©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

OHAUS, F., XVII. Beitrag zur Kenntnis der Ruteliden (*Col. lamell.*) Stett. Ent. Ztg., **76**, 88—143, 1915.
—, Beitrag zur Kenntnis der paläarktischen *Anomala*-Arten (*Coll. lamell. Rutelin.*). Stett. Ent. Ztg., **76**, 302—331, 1915.
—, Coleopterorum Catalogus Junk-Schenkling, Pars 66, *Scarabaeidae*. Berlin 1918.
—, Genera Insectorum Fasc. 199a, Coleoptera lamellicornia, Fam. *Scarabaeidae*, Subfam. *Rutelinae*, 1. Teil, 1934.
—, Revision der Gattung Mimela Kirby (*Col. Scarab. Rutelin.*) Dtsch. Ent. Ztschr., 65—88, 1943.
PAULIAN, R., Faune de France 38, Coléoptères scarabeides. Paris, 1941.
REITTER, EDM., Bestimmungstabelle der Melolonthidae aus der europäischen Fauna und den angrenzenden Ländern. Verh. naturf. Ver. Brünn, **41** (1902) 28—154, 1903.
RITTERSHAUS, KL., Studien zur Morphologie und Biologie von *Phyllopertha horticola* L. und *Anomala aenea Geer* (*Coleopt.*). Z. Morphol. Oekol. Tiere, 8, 271—408, 1927.
SCHNEIDER, O., V. Über Melanismus korsischer Käfer. Abh. naturw. Ges. Isis Dresden, 1902, 49—50, 1903.
SHARP, D. & MUIR, F., The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. Transact. ent. Soc. London, 477—642, 1912.
VERHOEFF, C., Vergleichende Untersuchungen über Abdominalsegmente und Kopulationsorgan der männlichen Coleopteren. Dtsch. Ent. Ztschr., **37**, 113—170, 1893.

Die europäischen Arten der Plecopterengattung *Isoperla Banks* (= *Chloroperla Pictet*)

(Mit einem Beitrag zur Analyse der Verbreitungsgeschichte einer fließwasserbewohnenden Gattung)

Von JOACHIM ILLIES

Fuldastation der Limnologischen Flußstation Freudenthal
der Hydrobiologischen Anstalt der Max-Planck-Gesellschaft,
Schlitz, Oberhessen[1])

(Mit 19 Textfiguren)

Inhalt:

		Seite
I.	1. Einleitung	369
	2. Diagnostischer Wert der äußeren Körpermerkmale	371
	3. Die Bewaffnung des Ductus ejaculatorius	375
	4. Methodik der Präparation	380
II.	Systematik (Imagines)	381
III.	Larven	395
IV.	Verbreitung und Ökologie	402
V.	Verbreitungsgeschichte	411
VI.	Literaturverzeichnis	423

I, 1. Einleitung

Trotz auffallender Größe und häufigem Vorkommen in unseren Fließgewässern sind die Setipalpia nur ungenügend bekannt und, wie jeder Unter-

[1]) Durchgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

sucher bemerken muß, der sich mit dieser Gruppe eingehender befaßt, nach der vorliegenden Literatur z. T. unbestimmbar.

Dies erscheint um so erstaunlicher, als bereits in der Frühzeit der Systematik (PODA, SCOPOLI, PANZER) die ersten Abhandlungen über die Arten dieser Unterordnung erschienen, und das Gros der europäischen Setipalpia bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts (BURMEISTER, CURTIS, NEWMAN, PICTET, RAMBUR, STEPHENS) beschrieben wurde.

Aber gerade das hohe taxonomische Alter der meisten Arten, verbunden mit den knappen Diagnosen der damaligen Zeit und der Unauffindbarkeit der Typen, erschwert für den heutigen Betrachter das Studium dieser Gruppe und hat in der vergangenen Zeit zu einer ganzen Reihe von Irrtümern geführt.

In den letzten Jahren sind nun in einigen europäischen Nachbarländern ausführliche Untersuchungen der Plecopterenfauna unternommen worden (AUBERT, BRINCK, KÜHTREIBER u. a.), die unsere Kenntnis dieser Gruppe wesentlich erweiterten und gleichzeitig den diagnostischen Wert der bisher gebräuchlichen Bestimmungsmerkmale untersucht haben.

Dabei zeigte sich der Grund für die Schwierigkeiten, die gerade die größeren Plecopteren der Systematik entgegenstellen: die Variationsbreite der einzelnen Arten in Flügellänge, Körperproportionen, Färbung und Zeichnung ist wesentlich größer als früher angenommen.

Die allein auf diesen Merkmalen beruhenden Artdiagnosen der älteren Autoren sind deshalb in vielen Fällen von zweifelhaftem Wert, sind von späteren Untersuchern oft genug miteinander verwechselt worden und sind für eine sichere Bestimmung somit völlig ungeeignet.

Auch die sekundären Sexualcharaktere, die bei den Filipalpia (besonders bei Capniden, Nemouriden und Leuctriden) ausgezeichnete diagnostische Merkmale darstellen, erweisen sich hier als großenteils unbrauchbar: sie sind wenig entwickelt und kaum variabel bei den ♂♂, bzw. — Subgenitalplatte der ♀♀ — von einer ähnlich verwirrenden Variationsbreite wie die übrigen äußeren Merkmale.

Es ist offenkundig, daß nur die Berücksichtigung der primären Sexualorgane der ♂♂ hier, wie in vielen anderen Fällen in der Entomologie, noch die Hoffnung bietet, zu einer sicheren Grundlage der Systematik zu gelangen. Solche primären Sexualorgane galten aber für die Setipalpia lange Zeit als nicht auffindbar.

Für die hier zu behandelnde Gattung *Isoperla* hatte zwar KLAPALEK (1896) bereits einen „Titillator" nachgewiesen, aber erst DESPAX (1936) untersuchte dies Organ genauer, stellte seine Art-Spezifität fest und führte es in die Systematik ein.

Damit sind die Angehörigen der Gattung *Isoperla* nunmehr eindeutig zu diagnostizieren.

Leider behandelte DESPAX in seiner Monographie fast ausschließlich französische *Isoperla*-Arten. Auch in einigen anderen europäischen Län-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

dern (Italien: FESTA 1937ff., England: HYNES 1940, Holland: GEIJSKES 1940, Schweiz: AUBERT 1946ff., Schweden: BRINCK 1949) sind die Vertreter dieser Gattung inzwischen unter Berücksichtigung des „Titillators" revidiert worden.

Für Deutschland aber stand eine solche Neubearbeitung bisher aus. Vom Verf. (ILLIES 1952a) konnten bereits zwei neue deutsche Arten beschrieben werden, und die vorliegende Arbeit enthält nunmehr eine Revision aller deutschen und darüber hinaus aller europäischen Arten.

Da somit der Artbestand dieser Gattung im europäischen Raume weitgehend geklärt sein dürfte, ist jetzt auch der Zeitpunkt gekommen, daß eine auf einer sicheren Systematik basierende Aussage über Metamorphose, Verbreitung, Ökologie und Verbreitungsgeschichte dieser artenreichsten Setipalpia-Gattung getroffen werden kann.

Dabei war es nötig, ein umfangreiches Material durchzusehen. Es gehört — abgesehen von meinen eigenen Fängen — den folgenden Sammlungen an:

Coll. AUBERT — Lausanne
Zoologische Sammlung des Bayer. Staates — München
Coll. BRINCK — Lund
Deutsches Entomologisches Institut — Berlin-Friedrichshagen
Coll. DITTMAR — Landesanstalt für Fischerei, Albaum/Sauerland
Coll. KÜHTREIBER — Innsbruck
Coll. LE ROI — Museum Alexander Koenig — Bonn
Coll. SCHÖNEMUND — Museum Alexander Koenig — Bonn
Natur-Museum SENCKENBERG — Frankfurt a. M.
Coll. ULMER — Hamburg-Rahlstedt

Für die Überlassung dieses Materials möchte ich an dieser Stelle herzlich danken.

I, 2. Diagnostischer Wert der äußeren Körpermerkmale

Obwohl man auf Berücksichtigung äußerer morphologischer Merkmale nur ungerne verzichten möchte, besonders da die Weibchen sonst stets unbestimmbar bleiben würden, haben sich KEMPNY (1900), BENGTSSON (1933), KÜHTREIBER (1934) und DESPAX (1936) bereits ausführlich damit befaßt, die Unsicherheit einer auf ihnen aufbauenden Diagnose in der Gattung *Isoperla* aufzuzeigen.

Für einige gebräuchliche Merkmale soll diese Überprüfung hier nachgeholt bzw. ergänzt werden:

Cerci:

Die Farbe der Cerci, besonders der Grundglieder, wurde lange Zeit für in höherem Maße konstant gehalten als z. B. die Kopfzeichnung. So wird von KÜHTREIBER (1934), DESPAX (1936) und noch von AUBERT (1946) als sicheres Unterscheidungsmerkmal angegeben, daß die Cercus-Grundglieder von *Is. rivulorum Pict.* hell sind, die von *Is. alpicola Brinck* (=*strandi* auct. nec Kempny) dagegen dunkel wie der übrige Cercus.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Nun hat AUBERT inzwischen (1949) die *Is. helvetica Schoch* als Synonym zu *Is. rivulorum* eingezogen, obwohl bei *Is. helvetica* der „Schwanzfaden ganz schwarz" (SCHOCH 1885) ist und bei *Is. rivulorum* „les deux ou trois premiers articles basilaires claires" (DESPAX 1936) sein sollen.

