesave for at sikre, at der skæres i begge retninger: en biologisk konvergens mellem *Cylindrotoma* og *Homo sapiens*.

Vingereduktion og dybdeborende æglægning

Der er i alle store grupper af tipulider en tendens til vingereduktion, særligt hos hunnerne. Blandt de vest-palaearktiske *Vestiplex*-arter har hunnerne hos omkring halvdelen af arterne tydeligt reducerede vinger. Hos nogle af de mest reducerede er også haltererne reducerede. Der er positiv korrelation mellem vingereduktion og forlængelse af abdomen målt som forholdet mellem længde af abdomen og thorax. De 7 af de vestpalaearktiske *Vestiplex*-arter, der har ekstrem vingereduktion, er alpine former, og de fleste af de andre strækker sig højt op i bjerge eller er nordlige.

For de forholdsvis få nearktiske og de talrige central-østpalaearktiske *Vestiplex*-arters vedkommende vanskeliggøres en sammenligning, fordi hos ca. halvdelen af arterne kun hannerne er kendt.

Medens gode flyvere særligt blandt diptererne, f. eks. vintermyggene, *Trichocera*, kan flyve ved lave temperaturer omkring frysepunktet, skal vingemusklernes hos mindre gode flyvere opvarmes ved vingevibrationer, for at de kan flyve. En tendens til vingeløshed ses mod nord også hos visse andre insekter også indenfor en og samme art, hvilket også kan konstateres hos en af *Vestiplex*-arterne, *T. laccata* Lundström og Frey. Der synes således at være en sammenhæng mellem den stærke tendens til vingereduktion hos hunnerne og deres mindre bevægelighed og lave temperaturer. Hos *T.*

sexspinosa, hvor hunnen er vingeløs, er der en vis vingereduktion også hos hannen, der også flyver påfaldende dårligt. Hos en anden alpin form, *T. (V.) hemapterandra* Bezzi, er vingerne hos begge køn stærkt reducerede, og dette gælder endnu mere hos en bjergart i Tibet, *T. (V.) opilionomorpha* Savchenko. Det kunne se ud, som om den dybdeborende æglægning i sig selv har begunstiget selektion af vingereduktion. De fleste dybdeborende hunner er ret immobile. Hunner, der som *Vestiplex*-arterne lægger æg i velbeskyttede klumper, behøver ikke at bevæge sig så meget omkring som de, der flyver fra sted til sted for at lægge enkelte æg. Når man ser dem i funktion, synes man, de lige så godt kunne være vingeløse. I overensstemmelse hermed er der en meget større procent af kortvingede eller vingeløse (det vil oftest sige ekstremt kortvingede) arter i bjerge blandt *Vestiplex*-arterne end blandt andre subgenera af *Tipula*. I enkelte tilfælde er det vingebredden og ikke vingelængden, der er reduceret, f. eks. hos hanner af *T. hemapterandra* og visse hunner af *T. pribilofensis*.

Der er to typer af vingereduktion hos de dybdeborende arter. Den ene ytrer sig ved, at den relative vingelængde, d. v. s. vingelængde i forhold til kropslængde aftager med stigende kropslængde. Den anden ytrer sig ved reduktion af vingelængden ved hver bestemt kropslængde, f. eks. a) de kortere vinger hos begge køn af *T. nubeculosa* (= *rubripes*) og *T. excisa* fra Lappland sammenlignet med populationer fra sydligere egne (12, 16), b) reduktionen i vingelængde hos begge køn af *T. juncea* sammenlignet med f. eks. visse *Vestiplex*-arter af samme kropslængde, c) den stærke vingereduktion praktisk talt lig vingeløshed hos hunner i nogle tilfælde også hanner af et antal mest alpine arter.

T. scripta og *T. (V.) pallidicosta* Pierre repræsenterer normal relativ vingelængde, ca. ens ved alle kropslængder, d. v. s. vingelængde ca. proportional med kropslængden, iøvrigt svarende ca. til det normale forhold hos fugle. Udtrykket ca. dækker over, at der er en ganske svag stigning i relativ vingelængde med stigende kropslængde. For *T. arctica*'s vedkommende aftager kropslængden mod nord i Grønland (6), så at spredningen på den er mindre i begrænsede områder.

En særdeles ringe spredning på kropsstørrelsen ses hos *T. sexspinosa* (18–20 mm hos hunnerne, 13.5–15.5 mm hos hannerne). Det er formentlig et eksempel på genetisk homogenitet i små isolerede populationer, idet denne art kun kendes fra et meget lille areal i Kärnten i de østrigske alper (5, 12).

Konvergens med markgræshopper

De to *Tipula*-underslægter *Vestiplex* og *Odonatisca* synes ikke for en umid-

delbar betragtning at være særlig nær beslægtede, i hvilket tilfælde den dybdeborende æglægningsmetode kunne være udviklet uafhængigt indenfor hver underslægt med den tilsvarende specialisering af cerci, og de korrelerede reduktioner af nedre klapper og 9. tergite. Forskellene i gravningsfasernes specialisering og i bagkropsforlængelse og bygning af cerci kunne stemme godt med en sådan konvergens i specialiseringen af de homologe organer og deres funktion. Forskelle i detaljer er ligeså karakteristiske for mange konvergenser som lighederne i hovedprincippet. Men hvis de to underslægter, der jo i hvert fald henregnes til samme slægt, nedstammer fra en fælles form, hvor nævnte specialiseringer allerede eksisterede, er der ikke mere konvergens her end mellem de forskellige arter indenfor hver underslægt.

Mere overbevisende som sådan er konvergens mellem på den ene side de to dybdeborende tipulideunderslægter og på den anden side de ligeledes dybdeborende markgræshopper, Acrididae, og muligvis nærstående familier, altså mellem grupper tilhørende to forskellige insektordener (1, 2, 5). I begge grupper bores hele abdomen ned ved hjælp af nedadrettede stød med lukkede (adducerede) æglægningsklapper, fulgt af åbning (abduktion) af klapperne og gentagelse af processen. Desuden roterer hos begge grupper ovipositor om sin længdeakse i hver retning i en halvcirkel (hos *T. juncea* undertiden i en helcirkel). Men medens det hos tipuliderne drejer sig om de to øvre klapper, idet de nedre er rudimentære, drejer det sig hos acrididerne om både de øvre og de nedre klapper, idet klapperne i hvert par holdes tæt samlede. Og medens tipulidernes øvre klapper i den ikke vredne stilling bevæges i frontalplanet, bevæges de øvre og nedre par klapper i den ikke vredne stilling hos acrididerne i sagittalplanet. Nogle acridider udvider bunden af kanalen ligesom *Vestiplex*-arterne, andre gør det ikke; og de lukker ikke kanalen med klapbevægelser. Nogle acridider smører kanalvæggen med et skumagtigt sekret, og nogle forlænger bagkroppen, hos visse arter til 2-3 gange dens normale længde, så kanalen bliver dybere. Den er dybere jo tørrere artens substrat er. Efter at der er udskilt skum i kanalen over æggene, lukkes den hos nogle arter ved skovlen og trampning med bagbenene. Skum og jord danner da en slags prop eller låg. Andre arter bruger ovipositor ligesom *Vestiplex*-arterne.

De til gravningen anvendte klapper er kun homologe, for så vidt som de antages at være omdannede abdominallemmer. Men efter alt at dømme tilhører de ikke homologe segmenter; tipulidernes cerci, 11. segment; acrididernes klapper, 8. og 9. segment.

I rigdommen på forskelle trods overensstemmelse i hovedsagen minder

denne ethologiske konvergens om en anden, nemlig mellem de fangsttragtbyggende netvingede myreløver og tovingede ormløver, også tilhørende to forskellige ordener (Hemmingsen, 1963, 1968).

De i denne paragraf citerede detaljer angående acridider beror ikke på egne undersøgelser, men skyldes forskellige andre forfattere (5).

Dybdeboring hos arter med mere normale cerci

Nogle få arter med normalt byggede ovipositorer er set lejlighedsvis at bore bagkroppen mere eller mindre ned i løs jord. Det er i Danmark vistnok fortrinsvis arter, der ellers lægger æg i trøsket træ, og som synes også at foretrække smårevner og spalter. For *T. (Oreomysa) truncorum* Meigen er en halvvejs boring med aflægning af en ægklump formentlig reglen.

Den kanariske art, *T. (Lunatipula) macquarti* Becker (af Theowald (1972) adskilt i underarterne *lesnei* Pierre på Gran Canaria og *macquarti* på Tenerife), borer ofte (i hvert fald som set på Gran Canaria) abdomen ned så langt som eller næsten så langt som til thorax (7).

Cerci, der er svagt skovlformede, åbner substratet og borer ved åbning og lukning, men kun i frontalplanet. Der lægges kun ét æg, og der er ikke nogen huledannelse og kun svage tilløb til lukning. De nedre klapper er nok reduceret, men ikke så meget som hos *Vestiplex* og *Odonatisca*. Hver af dem er bygget som en fork (fig. 11), der holder ægget. Men de er for svage til at udknipse det tilmed klæbrige æg, der må skubbes ud ved hjælp af cerci. Både klækning, parring, der sker lige efter hunnens klækning, og æglægningen sker om natten, så den varme tørre dag undgås. Dybdeboringerne må også antages at være en tilpasning til det tørre klima. Arten findes ikke i solsiden af raviner og bjerge, men i skyggesiden. Men selv dér kan der senere på året komme mere sol og udtørring.

Selvom forkformede nedre klapper er karakteristisk også for *T. (L.) livida* v. d. Wulp, til hvis gruppe *T. m. lesnei* hører, og hos hvem forken fungerer

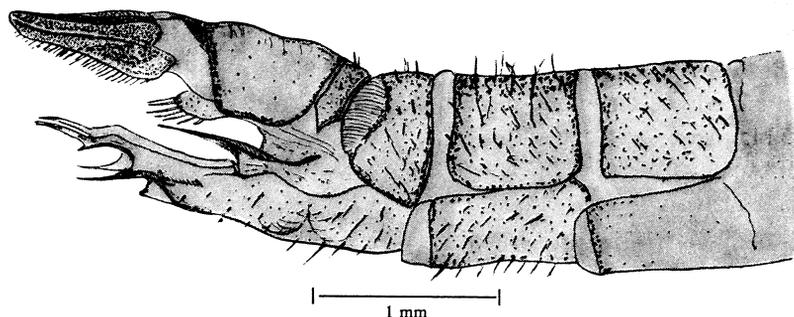


Fig. 11. Ovipositor af *Tipula (Lunatipula) macquarti lesnei* Pierre. Tegnet af Ole Dybkjær (7).

Stankelbensstudier

på lignende måde, men som ikke er set dybdeborende, kan man formentlig betragte æglægningen hos *T. m. lesnei* som en slags mellemting mellem normal, overfladisk æglægning og den højt specialiserede dybdeboring hos *Vestiplex* og *Odonatisca*.

Indenfor *T. livida*-gruppen er der fra art til art en variation i reduktionen af de nedre klapper fra blot en svag indskæring nær enden, men med ribber, der minder om forkgrenene, til den udprægede fork.

Æg

Som nævnt er der talt op til 121 æg i en enkelt æglægning hos *T. juncea*. Store tipulide-arter kan indeholde op til nogle hundrede, endog mere end tusinde eller op til 2000 æg. Æg til undersøgelse blev fremskaffet enten ved at anbringe hunnen på vådt vat eller agar-agar, hvori de lagde æg, eller ved at uddissekere æggene fra tidligere indsamlede tørrede hunner opblødte i vand (1, 21). Ved disse metoder får man naturligvis ikke eventuelle ægparasiter at se. Den første iagttagelse af en ægparasit hos tipulider, en lille mymarid snylteheps, *Anaphes autumnalis* Foerster, blev klækket af æg samlet i Jægersborg Dyrehave i en græstot, hvori en for faunaen ny art, *Tipula (Platytipula) autumnalis* var blevet iagttaget æglæggende et par uger før af mag. Bo Vest Pedersen.

Tipulinernes æg er sorte og kun i enkelte tilfælde skulpturerede (f. eks. *T. (E.) saginata* og *Tipula (Mediotipula)*-arter).

Fig. 12 viser den typiske form. Men i nogle underslægter, f. eks. nogle *Tipula (Lunatipula)*-arter og de australsk-new zealandske *Leptotarsus (Macromastix)*-arter er formen mere linse- eller kugleformet, formentlig en tilpasning til relativt tørre substrater (mindre overflade). Limoniinernes æg er oftest lysere, kan være uskulpturerede eller skulpturerede med forskellige mønstre, i de danske arter tilsyneladende afhængigt af underslægten. I tribus Hexatomini er de tenformede, hos andre aflange til mere kugleformede.

Hos et antal limoniiner, hvis larver lever i tidevandszonen, i New Zealand og vistnok også andre steder, er æggene sortagtige i modsætning til de oftest hvide æg hos terrestriske arter af samme underslægter, muligvis i forbindelse med, at de er mere udsat for lys (22).

Cylindrotominernes æg er tenformede og skulpturerede. Hos de tre af de danske arter har ægget på siden et klæbrigt areal, struktureret hos *Phalacrocera*, der lægger æg på mos i vand, og mere geleagtigt hos *Triogma* og *Diogma*, der lægger æg på våde mosser. Hos *Cylindrotoma*, der lægger æg i slidser, som den saver i terrestriske planter, mangler feltet (1, 10, 18).

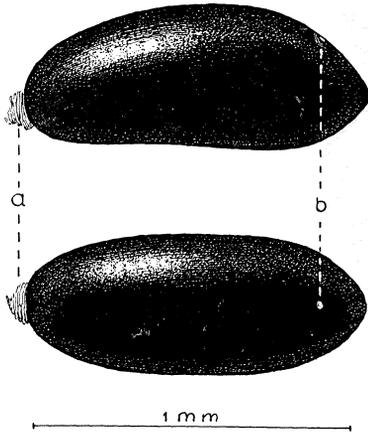


Fig. 12. Æg af *Tipula* (*Tipula*) *czizeki* De Jong. a trådnøgle, b mikropyle. Tegnet af H. Bülow-Hansen (4).

Hos en række tipulinarter er ægget i den ende, der kommer først ud af genitalåbningen, forsynet med et trådnøgle (fig. 12), der rulles mere eller mindre ud, idet tråddenden klæber sig til f. eks. mosblade eller andre substratelementer (1, 21). Æggets forankring forhindrer bortskylning af ægget; og sådanne arter er i det store og hele mere fugtighedsprægede end arter uden tråd. De dybdeborende er f. eks. alle uden tråd. Den boreo-alpine underslægt *T. (Mediotipula)* har stærkt grenede tråde. Betydningen af ægtråde for forankring i vandige biotoper fremgår også af deres tilstedeværelse hos nogle døgnfluer. *Tipula (Savtshenkia) subnodicornis* Zetterstedt er en undtagelse fra reglen, idet den trods sin fugtige habitat ikke har ægendetråd.

