

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.

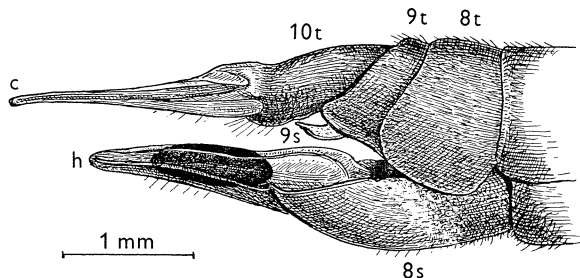


Fig. 1. Ovipositor af *Tipula (Tipula) oleracea* L. c cerci, h hypovalves, s sternit, t tergite. Tegnet af H. Bülow Hansen (10).

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 sternite 8 bærer ovipositors nederste del, de nedre klapper, sternalvalverne, hypovalves. Sternite 8 kan være mere eller mindre sammenvokset med de nedre klapper. En rudimentær sternite 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. sternite. Hos nogle arter er også tergite 8 og segment 7 forstørret. Under parringen griber vedhæng på 9. sternite i hannens hypopygium den dorsale del af hunnens 8. sternite 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. sternite 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, *Phalacrocerera replicata* (L.) gør det slet ikke. Nævnte rækkefølge svarer

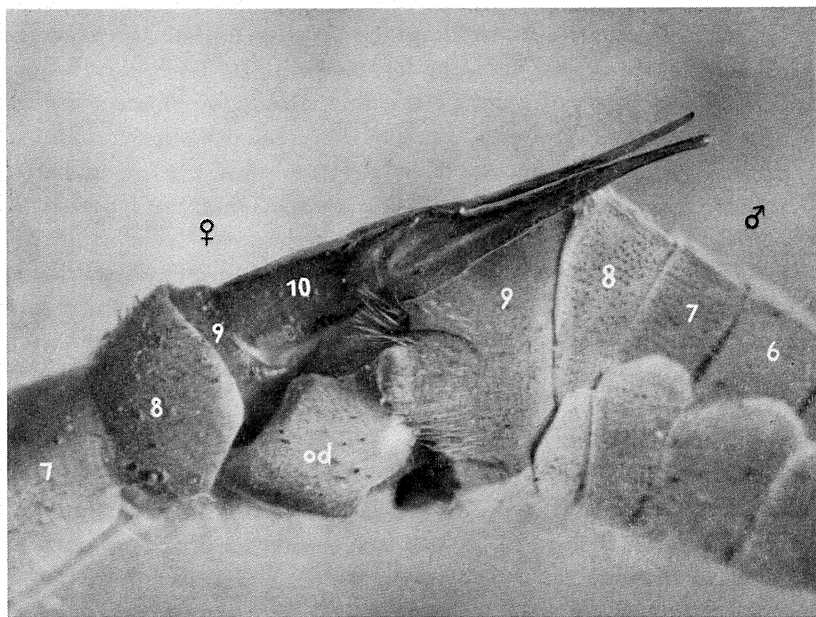


Fig. 2. Parring. *Tipula* (*Tipula*) *paludosa* Meigen. $\times 17.5$, od ydre dististylus, vedhæng til hannens 9. sternit. Foto Arne Nørrevang (13).

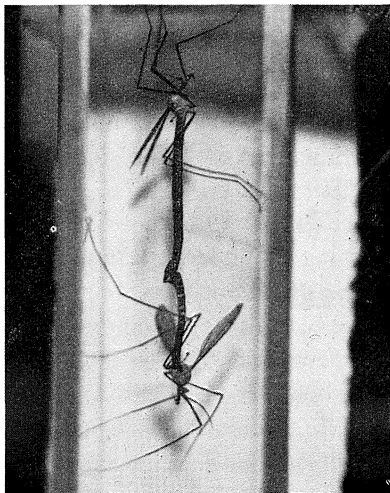


Fig. 3. Parring. *Tipula (Odonatisca) juncea*. × 1. Foto A. Hemmingsen (13).

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.