Andererseits zog bereits BENGTSSON (1933) die „*strandi Kempn.*" als var. von „*virens Zett.*" ein und BRINCK (1949) strich sie völlig als Synonym zu *Is. grammatica Poda.* Dies bedeutet also, daß bei der Artbeschreibung durch KEMPNY norwegische Stücke von *Is. grammatica* vorgelegen haben, deren Cerci „einfarbig dunkelbraun, an der Wurzel nicht lichter" (KEMPNY 1900) waren, — daß somit also dunkle Basalglieder der Cerci auch bei einer Art vorkommen, die gewöhnlich ganz gelbe Cerci hat.

Die Form der Cercus-Glieder wurde von DESPAX (1936) als neues diagnostisches Merkmal eingeführt, wobei er das Länge : Breite-Verhältnis des 4. und 10. Cercusgliedes für jede Art angab.

Damit ist ein zahlenmäßiger Ausdruck für den Streckungsgrad der Cerciglieder geschaffen, und zweifellos ist dieser bei *Is. obscura* deutlich größer als bei allen übrigen Arten.

Für alle anderen Arten aber kann vor diesem Merkmal nur gewarnt werden!

Bei den Untersuchungen für die vorliegende Arbeit zeigte sich nämlich, daß bei einer großen Anzahl von Individuen der verschiedensten Arten das Basalglied der Cerci mit dem folgenden verschmolzen ist. Auf diese Weise erscheint das Basalglied etwas länger als normal (was allerdings bei Vorliegen eines einzelnen Stückes nicht auffallen würde), trägt sonst aber keine deutlichen Spuren einer Verwachsung. Es ist klar, daß man bei Untersuchung eines solchen Individuums statt des vermeintlichen vierten in Wirklichkeit das fünfte Cercusglied mißt. Dieses ist nun aber stets länger als breit, und es fehlt somit dieser Angabe jeder diagnostische Wert.

Gelegentlich findet man sogar Individuen, bei denen nur ein Cercus basal verwachsen ist, während der andere unverwachsen bleibt.

Flügelgeäder:

Für die Unterscheidung der Setipalpia-Gattungen ist die Ausbildung der Flügeladerung ein wertvolles Merkmal. Bei *Perlodes* (*Dictyogenus*) dient sie sogar teilweise zur Bestimmung der Arten.

Dagegen ist dieses Merkmal in der Gattung *Isoperla* (abgesehen von der Färbung) bisher nur einmal benutzt worden, und zwar bei der Diagnose von *Is. sudetica Kol.* („Vorderast des Sectoris radii meist gegabelt" KLAPALEK 1909).

Das vorliegende Material gestattete nun, Individuen von *Is. sudetica* und von neun weiteren Arten (insgesamt 271 Exemplare) auf dieses Merkmal hin zu untersuchen. Das Ergebnis ist in der folgenden Tabelle dargestellt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Art	0 ×	1 ×	2 ×	3 ×	4 ×	n	Flüg. %	Ind. %
sudetica	1	4	2	3	—	10	42,5	90,0
rivulorum	43	5	3	—	1	52	6,7	17,3
görtzi	18	1	3	3	—	25	13,0	36
obscura	42	6	1	2	—	51	10,3	17,6
difformis	1	1	3	—	1	6	45,8	83,3
grammatica	42	8	3	—	2	55	10,0	23,6
oxylepis	59	4	—	—	—	63	1,6	6,8
acicularis	4	—	1	—	—	5	10,0	20,0
silesica	1	—	—	—	—	1	0	0
alpicola	3	—	—	—	—	3	0	0
Insgesamt:	214	29	16	8	4	271		

Hierbei wurde jeder einzelne Flügel untersucht und auf diese Weise festgestellt, ob die fragliche Anomalie nullmal, einmal, zweimal, dreimal oder viermal bei einem Individuum auftritt. „n" gibt die Zahl der untersuchten Individuen jeder Art an. „Flüg. %" bezeichnet den prozentualen Anteil von anomalen Einzelflügeln bei allen untersuchten Individuen der betr. Art, „Ind. %" das prozentuale Auftreten von Individuen in der betr. Art, die die Anomalie wenigstens an einem Flügel besitzen.

Wie sich zeigt, tritt die Gabelung des Radiussektor nicht nur bei *Is. sudetica* sondern gelegentlich auch bei fast allen übrigen Arten auf. (Bei den beiden letzten Arten der Tabelle dürfte wohl lediglich die geringe Zahl der untersuchten Individuen Schuld daran sein, daß keine Gabelung gefunden werden konnte.)

Andererseits finden wir diese Gabelung weder bei *sudetica* noch bei *difformis* — bei der sie ebenfalls häufig auftritt — in sämtlichen Flügeln oder auch nur bei sämtlichen Individuen.

Die Zahl der bei den einzelnen Individuen veränderten Flügel schwankt also in den möglichen Grenzen — das symmetrische Auftreten der Gabelung (auf zwei oder vier Flügeln) ist dabei nicht einmal bevorzugt.

Schließlich sei noch bemerkt, daß eine Gabelung gelegentlich auch am Hinterast des Radiussektor und an den übrigen Flügeladern auftrat.

Die Gabelung des Radiussektor-Vorderastes erweist sich somit als innerhalb der Gattung in weiten Grenzen schwankend. Ebenso wie bei den übrigen Körpermalen liegt der Durchschnittswert dabei für einige Arten deutlich vom Gesamtdurchschnitt der Gattung entfernt, wird dabei aber niemals eindeutig, d.h. für das Einzelindividuum anwendbar, artspezifisch und kann somit für eine Artdetermination nur einen annähernden Hinweis geben.

Augen-, Ocellen-, Kopf- und Pronotum-Proportionen:

Despax (1936) untersuchte diese Merkmale biometrisch, kam aber auch hierbei zu keinem eindeutigen Ergebnis für die Artbestimmung. Lediglich dem Ocellen-Index (Breite einer hinteren Ocelle : hinterem Ocellenzwischenraum) billigte er einigen praktischen Wert zu, da dieser bei *Is. obscura* und bei *Is. viridinervis* je einen Extremwert erreicht, der die Unterscheidung

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

von den übrigen Arten ermöglicht. (Leider ist bei diesen Zahlenangaben der pigmentierte Ocellenrand in die Messung einbezogen, — eine Vorschrift, die bei stark pigmentierten Arten auf große Schwierigkeiten stößt, da dieser Rand sich dort oft nicht deutlich abgrenzen läßt.)

Sekundäre Sexualorgane:

Anhang des männlichen VIII. Sternits:

KEMPENY (1900) berücksichtigte erstmalig diesen Anhang und bezog sein Länge: Breite-Verhältnis in die Artdiagnose ein. Ganz besonders betont wurde seine Bedeutung dann von KLAPALEK (1909) und SCHÖNEMUND (1927), deren Bestimmungstabellen für die ♂♂ der Gattung i. W. auf diesem Merkmal basieren.

Zwei der vier von KEMPNY (1900) auf Grund dieses Merkmals beschriebenen Arten aus Norwegen sind inzwischen von BRINCK (1949) wieder gestrichen worden, und schon BENGTSSON (1933) bemerkte, daß gerade die Anhänge des VIII. Sternits der ♂♂ die Teile des Körpers seien, die den weitesten Variationen unterworfen sind.

So ist es in der Zeit nach KEMPNY zu einander völlig widersprechenden Angaben über die Form dieses Anhangs bei den einzelnen Arten gekommen, wofür KÜHTREIBER (1934, p. 32) ein frappantes Beispiel anführt.

Überdies bereitet die exakte Messung des Anhangs wegen des oft nicht deutlich erkennbaren oralen Randes erhebliche Schwierigkeiten, worauf bereits DESPAX (1936) hinweist.

Schließlich ist es in diesem Zusammenhang von Wichtigkeit darauf hinzuweisen, daß FESTA (1938, II, p.32) von einem ♂ (*Is. grammatica*) berichtet, dem dieser Anhang völlig fehlte.

Damit dürfte heute feststehen, daß die Form dieses Anhangs in weiten Grenzen schwankt und nur bei *Is. obscura* und *Is. viridinervis* extreme Werte erreicht, die eine annähernde Bestimmung ermöglichen.

Weibliche Subgenitalklappe:

Ebenfalls von KEMPNY (1900) erstmalig untersucht, hat die Form und Größe der Subgenitalklappe der ♀♀ den gleichen Platz in der Bestimmungsliteratur der Folgezeit eingenommen wie der Anhang des VIII. Sternits der ♂♂.

Besonders für dieses Merkmal hat KÜHTREIBER (1934, p.33) an Hand zahlreicher Abbildungen die weitgehende diagnostische Wertlosigkeit nachgewiesen. Auch DESPAX (1936) mißt diesem Merkmal keine Bedeutung mehr bei, weicht allerdings in einem Falle von diesem Prinzip ab: bei der (m. E. zu unrecht aufgestellten) var. *triangularis* von *Is. grammatica.*

Bei ♀♀ von *Is. görtzi* fand ich eine Länge der Subgenitalplatte von $^1/_4$—$^2/_3$ des folgenden Sternits, so daß dieses Merkmal selbst für die Bestimmung der extremen *Is. difformis* (die nach KLAPALEK 1909 mit bis zu $^3/_4$ Länge des 9. Sternits eindeutig von allen anderen Arten zu unterscheiden sein soll) wertlos wird.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Zusammenfassend kann also für sämtliche bisher gebräuchlichen äußeren Körpermerkmale innerhalb der Gattung *Isoperla* voll bestätigt werden, was DESPAX (1936, p. 348) für seine Proportionsmessungen bereits feststellte: „La plupart de ces rapports ne fournissent pas de caractères diagnostiques sûrs, car eux aussi varient suivant les individus et si l'on dressait les courbes de ces variations pour chaque espèce, elles chevaucheraient plus ou moins par leurs extrémités."