Tilstedeværelse eller fravær af endetråd hos tipulideæg er i de fleste tilfælde, i hvert fald i den palæarktiske fauna, en subgenuskarakter. Det er nok heller ikke tilfældigt, at den eneste art, jeg i Argentina fandt med ægendetråd, tilhørte samme slægt, *Ischnotoma*, som den eneste, jeg fandt med endetråd i Australien. Herfra er der dog undtagelser. F. eks. har *T. (Tipula) paludosa* i modsætning til de fleste arter i underslægten *Tipula* ikke endetråd. Skønt den sædvanligvis ikke forekommer i samme måneder som den sene efterårsart, *T. (T.) czizeki* de Jong, der har endetråd, kan man under laboratorieforhold få de to arter til at parres indbyrdes og producere forplantningsdygtigt afkom, der igen kan forplante sig. Det viser sig da, at allel for tilstedeværelse af tråd T dominerer over allel for fravær af tråd t, og trådstørrelsen er intermediær i heterozygoten Tt. Antages 2 eller 3 par allele modificerende gener, får man forklaret en ret vid variation i tråddiameter ved basis hos tilbagekrydsningerne. Der er hos *T. paludosa* og

formentlig også hos *T. czizeki* 3 par store og et par små somatiske kromosomer til rådighed for disse allelpar (4).

Ægstørrelsen vokser hos tipulider fra art til art med kropslængden, men mindre end proportionalt med den (21). Det samme kendes for nogle andre insektgrupper og for fuglæg. For hele familien Tipulidae svarer den til grund liggende allometriske funktion groft til, at for hver procents stigning i kropslængden vokser ægstørrelsen med $\frac{3}{4}\%$, groft set det samme forhold som for fuglæg og iøvrigt for mælkeproduktion og energistofskifte (Hemmingsen, 1960).

Indenfor hver af underfamilierne er procenten mindre end $\frac{3}{4}\%$ og indenfor underslægter endnu mindre; og indenfor den enkelte art er den nul; d. v. s. at indenfor en art er ægstørrelsen uafhængig af kropslængden (som hos frø hos planter). Hos insekter med planteædende, gødningsædende og parasitiske larver varierer legemsstørrelsen hos imagines stærkt. Mange tipulider er i larvestadiet planteædere. Den konstante ægstørrelse sikrer ens start i udviklingen uanset legemsstørrelse.

De logaritmiske koordinater i den allometriske funktion mellem ægstørrelse og kropslængde afspejler, at både de specifikke ægstørrelser og de tilsvarende kropslængder er logaritmisk normalt fordelt, en størrelsesfordeling der er almindelig i dyreriget (Hemmingsen, 1934). Medens de største tipulider blot er normale plusafvigere i en sådan fordeling, falder to af limoniinarterne, *Limnophila (Eutonia) barbipes* og *Pedicia (Pedicia) rivosa* langt udenfor den log normale fordeling af de andre limoniinarter. Når man ser disse to store arter i naturen, tager man dem let for tipuliner.

De største tipulinæg har ikke endetråd, medens de mindste har. Det afspejler formentlig, at de største er mindre fugtighedsprægede end de mindste, formentlig mere tørkeresistente på grund af den mindre overflade pr. volumenenhed.

Selektionen har formentlig i fugtige habitater begunstiget mindre ægstørrelser med endetråd; i tørre habitater, større æg uden endetråd. Hos *T. m. lesnei* er ægget ikke alene større, men exceptionelt tykskallet (7).

Æg af vingeløse tipulidearter er større end hos arter af samme legemsstørrelse med normale vinger. Udprægede eksempler er to eriopterin-arter, den lille sydafrikanske *Quathlambia stuckenbergi* Alexander og den holarktiske *Chionea*.

Hos *Chionea* strækker ovarierne sig ind i thorax (Byers, 1961, 1969), et forhold der også kendes hos visse hemipterer (Larsén, 1970), således at der til gengæld for de forsvundne vingemusklér opnås mere råmateriale til ægdannelse. Resorption af vingemusklernerne til fordel for ægproduktion

kendes også hos andre insekter, f. eks. hos visse myg (Hocking, 1952) og hos myredronningen efter vingefkastningen (Janet, 1907). Men hvorfor begunstiger mere råmateriale hos tipulider forøget ægstørrelse snarere end, eller evt. samtidig med, forøget ægantal? Måske er større æg mere beskyttede mod udtørring, og den mindre bevægelighed hos hunnen vil ikke begunstige spredning af mange, mindre æg; og måske der ikke behøves så mange æg, fordi den mindre bevægelighed gør hunnen mindre synlig for predatorer.

Hos fugle ses en lignende sammenhæng mellem stor ægstørrelse og vingeløshed, f. eks. hos kiwien i forhold til andre fugle af samme størrelse. Også andre strudsagtige fugle har æg, der er noget tungere, end man skulle forvente ved extrapolation fra andre fugle (Huxley, 1927).

Larver

Cylindrotominlarverne og vel de fleste tipulinlarver er planteædere, men en del limoniinlarver er rovdyr. Der er fire larvestadier, hvoraf det første, æglarven, er meget forskellig fra de tre sidste. Hos en limoniinlarve har Eb. Lindner (1959) beskrevet en ægtand, og jeg har fundet den hos de arter af cylindrotominer og tipuliner, jeg har undersøgt. Formentlig forekommer den hos alle tipulider (15, pp. 108–109; 18, pp. 12–13).

Jeg har særlig undersøgt larver af alle stadier fra den tørre biotop flyvesand, *T. (O.) juncea* (8); fra engjord, *T. (T.) paludosa* (15); og fra den ekstremt våde biotop rindende vand, *T. (E.) saginata* (15). Den førstnævnte art har, i modsætning til de fleste andre arters bløde loper omkring bagendens spirakelfelt, sklerotiserede, hornformede loper. Det samme gælder den kanariske *T. (L.) m. lesnei* (fig. 13). Man må vel tænke sig, at det er en tilpasning til de forholdsvis tørre substrater, hvor lobernes funktion som forankring i vandoverflader, og evt. på andre måder i tilknytning til vand,



Fig. 13. Larve af *Tipula (Lunatipula) macquarti lesnei* Pierre. Tegnet af Ole Dybkjær (7).

Stankelbensstudier

er overflødig; selv om den med *T. (L.) m. lesnei* beslægtede *T. (L.) l. livida*, hvis larve lever i noget mindre tørre substrater (trøsket træ, skovbund) også har sklerotiserede, hornformede løber (7).

En undersøgelse af *Tipula paludosa* og *Tipula saginata* viste, at den del af hovedkapslen, der er dækket af hud, udviser (efter alt at dømme daglige) vækstlinier og vokser imellem hudskifterne, idet der er en lineær relation mellem log bredden af hovedkapslen og log kropslængden (allometri). Men den forreste sklerotiserede del af hovedkapslen er konstant i størrelse mellem hudskifterne og vokser med en tilnærmet konstant logaritmisk størrelse, d. v. s. en tilsvarende konstant procent ved hudskifterne, også allometrisk (Brooks-Dyar's lov; se Crosby, 1973). Spirakeldiametrene følger også Brooks-Dyar's lov. Daglige tilvækster af kutikulære dannelser hos visse insekter og edderkopper er rapporteret tidligere af Neville (1963).

Spirakelpladen består af en midterplade omgivet af en ring med radiære spirakelåbninger eller hos æglarven kun af ringen. Yderst er der i 2.-4. stadium en smal gullig ring. Et år på midterpladen i 3. og 4. stadium repræsenterer det hul, hvorigennem forrige stadiums trachesystem blev udstødt. 2. stadium kan kendes ved, at spirakelringen er meget bredere end hos de følgende stadier.

Pupper

Hos pupperne er der meget færre adaptive strukturer end hos larverne, f. eks. er prothorakalhornenes længde ikke altid længere hos de aquatiske end hos de terrestriske former (Theowald, 1957).

Hos *T. m. lesnei*-pupper (7) kan hunnerne let kendes på kortere længde af antenner, kortere benplade og antydning af ovipositor. Trods vingeløsheden er vingskederne ikke meget kortere, og der er ret betydelige vingeanlæg indeni.

Tørhedstilpasningens natur

Som formentlige tilpasninger til tørre kår er i det foregående nævnte forholdsvis stor ægstørrelse, stor ægskaltykkelse, fravær af ægendetråd, sklerotisering af larvale løber og dybdeborende æglægning.

Som et eksempel på en art med mange tilpasningstræk til tørt klima kan sammenfattes, at hos *T. (L.) m. lesnei* (7) sker klækning, parring og æglægning samme nat; som biotop vælges skyggefulde bjergsider og ravineskrænter, så at den varme, tørre dag undgås; æglægningen er dybdeborende, i forbindelse hermed er cerci svagt skovlformede og de nedre klapper reduceret

til en fork, hvori de klæbrige æg holdes, og hvorfra de udskydes ved hjælp af cerci; ægchorion er exceptionelt tyk, og æggene skrumper ikke så hurtigt som andre tipulideæg; de klæbrige æg er uden endetråd og omgives af et beskyttende lag jordpartikler; og larvens lobes er hornformede og sklerotiserede.

Ifølge Richards (1951) og Edney (1957) skyldes beskyttelse mod udtørring hos insektæg et fedt- eller voksagtigt lag under chorion. Det er vel ikke nødvendigtvis i modstrid med en betydning af ægstørrelse og ægskalykkelse, men nærmere undersøgelser er ønskelige.

Det kunne synes selvmodsigende, at de arter, der postuleres at være tørketilpassede, søger fugtighed. *T. juncea* (8) foretrækker vådt sand, *T. m. lesnei* (7) foretrækker skyggefulde steder. Men i virkeligheden drejer det sig om tilpasninger til indenfor en tørhedspræget biotop at opnå tilstrækkelig fugtighed til alle stadier ikke mindst æggene, og nødvendigheden af beskyttelse mod udtørring indtræder ofte senere i livscyklus end æglægningstidspunktet, f. eks. når der senere på året kommer sol og udtørring på tidligere skyggefulde steder.

Adaptiv radiation

I den »tørre ende« af tipulinernes spektrum af adaptiv radiation repræsenteres ekstrem tilpasning af *Tipula juncea* (trådfri æg, sklerotiserede lobes og reducerede analpapiller hos larverne, dybdeboring i sand, lav relativ vingelængde hos hunnerne). Ekstrem tilpasning i »den våde ende« repræsenteres af *Tipula saginata* (ægtråd, bløde, store lobes med kranshår og veludviklede analpapiller, æglægning i rindende vand, normal vingelængde hos hunnerne). Disse extremer accentuerer et antal sammenhænge, hos arter i den mellemliggende del af spektret, mellem graden af væde i habitat og et antal morfologiske og biologiske træk, såsom udvikling og specialisering af lobes omkring larvernes spirakler (størrelse, hårkrans, sklerotisering), af analpapiller hos larverne, tilstedeværelsen af ægtråde, størrelse hos æggene, muligvis ægskallernes tykkelse, ovipositorens bygning, dybden af æglægningen og relativ vingelængde hos hunnerne (15).

Også hos cylindrotominerne er der en adaptiv radiation, fra terrestrisk habitat hos *Cylindrotoma*, over våde terrestriske moser hos *Diogma*, semi-aquatisk moser hos *Triogma* til submerse vandplanter hos *Phalacroceras*: således på æggene det klæbrige areal, der mangler hos *Cylindrotoma*, er veludviklet hos *Liogma* og *Triogma* og består af klæbrige småstrukturer hos *Phalacroceras*; phytomimetiske vedhæng hos larverne, manglende hos *Cy-*

Stankelbensstudier

lindrotoma, stærkest udviklet hos *Phalacrocera*; savende cerci under æglægningen hos *Cylindrotoma*, rudimentær savtakning hos de andre med bibeholdelse af de »savende« bevægelser; »savende« cercibevegelser under kopulationen, mindst udpræget jo fjernere arten er i serien fra den habitat, hvori den virkelige savning under æglægningen sker; rudimenter hos de andre arter af den udvækst, der hos *Cylindrotoma* holder bladranden under den savende æglægning (1, 10, 18).

Visse forsøg på at ændre taxonomien indenfor cylindrotominerne ville helt omkalfatre disse forhold. Man har således hos *Cylindrotoma* villet lægge større vægt på visse, som det synes lidet divergerende, vingemønstre end på cerci's karakteristiske savfunktion.

En adaptiv radiation hos limoniinerne har mindre extreme repræsentanter på den »tørre side« (visse larver i bladminer, trøsket træ, svampe), men mere extreme på »den våde side« end hos tipulinerne. Larverne af *Taphrophila* lever i silkehuse i stærkt rindende vand, fuldstændig submerst; spirakler mangler eller fungerer ikke; de ånder ved trachegæller og tracheer i de forlængede lobarer; kommer aldrig til overfladen. Også pupperne er submerse, og de ånder ved tråde på åndehornene. De ekstremeste limoniiner, bladminererne og *Taphrophila*, findes ikke i Danmark, og jeg har ikke underkastet limoniinerens adaptive radiation undersøgelser svarende til de andre to underfamilier.

SUMMARY:

Crane-fly studies.

A survey in Danish is presented of the publications in English on crane-flies by the author and coworkers. Swarming, which is common in Limoniinae, is sometimes occasionally seen in Tipulinae. Bobbing movements are seen in some Limoniinae; in one species, seen in Thailand, the white tarsi were thus seen moving up and down (1). Females of *Tipula saginata*, which oviposit on mosses in swiftly running water, are often seen flying upstream, presumably thereby compensating for the tendency to downstream drift of the immature stages (15).

A number of peculiar adaptations of the male hypopygium, especially processes of the 8. or 9. sternite, to the upper valves of the ovipositor, the cerci, during copulation are described (13, 20).

The soil-opening function of the upper valves of the ovipositor, the cerci, and the egg holding and egg-extruding function of the lower valves in superficially ovipositing crane-flies, are described. In the subgenera *Vestiplex* and *Odonatisca* of the genus *Tipula* the soil-opening function of the cerci is further specialized. They are shovel-shaped and dig a vertical canal in the soil by abductions and adductions in the frontal and sagittal planes; and in the *Vestiplex* species at the bottom of the canal, a cave. The eggs are extruded directly from the genital opening into the cave (*Vestiplex*) or the canal (*Odonatisca*), the

lower valves being rudimentary in both subgenera (5). An intermediate stage of specialization exists in some species which perform more or less deep borings, especially the Canarian *Tipula macquarti lesnei*. This species has less shovel-shaped cerci, and the hypovalves are not quite rudimentary but fork-shaped, and the sticky egg must be helped out of them by the cerci (7). Comparatively dry, non-saturated substrates are characteristic habitats of the soil-boring species.

A rudimentary sternite 9 helps in many species the egg to get down between the hypovalves. In others it is larger and covers the boat-shaped hypovalves as a lid; or such a lid is replaced by stiff hairs (10).

Several *Vestiplex* females have reduced wings and it is suggested that deep-boring by itself has favoured reduction of wings (5).

A convergence between the methods of deep-boring oviposition of crane-flies and of short-horned grasshoppers is pointed out and discussed (1, 2, 5).

A mymarid wasp as egg parasite in a tipuline egg is reported (21).

The function of the terminal egg filaments present in some Tipulinae appears to be anchoring in humid or aqueous substrates; a correlation with smaller egg sizes is pointed out; and their inheritance, studied (1, 4, 15, 21).

With increasing body size within the family egg size increases less than body size, in a similar way to energy metabolism and some other vital functions. But the lower the systematic rank is, the smaller is the increase in egg size with increasing body size. And within the species egg size does not increase at all with increasing body size; i. e. egg size within a species is independent of body size; in analogy with plant seeds (21).

Eggs of flightless species of Tipulidae are larger than normal for the respective body size, as known also for birds (Kiwi) (21).