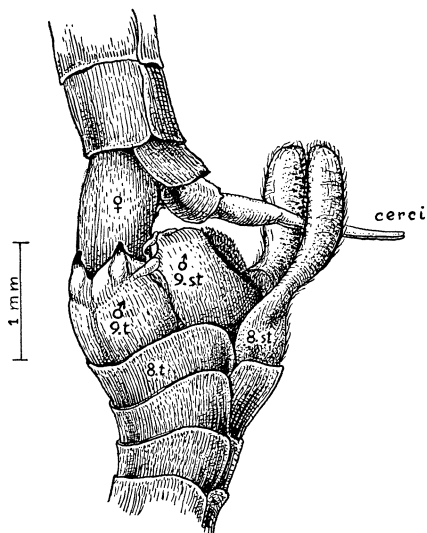


Fig. 4. Parring. *Tipula (Savtshenkia) stegeri* Nielsen. Tegnet af H. Bülow-Hansen (3).

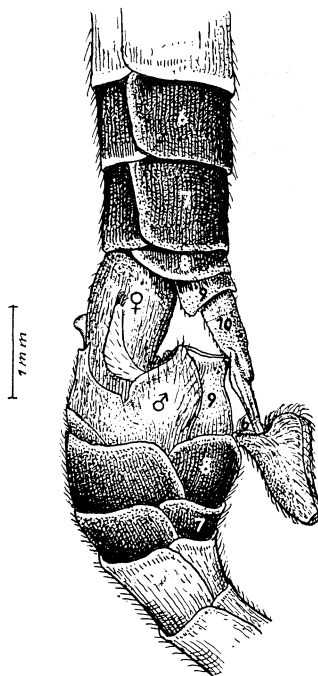


Fig. 5. Parring. *Tipula (Schummelia) variicornis* Schummel. $\times 12$. Tegnet af H. Bülow-Hansen (13).

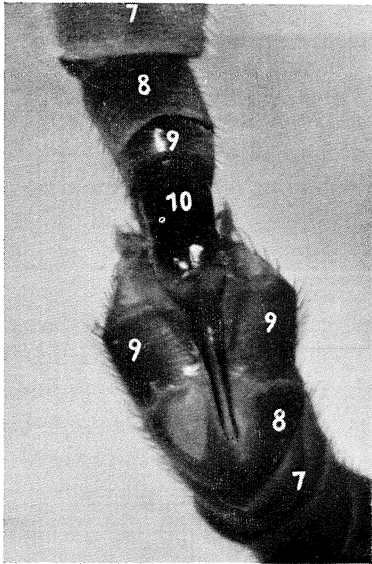


Fig. 6. Parring. *Tipula (Beringotipula) unca* Wiedemann. \times ca. 15. Foto A. Hemmingsen (13).

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-

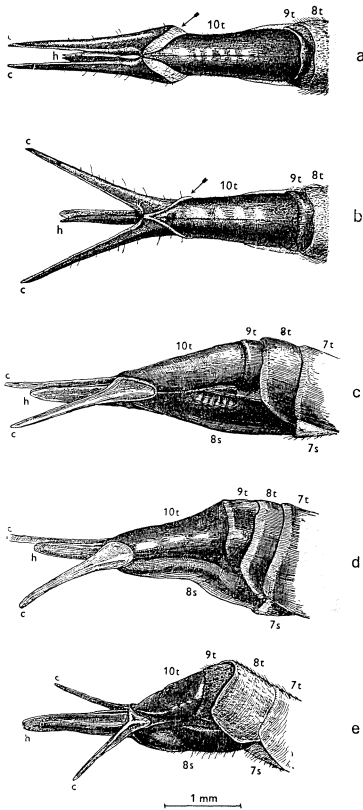


Fig. 7. Ovipositorer af (a, b og c) *Tipula* (*Oreomyza*) *truncorum* Meigen; (d) *Tipula* (*Pterelachisus*) *pseudoirrorata* Goetghebuer; og (e) *Tipula* (*Beringotipula*) *unca* Wiedemann, c, cerci; h, hypovalves; s. sternit; tergite. Pilene i a og b viser det bøjelige bløde hudareal. Tegnet af H. Bülow-Hansen (5).