Einige Arten erreichen bei der Ausbildung einiger Merkmale mit hohem Durchschnitt gewisse Extremwerte, die sie jeweils vom Gros der übrigen Arten trennen. Die oben behandelten Merkmale behalten somit einigen praktischen Wert, um — besonders wenn eine ganze Serie von Individuen vorliegt — einen Anhalt für die evtl. Gleichartigkeit eines solchen Materials zu geben und um eine erste, annähernde Orientierung über die Stellung dieses Materials innerhalb der Gattung zu ermöglichen.

Für eine genaue Determination aber, die allein die Voraussetzung für alle weitergehenden Untersuchungen an Angehörigen der Gattung *Isoperla* ist, gilt in vollem Umfang die Aussage DESPAX's: „L'examen de l'armature pénial viendra confirmer ou infirmer cette première approximation" (1936, p. 346).

I, 3. Die Bewaffnung des Ductus ejaculatorius

Morphologie:

Bei seiner Untersuchung der Geschlechtsorgane einiger Plecopteren stellte KLAPALEK (1896, p. 690) bei *Is. grammatica* fest, daß beim ♂ die Vasa deferentia sich zu einem eiförmigen, muskulösen Ductus ejac. vereinigen, und daß dieser in seinem Inneren eine chitinöse „Gräte" trägt. Ohne daß ihm die Funktion dieser Gräte bekannt war, nannte er sie (an anderer Stelle der gleichen Arbeit) „Titillator".

DESPAX (1936) wandte nun sein Augenmerk auf diesen Titillator und stellte zunächst seine Funktion klar. Er zeigte, daß dieser keineswegs frei in das Lumen des Ductus hineinragt, sondern (in Ruhelage) einen Teil seiner ventralen Innenwand darstellt.

Bei der Kopulation wird der Ductus ejaculatorius ausgestülpt, wobei er sich nach dorsal und oral streckt. Der „Titillator" — „l'armature principale" — bildet in dieser Stellung also einen Teil der dorsalen Außenwand des Ductus — des „sac pénial". Die Zähne, aus denen der Titillator gebildet wird, sind in dieser Lage analwärts gerichtet, seine Funktion ist daher leicht vorstellbar: er dient offenbar zur festen Verankerung des Ductus (d.h. also: des funktionellen Penis) während der Kopulation. Dem gleichen Zweck dürften auch die kleinen, konischen, oft mehrspitzigen Sekundärzähne dienen, die die übrige Oberfläche des ausgestülpten Ductus bedecken.

In Fig. 1 ist der Ductus und seine Bewaffnung in Ruhelage und im ausgestülpten Zustand dargestellt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Wie bereits betont, erweist sich die Form des Titillators (von jetzt ab Zahnfeld des Ductus genannt) als verschieden bei den einzelnen Arten der Gattung, innerhalb einer Art aber als gleichartig.

Die Zahnfelder bieten daher die Grundlage der Systematik in der Gattung *Isoperla*.

Despax (1936) stellte drei unterschiedliche Formtypen in der Ausprägung der Zahnfelder fest, die von Aubert (1946) als Artgruppen der Gattung behandelt wurden. In der vorliegenden Untersuchung wird diesen eine vierte Artgruppe (mit der Art *Is. difformis*) hinzugefugt, so daß wir heute vier Typen der Ductus-Bewaffnung kennen:

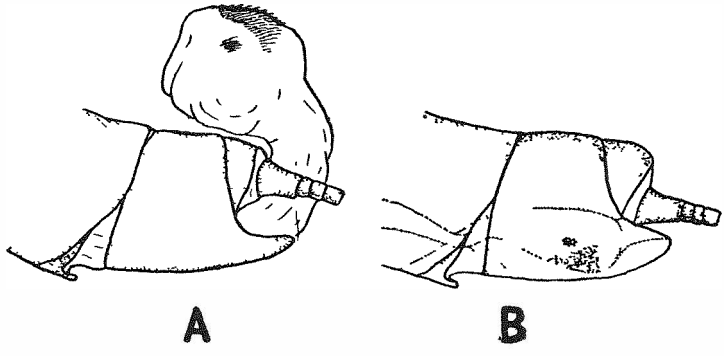

Fig. 1. Abdomen eines *Isoperla*-♂ (*rivulorum*-Gruppe). A: Ductus ejaculatorius ausgestulpt. An der Spitze ist dorsal das Hauptzahnfeld sichtbar, darunter ein Nebenzahnfeld. (Nach Despax.) B: Ductus in Ruhelage. Von links sieht man ein Vas deferens in den Ductus einmunden. Darunter zwei Muskeln, die die Retraktion des Ductus bewirken. (Halbschematisch.)

1. *grammatica*-Gruppe (s. Fig. 3).

Das Zahnfeld hat die Form eines Stabes („en baguette") mit halbkugliger Spitze und einem nicht ganz zur Röhre geschlossenen Hauptteil, ähnlich einem langgestreckten, geschlitzten Fingerhut.

Das Hinterende ist oft gespalten und läuft dann in zwei divergierende Seitenstreifen aus.

Gebildet wird das Zahnfeld aus ovalen, schuppenförmigen Zähnen mit etwas abgesetzter, warziger („mucroné") Spitze.

Die restliche Membrane des Ductus ist mit sehr kleinen, konischen, an der Spitze oft aufgespaltenen Sekundärzähnen besetzt.

2. *rivulorum*-Gruppe (s. Fig. 4—8).

Das Hauptzahnfeld ist flachig („en plaque"), oval, herzförmig, dreieckig oder aus zwei Dreiecken zusammengesetzt. Seitlich davon tritt bei einigen Arten je ein mehr oder weniger großes Nebenzahnfeld auf.

Die Zähne sind stets zugespitzt, von verschiedener Länge, jedoch nie oval schuppenförmig und nie mit warziger Spitze.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Sekundärzähne stets vorhanden, oft konisch mit verbreiteter Basis („Haifischzähne").

3. *obscura*-Gruppe (s. Fig. 9).

Das Zahnfeld wird aus einer einreihigen Serie schmaler, spitzer Zähne gebildet, die mehr oder weniger deutlich in der Form eines V oder U angeordnet sind. Der Winkel zeigt analwärts.

Auf der Membrane befinden sich warzige Sekundärzähne.

4. *difformis*-Gruppe (s. Fig. 10).

Ein Zahnfeld fehlt völlig. An seiner Stelle bleibt ein ovaler Fleck auf dem Ductus unbewaffnet.

Der übrige Ductus ist mit dichtgedrängten Sekundärzähnen besetzt. Diese haben die Form stumpfdreieckiger Warzen, gehen aber an der Basis des Ductus allmählich in längere Zähne über.

Variationsbreite:

Bei der systematischen Bedeutung der Ausprägung des Zahnfeldes ist es von Wichtigkeit, auf die Variationsbreite dieses Merkmals einzugehen. Es wurde bereits betont, daß diese so gering ist, daß eine eindeutige Artbestimmung möglich ist. Andererseits wäre es erstaunlich, wenn gewisse Schwankungen in der Ausbildung des Zahnfeldes bei den einzelnen Arten ganz ausblieben, da ja oben ausgeführt wurde, in wie weiten Grenzen alle übrigen Merkmale schwanken.

Zur Fixierung der Form des Zahnfeldes ergeben sich die schon von Despax angewendeten Möglichkeiten: Messung der Länge und Breite des Feldes sowie der Länge und Breite der Einzelzähne.

Nun zeigt sich bereits beim Betrachten der Zahlenangaben Despax's, daß die Größe der Zähne und des Zahnfeldes in gewissen Grenzen schwanken. Hinzu kommt, daß die Zähne in ihrer sich flächig deckenden Anordnung eine genaue Festlegung — und damit Messung — des Hinterendes eines Zahnfeldes meist unmöglich machen.

Mit einer Ungenauigkeit von mindestens der Länge eines Einzelzahnes wird man also bei Längenangaben des Zahnfeldes immer rechnen müssen.

Die Form des Zahnfeldes ist trotzdem in sehr hohem Maße konstant, wenn auch die absoluten Längen- und Breiten-Angaben naturgemäß eine Schwankung zeigen, die in ihrem Ausmaß den erheblichen Größenunterschieden der verschiedenen Individuen der jeweiligen Art entsprechen.

Nur bei Arten mit ausgesprochen langgestreckten Zahnfeldern werden diese Schwankungen größer, — ganze Querreihen der hintereinandergestellten Zähne dürften also gelegentlich wegfallen.

Hierfür liefert vor allem *Is. grammatica* ein gutes Beispiel: Despax teilte die Art in Hinblick auf die Zahnfeldlänge in drei Unterarten:

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

ssp. *typica* mit ca. 480 μ Zahnfeldlänge
ssp. *subarmata* mit ca. 230 μ Zahnfeldlänge und
ssp. *oxylepis* mit ca. 175 μ Zahnfeldlänge.