The non-sclerotized part of the head capsule of the larva is covered by skin and shows (doubtlessly diurnal) growth lines, whereas the sclerotized part increases abruptly by a constant percentage at each moult (Brooks-Dyar's law; see Crosby, 1973).

The adaptive radiation of the Tipulinae extends from adaptations to dry biotopes as e. g. blown sand (no egg filaments, sclerotized lobes of the spiracular disc and reduced anal papillae in the larva, deep-boring oviposition, reduced relative wing length in the females in *Tipula (Odonatisca) juncea* to oviposition in running water (egg filaments, soft large hair-fringed lobes and well-developed anal papillae in the larvae and normal wing length in the females in *Tipula (Emodotipula) saginata*). Other relationships concerned are size of eggs, thickness of egg shell; and structure of ovipositor (15).

The adaptive radiation of the subfamily Cylindrotominae concerns the sticky area of the egg, which shows a trend similar to that of the allegedly phytomimetic larval appendages, i. e. towards greater development in the wettest habitats. Further, the sawing teeth of the cerci, with which *Cylindrotoma* cuts a slit for the egg in a leaf, are rudimentary in the other species but they perform blind "sawing" movements during oviposition. Similar blind "sawing" movements are seen during copulations, apparently least pronounced the farther away the species is in the series from the habitat in which the really sawing species lives (18).

The adaptive radiation of the Limoniinae has less extreme representatives on the dry side of the spectrum and more extreme on the wet side than the Tipulinae.

Tipula macquarti in the Canary Islands is an example of a species with many adaptations to dry climate. Emergence, mating and oviposition take place in one night; the bio-

Stankelbensstudier

tope is shady slopes; oviposition is deep-boring, cerci somewhat shovel-shaped, hypovalves reduced to a fork from which the sticky eggs must be extruded by the cerci; the egg-shell is exceptionally thick, and the eggs do not shrivel as soon as other tipulid eggs; the sticky eggs devoid of filaments are surrounded by protecting earth particles, and the larval lobes of the spiracular disc are sclerotized (7).

LITTERATUR

Afhandling om stankelben af Axel M. Hemmingsen og medforfattere.

(*Publications on crane-flies by Axel M. Hemmingsen and coauthors.*)

1. (1952). The oviposition of some crane-fly species (*Tipulidae*) from different types of localities. *Vidensk. Meddr dansk naturb. Foren.* 114: 365–430.
2. (1953) 1956. (The abstract distributed at the Int. Zool. Congr. 1953 was published later with corrections in Proc. XIV. Intern. Zool. Congr. Copenhagen). Convergent methods of oviposition in short-horned grasshoppers (*Acridiidae*) and some crane-flies (*Tipulidae*) compared with other types of convergent evolution. *Proc. XIV. Intern. Zool. Congr. Copenhagen 1953*: 177–178.
3. (1954). The function of the peculiar processes of the 8th sternite in the males of *Tipula (Oreomyza) stægeri* Peder Nielsen and *Tipula (Oreomyza) signata* Stæger. *Vidensk. Meddr dansk naturb. Foren.* 116: 411–418.
4. (1956) (med B. Friis Theisen): The inheritance of terminal egg-filaments in fertile hybrids of *Tipula paludosa* Meigen and *Tipula czizeki* de Jong. *Vidensk. Meddr dansk naturb. Foren.* 118: 15–32.
5. (1956). Deep-boring ovipository instincts of some crane-fly species (*Tipulidae*) of the subgenera *Vestiplex* Bezzi and *Oreomyza* Pok. and some associated phenomena. *Vidensk. Meddr dansk naturb. Foren.* 118: 243–315.
6. (1957) (med Birger Jensen): The occurrence of *Tipula (Vestiplex) arctica* Curtis in Greenland and its decreasing body length with increasing latitude. *Meddr Grønland*, 159, no. 1: 1–20.
7. (1958). Adaptations in *Tipula (Lunatipula) lesnei* Pierre to the dry climate of Gran Canaria. *Vidensk. Meddr dansk naturb. Foren.* 120: 207–236.
8. (1959). A crane-fly larva (*Tipula juncea* Meigen) living in blown sand. *Ent. Meddr*, 29: 46–64.
9. (1959) (med B. Mannheims and Peder Nielsen): Notes on crane-flies (*Tipulidae*) collected by Dr. Axel M. Hemmingsen in the Canary Islands. *Ent. Meddr* 29: 71–77.
10. (1960). The function of some remarkable crane-fly ovipositors. *Ent. Meddr*, 29: 221–247.
11. (1960) (med H. Lemche): Proposal to use the plenary powers to stabilise the names of the North European species belonging to the *Tipula oleracea*-group within the genus *Tipula* Linnæus, 1758 (class Insecta, order Diptera). *Z. N. (S.) 896 Bull. zool. Nom.* 17: 209–213.
12. (1960) (med Birger Jensen): Relative wing length and abdominal prolongation in some crane-fly species (*Tipulidae*) with deep-boring ovipository instincts. *Vidensk. Meddr dansk naturb. Foren.* 123: 81–110.
13. (1962). Copulatory adaptations of male hypopygium to female tergal ovipository valves (cerci) in certain crane-flies (*Tipulidae*). *Vidensk. Meddr dansk naturb. Foren.* 124: 135–163.

14. (1965) (med H. Lemche): *Tipula nubeculosa* Meigen, 1804 (Insecta, Diptera): Proposed suppression under the Plenary Powers as a misidentified specific name. *Z. N. (S.) 895. Bull. zool. Nom.* 22, Part 1: 53–54.
15. (1965). The lotic crane-fly, *Tipula saginata* Bergroth, and the adaptive radiation of the Tipulinae, with a test of Dyar's law. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.* 128: 93–150.
16. (1965) (med John Nielsen): Population differences in wing length as a function of total body length in the boreo-alpine species *Tipula (Vestiplex) excisa* Schummel. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.* 128: 151–168.
17. (1966) (med A. Nørrevang): Cinematographic and other studies of ovipository mechanisms in crane-flies. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.* 129: 261–274.
18. (1968). The role of *Triogma trisulcata* Schummel (Diptera, Tipulidae, Cylindrotomiinae) in the adaptive radiation of the Cylindrotomiinae. *Folia limnol. scand.* No. 15: 1–30.
19. (1970). On the copulation in *Phyllolabis hemmingseni* Peder Nielsen and *Phyllolabis mannheimsiana* Peder Nielsen (Limoniinae Tipulidae, Diptera). *Bonn. zool. Beitr.* 21: 137–144.
20. (1970). Copulatory adaptations of male hypopygium to female tergal ovipository valves (cerci) in some South-American crane-flies (Tipulidae). *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.* 133: 159–178.
21. (1972) (med Birger Jensen): Egg characteristics and body size in crane-flies (Diptera: Tipulidae) with comparative notes on birds and other organisms. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.* 135: 85–127.
22. (1975) (med P. M. Johns): The dark colouration of marine crane-fly eggs (Diptera: Tipulidae, Limoniinae). *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.* 138: 127–138.

SUPPLERENDE LITTERATURLISTE

- Byers, G. W., 1961: Biology and classification of *Chionea* (Diptera: Tipulidae). *Proc. XI. Int. Congr. Ent. Vienna 1960.* Vol. I: 188–190.
- 1969: Evolution of wing reduction in crane flies (Diptera: Tipulidae). *Evolution*, 23: 346–354.
- Crosby, T. K., 1973: Dyar's rule predated by Brooks' rule. *N. Z. Ent.* 5: 175.
- Edney, E. B., 1957: The water relations of terrestrial arthropods. Cambridge.
- Hemmingesen, A. M., 1934: A statistical analysis of the differences in body size of related species. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.* 98: 125–160. 19 plates + 1 table.
- 1960: Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces and its evolution. *Rep. Steno Hosp., Copenhagen*, 4: 7–58.
- 1963: The Ant-lion-like sand trap of the larva of *Lampromyia canariensis* Macquart (Diptera, Leptidae = Rhagionidae, Vermileoninae). *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.* 125: 237–267.
- 1968: A review of the instinctive behaviour in the worm-lions *Vermileo vermileo* L. and *Lampromyia pallida* Macquart (Diptera Brachycera, Rhagionidae, Vermileoninae). *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.* 131: 289–302.
- Hocking, B., 1952: Autolysis of flight muscles in a mosquito. *Nature Lond.* 169: 1101.
- 1954: Flight muscle autolysis in *Aedes communis* (De Geer) *Mosquito News* 14: 121–123.

Stankelbensstudier

- Huxley, J. S., 1927: On the relation between egg-weight and body-weight in birds. *J. Linn. Soc.* 36: 457–466.
- Janet, C., 1907: *Anatomie du corcelet et histolyse des muscles vibrateurs, après le vol nuptial, chez la reine de la fourmi (Lasius niger)*. Limoges, Ducourtieux et Gout 149 + 20 pp., 13 pls, 41 figs.
- Larsén, O., 1970: The flight organs of *Ilyocoris cimicoides* L. (Hem., Naucoridae). *Entomologica Scandinavica* 1: 227–235.
- Lindner, Eberhard, 1959: Beiträge zur Kenntnis der Larven der Limoniidae (Diptera). *Z. Morph. Ökol. Tiere* 48: 209–319.
- Neville, A. C., 1963a: Daily growth zones in insect skeletons. *Acta physiol. scand.* 59. Suppl. no. 213.
- 1963b: Daily growth layers for determining the age of grasshopper populations. *Oikos* 14: 1–8. 3 plates.
- Nielsen, Peder, 1941: Danmarks Stankelben (Nematocera polyneura). Tillæg og Rettelser til "Danmarks Fauna". Bind 28. *Flora og Fauna*: 81–91.
- Richards, A. G., 1951: *The integument of arthropods*. Minneapolis.
- Savchenko, E. N., 1964: Komary-dolgonozhki (Stankelben). Genus *Tipula* Part II Fauna SSSR. Insecta Diptera. Vol. II, 4. Moskva og Leningrad. (Russisk).
- Theowald, Br., 1957: Die Entwicklungsstadien der Tipuliden (Diptera, Nematocera), insbesondere der westpalaearktischen Arten. *Tijdschr. Ent.* deel. 100, aflevering 2, pp. 195–308. Also Diss. under the author name Th. H. van Leeuwen.
- 1972: Die Tipuliden der Kanarischen Inseln (Diptera, Tipulidae). *Bull. Zool. Mus. Univ. van Amsterdam* 2: 135–142. 4 pl.

Forfatterens adresse/Author's address:
Strødam Biologiske Laboratorium
DK-3400 Hillerød, Danmark

Pibeoldenborren, *Polyphylla fullo* L.
(Coleoptera, Scarabaeidae) fundet i Danmark

af OLE MARTIN

(With a summary: The first record of *Polyphylla fullo* L. in Denmark).

En han af den store bille, *Polyphylla fullo* L. (pibeoldenborren), blev den 20/7 1976 fundet på Hg-lys kl. ca. 22,30 af sommefuglesamleren P. O. Johannesen ved Bodilsker på Bornholm og velvilligt overdraget Zoologisk Museums samling. Den pågældende aften var eminent til lysfangst: ca. 20°, let sydlig vind, stor luftfugtighed og overskyet. Den øvrige fangst var foruden enkelte langtrækkende sommerfuglearter præget af mange strengt lokalitetsbundne arter fra Dueodde-området, til trods for at lampen var placeret ca. 10 km herfra (Johannesen in litt.).

Slægten *Polyphylla*, som også er ny for Danmark, er meget nærstående til *Melolontha* og adskilles lettest fra denne, ved at pygidium er trekantet og uden forlænget spids bagtil, således at det fra oversiden er næsten helt dækket af vingedækkerne. Disse er sorte eller mørkebrune og på friske eksemplarer af *P. fullo* straks kendelige på de mange hvide hårpletter; desuden mangler de ribber. Hannens vifteformede følehorn er meget større, og endelig er kropslængden betydeligere, 24–37 mm (fig. 1).

Pibeoldenborren er udbredt i store dele af det mellem- og sydeuropæiske lavland og mangler i England og Skandinavien. Dog anførte Linné arten som svensk, men ud over denne ca. 200 år gamle oplysning, kendes kun 2 fund fra Sverige i nyere tid: Skåne, Hallandsåsen, 1 ♂ fanget flyvende ved 20-21-tiden 24/7 1938 og Vestergötland, Boråstrakten, 1 ♂ fra 1920'erne (Kemner, 1940). Begge disse eksemplarer anses for tilfældige, evt. importerede med varer (Palm, 1955: 120; Landin, 1957: 16). Artens naturlige nordgrænse er således Pommern og Preussen, hvor den især findes i klitområderne ved Østersøen. Den foretrækker åbne, sandede steder og findes derfor også langs de større floders bredder, f. eks. ved Oder, Elben og Rhinen (Horion, 1958: 218).

Larverne lever i stærkt soleksoneret sandbund og ernærer sig her af rødder af især hjælme (*Ammophila*) og marehalm (*Elymus*), men også andre strandgræsarter og endog unge træers rødder angribes, f.eks. pil (*Salix*). Udviklingen er 3-4 årig, og fuldvoksne larver bliver op til 8 cm

Pibeoldenborren i Danmark

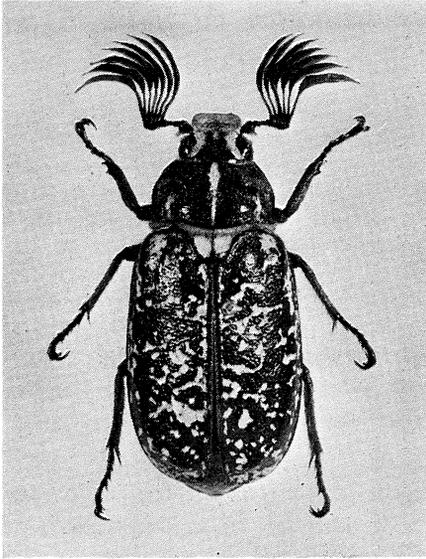


Fig. 1. *Polyphylla fullo* L. ♂ (Dania, Bornholm) Bodilsker 20/7 1976, P. O. Johannesen leg. (G. Brovad fot.). (Naturlig størrelse 34 mm.).

lange. Ved masseforekomster betragtes arten som et alvorligt skadedyr på klitvegetationen. I Østpreussen forsøgte i forrige århundrede systematiske indsamlinger af imagines i lighed med vore hjemlige bekæmpelsesforanstaltninger mod *Melolontha*-arterne. I Holland forvoldte den i 1952-53 skader på klitterne i en sådan grad, at angrebet først blev tilskrevet gnavevere. Det lykkedes nemlig ikke at finde larverne om vinteren, da de havde boret sig meget dybt i jorden, de blev derfor først opdaget som fuldvoksne den følgende sommer, og da var en direkte bekæmpelse for sen. (Horion, 1958: 219).