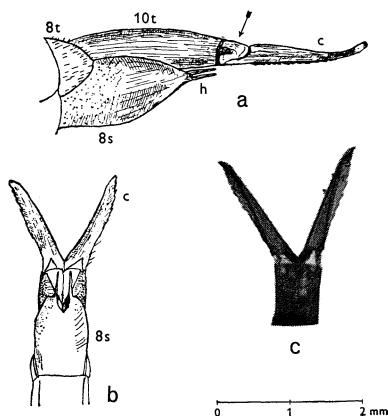


Fig. 8. Ovipositor af *Tipula (Vestiplex) scripta* Meigen. a set fra siden, b og c nedefra, c cerci, h hypoalves, s sternit, t tergit. Pilene i a viser det bøjelige, bløde hudareal, set i c som trekantede hvide arealer, i hvis ydre kanter mørke bånd formentlig spiller en rolle ved åbning af cerci. Tegnet 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

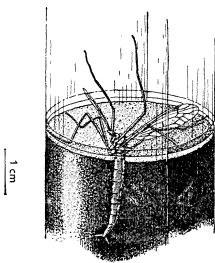


Fig. 9. *Tipula (Vestiplex) nubeculosa* Meigen (= *rubripes* Schummel) borende og dannende et kammer til æggene i bunden af borekanalen. Tegnet af H. Bülow-Hanssen (5).

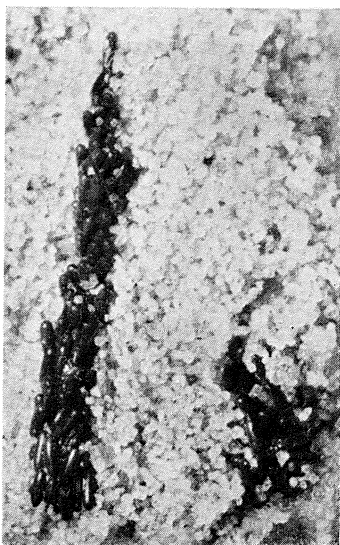


Fig. 10. Æg af *Tipula (Odonatisca) juncea* Meigen, i borekanal i sand. Foto Arne Nørrevang (5).

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 savtakkede 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 dipternerne, 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

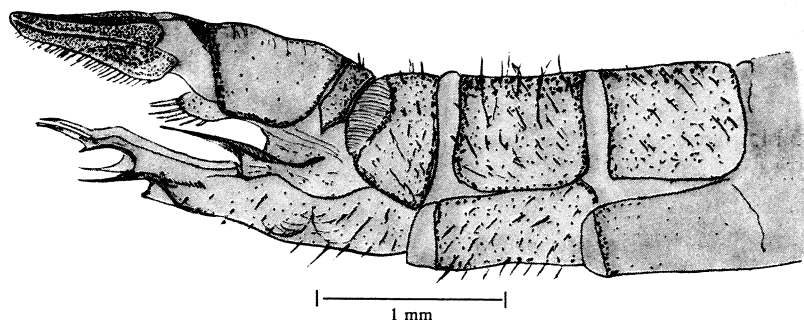


Fig. 11. Ovipositor af *Tipula (Lunatipula) macquarti lesnei* Pierre. Tegnet af Ole Dybkjær (7).

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).

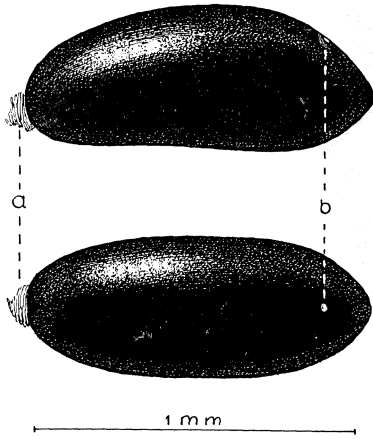


Fig. 12. Æg af *Tipula (Tipula) czizeki* De Jong. a trådnøgle, b mikropyle. Tegnet af H. Bülow-Hansen (4).

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 vingemusklerne 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 nødvendigt 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

Afhandlinger 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