In dem von mir untersuchten Material waren alle drei „Unterarten" enthalten.

Die Form *oxylepis* erwies sich dabei als eine eigene Art, die sogar einer anderen Artgruppe (*rivulorum*) zuzurechnen ist: ihr Zahnfeld ist mehr oder weniger deutlich flächig, vor allem aber wird es (Name!) stets aus deutlich spitzigen („non mucronées") Zähnen gebildet. Eine Messung von 16 ♂♂ verschiedener Herkunft ergab dabei eine Zahnfeldlänge zwischen 150 und 182 μ. Dies entspricht also vollkommen der von Despax angegebenen Länge.

Die echten Angehörigen der Art *Is. grammatica* dagegen zeigten eine Schwankung zwischen den beiden von Despax für ssp. *subarmata* und ssp. *typica* angegebenen Werten. Diese Schwankung erfolgt über das ganze Verbreitungsgebiet gleichmäßig, so daß auch von einer regionalen Verbreitung der Individuen her keinerlei Anhalt für zwei „Unterarten" zu finden ist. (Despax kannte ssp. *subarmata* nur aus England, Frankreich und der Schweiz.)

Hierbei ist auch zu berücksichtigen, daß die Länge der Einzelzähne, die ja sicherlich von Einfluß auf die Länge des Zahnfeldes ist, ebenfalls schwankt. Denn zweifellos wird sich die erhebliche Schwankung der Gesamtlänge der Individuen dieser Art auch in der Größe der Zähne auswirken. Despax gibt für *grammatica typica* eine Körpergröße der ♂♂ von 11—12,5 mm an, für *grammatica subarmata* eine solche von 9,6—10,5 mm.

Die gleichen Schwankungen meldet bereits Brinck (1949), der *Is. grammatica* in Schweden an Hand zahlreichen Materials (9,5—14 mm) auf ihre Zahnfeldlänge hin untersuchte. Er fand bei 251 Individuen eine Länge des Zahnfeldes von 170—425 μ und folgerte (l. c., p. 72) „in Scandinavia . . . the length cannot be used as a distinguishing character since there is a considerable variation in all populations examined".

Einen Teil der von Brinck angefertigten Präparate konnte ich selbst durchsehen und dabei folgendes feststellen:

1. die Zahnfelder von sehr geringer Länge gehören trotzdem eindeutig zu *Is. grammatica* (also nicht zu *oxylepis*!);
2. die bei der Gruppendiagnose (s. S. 376) bereits erwähnten hinteren Seitenstreifen, in die das Zahnfeld oft, aber durchaus nicht immer, ausläuft, haben eine durchschnittliche Länge von 50 μ.

Bei Berücksichtigung dieses zweiten Punktes wird deutlich, daß bei Längenangaben des Zahnfeldes dieser Art ein Unsicherheitsfaktor von ca. 50 μ zu berücksichtigen ist.

Die Fig. 2 stellt in der ausgezogenen Kurve die von Brinck gefundenen Längenwerte dar. Aus dieser Kurve ist zunächst kein Anhalt für die Art der Schwankung möglich. Man erhält aber ein ganz anderes Bild, wenn man die einzelnen, benachbarten Längenwerte zusammenfaßt. Durch

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

rechnerische Gruppenbildung ergibt sich dann die gestrichelte Kurve für eine Meßgenauigkeit von 50 μ. (Sie zeigt, welche Größenschwankungen die Zahnfelder des von BRINCK benutzten Materials haben, wenn jedem Zahnfeld eine Schwankung um 50 μ zugebilligt wird.) Diese zweite Kurve ergibt mit befriedigender Genauigkeit das Bild einer zufälligen Schwankung der Zahnfeldlänge um einen idealen Mittelwert von etwa 300 μ.

Dieser Wert ist nun zwar dem für ssp. *subarmata* angegebenen (230 μ) weitgehend genähert — und die ganze Kurve liegt völlig außerhalb des

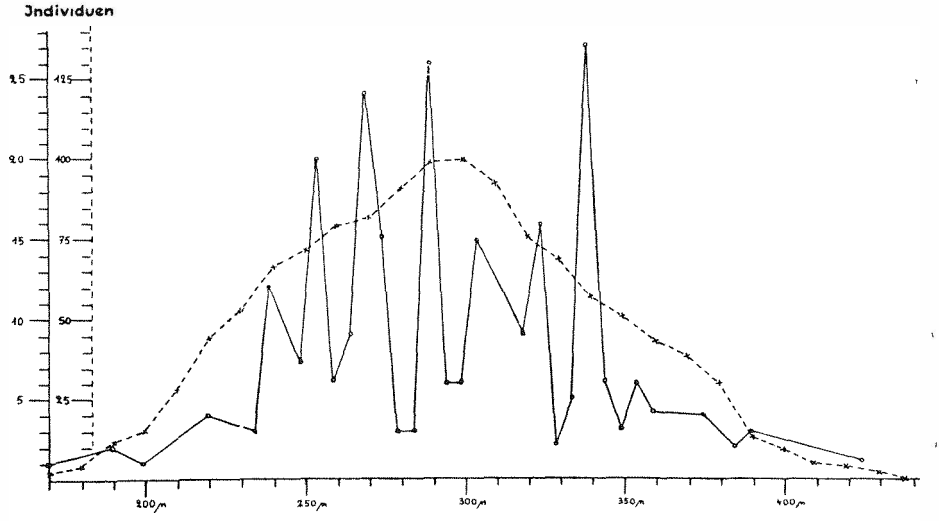

Fig. 2. Variation der Zahnfeldlänge von *Is. grammatica*.
Ausgezogene Kurve: Längenangaben nach BRINCK
Gestrichelte Kurve: Berücksichtigung eines Unsicherheitsfaktors von 50 μ

Wertes für ssp. *typica* (480 μ) — gleichzeitig zeigt die Kurve jedoch, daß die zufälligen Schwankungen um den idealen Mittelwert in sehr erheblicher Breite auftreten.

Eine exakte Trennung zweier Unterarten auf Grund der Zahnfeldlänge ist daher unmöglich. Selbst wenn man annähme, daß die durchschnittliche Zahnfeldlänge bei südfranzösischen Stücken (ssp. *typica*) deutlich größer wäre, selbst wenn man also hier den Ansatz zu einer geographischen Rassenbildung vermuten würde, verbliebe eine große Fläche, in der sich die Streuungskurven für beide Mittelwerte überschneiden würden.

Für die Analyse eines Einzelindividuums wäre also in einem hohen Prozentsatz aller Fälle die Entscheidung über die Zugehörigkeit zu einer der beiden Gruppen unmöglich.

Auch in der *rivulorum*-Gruppe haben wir eine Art mit ausgesprochen langem Zahnfeld: *Is. acicularis*. Wir treffen hier auf die gleiche Erscheinung der großen Längenschwankung, wie bereits die wenigen bisher bekannten Exemplare dieser Art zeigen:

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

(Despax 1936)	2 ♂♂	Zahnfeldlänge:	370 μ	-breite:	180 μ
(Festa, I, 1937 s. n. *Is. saccai*)	2 ♂♂	,,	438 μ	,,	174 μ
(Coll. Senckenberg)	1 ♂	,,	310 μ	,,	180 μ
(Coll. Senckenberg)	1 ♂	,,	270 μ	,,	160 μ

Bei sehr geringer Variation der Breite zeigt also bereits dies kleine Material eine starke Schwankung in der Länge des Zahnfeldes (270—438 μ).

Dabei ist zu berücksichtigen, daß bei dieser Art die Einzelzähne eine Länge erreichen, die mit 100μ die höchste innerhalb der ganzen Gattung ist.

Zusammenfassend kann man also feststellen, daß bei weitgehender Konstanz der Form die Länge des Zahnfeldes bis zum Wert der doppelten Länge der Einzelzähne schwanken kann.

I, 4. Methodik der Präparation

Zum Abschluß des methodischen Teils dieser Untersuchung sei auf die anzuwendende Methodik eingegangen, durch die man die zur Artbestimmung notwendigen Präparate der Ducti erhält.

Wie Fig. 1a zeigt, liegt das Zahnfeld in Ruhelage unter dem IX. Sternit des ♂. (Die ♂♂ sind an dem ventralen Anhang des VIII. Sternits sofort zu erkennen.)

Bei einiger Übung im Unterscheiden der Arten genügt es, wenn man das IX. Sternit der (feucht konservierten) ♂♂ unter dem Binokular mit einem Skalpell oder einer feinen Nadel seitlich der Mittellinie mit einem längs geführten Schnitt auftrennt und dann ablöst oder zur Seite klappt. Das chitinbraune Zahnfeld ist dann auf dem weißen, muskulösen Ductus sichtbar. Diese Methode ist vor allem beim Durchmustern größerer Serien zu empfehlen.

Falls aber irgendeine Unklarheit besteht, ebenso auch stets bei trocken konserviertem Material, wird der ganze Ductus mit einer Pinzette aus dem Abdomen gelöst. Bei getrockneten Exemplaren, oft auch bei ganz frischen Tieren, ist der Ductus mit dem Sternit verklebt und nicht von ihm zu trennen. Man nimmt ihn dann zusammen mit dem Sternit heraus.

Der isolierte Ductus (bzw. dieser mit den daranhaftenden Teilen des IX. Sternits) wird nun in Kalilauge gebracht und dort bis zur völligen Mazeration aller Weichteile belassen (in ½-gesättigter Lösung ca. 5 Stunden). Wegen der Kleinheit des Objektes verwende man hierfür möglichst kleine Behälter: Blockschälchen oder hohlgeschliffene Objektträger.