Som *Melolontha*-arterne har også denne art flyveår, hvor imagines optræder i usædvanligt store mængder, og sværmingen foregår ligeledes efter mørkets frembrud. Flyveperioden strækker sig i Tyskland fra slutningen af juni til begyndelsen af august. Omkring kl. 21, med påfaldende præcision, kan billerne ses lette fra jorden og opsøge træer, især fyr, hvis nåle de fortærer. Parringen foregår også her, og henimod kl. 22 vender de befrugtede hunner tilbage for at lægge æg i jorden. Om dagen lever billerne en meget skjult tilværelse, men kan med lethed nedbankes fra træerne. Allerede ved bankningen på stammerne røber de deres tilstedeværelse ved at frembringe højlydte pibelyde (heraf artsnavnet). Flyvevingerne er forsynet med en rivelliste, som ved gnidning mod den skarpe kant på bagkroppens næstsidste led frembringer en kraftig lyd. Stridula-

tionsapparatet er så effektivt, at en tysk samler sammenlignede lyden med »quicke wie die kleinen Kinder«. Dette forhindrer dog ikke de sværmende biller i at være et eftertragtet bytte for flagermus. (Horion, 1958: 218).

Selvom det fundne eksemplar, i lighed med de svenske, utvivlsomt må betegnes som en tilfældig gæst, er det mange år siden, at der i Danmark er fundet en så stor og interessant art. Det kan dog ikke udelades, at de sidste års varme og tørre somre kan have haft en gunstig indflydelse på artens eventuelle etableringsmuligheder her i landet. Det er derfor forfatterens håb, at denne artikel kunne få ikke mindst vore lepidopterologer til at se efter dyret på deres lamper – ikke mindst på Bornholm.

SUMMARY:

The first Record of *Polyphylla fullo* L. (Coleoptera, Scarabaeidae) in Denmark.

A specimen of *Polyphylla fullo* L. was found in Denmark (Bornholm) in 1976 flying on Hg-light. As there is no evidence of its existence in Denmark and Sweden the finding is considered as an occasional guest, which could possibly establish itself in Denmark, as the species is common in Pomerania and Prussia in the dune-areas at the Baltic coast.

LITTERATUR

- Horion, A., 1958: Faunistik der Mitteleuropäische Käfer. Bd. VI. Lamellicornia. Verlag Aug. Feyel, Überlingen-Bodensee. 343 pp.
 Kemner, N. A., 1940: En Linneansk insekt återfunnen i Sverige. *Opusc. Entom.* 5: 33-34.
 Landin, B.-O., 1957: *Svensk Insektfauna*, 9. Coleoptera, Lamellicornia. Stockholm. 155 pp.
 Palm, T., 1955: Coleoptera med isolerad nordeuropeisk förekomst i Sverige. *Opusc. Entom.* 20: 105-131.

Forfatterens adresse/Author's address:
 Zoologisk Museum, Universitetsparken 15,
 DK-2100 København Ø, Danmark.

MINDRE MEDDELELSE

Om Societas Europaea Lepidopterologica

På trods af at Europa altid har været, og vel også stadig er, den verdensdel, hvor interessen for sommerfuglene er størst, har arbejdet med disse altid helt overvejende været udført inden for de nationale rammer. I 1947 stiftede man i Nordamerika »The Lepidopterists' Society«, der ganske vist tæller medlemmer fra næsten alle lande, men hvis

egentlige aktiviteter i praksis kun omfatter USA og Canada. Hidtil har der ikke eksisteret en tilsvarende europæisk organisation, skønt der i tidens løb har været taget flere initiativer i den retning. I foråret 1976 tog Dr. R. de Jong, Leiden, og Hr. O. Kudrna, Portsmouth, på ny et initiativ til at organisere en sådan forening. Da interessen for denne nu synes meget betydelig, stiftede 21 interesserede fra 8 lande i september 1976 en forening, Societas Europaea Lepidopterologica, SEL.

Formålet med foreningen er at øge kontakten og kommunikationen mellem lepidopterologer fra Europa, Nordafrika og Den nære Orient, at formidle informationer om sommerfugle, at hjælpe og rådgive medlemmerne, at koordinere arbejdet med sommerfugle, hvor dette er muligt samt at samordne fredningsarbejdet med sommerfugle på europæisk plan. Foreningens aktiviteter kommer til at bestå i afholdelse af møder og i publikationsvirksomhed. Hvert andet år afholdes et fællesmøde («general meeting») af tre dages varighed, dels er det muligt at afholde arbejds møder («work-shops») over udvalgte emner, når der skønnes behov herfor. Det første fællesmøde afholdes i Paris foråret 1978.

Publikationsvirksomheden tænkes opdelt på følgende måde:

Societas Europaea Lepidopterologica – News, der er en fortløbende serie af dupliserede foreningsmeddelelser, indeholdende mødeindkaldelser og -referater, samt mindre meddelelser om nyere undersøgelser, utensilier og litteratur. De første numre er fremkommet.

Nota Lepidopterologica der er det egentlige foreningstidsskrift, der omfatter ca. 200 pp. årligt, og primært indeholder et index over alle publikationer om europæiske og palæarktiske sommerfugle, ikke blot i systematisk, nomenklatorisk, faunistisk relationer, men også i økologiske og genetiske sammenhæng; desuden vil det indeholde oversigter over planlagt og igangværende forsknings- og ekspeditionsvirksomhed og mindre oversigtsartikler over systematiske, morfologiske, faunistiske og økologiske emner. De første numre påregnes udsendt i 1977.

Acta Lepidopterologica er et egentligt tidsskrift indeholdende mindre, originale publikationer. Det første hæfte forventes udsendt sidst i 1977.

Opera Lepidopterologica er en monografiserie, der fremkommer uregelmæssigt. Det første bind ventes at omfatte en revision af randøjeslægten *Hipparchia*, ligesom et katalog over de palæarktiske dagsommerfugle er påtænkt.

En væsentlig del af foreningens arbejde formidles af en række arbejdsudvalg. Disse omfatter i øjeblikket et udvalg for systematik, taxonomi og nomenklatur, der i øjeblikket udarbejder oversigter over specialister og vil koordinere udveksling af materiale og evt. udøve nogen rådgivningsvirksomhed, et udvalg for litteratur, der laver det under *Nota* omtalte index (med virkning fra 1.1. 1976), der hele tiden fremkommer med mindst mulig forsinkelse, et udvalg for fredning og naturbeskyttelse og en redaktionskomité.

For at foreningens aktiviteter hurtigst muligt kan komme i gang, er det absolut nødvendigt med en hurtig og betydelig medlemstilgang. Medlemsskab, der er personligt, koster 20 DM årligt, samt 5 DM i indmeldelsesgebyr; dette dækker *News* og *Nota*, mens *Acta* og *Opera* tænkes tilbudt medlemmerne særligt favorabelt, ligesom en række andre publikationer fortløbende vil blive tilbudt medlemmerne til reduceret pris.

Yderligere informationer og indmeldelsesblanket fås ved henvendelse til undertegnede.

E. Schmidt Nielsen, Zoologisk Museum, Universitetsparken 15, 2100 København Ø.

Morphological comparison of bisexual and parthenogenetic
Polyxenus lagurus (Linné, 1758) (Diplopoda, Polyxenidae)
in Denmark and Southern Sweden, with notes on taxonomy,
distribution, and ecology

by HENRIK ENGHOFF

Abstract: A morphological comparison of the bisexual and the parthenogenetic (thelytokous) form of *Polyxenus lagurus*, based on several metric and meristic characters, is presented. Both forms are rather variable, and cannot be separated from each other by the measured characters. A few samples are constituted by exceptionally large or small individuals. The two forms were distinguished entirely on the basis of sex ratio, which is not fully satisfactory, since it cannot be excluded that the thelytokous form produces a few males.

It is recommended to distinguish neither the thelytokous form nor the "giant" and "dwarf" populations as separate species or subspecies. On the other hand, *Polyxenus fasciculatus* Say may be a subspecies of *P. lagurus*.

The distribution of the two forms of *P. lagurus* in Denmark and southern-most Sweden is mapped, and new records from other countries are given.

No difference in choice of habitat between the two forms could be demonstrated. A parasitoid gallmidge, presumably *Chiliodiplosis vasta*, attacks both forms and is recorded for the first time from Denmark and Sweden.

INTRODUCTION

Parthenogenesis in *Polyxenus lagurus* has been studied by rather many authors. Vandel (1926, 1928) discussed the geographic variation in sex ratio and hypothesized that the rarity or lack of males in the northeastern parts of Europe might be attributed to *thelytoky* (i. e. parthenogenesis in which unfertilized females produce female offspring). Vandel's data were mapped by Udvardy (1969) who mentioned *P. lagurus* as an example of geographic parthenogenesis: the existence within one species or species-group of bisexual and thelytokous forms with different distribution areas. Schömann (1956) proved that the maleless form of *P. lagurus* actually is thelytokous, and gave a good general account of the biology of the species. Several others have commented on varying sex ratios in *P. lagurus*, see Enghoff (in press) for references.

Schömann (1956) noted a colour difference between the bisexual and the thelytokous form, and Duy-Jacquemin (1975, 1976) made a thorough biometrical comparison of the two forms.

Bisexual and parthenogenetic Polyxenus lagurus

MATERIAL

This paper is based on the collections of the Zoological Museum, Copenhagen, and the Natural History Museum, Gothenburg, Sweden. Most of the Copenhagen material was collected by myself or by friends, who collected at my request. Most of the Gothenburg material was collected by H. Lohmander. A few samples were borrowed from the collections of the Royal Veterinary and Agricultural College, Copenhagen.

In Table 1, the basis material is presented. With one exception, only samples of 10 or more individuals of stadia VII and later stadia (12 or 13 pairs of legs) are shown, although numerous smaller samples were studied. Only samples shown in Table 1 were used for sex ratio calculations and biometrical studies.

Although the sexes can be separated from stadium VI (10 pairs of legs) onwards, I have followed Meidell (1970) and have used stadium VII etc. only. Even with this restriction, it may be rather difficult to see whether an individual (especially if it is badly preserved) possesses penes (♂) or vulvae (♀). See illustrations in Schömann (1956).

ACKNOWLEDGEMENTS

Material brought me by Kristian Arevad, Inge Bødker Enghoff, Peter Gjelstrup, Ole Lomholdt, Ole Martin and Ulrik Søchting was of great value.

S. L. Tuxen provided excellent working facilities at the Zoological Museum, Copenhagen. H. W. Waldén and N. Haarløv made the collections of the Natural History Museum, Gothenburg, and the Royal Veterinary and Agricultural College, Copenhagen, respectively, accessible to me.

M. Nguyen Duy-Jacquemin, Paris, M. Kane, Michigan, and A. Minelli, Padova, kindly let me use unpublished information.

Inge Bødker Enghoff perused the manuscript, and A. Volsøe corrected the text linguistically.

I extend my sincere thanks to these persons.

The investigation was made, while I received a graduate scholarship from the University of Copenhagen. "Japetus Steenstrups legat" provided economical support to travels in connection with the study.

ANALYSIS OF THE SEX RATIO

The following analysis is based entirely on the material studied by myself and shown in Table 1. It is true that Vandel (1928) listed a large material from Sweden in a way that permits calculation of the sex ratio. Vandel, however, did not state his criteria for separating the sexes (cf. above). Therefore, his data have been left out for the sake of comparability.

Table 1. The material.

Locality	Province sensu Fauna ent. Scand., e. g. Lomholdt, 1976	Date	Habitat	♂♂	♀♀	♂♂+ ♀♀	♂-♀/0	Thelyto- kous (T) or bisex- ual (B)
Denmark:								
Thyborøn	NWJ	27.6. 1935	house	4	153	157	2.5	T
Løvel	EJ	15.10. 1956	stone fence	0	43	43	0.0	T
Karup	WJ	6.9. 1956	stone fence	0	13	13	0.0	T
Hinge	EJ	24.4. 1974	under bark	0	10	10	0.0	T
Rønde	EJ	28.6. 1974	under bark	8	10	18	44.4	B
Malt	WJ	6.10. 1956	stone fence	0	18	18	0.0	T
Bov	SJ	19.6. 1936	?	3	10	13	23.1	B
Ore	F	25.5. 1937	?	1	13	14	7.1	?
Bederslev	F	17.5. 1937	stone fence	6	38	44	13.6	B
Turø	F	27.5. 1937	under bark	2	13	15	13.3	B
Tranekær	F	6.7. 1937	hollow tree	6	15	21	28.6	B
Sjællands Odde	NWZ	18.5. 1970	under stones	15	10	25	60.0	B
Sejerø	NWZ	seve- ral	under stones	40	32	72	55.6	B
St. Dyrehave I	NEZ	23.2. 1974	under bark	0	59	59	0.0	T
St. Dyrehave II	NEZ	12.9. 1975	under bark	0	60	60	0.0	T
Hellebæk	NEZ	June 1898	?	9	4	13	69.2	B
Gunderslevlille	SZ	22.10. 1974	under bark	0	12	12	0.0	T
Sundby	LFM	9.9. 1975	under bark	15	43	58	25.9	B

Continued

Bisexual and parthenogenetic Polyxenus lagurus

Table 1, continued.

Locality	Province sensu Fauna ent. Scand., e. g. Lomholdt, 1976	Date	Habitat	♂♂	♀♀	♂♂+ ♀♀	♂-‰	Thelyto- kous (T) or bisex- ual (B)
Marielyst	LFM	22.6. 1954	house	0	80	80	0.0	T
Åstrup	LFM	14.9. 1933	under bark	23	32	55	41.8	B
Møns Klint	LFM	6.9. 1933	under bark	8	23	31	25.8	B
Humledal	B	29.8. 1973	under bark	12	37	49	24.5	B
Gudhjem	B	26.10. 1930	salt marsh with pebbles	0	77	77	0.0	T
Bodilsker	B	24.10. 1930	under stones	205	279	484	42.4	B
Vestermarie	B	27.9. 1930	under bark	15	15	30	50.0	B
Hammeren	B	Sept. 1975	lichens on coastal rocks	14	22	36	38.9	B
Sweden:								
Lerbäck I	Nrk	30.7. 1954	stone fence	0	40	40	0.0	T
Lerbäck II	Nrk	19.6. 1954	stone fence	0	15	15	0.0	T
Bo	Nrk	28.7. 1954	stone fence	0	12	12	0.0	T
Bärbo	Sdm	5.6. 1954	stone fence	0	33	33	0.0	T
Bergshammar	Sdm	28.5. 1954	?	0	50	50	0.0	T
Nykyrka	Sdm	6.6. 1954	stone fence	0	13	13	0.0	T
Undenäs	Vg	20.6. 1954	?	0	16	16	0.0	T
Kisa	Ög	27.6. 1941	?	0	41	41	0.0	T
Kättilstad	Ög	28.6. 1941	?	0	36	36	0.0	T

Continued

Table 1, continued.

Locality	Province sensu Fauna ent. Scand., e. g. Lomholdt, 1976	Date	Habitat	♂♂	♀♀	♂♂+ ♀♀	♂-0/0	Thelyto- kous (T) or bisex- ual (B)
Krokek	Ög	11.6. 1954	?	0	28	28	0.0	T
Dörby	Sml	4.6. 1926	stone fence	5	189	194	2.6	T
Älmeboda	Sml	12.6. 1928	?	0	15	15	0.0	T
Bökeberg	Sk	17.8. 1975	under bark	0	54	54	0.0	T
Vollsjö	Sk	16.8. 1933	stone fence	0	24	24	0.0	T
Våmb	Sk	22.6. 1930	stone fence	0	15	15	0.0	T
Häckeberga	Sk	1.6. 1930	?	0	34	34	0.0	T
Bolshög	Sk	19.8. 1933	?	0	19	19	0.0	T
Simris	Sk	13.8. 1933	under moss on stones	3	6	9	(33.3)	(B)

Judged from Table 1, males are almost absent throughout southern Sweden. Only two out of 18 Swedish samples include males, and only one of these has males in a considerable proportion (Simris, Sk: 3 ♂♂ + 6 ♀♀). The rarity of males naturally raises the suspicion that most of the Swedish populations are thelytokous. It should be mentioned, however, that Vandell (1928) listed several male-rich besides many male-poor samples from southern Sweden (cf. above).

In Denmark, the sex ratio varies very considerably. A frequency diagram based on the Danish material (Fig. 1) shows this graphically. It is evident that there is no clear distinction between high and low male-percentages, except for the comparatively large number of all-female samples. It might be tempting to regard the all-female samples as representing the thelytokous form, and all the remaining ones, the bisexual form. This attitude is justified if one accepts Schömann's (1956) statement that the thelytokous form is purely thelytokous, i. e. it never produces males. However, several

Bisexual and parthenogenetic Polyxenus lagurus

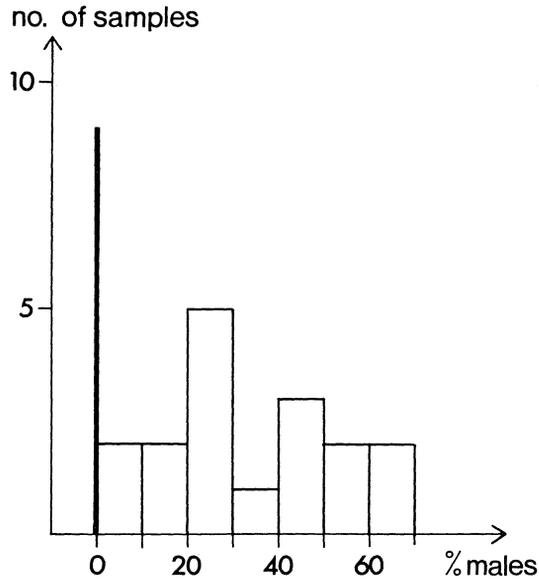


Fig. 1. Frequency distribution of the sex ratio in Danish samples of *P. lagurus*. Only samples consisting of 10 or more sexed individuals. The heavy vertical bar represents 9 all-female samples.

other thelytokous animals do produce a low number of (presumably often functionless) males (e.g. *Proteroiulus fuscus* (Diplopoda, Blaniulidae) (Rantala, 1974), to mention another millipede). *A priori*, it cannot be excluded that this is also the case in *P. lagurus*. Schömann (1956) may just have been “unfortunate” in not getting any fatherless males in his cultures.

The chromosomes of the male of *P. lagurus* were counted by Tuzet & Manier (1957), who reported $2n = 20 + X$. It is easy to suggest that the female has $2n = 20 + XX$, and fatherless “mistake-males” thus could be produced by loss of an X-chromosome during oogenesis in thelytokous females.

Schömann (1956) reported only modest fluctuations in the sex ratio for the bisexual form. Although somewhat wider seasonal fluctuations were reported by Condé & Duy (1971), although Vandel's (1928) data for the bisexual form in S. France indicate rather considerable seasonal fluctuations, and although very wide seasonal fluctuations in sex ratio have been recorded in some bisexual millipedes (e.g. Sahli, 1967), I find it more likely that e.g. the samples from Thyborøn, NWJ (4 ♂♂ + 153 ♀♀) and Dörby, Sml (5 ♂♂ + 189 ♀♀) represent the thelytokous form with a few

“mistake” males, than the bisexual form in an extremely male-poor phase. The fact that *P. lagurus* often lives for more than one year as an adult (Schömann, 1956) would tend to level out seasonal fluctuations in the sex ratio. I have had the opportunity to sample a bisexual population (Sejerø, NWZ) on three occasions. These samples (21.VI: 14 ♂♂ + 13 ♀♀; 30.VII: 14 ♂♂ + 13 ♀♀; 18.IX: 12 ♂♂ + 6 ♀♀), admittedly, cover only four months of the year, but the results indicate that the sex ratio of the bisexual form probably does not fluctuate so much that samples like these mentioned above from Thyborøn and Dörby would result. If the total material (Table 1) is considered, a seasonal trend in the sex ratio also cannot be detected.

Since no reliable morphological difference between the two forms is known (see below), the sex ratio is the only way to separate them. In the remaining part of this paper, a male percentage of less than 10% is taken as evidence that a sample represents the thelytokous form, incl. possible “mistake-males”. Male percentages higher than 10% represent bisexual populations in this interpretation. Of course, it cannot be excluded that the two forms may occur in mixed populations, as is the case in another millipede, *Nemasoma varicorne* (Blaniulidae) (Enghoff, 1976c) (cf. Schömann, 1956, p. 203), but with the above conventions, one would hardly record erroneously the occurrence of one of the forms, although one form might be omitted in spite of its presence. A single sample (Ore, F: 1 ♂ + 13 ♀♀, 7,1% ♂♂) is “dubious” (one male more would have raised the male percentage above the 10% limit), and I have left the question open, which form this sample represents.

INTRODUCTION TO THE MORPHOLOGICAL COMPARISON OF THE TWO FORMS

Schömann (1956) only found a colour difference between the two forms of *P. lagurus*. According to him, the bisexual form is characterized by three dark-coloured longitudinal bands on the dorsal side of the body. These bands, he stated, are only very faintly developed in the thelytokous form.

A careful morphological comparison of the two forms of *P. lagurus* and the American bisexual *P. fasciculatus* Say, 1821 was made by Duy-Jacquemin (1975, 1976). Apart from the colour difference (as to which she agreed with Schömann) Duy-Jacquemin studied the following characters:

The length of the tarsus of the first pair of legs (t_1).

The sum of the lengths of the two segments of the tarsus of the last (13th) pair of legs (t_{13}).

Bisexual and parthenogenetic Polyxenus lagurus

The number of trichomes on the posterior part of the vertex (*tr*).

The number of sensillae on the gnathochilarial palp (*gn*).

The number of thin bacilliform sensillae on the sixth antennal segment (*a*VI).

The number of thin bacilliform sensillae on the seventh antennal segment (*a*VII).

t_1 and t_{13} were used as measurements of "body size". The total body length of an individual cannot be used as a measure, because the body may be more or less contracted. The width of the head was not measured by Duy-Jacquemin, because this measure is influenced by the pressure of the coverglass.

In order to make my measurements comparable with those of Duy-Jacquemin, I used the same characters as she, but added another, namely:

The width of the head (including the eyes) (*h*).

h was measured through the stereo microscope before the head was placed under a coverglass.

Duy-Jacquemin (1975) found that bisexual males are significantly smaller (tarsus lengths!) than bisexual females. I have not included males in my investigation, but compared the two types of females only.

It is evident from the results of Duy-Jacquemin (1976) that the morphological difference between bisexual *P. lagurus* and *P. fasciculatus* is rather inconclusive. In some places (N. Spain, Madeira) intermediate forms exist, which are referred to *P. lagurus*. There is, however, no indication that the thelytokous *Polyxenus* found in N. America is more similar to "fasciculatus" than to *lagurus*. Therefore, it may still be maintained that the thelytokous form of *P. lagurus* lives in N. America.

Measurements were taken on seven Danish and one South Swedish samples, namely: Thyborøn, St. Dyrehave I, St. Dyrehave II, Marielyst, Bøkeberg (thelytokous), and Sejerø, Sundby, Humledal (bisexual) (cf. Table 1). The results of the measurements are shown in Table 2, together with the relevant figures from Duy-Jacquemin (1976) for comparison. For the character *gn*, the range of the number of sensillae on each palp is shown, but the sum for the two palps (*sgn*) was used for statistical calculations. The characters *a*VI and *a*VII are treated analogously, but here, the sum total of thin bacilliform sensillae on antennal segments VI + VII on the two antennae (*a*) was used for the calculations (numbers of sensillae on segments VI and VII are positively correlated). I attempted to measure

Table 2. Results of the morphological studies. Abbreviations: Orig.: original results; D-J: from Duy-Jacquemin (1976); n: number of individuals, palps, or antennae; s.d.: standard deviations; *b*: width of head (μm); t_1 : length of tarsus 1 (μm); t_{13} : length of tarsus 13 (μm); *tr*: number of posterior trichomes on the vertex; *gn*: number of sensillae on the gnathochilarial palp; *sgn*: sum of *gn* for the two palps of an individual; *a*VI: number of thin bacilliform sensillae on antennal segment VI; *a*VII: number of thin bacilliform sensillae on antennal segment VII; *a*: sum of *a*VI + *a*VII for the two antennae of an individual.

Thelytokous samples:		<i>b</i>	t_1	t_{13}	<i>tr</i>	<i>gn</i>	<i>sgn</i>	<i>a</i> VI	<i>a</i> VII	<i>a</i>
Thyborøn	n	20	19	19	17	34	15	40	39	19
Orig.	range	553-646	98-108	158-179	45-54	10-15	21-29	5-9	3-6	16-25
	mean	594	102.3	165.6	50.8	-	24.9	-	-	19.8
	s. d.	30	2.8	5.1	2.7	-	2.3	-	-	2.6
St. Dyrehave I	n	20	19	20	20	39	19	40	40	20
Orig.	range	544-646	96-114	160-175	48-61	9-12	21-24	5-10	3-6	21-28
	mean	597	103.6	165.1	52.9	-	23.4	-	-	24.0
	s. d.	34	3.8	3.8	3.7	-	1.0	-	-	2.4
St. Dyrehave II	n	19*	20	20	18	39	19	40	40	20
Orig.	range	536-612	96-108	155-166	44-51	8-12	20-24	4-6	2-5	13-20
	mean	567	102.2	160.0	48.3	-	23.6	-	-	15.5
	s. d.	22	3.3	3.1	1.6	-	1.1	-	-	1.9
Marielyst	n	20	20	19	20	40	20	39	38	18
Orig.	range	604-672	120-127	178-192	46-51	10-15	22-27	6-9	3-5	19-25
	mean	647	123.3	184.8	48.3	-	23.9	-	-	21.6
	s. d.	18	2.1	6.0	1.8	-	0.9	-	-	1.7
Bøkeberg	n	20	20	20	20	39	19	40	40	20
Orig.	range	510-655	93-108	148-169	46-57	8-13	20-25	4-7	3-5	15-21
	mean	573	101.7	160.1	50.1	-	23.2	-	-	18.1
	s. d.	30	3.0	6.0	2.9	-	1.6	-	-	1.3
France	n	-	-	-	-	47	-	26	24	-
D-J	range	-	88-106	137-170	42-62	9-13	-	5-6	3-5	-
	mean	-	96	155	50.4	-	-	-	-	-
	s. d.	-	3.9	6.3	3.6	-	-	-	-	-
USA	n	-	-	-	-	55	-	60	58	-
D-J	range	-	99-111	147-171	41-58	10-15	-	4-6	3-4	-
	mean	-	104.3	158.1	46.4	-	-	-	-	-
	s. d.	-	3.0	6.6	3.6	-	-	-	-	-

*one individual with an exceptionally (teratologically?) narrow head (493 μm) not included in the calculations.

Continued

Bisexual and parthenogenetic Polyxenus lagurus

Table 2, continued.

Bisexual samples		<i>b</i>	<i>t</i> ₁	<i>t</i> ₁₃	<i>tr</i>	<i>gn</i>	<i>sgn</i>	<i>a</i> VI	<i>a</i> VII	<i>a</i>
Sejerø	n	12	12	12	10	23	11	16	17	7
Orig.	range	544-604	93-110	148-169	42-53	9-14	18-27	4-9	3-5	17-24
	mean	571	99.4	156.7	46.8	-	23.3	-	-	19.3
	s. d.	22	3.9	6.1	3.6	-	3.0	-	-	2.6
Sundby	n	20	20	20	19	40	20	40	40	20
Orig.	range	553-646	96-112	157-173	48-59	9-15	21-29	5-8	2-4	16-22
	mean	574	101.2	163.3	53.8	-	24.3	-	-	18.4
	s. d.	29	4.6	4.6	2.8	-	1.7	-	-	1.7
Humledal	n	14	13	14	14	28	14	27	27	13
Orig.	range	553-629	96-108	158-176	45-57	10-13	21-25	4-6	2-4	14-19
	mean	586	103.6	167.3	51.0	-	23.4	-	-	16.9
	s. d.	26	2.9	5.6	3.3	-	1.1	-	-	1.5
France	n	-	-	-	-	55	-	30	30	-
D-J	range	-	96-112	156-180	52-62	11-15	-	5-10	3-5	-
	mean	-	104.6	169.7	54.7	-	-	-	-	-
	s. d.	-	4.1	5.5	2.9	-	-	-	-	-
Corfu,	n	-	-	-	-	15	-	17	16	-
Greece	range	-	99-111	159-173	44-54	13-15	-	5-6	3-4	-
D-J	mean	-	105.9	166.9	48.5	-	-	-	-	-
	s. d.	-	3.5	4.7	2.7	-	-	-	-	-
Gerona,	n	-	-	-	-	10	-	10	12	-
Spain	range	-	64-77	98-119	40-47	11-12	-	6-10	3-4	-
D-J	mean	-	69.9	106.7	42.5	-	-	-	-	-
	s. d.	-	4.1	5.1	2.7	-	-	-	-	-

20 fullgrown females (13 pairs of legs) from each sample. In many cases, the number had to be lower, either due to lack of specimens, or because e. g. one or both antennae of some specimens were broken, or because the sensillae were impossible to count due to inadequate position under the coverglass. Hence the varying numbers of measurements (*n*) in Table 2.

STATISTICAL TREATMENT OF THE MORPHOLOGICAL CHARACTERS

The statistical calculations are based on the eight original samples mentioned in Table 2. For each sample, all types of linear correlations between pairs of characters were worked out. Table 3 shows significant correlations

found. It is evident that the characters most frequently correlated with some other character are: width of head (b), length of tarsus 1 (t_1), length of tarsus 13 (t_{13}), and number of the posterior trichomes on the vertex (tr). This is not surprising, since the characters b , t_1 , and t_{13} all are measurements of body size, and since large heads can carry more trichomes than small heads.

If the sample means are used for inter-sample correlations (i. e. eight pairs of values for each correlation, corresponding to eight samples), only the "body size characters" show significant correlation between them. If, however, the extraordinarily large individuals from the Marielyst-sample are excluded, there is no significant inter-sample correlation between any pair of characters.

It may be noted that "nonsense" correlations (e. g. length of tarsus 1 / number of gnathochilarial sensilla) are more frequent in thelytokous samples than in bisexual ones. It is tempting to suggest that this may reflect decreased variability in the thelytokous form.

It is remarkable that some samples show no or very few correlations (e. g. Humledal), while others exhibit a considerable number of significant correlations (e. g. St. Dyrehave I).

Table 3. Correlation of characters. Only character combinations, which show significant linear correlation in one or more samples, are listed.