Der Ductus wird nun unter dem Binokular (am besten mit zwei Minutiennadeln) von allen etwa noch anhaftenden Weichteilen gesäubert und kann dann auf einem Objektträger in Glyceringelatine eingebettet werden.

An einem solchen Präparat sind unter dem Mikroskop alle erforderlichen Einzelheiten zu erkennen, obwohl die Oberfläche des Zahnfeldes (die ventrale Innenwand des Ductus in Ruhelage) von der dorsalen Ductuswand überlagert bleibt.

Will man auch diese entfernen, z. B. um Photographien anzufertigen, so muß man den mazerierten Ductus umstülpen, was aber nur bei einiger Übung gelingt, oder man zerreißt durch vorsichtiges Zupfen die Dorsalwand und klappt sie dann seitlich weg.

Um den Ductus umzustülpen, kann man sich auch einer zweiten Methode bedienen, die allerdings den Nachteil hat, daß das untersuchte Insekt dabei für eine Sammlung unbrauchbar wird:

Hierzu wird das ganze Insekt in Kalilauge gelegt bis zu dem Zeitpunkt, wo sich der ganze Kopf durch Auflösung des Augenpigments rot färbt. Man überführt es nun in

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Wasser. Wenn man daraufhin den Inhalt des Abdomens mit dem Rücken eines Skalpells von oral beginnend nach analwärts drückt, so stülpt sich der Ductus (ebenso wie der Enddarm) aus und braucht nur noch vom Abdomen getrennt zu werden.

II. Systematik (Imagines)

Nach Durchführung der vorliegenden Untersuchung ergeben sich für Europa folgende 13 Arten der Gattung *Isoperla*:

grammatica-Gruppe:

1. *Is. grammatica* (*Poda*)

rivulorum-Gruppe:

2. *Is. rivulorum* (*F. Pictet*)
3. *Is. acicularis* (*Desp.*)
4. *Is. alpicola Brinck*
5. *Is. ambigua* (*Desp.*)
6. *Is. görtzi Illies*
7. *Is. moselyi* (*Desp.*)
8. *Is. oxylepis* (*Desp.*)
9. *Is. silesica Illies*
10. *Is. sudetica* (*Kolen.*)
11. *Is. viridinervis* (*E. Pictet*)

obscura-Gruppe:

12. *Is. obscura* (*Zett.*)

difformis-Gruppe:

13. *Is. difformis* (*Klap.*)

Hierbei sind folgende, vorläufig als nomina nuda anzusehende „Arten" unberücksichtigt geblieben: *Is. insularis* (*Mort.*) (Korsika, — nach AUBERT 1946 wahrscheinlich zu *Is. grammatica* gehörig), *Is. affinis* (*F. Pictet*) (Spanien, Portugal, — nach AUBERT 1946 wahrscheinlich zur *rivulorum*-Gr. gehörig), *Is. curtata* (*Navas*).

Die erheblichen Umstellungen, die seit DESPAX in der Namensgebung der Arten eingetreten sind, die zahlreichen seitdem bekannt gewordenen Verwechslungen der Arten durch einzelne Autoren und die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung machen es notwendig, eine Synonymenliste aller Arten zu veröffentlichen.

An diese Liste ist eine Aufzählung der falschen Bezeichnungen der betr. Arten in den von mir untersuchten Sammlungen angeschlossen, soweit dort die Namen der Determinatoren angegeben sind. Man kann dieser Aufzählung entnehmen, welchen Wert etwa veröffentlichte Angaben der betr. Autoren zu diesen Arten beizumessen ist.

Da außerdem alle Zusammenstellungen der Arten der Gattung *Isoperla* wertlos geworden sind, die ohne Berücksichtigung des Zahnfeldes erfolgten — somit also auch die in Deutschland gebräuchlichen Bestimmungstabellen von KLAPALEK (1909) und SCHÖNEMUND (1927) — wird im folgenden eine

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

kurzgefaßte Beschreibung jeder Art durchgeführt. Wegen des oben gezeigten geringen taxonomischen Wertes der äußeren Körpermerkmale beschränken sich diese Angaben auf die Aufzählung der Merkmale, die die betreffende Art wirklich charakterisieren.

Die Zahnfelder werden ausführlich beschrieben und — für die deutschen Arten — abgebildet.

Die Bestimmung eines *Isoperla*-♂ dürfte bei Benutzung dieser Beschreibungen keine Schwierigkeit mehr darstellen.

Die Bestimmung eines ♀ dagegen wird sehr oft unsicher bleiben müssen.

1. *Is. grammatica* (*Poda*) 1761 (*Despax*) 1936

Perla virescens	F. Pictet 1833, p. 99	(s. Mc Lachlan 1870, p. 5).
Chlorop. fuscipennis	Stephens 1835, p. 138	(s. Mc Lachlan 1870, p. 5).
Chlorop. lateralis	Stephens 1835, p. 138	(s. Mc Lachlan 1870, p. 5).
Chlorop. media	Stephens 1835, p. 138	(s. Mc Lachlan 1870, p. 5).
Chlorop. venosa	Stephens 1835, p. 139	(s. Mc Lachlan 1870, p. 5).
Chlorop. rufescens	Stephens 1835, p. 139	(s. Mc Lachlan 1870, p. 5).
Chlorop. virens	Zetterstedt 1840, p. 1059	(s. Despax 1936, p. 350).
Perla chlorella	E. Pictet 1865, p. 117	(s. Claassen 1940, p. 200).
Chlorop. strandi	Kempny 1900, p. 9 nec auct. al.!	(s. Brinck 1949, p. 71).
Chl. virens strandi	Bengtsson 1933, p. 25	(s. Brinck 1949, p. 71).
Chl. virens annulata	Bengtsson 1933, p. 26	(s. Brinck 1949, p. 71).
Chl. grammatica subarmata	Despax 1936, p. 354.	
Chl. grammatica triangularis	Despax 1936, p. 360.	

Wie die Liste zeigt, sind zahlreiche „Arten" beschrieben worden, wozu offenbar geringfügige Unterschiede der Körperfärbung der Hauptanlaß waren. Bereits von McLachlan wurden diese zum großen Teil — besonders die fünf von Stephens aus England beschriebenen — wieder eingezogen.

Für „*venosa Steph.*" und „*rufescens Steph.*" ist diese Einziehung in der Folgezeit leider unbeachtet geblieben. Sammlungsexemplare beider „Arten" sind inzwischen bereits in einigen Nachbarländern revidiert worden: Geijskes 1940 (Coll. Wagen u. Albarda), Kimmins 1944 (Coll. Dale), Aubert 1947 (Coll. Pictet), Brinck 1949 (Coll. Koponen). Dabei zeigte sich, daß unter den Namen „*venosa*" und „*rufescens*" geführte Tiere stets zur Art *Is. grammatica* oder *Is. obscura* gehörten. Das gleiche Ergebnis hatte ich bei der Durchsicht der Coll. Le Roi und Coll. Schönemund.

Die Gründe für die Einziehung der beiden von Despax beschriebenen Unterarten sind bereits oben (S. 378) dargelegt worden.

Falsche Bezeichnungen in den untersuchten Sammlungen:

„*venosa*" det. Le Roi	2 Expl. in Coll. Le Roi
„*strandi*" det. Klapalek	2 Expl. in Coll. Le Roi
„*rufescens*" det. Schönemund	2 Expl. in Coll. Schönemund
„*rivulorum*" det. Navas	1 Expl. in Coll. Senckenberg.

Beschreibung:

Körperlänge:	♂♂ 9,5—14 mm	♀♀ 9,5—15 mm
Flügelspannweite:	♂♂ 19—25 mm	♀♀ 20,5—29 mm

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Der Kopf ist lichtgelb gefärbt und nur an den Schläfen deutlich angedunkelt und mit einer noch dunkleren Körnung versehen. Die drei Ocellen werden durch eine schwarze, nach hinten offene, hufeisenförmige Makel verbunden.

Präskutum und die vorderen Lateralbeulen des Mesonotums (der ganze in der Ruhelage von den Flügeln nicht bedeckte Teil) gelb. Rest der Mesonotumoberseite ebenso wie die Oberseite des Metanotums und des Abdomens braun.

Die gesamte Unterseite des Körpers und die Cerci (diese zumindest in ihrem distalen Teil) gelb.

Das Zahnfeld (s. Fig. 3) wird aus schuppenförmigen, ovalen Zähnen gebildet, die eine deutlich abgesetzte Spitze haben und 10—12 μ breit und 25—30 μ lang sind.

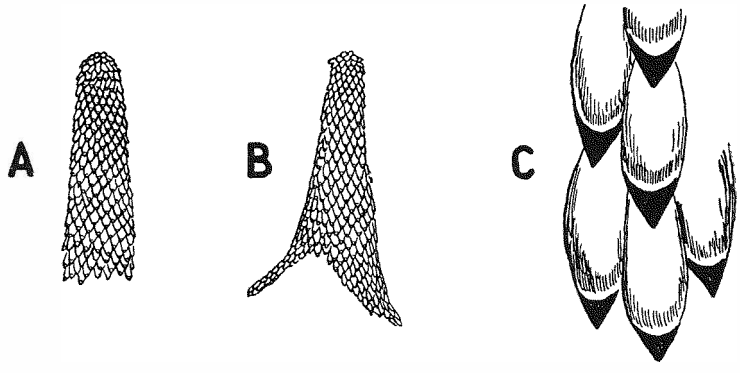

Fig. 3. *Isoperla grammatica (Poda).* A: Zahnfeld mit abgestutzter Basis, 90fach vergr. B: Zahnfeld mit zwei basalen, divergierenden Seitenstücken, 90fach vergr. C: Einzelzähne, 900fach vergr.