Symbols: +: positive linear correlations; -: negative linear correlation; x: $p < 0.05$; xx: $p < 0.01$.

	b/t_1	b/t_{13}	b/tr	b/a	t_1/t_{13}	t_1/tr	t_1/gn	t_{13}/tr	tr/a	gn/a
Thelytokous samples:										
Thyborøn									- x	
St. Dyrehave I	+ xx		+ xx	+ xx	+ xx	+ xx		- x		+ xx
St. Dyrehave II	+ xx	+ x			+ xx					
Marielyst										+ x
Bøkeberg	+ x		+ xx	+ x	+ x	+ x				
Bisexual samples:										
Sejerø			+ x			+ x				
Sundby	+ xx	+ xx			+ xx					
Humledal										
All sample means	+ xx	+ xx			+ xx					
Do., Marielyst excluded										

Bisexual and parthenogenetic Polyxenus lagurus

Table 4. Significances of added components of variance between samples.
 Symbols: n. s.: $p \geq 0.05$; x: $p < 0.05$; xx: $p < 0.01$; xxx: $p < 0.001$.

Character	<i>b</i>	<i>t</i> ₁	<i>t</i> ₁₃	<i>tr</i>	<i>gn</i>	<i>a</i>
Bisexual samples	n. s.	x	xxx	xxx	n. s.	x
Thelytokous samples	xxx	xxx	xxx	xxx	xx	xxx
Do., Marielyst excluded	xxx	n. s.	xxx	xxx	x	xxx
All samples	xxx	xxx	xxx	xxx	x	xxx
Do., Marielyst excluded	xx	x	xxx	xxx	x	xxx

The question whether there is any difference between the bisexual and the thelytokous form in the investigated characters was approached by means of a nested analysis of variance (Sokal & Rohlf, 1969). In this statistical method, three levels of variation are considered for each character. I: the variation *within each sample*, II: the variation *between samples* of one reproduction type, III: the variation *between reproduction types* (bisexual versus thelytokous).

If there is an added component of variation between samples of one reproduction type, it can be concluded that populations of *P. lagurus* are different from one another. If there is a further added component of variation between the bisexual versus the thelytokous samples, it can be concluded that the two forms are morphologically different.

Table 4 shows significances of added components of variance *between samples*. It is evident that there is a considerable variation between samples, both in the bisexual and in the thelytokous form. This is true, even if the exceptional Marielyst-sample is excluded from the calculations. It might appear that inter-sample differences are "more significant" in the thelytokous than in the bisexual form. It should, however, be remembered that more thelytokous than bisexual samples were investigated.

If all samples are considered together (simple analysis of variance), a picture similar to that obtained for thelytokous samples results.

It is of particular interest that in no characters is there any added component of variation *between reproduction types*, i. e. no difference between the bisexual and the thelytokous form can be demonstrated.

DISCUSSION OF THE MORPHOLOGICAL CHARACTERS

Width of head (h).

As mentioned above, Duy-Jacquemin refrained from measuring the head. If unmounted specimens are available, the width of the head is, in my opinion, a more direct measurement of body size than the length of tarsi.

The thelytokous Marielyst-sample is clearly different from all the other samples, the Marielyst individuals having much wider heads. Among the remaining original samples, St. Dyrehave I and St. Dyrehave II, both thelytokous, and taken less than five kilometers from each other, have the largest, resp. smallest, mean head widths (seasonal variation?). There is no indication that bisexual females have larger heads than thelytokous females or vice versa.

Length of tarsi (t_1 , t_{13}).

These "measurements of body size" are best considered together. Fig. 2 shows the mean values of the samples investigated by Duy-Jacquemin (1976) and myself. Two samples are clearly exceptional: The bisexual sample from Gerona, Spain, has much smaller mean values than the rest, and the thelytokous one from Marielyst has considerably larger mean values. The remaining samples form a quite compact cluster.

Duy-Jacquemin (1975, 1976) stated that the bisexual females of *P. lagurus* (those from Gerona excepted) are generally larger, i. e. have longer tarsi, than thelytokous females. This statement, based on two samples of each form, is clearly invalidated by the present measurements of tarsus lengths (and widths of head, cf. above).

Number of posterior trichomes on the vertex (tr).

My counts support the results of Duy-Jacquemin (1976): that there is no difference between the two forms in this character, although considerable differences exist between populations.

The "posterior trichomes" include two more or less regular, parallel rows across the vertex plus two, more rarely three, isolated trichomes situated caudally relative to the rows (Duy-Jacquemin, 1976: Fig. 2). The frequency of individuals with three "ultra-posterior" trichomes instead of two in my material varied from 0 in samples from Thyborøn, St. Dyrehave I, St. Dyrehave II (thelytokous) and Sejerø (bisexual) to 0.3 in samples from Bökeberg (thelytokous) and Humledal (bisexual).

Bisexual and parthenogenetic Polyxenus lagurus

Number of sensillae on the gnathochilarial palps (gn, sgn).

Duy-Jacquemin (1976) stated that the two forms of *P. lagurus* differ in this character, the thelytokous females most frequently having 12 sensillae per palp, and bisexual females, except the small ones from Gerona, usually having more and exhibiting also a wider variation.

No such difference is present in my material, as is evident from Table 2. Twelve sensillae per palp is by far the commonest number both in the thelytokous (140 out of 191 palps) and the bisexual (58 out of 91 palps) form, and there is no difference between the forms as to mean number or variation (range, standard deviation). Admittedly, the "typical" number of 12 sensillae per palp is more frequent in the thelytokous form, but samples with high variability are present, both among the thelytokous (Thyborøn) and the bisexual (Sejerø) samples.

Often, the two palps of an individual have different number of sensillae. The difference may amount to 4 sensillae, although usually, the numbers are less different. Such asymmetries are a little more frequent in the bisexual form (26 out of 45 individuals) than in the thelytokous form (34 out of 92 individuals), but again, some thelytokous samples have a high frequency of asymmetries, e. g. Thyborøn: 10 out of 13 individuals.

Number of thin bacilliform sensillae on the sixth and seventh antennal segments (aVI, aVII, a).

The total number of thin bacilliform sensillae on the sixth plus seventh segments on both antennae (*a*) exhibits considerable inter-sample variation. It is remarkable that the largest and smallest sample means were found in the geographically close thelytokous samples St. Dyrehave I and St. Dyrehave II, respectively (cf. above, "width of head").

Duy-Jacquemin (1976) stated that the thelytokous form has fewer sensillae on the sixth antennal segment than the bisexual form. In the thelytokous samples studied by her, the numbers (*aVI*) ranged from 4 to 6. The present thelytokous material shows a much wider variation, the range being from 4 to 10 sensillae per sixth segment. Also, I have seen bisexual females with only 4 sensillae on the sixth segment, while Duy-Jacquemin found minimally 5 in her bisexual females.

The number of thin bacilliform sensillae on the seventh antennal segment also is more variable in my material (range of *aVII*: 2–6 in thelytokous, 2–5 in bisexual females) than in Duy-Jacquemin's (range of *aVII*: 3–5 in both forms).

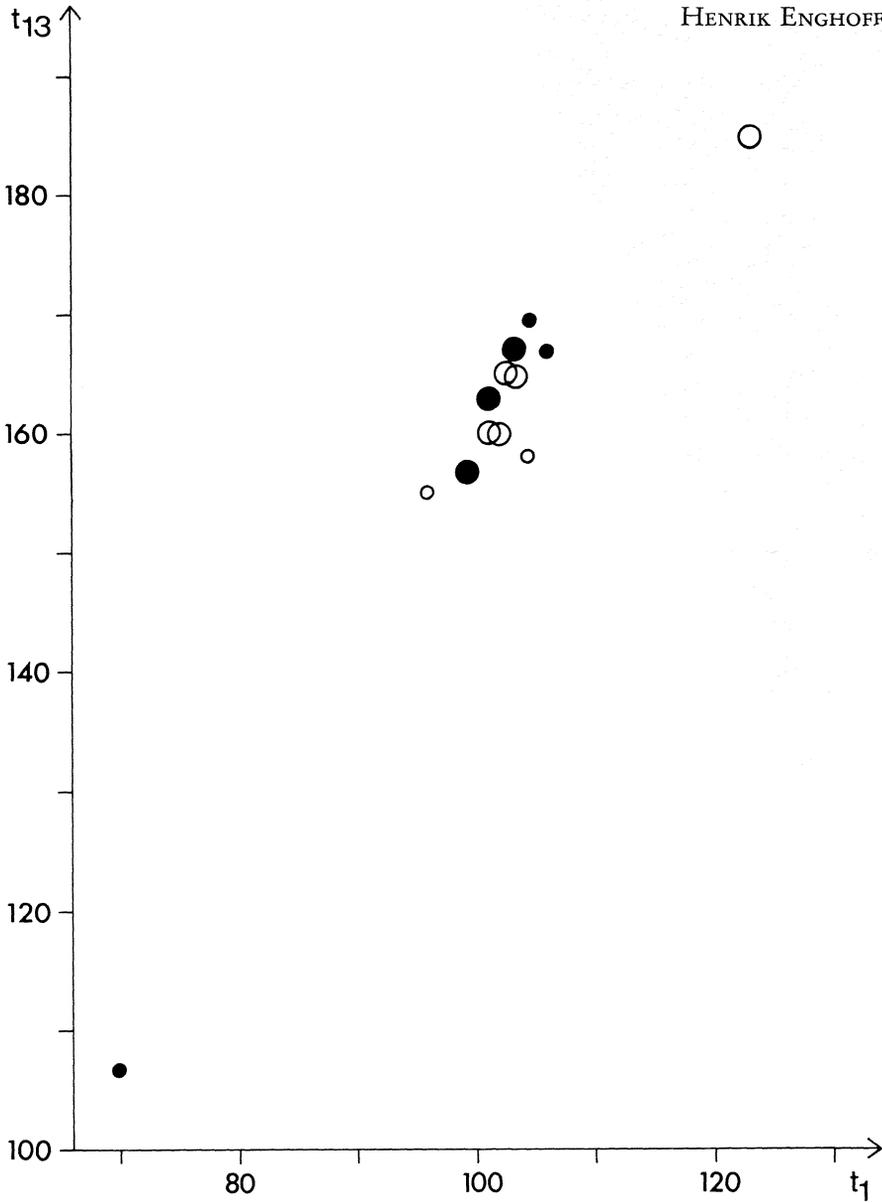


Fig. 2. Graphical representation of tarsus lengths in *P. lagurus*. Sample means of length of tarsus 1 (t_1) and corresponding sample means of length of tarsus 13 (t_{13}) are shown. Filled circles: bisexual form, open circles: thelytokous form. Large circles: original measurements, small circles: values from Duy-Jacquemin (1976). The isolated small, filled circle in the lower left part of the diagram represents the sample from Gerona, Spain. The isolated large, open circle in the upper right part of the diagram represents the sample from Marielyst, Denmark.

Bisexual and parthenogenetic Polyxenus lagurus

As in the case of the sensillae of the gnathochilarial palps, asymmetries are frequently found in numbers of antennal sensillae. Although the difference between the two sixth or seventh segments of an individual is usually 0 or 1, differences of 2 (*a*VI) or even 3 (*a*VII) sensillae were found.

Colour

I have not been able to detect any colour difference between the bisexual and the thelytokous form of *P. lagurus*, and thus cannot agree with Schömann (1956) and Duy-Jacquemin (1976), who claim that such a difference exists (cf. above). Admittedly, the number of living or freshly killed specimens seen by me is modest, but at least thelytokous individuals from some localities have longitudinal bands quite as pronounced as bisexual individuals.

The receptaculum seminis

Tuzet & Manier (1957) gave an illustration of the receptaculum seminis in the bisexual form of *P. lagurus*. It is a spherical, rather large (about 0.2 mm in diameter) sac, connected via a short ductus to the oviduct near the genital pore.

A similar organ was described in the thelytokous form by Reinecke (1910). Although Reinecke was not sure, whether the cavity seen by him actually was a receptaculum (he found a gland in close connection with it, and proposed that the cavity might function as a reservoir of that gland), there is hardly any doubt that the thelytokous form of *P. lagurus* has retained the receptaculum, unlike another thelytokous millipede, *Nemasoma varicorne* (Enghoff, 1976 c).

Of course, careful studies of the receptacula of the two forms may reveal differences. It also cannot be excluded that some thelytokous populations of *P. lagurus* have lost the receptaculum, although others have retained it.

General conclusions on morphology

It can be concluded that the hitherto studied characters do not reveal any clear morphological difference between the thelytokous and the bisexual form of *P. lagurus*. Both forms seem to be more variable than assumed by previous authors. It is to be hoped that other characters will be found which can separate the two forms. Anatomical studies of the genitalia may reveal differences (cf. above) and so may caryological or biochemical approaches.

The "exceptional" populations (Gerona, Marielyst) are puzzling. Do

they represent adaptation to special environments? (the Marielyst population lived in a house). Or are they separate (sibling) species? (cf. below).

Another interesting question, which cannot be answered on the basis of the present investigation is, whether the inter-sample variation in the thelytokous form – if it is not purely phenotypic – is due to evolution which occurred after the acquisition of thelytoky, or to polyphyly of the thelytokous form (Enghoff, 1976 b, c, Lokki et al., 1975, Suomalainen & Saura, 1974).

TAXONOMIC STATUS OF THE TWO FORMS. SUBSPECIES OF *P. lagurus*?

Schömann (1956) could not accomplish crossings between the bisexual and the thelytokous form in his laboratory cultures. He concluded that this isolation, if it is really significant, would justify the recognition of the two forms as different species.

On the basis of morphological differences between the two forms, Duy-Jacquemin (1975) also thought that the thelytokous form could be separated as a different species.

The result of the present investigation, viz. that no morphological difference between the two forms apparently exists, constitutes a practical objection against separating the two forms as different species or subspecies. But there is also good theoretical reason for not separating them, namely the fact that a polyphyletic origin of the thelytokous form the bisexual form cannot be excluded (Enghoff, 1976 b).

Duy-Jacquemin (1976) suggested that the exceptionally small bisexual *P. lagurus* from Gerona might be separated as a subspecies. The existence of another exceptional population (large thelytokous individuals from Marielyst) clearly counterindicates such a splitting. Very probably, other exceptionally large and small populations remain to be discovered, and the erection of subspecies based on size difference demands a much more comprehensive knowledge of the geographic pattern of size variation in *P. lagurus*. It also should be emphasized that the subspecies concept is not at all applicable to thelytokous forms (Enghoff, 1976 b).

With our present knowledge, I also would find it unwise to designate the exceptional populations as separate (sibling) species.

A third problem is constituted by the North American *P. fasciculatus*, which may very well be found to be only a subspecies of *P. lagurus* (cf. above).

DISTRIBUTION OF THE TWO FORMS

The total distribution of the two forms of *P. lagurus* was mapped by Enghoff (in press). This map was based on literature references, on part of the material dealt with in the present paper, and on material from Soviet and Madeira, belonging to the Natural History Museum, Gothenburg. Since the map was compiled, a considerable amount of new information has accumulated: Duy-Jacquemin (1975, 1976) recorded the bisexual form from several new localities in France and from Corfu (Greece); the thelytokous form the recorded from Nancy (NE. France) and from Washington and New Jersey (USA). A. Minelli (personal communication) has found the bisexual form near Pisa (Italy). M. Kane sent me unquestionable *P. lagurus* from Michigan, stating that no males are present among large samples of this species from Michigan and Ohio (USA). In spite of this new information, the total distribution of the two forms is still far from being wellknown, and I do not find it necessary to present a new map here.

As far as Denmark and S. Sweden are concerned, sufficient information is now available for presenting a provisional map (Fig. 3). As mentioned above, the thelytokous form seems to be absolutely predominant in S. Sweden: there is only one sample (Simris, Sk: 3 ♂♂ + 6 ♀♀) which indicates the presence of the bisexual form in S. Sweden. (Note that not all S. Swedish samples are entered on the map, but only those from Scania (Sk), the southernmost province). As mentioned above, the material seen by me, to some degree, is in conflict with Vandel's (1928) results. A restudy of Vandel's material is desirable.

In Denmark, on the other hand, both forms are undoubtedly present. The map gives the impression that the bisexual form is restricted to the Danish islands plus SE. Jutland, while the thelytokous form occurs throughout most of the country. This is reminiscent of the distribution pattern in another bisexual/thelytokous millipede, *Nemasoma varicorne* (Enghoff, 1976 c), but the evidence in the case of *P. lagurus* is much weaker than in *N. varicorne*. Certainly, more information is wanted before definite conclusions can be drawn.

The similarity of the distribution patterns of *P. lagurus* and *N. varicorne* can be extended to S. Sweden, provided that Vandel's data (1928) are erroneous (cf. above). However, the total distribution of the two forms of *P. lagurus*, as far as known, is quite different from that of *N. varicorne* (cp. the maps of *P. lagurus* (Enghoff, in press, and new data listed in the present paper) and *N. varicorne* (Enghoff, 1976 c)).

Until a more complete distribution map of the two forms of *P. lagurus* is available, very little can be concluded, except that *P. lagurus* undoubtedly is an example of geographic parthenogenesis (Vandel, 1928, Udvardy, 1969). Vandel's (1928) generalization: that the male percentage decreases from SW. Europe towards NE. Europe must, however, be dismissed. The same is most probably true of Schömann's (1956) hypothesis, supported by Meidell (1970): that the bisexual form may be dependent on a humid (maritime) climate.

ECOLOGY OF THE TWO FORMS

Although Schömann (1956) thoroughly studied the ecology of *P. lagurus*, no investigations comparing the bisexual and the thelytokous form have so far been undertaken. Duy-Jacquemin (1976) found that the thelytokous form survived better in captivity than the bisexual form. This may be due

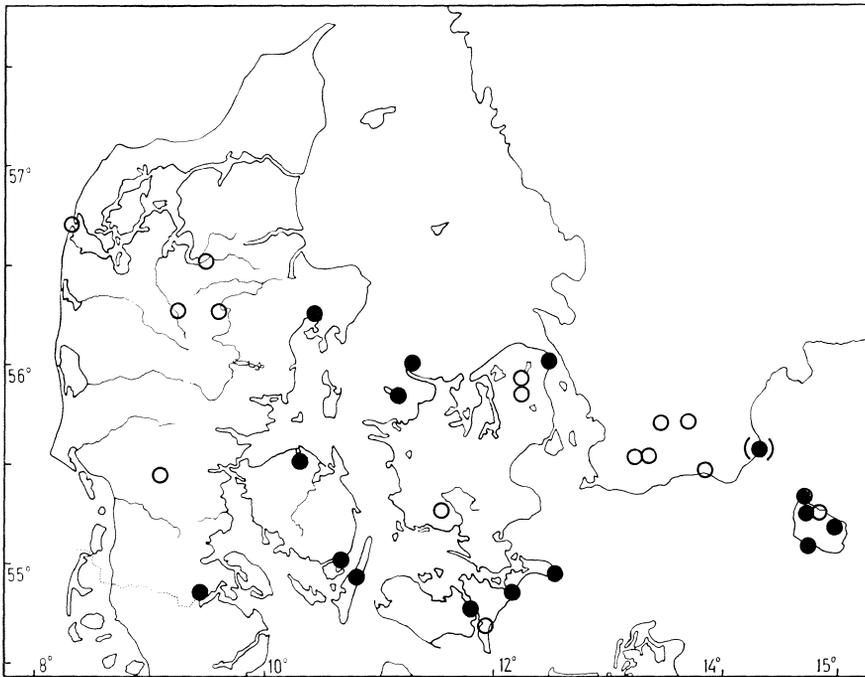


Fig. 3. Distribution of the two forms of *P. lagurus* in Denmark and the southernmost province in Sweden (Scania). Filled circles: bisexual form, open circles: thelytokous form. Many more thelytokous samples were seen from further north in Sweden (cf. Table 1). The filled circle in parentheses (SE. Scania) represents a sample of only 9 individuals.

Bisexual and parthenogenetic Polyxenus lagurus

Table 5. Danish samples, arranged according to habitat.

	Bisexual samples	Thelytokous samples
Associated with trees (under bark etc.)	7	4
Associated with stones (stone fences etc.)	5	4
In houses	0	2

to lesser tolerance of males compared to females (as in *Nemasoma varicornis*, (Enghoff, 1976 c)) or of bisexual females compared to thelytokous (and possibly polyploid) females (as in the weevil (Coleoptera: Curculionidae) *Otiorrhynchus dubius*, (Lindroth, 1954)).

In an area, where the two forms live sympatrically, like Denmark, it could be imagined that their habitats were different (Enghoff, 1976 a). *P. lagurus* actually occurs in a wide range of habitats: on trees (under bark etc.), in forest litter, under stones, in houses etc. In Table 5, the Danish samples are arranged after habitat type. It is evident that the present material reveals no difference between the two forms with regard to choice of habitat. It would be interesting to get more samples from houses, since so far only the thelytokous form has been found in this habitat. One of the samples from houses is the Marielyst-sample, consisting of exceptionally large individuals.

Schömann (1956) found a parasitoid gallmidge (Diptera: Itonididae), *Chilodiplosis vasta* Möhn, 1955 on individuals from two thelytokous populations in W. Germany. Duy-Jacquemin (1976) recorded the parasitoid from bisexual populations in France. I have seen gall-midge larvae, presumably *C. vasta*, on individuals from Humledal, B (bisexual), Løvel, EJ (thelytokous) and Kisa, Ög (thelytokous). In all cases, only single larvae were present. Some of the larvae were found detached from the host, but others were attached to one of the lateral trichome bundles by their anterior ends. This is hardly a natural position of the parasitoid. Schömann (1956) stated that the young larvae of *C. vasta* sit between the segments of the host. Later, they may move to the ventral side of the host, which dies from the attack.

REFERENCES

- Condé, B. & Duy, M. Nguyen, 1971: Pénicillates d'Israël rassemblés par G. Levy. *Bull. Mus. natn. Hist. Nat., Paris*, 2. Sér. 42: 1251–1258.
- Duy-Jacquemin, M. Nguyen, 1975: Étude biométrique comparée des races parthénogénétique et bisexuée de *Polyxenus lagurus* (L.) (Diplopoda, Pénicillate) basée sur les mensurations d'articles tarsaux. *Bull. Mus. natn. Hist. Nat., Paris*, 3. Sér. Zoologie 181: 1585–1609.
- 1976: Étude de la variabilité des caractères de deux espèces du genre *Polyxenus* (*P. lagurus* (L.) et *P. fasciculatus* Say (Diplopode, Pénicillate). *Ibid.* 249: 105–118.
- Enghoff, H., 1976 a: Competition in connection with geographic parthenogenesis: theory and examples, including some original observations on *Nemasoma varicorne* (C. L. Koch (Diplopoda: Blaniulidae). *J. nat. Hist.* 10: 475–479.
- 1976 b: Taxonomic problems in parthenogenetic animals. *Zool. Scripta* 5: 103–104.
- 1976 c: Parthenogenesis and bisexuality in the millipede, *Nemasoma varicorne* C. L. Koch, 1847 (Diplopoda: Blaniulidae). Morphological, ecological and biogeographical aspects. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.* 139: 21–59.
- in press: Parthenogenesis and spanandry in millipedes. *Abb. Verb. naturw. Ver. Hamburg.*
- Lindroth, C. H., 1954: Experimentelle Beobachtungen an parthenogenetischem und bisexuellem *Otiorrhynchus dubius* Stroem (Col. Curculionidae). *Ent. Tidskr.* 75: 111–116.
- Lokki, J., Suomalainen, E., Saura, A. & Lankinen, P., 1975: Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. II. Diploid and polyploid *Solenobia triquetrella* (Lepidoptera: Psychidae). *Genetics, Princeton* 79: 513–525.
- Lomholdt, O., 1976: The Sphecidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna ent. scand.* 4.
- Meidell, B. A., 1970: On the distribution, sex ratio and development of *Polyxenus lagurus* (L.) (Diplopoda) in Norway. *Norsk ent. Tidsskr.* 17: 147–152.
- Rantala, M., 1974: Sex ratio and periodomorphosis of *Proteroiulus fuscus* (Am Stein) (Diplopoda: Blaniulidae). *Symp. zool. Soc. Lond.* 32: 463–469.
- Reinecke, G., 1910: Beiträge zur Kenntnis von *Polyxenus*. *Jena. Z. Naturw.* 46: 845–896, 5 pl.
- Sahli, F., 1967: Sur le rapport numérique des sexes chez le Diplopode *Schizophyllum sabulosum* (L.) en Allemagne. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris Sér. D.* 264: 2333–2336.
- Schömann, K., 1956: Zur Biologie von *Polyxenus lagurus* (L. 1758). *Zool. Jb., Syst.* 84: 195–256.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J., 1969: Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- Suomalainen, E. & Saura, A., 1973: Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. I. Polyploid Curculionidae. *Genetics, Princeton* 74: 489–508.
- Tuzet, O. & Manier, J.-F., 1957: La spermatogenèse de *Polyxenus lucidus* Chalande et de *Polyxenus lagurus* Latr. *Annl. Sci. nat., Zool., 11. sér.* 19: 1–14.
- Udvardy, M. D. F., 1969: Dynamic zoogeography. Van Nostrand Reinhold Company, New York etc.

Bisexual and parthenogenetic Polyxenus lagurus

- Vandel, A., 1926: La spanandrie (disette de mâles) géographique chez le myriapode *Polyxenus lagurus* (L.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 182: 1100–1102.
– 1928: La parthénogenèse géographique. *Bull. biol. Fr. Belg.* 62: 164–281, 3 pl.

SAMMENDRAG:

En morfologisk sammenligning mellem biseksuelle og parthenogenetiske *Polyxenus lagurus* (Linné, 1758) (Diplopoda, Polyxenidae) i Danmark og Sydsverige, med bemærkninger om taxonomi, udbredelse og økologi.

Det har længe været kendt, at *Polyxenus lagurus* omfatter såvel en biseksuel som en parthenogenetisk – eller nøjagtigere: thelytok – form (thelytoki er den type parthenogenese, hvor ubefrugtede æg udvikles til hunner). Tidligere forfattere har hævdet, at de to former kunne skelnes morfologisk. I nærværende artikel påvises det, at begge former er mere variable end tidligere antaget og således *ikke* kan adskilles ved hjælp af de undersøgte karakterer (farvetegning, hovedbredde, længde af tarser, antal af trichomer og sensiller på forskellige legemsdele).

En af de undersøgte thelytoke populationer udmærker sig ved ekstraordinær stor størrelse og danner et modstykke til en tidligere beskrevet »dværg«-population af den biseksuelle form.

Da der således ikke kan påvises nogen morfologisk forskel mellem de to former, kan de i praksis kun adskilles ved hjælp af kønskvotienter i foreliggende materiale. Denne adskillelse besværliggøres af, at man ikke kan udelukke, at den thelytoke form kan producere nogle få hanner (dette kendes fra andre thelytoke dyr). De to former er blevet adskilt ved en han-procent på 10, hvilket naturligvis er en arbitrær grænse.

Det anbefales at undlade at betragte den thelytoke form som en særskilt art eller underart. Ligeledes bør de afvigende »kæmpe«- og »dværg«-populationer ikke udskilles som arter eller underarter. På den anden side findes der overgangsformer mellem *P. lagurus* og den nordamerikanske *P. fasciculatus*, som måske bør betragtes som en underart af *P. lagurus*.

Angående udbredelsesforhold gives der supplerende oplysninger til et andetsteds publiceret kort over de to formers totale udbredelse. Udbredelsen i Danmark og Skåne vises på et særskilt kort. Der kræves dog flere oplysninger, før udbredelserne kan gøres til genstand for velfunderede fortolkningsforsøg.

Polyxenus lagurus kan findes på mange forskellige habitater: under bark på døde eller syge træer, blandt vissent løv i skovbunden, under sten, i huse etc. Der synes dog ikke at være nogen forskel mellem de to former i habitatvalg (dog foreligger kun et ret ringe antal oplysninger – Tabel 5).

Fra Tyskland og Frankrig er beskrevet en parasitoid galmyg, *Chiliodiplosis vasta*, der har *P. lagurus* som vært. Galmyggelarver (givetvis *C. vasta*) er fundet på biseksuelle individer fra Bornholm og på thelytoke individer fra Østjylland og Østergötland.

Author's address:

Zoologisk Museum, Universitetsparken 15,
DK - 2100 Copenhagen Ø, Denmark.

Anmeldelse

O. Karsholt & E. Schmidt Nielsen: Systematisk fortegnelse over Danmarks sommerfugle. (Catalogue of the Lepidoptera of Denmark). 1976. 128 pp. Scandinavian Science Press Ltd., Klampenborg, Denmark. Pris: D.kr. 64,00 ekskl. moms.

Udgivelsen af en ny dansk sommerfuglefortegnelse er en stor og glædelig begivenhed, idet det i realiteten er over hundrede år siden, at et tilsvarende arbejde blev trykt. Ganske vist har de to nyeste finske sommerfuglekataloger fra henholdsvis 1962 og 1971 også medinddraget Danmark, men rent faktisk afløser den foreliggende fortegnelse Andreas Bang Haas' arbejder fra årene 1874–1881. Man kan med en vis ret sige, at fortegnelsen er et synligt udtryk for de mange nye resultater indenfor to forskningsområder, som har været i rivende udvikling gennem de seneste 25 år, dels den nationale faunistiske udforskning af den syddanske del af kongeriget og dels den internationale taxonomiske forskning, hvor udredningen af nomenklatoriske problemer stadig udgør en ikke uvæsentlig del af arbejdet indenfor ordenen Lepidoptera. Da nomenklaturen indenfor en lang række familier ikke har været underkastet en egentlig revision i de danske håndbøger fra de sidste 38 år, er der efterhånden opstået et betydeligt skel mellem den navngivning, der benyttes i Danmark sammenlignet med det øvrige Europa, måske med undtagelse af Sverige. Det foreliggende arbejde repræsenterer således en hårdt tiltrængt ajourføring og må alene af den grund hilses velkommen.

Hvad angår den foreliggende fortegnelses slægts- og artsnavne, har forfatterne fulgt de internationale regler, således at prioritetsreglen på en enkelt undtagelse nær er fulgt ubetinget. Dette medfører, at en meget lang række arter fremover vil have helt andre slægts- og artsnavne end dem, som danske entomologer er blevet fortrolige med. Især hos uglerne (Noctuidae) og de to viklerfamilier (Tortricidae og Cochyliidae) er der sket talrige ændringer af artsnavne – d.v.s. på det niveau hvor den sommerfugleinteresserede normalt benytter de latinske navne. Ændringerne vil bl.a. medføre, at der fremover vil være to ugler med artsnavnet *confusa* og to målere med navnet *sylvata*, hvorfor slægtsnavnene for fremtiden vil være nødvendige for at kunne sikre de pågældende arters rette identitet. Man kan derfor roligt forudse en besværlig overgangsperiode her i landet, inden samlerne bliver fortrolige med den nye nomenklatur. Denne periode vil dog kunne afkortes på flere måder, f.eks. ved at de danske foreninger lader fremstille nye samlingsetiketter med tidssvarende slægts- og artsnavne, eller ved at »Fauna Entomologica Scandinavica« vil prioritere behandlingen af en familie som viklerne højt, da de nomenklatoriske ændringer som før nævnt er særlig omfattende her.