Das aus diesen Zähnen gebildete Feld ist zu einem schmalen Stabe eingerollt (Fig. 3a), der sich basal gelegentlich in zwei divergierende Flügel fortsetzt (Fig. 3b). Die Breite dieses Stabes beträgt (in Aufsicht) ca. 60 μ, die Länge schwankt zwischen 170 μ (einzelne Exemplare aus Schweden nach Brinck) und 480 μ (südfranzösische Stücke nach Despax). Der Mittelwert liegt etwa bei 300 μ.

(Wegen des eliptischen Querschnittes des Feldes glückt ein Präparat, das die Aufsicht gestattet, nur selten. Gewöhnlich legen sich die Zahnfelder auf eine ihrer Seitenflächen.)

2. *Is. rivulorum* (*F. Pictet*) 1841 (*Despax*) 1936

Chloroperla helvetica Schoch 1885, p. 26 (s. Aubert 1949a, p. 228).

Falsche Bezeichnungen in den untersuchten Sammlungen:

„*strandi*" det. Ulmer	3 Expl. in Coll. Ulmer
„*rivulorum var. funesta*" det. Klapalek	2 Expl. in Coll. D. E. I.
„*helvetica*" det. Klapalek	1 Expl. in Coll. D. E. I.
„*helvetica*" det. Navas	5 Expl. in Coll. Senckenberg

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Die Art ist ohne Berücksichtigung des Zahnfeldes nur schwer von *Is. alpicola* und *Is. görtzi* zu unterscheiden. Fast alle deutschen Meldungen beruhen auf *görtzi*-Stücken (s. dort S. 386).

Beschreibung:

Körperlänge:	♂♂ 10—13 mm	♀♀ 11—15 mm
Flügelspannweite:	♂♂ 20—25 mm	♀♀ 21—29 mm

Grundfarbe des Kopfes braun. Die Ocellen sind durch einen dunklen, verwaschenen Fleck (kein deutlicher Hufeisenfleck) miteinander verbunden. Clypeus, ein wenig deutlicher Stirnfleck und je ein ovaler Fleck zwischen Augen und hinteren Ocellen heller.

Das Mesonotum hat ein gelbes Präskutum und ein helles Band gleicher Farbe auf dem vorderen Teil des Skutums. Der Rest des Mesonotums und das ganze Metanotum sind glänzend braun bis schwarz.

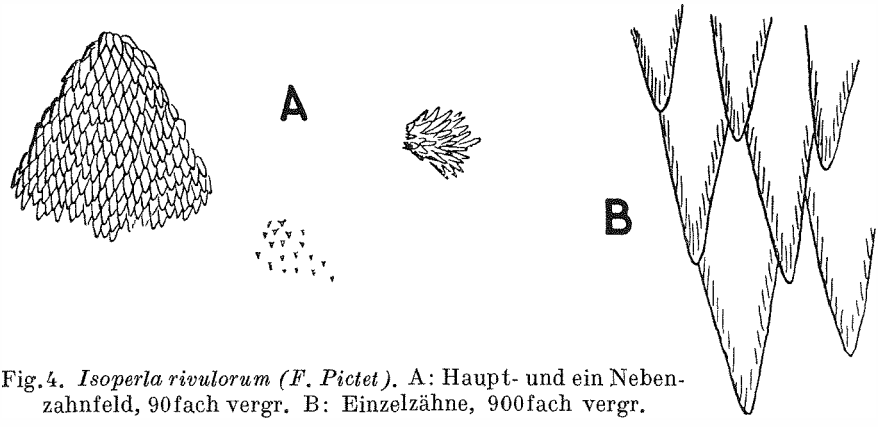

Fig. 4. *Isoperla rivulorum (F. Pictet)*. A: Haupt- und ein Nebenzahnfeld, 90fach vergr. B: Einzelzähne, 900fach vergr.

Abdomen auf Ober- und Unterseite dunkel. Cerci ebenfalls dunkel, allerdings fast stets mit aufgehellter Basis.

Der Ductus trägt ein Hauptzahnfeld und jederseits seitlich davon ein Nebenzahnfeld (Fig. 4a). Beide werden aus spitzen Zähnen von 32—40 μ Länge und ca. 10 μ Breite gebildet (Fig. 4b).

Das flächige Hauptzahnfeld hat die Form eines Herzens oder gleichseitigen Dreiecks und ist ca. 290 μ lang und 280 μ breit.

Die Nebenzahnfelder sind oft nur klein.

3. *Is. acicularis* (*Despax*) 1936

Chloroperla saccai Festa 1939 (V), p. 143.

In Coll. Senckenberg fanden sich einige Exemplare („*rivulorum*" det. Navas), die unsere Kenntnisse über die Variationsbreite dieser erst in wenigen Stücken bekannt gewordenen Art so vermehrten (s. S. 380), daß

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

es nötig ist, die von FESTA beschriebene *Is. saccai* auf Grund der von ihm gegebenen Beschreibung und Abbildung des Holotypus als Synonym zu *Is. acicularis* fallen zu lassen.

Beschreibung:

Körperlänge:	♂♂ 10—12 mm	♀♀ 12—12,5 mm
Flügelspannweite:	♂♂ 23—25 mm	♀♀ 24—28,5 mm

Der helle Kopf zeigt eine verwaschene hufeisenförmige Makel. Die Schenkel dieser Figur sind oralwärts über die vordere Ocelle hinaus ausgezogen, so daß ein x-förmiger Fleck entsteht.

Sonstige Körperfärbung sehr ähnlich wie bei *Is. grammatica.*

Das Hauptzahnfeld langgestreckt, oval, von zwei kräftigen Nebenzahnfeldern flankiert (s. DESPAX 1936, Fig. 15 u. 30).

Die Zähne dieser Felder sind lang, nadelförmig (bis zu 100 μ) und haben eine Breite von ca. 10 μ. Sie sind dadurch von allen anderen Arten der Gattung leicht zu unterscheiden.

Das Hauptzahnfeld ist ca. 170 μ breit und 270—440 μ lang.

4. *Is. alpicola Brinck* 1949 (*Despax*) 1936

Chlorop. strandi DESPAX 1936, p. 370 (nec KEMPNY 1900!) (s. BRINCK 1949, p. 21).

Die Art kann nur mit Vorbehalt zur deutschen Fauna gezählt werden, denn keine der zahlreichen „*strandi*"-Stücke der untersuchten Sammlungen erwies sich als echte *Is. alpicola.* Die Meldungen für Westdeutschland (LE ROI 1912, SCHÖNEMUND 1927) sind auf *Is. görtzi* zu beziehen, aber auch die Angabe von KLAPALEK 1909 (Riesengebirge) beruht sicher auf einer Fehlbestimmung.

Beschreibung:

Körperlänge:	♂♂ 9—12 mm	♀♀ 10,6—15 mm
Flügelspannweite:	♂♂ 20—23 mm	♀♀ 21,5—25 mm

Kopfzeichnung und Körperfärbung wie bei *Is. rivulorum.* Allerdings sind die Cerci stets einfarbig dunkel.

Nebenzahnfelder fehlen. Das Hauptzahnfeld (s. DESPAX 1936, Fig. 17 u. 25) hat die Form eines schmalen, gleichseitigen Dreiecks von ca. 290 μ Länge und 150 μ Breite.

Einzelzähne bis 40 μ lang, 10—12 μ breit.

5. *Is. ambigua* (*Despax*) 1936

Von dieser Art lagen DESPAX nur zwei (französische) Exemplare vor. Sie ist seitdem erst einmal (FESTA, VI, 1942) wiedergefunden worden.

Erst die Durchmusterung einer größeren Serie wird es ermöglichen eindeutig festzustellen, ob es sich wirklich um eine gute Art handelt. Man findet gelegentlich Stücke von *Is rivulorum*, bei denen die Nebenzahnfelder

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

sehr klein sind, z.B. nur noch aus 3—4 Zähnen bestehen. Es besteht also eventuell die Möglichkeit, daß *Is. ambigua* in die Variationsbreite der *Is. rivulorum* gehört und damit als Synonym fallen zu lassen sein wird.

Die Art wird also hier nur mit Vorbehalt aufgeführt.

Beschreibung:

Körperlänge: ♂♂ 11—12 mm
Flügelspannweite: ♂♂ 23—26 mm ♀♀ bisher nicht bekannt.

Nach Despax ähnelt ein ♂ (Holotypus) äußerlich weitgehend *Is. grammatica*, das andere *Is. rivulorum*.

Hauptcharakteristikum ist das Fehlen der Nebenzahnfelder. Das Hauptzahnfeld ist 260 μ breit (also wesentlich breiter als bei *Is. alpicola*) und 320 μ lang.

Die Einzelzähne, 25—30 μ lang, 8—10 μ breit, sind sehr regelmäßig im Zahnfeld angeordnet. (Bei *alpicola* stehen sie etwas verworren und sind länger) (s. Despax 1936, Fig. 18 u. 26.)