Grundlaget for den danske fortegnelse har været den reviderede udgave af Kloet & Hincks britiske katalog, som Bradley, Fletcher og Whalley publicerede i 1972. Det vil derfor være naturligt at sammenligne de to kataloger med hinanden. Her afviger den danske ved at have arten som laveste systematiske kategori, mens den britiske også behandler underarterne. Denne begrænsning må betragtes som et beklageligt fejlskøn fra forfatterens side, idet problemerne omkring de enkelte arters geografiske variabilitet er et område, der interesserer talrige danske lepidopterologer. Som begrundelse for denne begrænsning anfører forfatterne, at der kun i ringe omfang foreligger danske undersøgelser på dette område. Denne påstand kan dog anfægtes med henvisning til den udførlige omtale, som både Skat Hoffmeyer og Torben W. Langer har givet disse problemer i deres håndbøger over danske storsommerfugle. I den foreliggende fortegnelse fremtræder de subspecifikke navne kun som ukommenterede synonymymer, hvad anmelderen anser for fortegnelsens største mangel.

Anmeldelse

Forfatterne har iøvrigt udført et prisværdigt og grundigt forarbejde for at sikre, at fortegnelsen kun omfatter sikre fund, og indslæbte arter er tydeligt markeret med særlig signatur. I kommentarerne er en række arters forsvinden fra fortegnelsen blevet nærmere begrundet. Under disse kommentarer savnes imidlertid en omtale af noctuiden *Cryphia muralis* (Forster 1771). Selvom nærværende anmelder i 1964 foreslog, at den burde udelades af kommende fortegninger, har det senere vist sig, at de eksemplarer, som er det oprindelige grundlag for dens forekomst i danske fortegninger, ikke umiddelbart kan afvises. En nærmere kommentar på dette sted er derfor motiveret. Det har nemlig vist sig, at de uetiketterede eksemplarer fra coll. Iversen, som efter Iversens død blev opdaget og publiceret som sandsynligvis danske af Sønderup i Flora og Fauna (1926:48), allerede har været kendt og opfattet som danske længe forinden, idet arten *muralis* allerede omtales som dansk fra Lolland af L. P. Jensen i hans Sjællands-fortegnelse i Flora og Fauna (1919:54). Selvom grundlaget for artens danske forekomst stadig er yderst spinkelt, er det dog ikke mere spinkelt end for andre arter som f.eks. *Agrochola laevis* Hb., som opføres uden kommentar i fortegnelsen. Ingen af dem repræsenterer øjensynlig stabile elementer i landets fauna, og *muralis* kunne derfor godt være medtaget med forannævnte kommentar.

I et så grundigt og sobert arbejde som det foreliggende vil en detaljeret kritik virke urimelig, selvom det bør anføres, at berettigelsen af adskillige af de nye navne fortsat vil kunne diskuteres. Anmelderen skal derfor kun trække et eksempel frem på grund af dets interesse for danske entomologer, og fordi det viser, hvor lemfældigt og subjektivt et grundlag mange afgørelser af ældre navnes identitet beror på. Eksemplet er taxonet *Papilio flava* Brünnich 1763, som Hoffmeyer & Knudsen i deres 1938-fortegnelse indførte som erstatningsnavn for bredpanden *Adopaea thaumas* Hfn., og som fortegnelsens forfattere derfor rubricerer som et yngre synonym for *Thymelicus sylvestris* (Poda 1761). Billedet af typen i Pontoppidans danske atlas viser imidlertid et helt andet eksempel, som med lige så stor ret kan bestemmes som *Thymelicus lineola* (Ochsenheimer 1808). Da eksemplaret sammen med Brünnichs øvrige materiale formodentlig gik tabt under Københavns bombardement i 1807, kan problemet omkring dets rette identitet i praksis kun løses ved at oprette en neotype for »*Papilio flava*« fra dens terra typica d.v.s. det område, hvor Brünnich må formodes at have indsamlet sit eksemplar. Dette område er mest sandsynligt Københavns omegn, og dér, som på resten af Sjælland, har i de sidste 100–150 år kun den art været kendt, som for tiden hedder *lineola*, og som først blev beskrevet 35 år efter »*Papilio flava*«. Udfra disse aspekter burde der i det mindste være anbragt et ? ud for *flava*-navnet ved dets nuværende placering for at markere problemerne omkring dets identitet.

I et arbejde af dette omfang vil det også altid kunne diskuteres, hvilke synonymer der bør medtages. I det store og hele må man være forfatterne taknemlig for deres tilbageholdenhed, når undtages de ovenanførte kritiske bemærkninger omkring subspecies-kategorien. Under gennemlæsningen har anmelderen kun savnet få navne. Under fjermøllet *Platyptilia calodactyla* L. burde forfatterne dog have medtaget (?) synonymet *doronicella* Fuchs, som i den tidligere danske litteratur har været anvendt til betegnelsen for den habituel afvigende mørke skovform, som ved nærmere undersøgelse måske vil vise sig at være en god art.

Et afgjort plus er de meget få trykfejl i fortegnelsen. Herved vil den ikke i nævneværdig grad belaste kommende fortegnelsers opregning af fejlstavningssynonymer. An-

Anmeldelse

meldereren skal kun gøre opmærksom på at den korrekte betegnelse for måleren stadig er *Idaea humiliata*.

De anførte indvendinger rækker dog ikke ved den kendsgerning, at der med den foreliggende fortegnelse er tale om et sobert og grundigt arbejde, hvis mange oplysninger vil være til stor hjælp for alle entomologer som arbejder seriøst med den danske sommerfuglefauna. Den være hermed anbefalet på det varmeste.

Svend Kaaber

Leif Lyneborg: Sommerfugle i Farver. 1. Dagsommerfugle. 135 sider inkl. 48 farvetavler af N. Jønsson. Politikens Forlag 1974. Pris 27 kr. 2. Natsommerfugle. Som foregående. Politikens Forlag 1975.

Disse bøger er de første bind i en planlagt længere serie af bestemmelsehåndbøger over europæiske hvivelløse dyr. Bøgerne henvender sig nok i første række til den store kreds af »almindeligt naturinteresserede« læsere, men de behandler et så stort artsantal, at de utvivlsomt også vil være af interesse langt ind i de viderekommende entomologers rækker, og en omtale på dette sted er derfor berettiget.

Bøger af denne type bæres naturligvis først og fremmest af illustrationerne, og N. Jønsson må siges at være sluppet pænt fra sin debut som naturhistorisk illustratør. Mest har det på imago-tavlerne knebet med at få vingerne »sat på« kroppen på den rigtige måde, navnlig bagvingeroden virker ofte for kort. Men dyrenes vingetegning, som selvfølgelig reelt er langt vigtigere, er i det store og hele godt gengivet. På larvetavlerne irriterer især de helt umulige stillinger, i hvilke mange af dyrene er anbragt på deres foderplanter; her burde nok forfatteren have ydet større bistand.

Begge bøger indeholder nogle indledende tekstafsnit med kortfattede, men pædagogiske, oplysninger om bygning, klassifikation, navngivning m. m. Hovedparten af tekstsiderne er helligst omtalen af de afbildede arter.

Forfatterens problemer med artsudvælgelsen og udarbejdelsen af den tilhørende tekst har naturligvis været vidt forskellige i de to bind. Arbejdet med dagsommerfuglebindet har været taknemmeligt; her har næsten alt kunnet baseres på de oplysninger, som er samlet sammen i Higgins & Riley's håndbog fra 1970 eller i hvert fald i den litteratur, disse forfattere refererer. Yderligere har det været muligt inden for de givne rammer at medtage omkring 3/4 af alle det behandlede områdes arter, så bogen virker i høj grad dækkende. Så tæt er man på det fuldstændige, at det havde været nærliggende konsekvent at nævne, i hvilke artsgrupper der er foretaget udeladelser; brugeren ville så med sikkerhed have vist, hvor en bestemmelse skulle tages med forbehold. En lille ejendommelighed: principperne for underartsnavngivning er nok omtalt i indledningen, men i artsbeskrivelserne anvendes binære og trinære navne tilsyneladende vilkårligt mellem hinanden.

Anderledes problematisk har jo natsommerfuglebindet været; dels har her kun ca. 5 pct. af det samlede artsantal kunne dækkes, dels er der for mange gruppers vedkommende slet ingen nyere sammenfattende litteratur at bygge på. Forfatteren har imidlertid, med kyndig hjælp af O. Karsholt og E. Palm, nået et resultat, som forekommer meget tilfredsstillende. Inden for storsommerfuglene synes man sjældent, der er egentlige mangler i udvalget, mest savner anm. nok uglen *Mania maura* (»det sorte ordensbånd«). Trods sin meget begrænsede udbredelse burde måske også et så markant dyr som brahmæiden

Anmeldelse

Eurobrahmaea europaea have været medtaget på linie med den ligeledes sjældne, men berømte saturniide *Graellsia isabellae*. Det er forøvrigt ikke korrekt at sidstnævnte art kun findes i Centralspanien. Der har i over 50 år været kendt bestande af arten i Sydafrika. – Småsommerfuglene er, som altid i den slags bøger, noget stedmoderligt behandlet, omend næsten alle familier er repræsenteret. I hvert fald for tavlepladsens skyld kunne repræsentationen dog godt have været rigeligere; selv om dyrene er gengivet i »125« eller »150 pct. naturlig størrelse« (som det lidt krukke hedder i tavleteksterne) er der stadig meget hvidt papir til rådighed på de pågældende sider! På enkeltheder i teksten skal ikke gås ind her; generelt er oplysningerne både rigtige og væsentlige. I mange tilfælde siges det udtrykkeligt i afsnittet »kendetegn«, at den afbildede art repræsenterer et antal ensartede former; denne oplysning kunne og burde imidlertid have været givet i endnu mange flere tilfælde. Meget forvirrende er desværre dyrenes rækkefølge. I indledningen gives en »zoologisk« oversigt over overfamilierne, men denne har ringe lighed med rækkefølgen på tavlerne og i beskrivelserne. F. eks. er thyatiriderne fjernet fra deres nære slægtninge, drepaniderne, og i teksten s. 77 får man det indtryk, at kun små detaljer skiller dem fra ugerne. Upædagogisk er også sammenblandingen af de ditryse og monotryse »møl«-familier, og inden for målerne nærmer slægternes rækkefølge sig det kaotiske.

Disse forbehold er småting. Bøgerne er yderst anbefalelsesværdige som en oversigt over de europæiske sommerfugles formrigdom. De er rigelig deres pris værd.

N. P. Kristensen

ERIK PYNDT

* 25. september 1914

† 18. juli 1976

Søndag d. 18.7.1976 døde Erik Pyndt, Saksøbing. Det var en blodprop, der i en alt for tidlig alder, afsluttede hans liv. Pyndt var født i Nexø d. 25.9.1914 som søn af apoteker Pyndt og hustru.

I Pyndt's barndom flyttede faderen til Nykøbing som apoteker, hvor Erik Pyndt begyndte at samle sommerfugle allerede i sine tidlige ungdomsår, og ihærdigt blev han ved til sin død.

I 1940 fik Pyndt stilling på Ærø apotek, og i de år, hvor han var der, havde han meget forbindelse med de fynske samlere, C. S. Larsen, Groth, Sørensen, Niels Petersen. Han opretholdt stadig forbindelse til sine fynske venner.

I slutningen af 40-erne kom jeg i forbindelse med Pyndt, han var da ansat på faderens apotek i Nykøbing. I 1961 blev Pyndt provisor på Saksøbing apotek. Da han kom til Saksøbing, blev venskabet med lærer Kaj Pedersen af særlig betydning. Der blev samlet ivrigt og systematisk, og gennem de mange år blev det til en af de større samlinger. Pyndt havde ved sit medlemskab af Naturhistorisk Forening for Lolland-Falster forbindelse med naturelskere fra egnen og ikke mindst med Erling Pedersen, Bogø.

Gennem sin viden og sin store samling kom Pyndt også i kontakt med de københavnske sommerfuglesamlere, ja, hans ry nåede til Århus. (Se Knudsen og Hoffmeyer – Danske sommerfugle).

Hans beskedenhed skal fremhæves, men han besad megen viden. Udover at kende danske sommerfugle og kende dem godt var han i besiddelse af stor botanisk viden til gavn for sig selv og sine medsamlere; han havde stor færdighed og evne til at finde de dyr, han ledte efter.

Vi, der kom i hjemmet på Parkvej, følte os altid velkomne og fru, Dida Pyndt, tog altid godt mod sommerfuglevennerne.

Igennem de mange år fandt Pyndt en del nye arter for den danske fauna, men også et stort antal arter, som ikke tidligere var kendt fra de lolland-falsterske områder blev noteret. Foruden de i publikationslisten nævnte arter er desuden arterne *Hypsolophus ustalellus* F. og *Coleophora succursella* H.-S. første gang fundet i Danmark af Erik Pyndt og meddelt af W. van Deurs i Entomologiske Meddelelsers fundlister. Inden sin død fandt Pyndt en for Danmark ny art, *Leucophilapteryx omnisella* Stt., der senere vil blive publiceret.

† Erik Pyndt

Erik Pyndt's sommerfuglesamling, ca. 25.000 eksemplarer, er overgået til Kaj Pedersen, Sakskebøbing, og vil senere blive videregivet til Zoologisk Museum, København.

Jens Lundqvist

ERIK PYNDT'S ENTOMOLOGISKE PUBLIKATIONER:

- 1944 *Cidaria bifasciata* Hw. (*L. unifasciata*) på Ærø. *Flora og Fauna*: 133.
1944 *Myelois cribella* på Ærø. *Ibid.*: 146.
1945 Snerlesværmeren (*Herse convolvuli*) på Ærø. *Ibid.*: 40.
1947 *Colias hyale* L. *Ibid.*: 16.
1948 Sommerfugle på Falster. *Ibid.*: 94-95.
1948 Ny storsommerfugl for Danmark: *Zanclognatha tarsiplumalis* Hb. *Ibid.*: 128-129.
1950 Ny Micros: *Borkhausenia schaefferella* L. *Ibid.*: 46-47.
1950 Sommerfuglenotater fra Lolland-Falster. *Ibid.*: 47-48.
1952 Sommerfugle på Lolland-Falster. *Ibid.*: 29-30.
1956 Ny dansk storsommerfugl: *Arenostola extrema* Hb. *Ent. Meddr*, 27: 186-189.
1958 Sommerfugle på Lolland-Falster. Lidt om indsamlingsarbejdet og omtale af en interessant lokalitet. *Flora og Fauna*: 97-102.
1958 Lidt om *Arenostola extrema* Hb. *Ibid.*: 203-204.
1972 *Chionodes tragicella* Heyd. ny for Danmark (Lep., Gelechiidae). *Ent. Meddr*, 40: 72-74.
1975 (sammen med Kaj Pedersen) *Dystebenna stephensii* Stt. og *Coleophora sylvaticella* Wood. nye for Danmark. *Ibid.*: 110-114.