6. *Is. görtzi Illies* 1952

Die Art ist fast nur unter Berücksichtigung des Zahnfeldes eindeutig von *Is. rivulorum* zu unterscheiden. Wie die Nachprüfung ergab (s. die folgende Liste!), beziehen sich die von einigen Autoren von deutschen Fundorten gemeldeten „Arten" mit großer Wahrscheinlichkeit auf *Is. görtzi*.

Falsche Bezeichnungen in den untersuchten Sammlungen:

„*rivulorum*" det. Klapalek	2 Expl. in Coll. Le Roi
„*rivulorum*" det. Ulmer	1 Expl. in Coll. Ulmer
„*helvetica*" det. Schönemund	2 Expl. in Coll. Schönemund
„*strandi*" det. Schönemund	1 Expl. in Coll. Schönemund
„*strandi*" det. Le Roi	2 Expl. in Coll. Le Roi

Beschreibung:

Körperlänge: ♂♂ 10—13 mm ♀♀ 12—14 mm
Flügelspannweite: ♂♂ 23—26 mm ♀♀ 25—28 mm

Körperfärbung sehr ähnlich wie bei *Is. rivulorum*. Die gelben, ovalen Flecken zwischen Augen und hinteren Ocellen sind jedoch stets besonders deutlich und scharf begrenzt. Weiterhin zeigt das Präskutum (bei feucht konservierten Expl.) fast stets eine schmale dunkle Mittellinie, die der *Is. rivulorum* zu fehlen scheint.

Nicht voll ausgefärbte Tiere haben eine im ganzen hellere Kopffärbung. Die dunkle Tönung des Vorderkopfes ist hier jedoch auf einen in der Breite der Verbindungslinie der hinteren Ocellen bis zum Vorderrand ziehenden Streifen beschränkt, während die Seitenpartien die gelbe Farbe des Hinterkopfes haben.

Der Ductus trägt ein Hauptzahnfeld und zwei kräftig ausgeprägte Nebenzahnfelder (s. Fig. 5a).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Das Hauptzahnfeld hat die Form zweier, an der Basis verwachsener, nebeneinanderliegender Dreiecke, von denen jedes in Ruhelage längsgefaltet ist. Die Länge des Hauptzahnfeldes beträgt 300 μ, die Breite 450—550 μ, bei völliger Ausglättung der Längsfalten bis zu 700 μ.

Die Einzelzähne (Fig. 5b) sind ca. 7,5 μ breit und 38—52 μ lang.

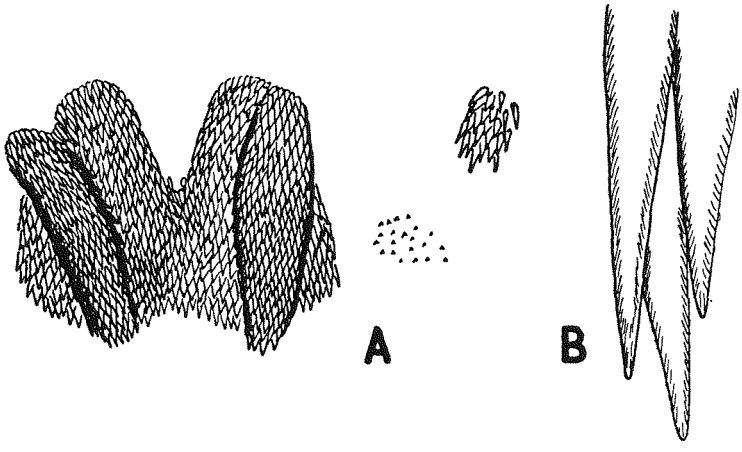

Fig. 5. *Isoperla görtzi Illies.* A: Haupt- und ein Nebenzahnfeld, 90fach vergr. B: Einzelzähne, 900fach vergr.

7. *Is. moselyi* (*Despax*) 1936

Chlorop. andreinii Festa (II), 1938, p. 29

Die Unterschiede der *Is. andreinii* gegenüber der zwei Jahre vorher von Despax beschriebenen *Is. moselyi* sind keineswegs überzeugend:

Das Zahnfeld des Holotypus von *Is. andreinii* ist sowohl in seiner Form wie in seiner Größe durchaus gleich dem von *Is. moselyi*, ebenso die Dimension der Einzelzähne.

Darüber hinaus zeigt die Kopfzeichnung in bezug auf den hufeisenförmigen Fleck eine auffallende Übereinstimmung beider „Arten", der gegenüber die im ganzen etwas hellere Färbung des Kopfes von *Is. andreinii* völlig bedeutungslos erscheint.

Der auffällige dunkle Längsstreifen auf den Seitenfeldern des Pronotums, der den Holotypus von *Is. andreinii* auszeichnet, fehlt bereits bei dem einzigen gleichzeitig beschriebenen Paratypus und erweist sich so als eine individuelle Aberration.

Daß die Form des Anhangs des VIII. Sternits bei den meisten *Isoperla*-Arten in weiten Grenzen schwankt und daher für die Taxonomie fast wertlos ist, wurde bereits oben (s. S. 374) dargelegt und wird von Festa selbst gerade in bezug auf seine *Is. andreinii* betont.

So scheint als Unterschied zu *Is. moselyi* nur der auffallend geringe Ocellenindex der *Is. andreinii* zu verbleiben (Durchmesser einer hinteren

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Ocelle ca. 2½ mal in der Distanz der beiden hinteren Ocellen enthalten). Bei *Is. obscura* ist der gleiche niedrige Ocellenindex zweifellos ein gutes spezifisches Merkmal, — dort beruht er auf der deutlich größeren Dimension der Ocellen selbst („Dämmerungstier"! KÜHTREIBER 1934).

Bei *Is. andreinii* aber wird der niedrige Ocellenindex — wie die dortige Figur zeigt und der Text betont — durch den stark verbreiterten, pigmentierten Innenrand der Ocellen verursacht, während diese selbst von normaler Größe sind. Auch dieser Unterschied hat also keinerlei Bedeutung und beruht lediglich auf der — leider — üblichen Meßweise des Ocellenindex: „margine pigmentato compreso" (FESTA l. c.).

Is. andreinii Festa ist daher als Synonym zu *Is. moselyi Desp.* einzuziehen.

Beschreibung:

Körperlänge:	♂♂ 9,5—12 mm	♀♀ 11—14 mm
Flügelspannweite:	♂♂ 22—25 mm	♀♀ 24—27,5 mm

Kopf- und Körperfärbung sehr ähnlich der von *Is. grammatica*. Der hufeisenförmige Fleck ist allerdings enger als dort und die dunklen Schläfen fehlen.

Auf dem Ductus fehlen die Nebenzahnfelder. Das Hauptzahnfeld ist dreieckig mit deutlich herzförmig eingebuchteter Basis und mehr oder weniger eingekerbter Spitze. Seine Breite beträgt ca. 150—230 μ, die Länge ca. 160—235 μ. Einzelzähne recht klein, nur 20—25 μ lang und 5—6 μ breit (s. Fig. 16 u. 29 bei DESPAX 1936).

8. *Is. oxylepis* (*Despax*) 1936

Chlorop. grammatica oxylepis DESPAX 1936, p. 357

Die Gründe für die Erhebung dieser als Unterart beschriebenen Form zur guten Art wurden oben (s. S. 378) bereits dargelegt. Abgesehen von den dort erwähnten Unterschieden des Zahnfeldes gegenüber dem von *Is. grammatica* zeigen auch die Körperfärbung, die Mundteile der Larven und die Ökologie deutliche Trennungsmerkmale zwischen beiden Arten.

Immerhin sind beide im äußeren Habitus so ähnlich, daß in der deutschen faunistischen Literatur *Is. oxylepis* bisher ausschließlich unter *Is. grammatica* mitgemeldet sein dürfte.

Falsche Bezeichnungen in den untersuchten Sammlungen:

„*grammatica*" det. Klapalek	4 Expl. in Coll. D. E. I.
„*grammatica*" det. Navas	1 Expl. in Coll. D. E. I.
„*grammatica*" det. Le Roi	3 Expl. in Coll. Le Roi

Beschreibung:

Körpergröße:	♂♂ 10—12 mm	♀♀ 12—14 mm
Flügelspannweite:	♂♂ 22,5—24,5 mm	♀♀ 25—27 mm

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Die Art hat in der Körperfärbung große Ähnlichkeit mit *Is. grammatica*. Im Gegensatz zu dieser Art sind jedoch die Abdomenunterseite und die Cerci von *Is. oxylepis* ebenso dunkel wie die Abdomenoberseite.

Nebenzahnfelder fehlen. Das Hauptzahnfeld hat etwa die Form eines Halbkreises oder einer Halbellipse (s. Fig. 6). Es ist ca. 150—180 μ lang und bis zu 350 μ breit.

Die relativ großen und an der Basis dichtgedrängt stehenden Zähne scheinen das Zahnfeld unter eine gewisse innere Spannung zu setzen, so daß es sich sehr oft mit seinen Seitenrändern nach hinten krümmt und fast bis zu einer halben Röhre schließt.

Bei der künstlichen Glättung in einer Ebene, wie sie bei der Anfertigung des mikroskopischen Präparats dann meist eintritt, reißt es daher oft an einer Seite ein (s. Fig. 6a).

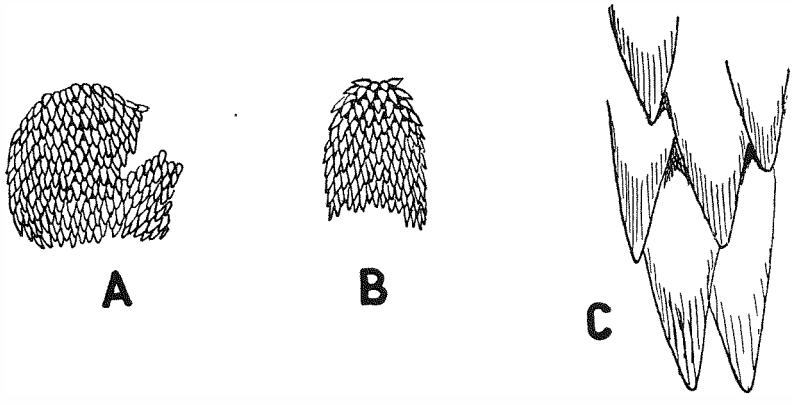

Fig. 6. *Isoperla oxylepis (Despax)*. A: Zahnfeld in einer Ebene geglättet und eingerissen, 90fach vergr. B: Zahnfeld nach hinten gekrümmt, 90 fach vergr. C: Einzelzähne, 900fach vergr.

Ist diese Krümmung im Raum vorhanden und ist die beschriebene Glättung im Präparat nicht erfolgt, so ist die meßbare Breite naturgemäß wesentlich kleiner (s. Fig. 6b). Zahnfelder dieser Form machen es verständlich, weshalb Despax diese Art als zu *Is. grammatica* gehörig ansah.

Im Unterschied zu dieser haben die Einzelzähne von *Is. oxylepis* jedoch stets die für die *rivulorum*-Gruppe typischen einfachen Spitzen. Sie sind 32—35 μ lang und bis zu 12 μ breit (s. Fig. 6c).

9. *Is. silesica Illies* 1952

Von dieser Art ist bisher nur ein einziges Expl. bekannt. Es fand sich („*rivulorum*" det. Klapalek) in der Coll. D. E. I.

Beschreibung:

Körperlänge: ♂ 9 mm
Flügelspannweite: ♂ 20 mm

♀♀ bisher unbekannt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Der Kopf ist von hellbrauner Grundfärbung. Dunkler sind die Schläfen, der Clypeus und der hufeisenförmige Fleck, der sich hinter der Gabellinie in etwas hellerer Tönung fortsetzt und so zu einem ovalen Ring schließt. Dabei schließt er einen lanzettförmigen Stirnfleck ein. Der übrige Körper ist dunkel gefärbt.

Nebenzahnfelder fehlen. Das Hauptzahnfeld ist oval, 220 μ lang und 180 μ breit und besteht aus Einzelzähnen von ca. 65 μ Länge und 10 μ Breite (s. Fig. 7).

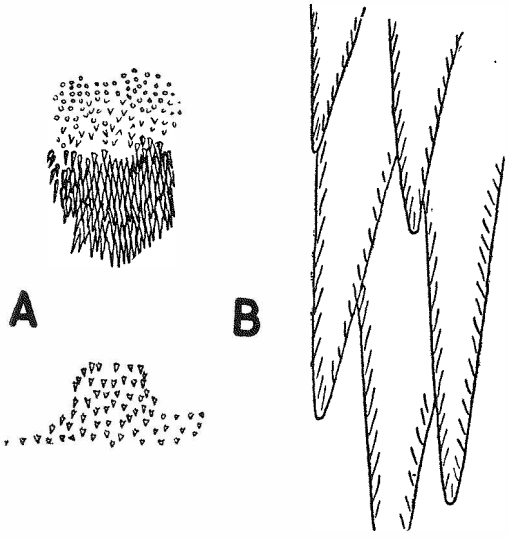

Fig. 7. *Isoperla silesica Illies.* A: Zahnfeld und (unten) Beginn der Sekundärbezahnung. 90fach vergr. B: Einzelzähne, 900fach vergr.

Das Hauptzahnfeld hat somit Ähnlichkeit mit dem von *Is. acicularis* (obwohl es beim Holotypus von *Is. silesica* kürzer ist).

Das Fehlen der Nebenzahnfelder bietet jedoch ein gutes Unterscheidungsmerkmal.

10. *Is. sudetica* (*Kolenati*) 1859

Kühtreiber (1934, p. 32) hielt diese Art für einen „außerordentlich unsicheren Typ" und seit Kolenati scheint sie nur Klapalek (1909) aus dem Sudetengebiet (Riesengebirge) gekannt zu haben.

Glücklicherweise befinden sich in der Sammlung des Deutschen Entomologischen Instituts einige von Klapalek als „*sudetica*" determinierte Tiere aus dem Riesengebirge. Sie stimmen in allen wesentlichen Merkmalen mit der Artbeschreibung überein und besitzen ein durchaus charakteristisches Zahnfeld, dessen Beschreibung nunmehr nachgeholt werden kann.

Es handelt sich danach eindeutig um eine gute Art, die zur *rivulorum*-Gruppe gezählt werden muß.

Falsche Bezeichnungen in den untersuchten Sammlungen:

„*strandi*" det. Ulmer — 1 Expl. in Coll. Ulmer

Beschreibung:

Körperlänge:	♂♂ 11—12,5 mm	♀♀ 12—14,5 mm
Flügelspannweite:	♂♂ 24—25 mm	♀♀ 25—29 mm

Der Kopf trägt einen wenig ausgeprägten, verwaschenen hufeisenförmigen Fleck. Körper (und Flügel) hell mit gelblicher Grundfärbung. Sehr oft ist bei einigen Flügeln (s. Tab., S. 373) der Vorderast des Radiussektor gegabelt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Hauptzahnfeld mit zwei deutlichen Nebenzahnfeldern.

Das Hauptzahnfeld ist herzförmig oder abgerundet dreieckig. Die Spitze dieser Figur ist nur selten voll ausgebildet (Fig. 8a, nach einem Expl. aus den Karpathen), — meist bricht das Zahnfeld bereits vor Erreichen dieser Spitze ab und setzt sich dann ohne deutlichen Übergang in einem Feld von Sekundärzähnen fort.

Breite des Hauptzahnfeldes: 270—360 μ. Die Länge ist bei voller Ausbildung der dreieckigen Form etwas größer als die Breite, sonst nur etwa 200 μ.

Die Einzelzähne sind recht groß, 65—80 μ lang und 6—8 μ breit (siehe Fig. 8b).

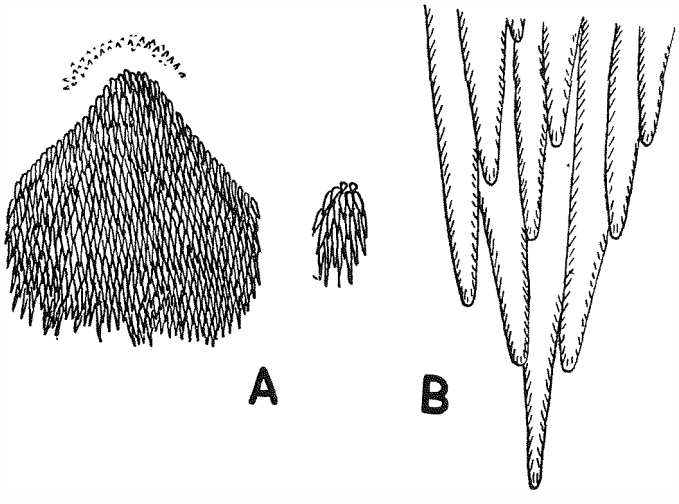

Fig. 8. *Isoperla sudetica (Kolenati).* A: Haupt- und ein Nebenzahnfeld, 90fach vergr. Bei diesem Exemplar (Czernohora) ist die Spitze des Hauptzahnfeldes voll ausgebildet. B: Einzelzähne, 900fach vergr.

11. *Is. viridinervis* (*E. Pictet*) 1865 (*Despax*) 1936

Chlorop. Barnolai	NAVAS 1918, p. 39
Chlorop. pilosa	DESPAX 1936, p. 384

Die in der Literatur vorliegenden Angaben und Figuren (DESPAX 1936, AUBERT 1947) zeigen eindeutig, daß es sich bei den unter den drei obigen Namen beschriebenen Tieren um eine einzige Art handelt:

„*Is. pilosa Desp.*" stimmt mit „*Is. viridinervis*" (sensu *Despax*) in den männlichen Sexualcharakteren überein. (DESPAX spricht zwar bei seiner *Is. pilosa* von einer etwas geringeren Länge des Zahnfeldes, es wurde aber bereits dargelegt (s. S. 379) daß gerade die Längenwerte für Zahnfelder in recht weiten Grenzen schwanken.) Andererseits untersuchte AUBERT (1947) von NAVAS als „*Barnolai*" bezeichnete Tiere vom Locus typicus dieser

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

„Art" (San Juan del Erm) und stellte fest: „La plaque ventrale et le titillateur correspondent à la description que DESPAX donne en 1936 *d'Isoperla viridinervis* E. Pictet".

Der Anhang des VIII. männlichen Sternits — sonst ein kaum brauchbares Merkmal — ist bei dieser Art ebenfalls typisch. Der Anhang ist rund, recht klein und i. G. zu allen anderen Arten der Gattung lang behaart. Dieses Merkmal ist so auffallend, daß DESPAX auf ihm eine eigene Untergruppe der rivulorum-Gruppe begründete. Bei allen drei in Frage stehenden „Arten" tritt dieses Merkmal auf.

So scheint als trennendes Merkmal nur die (bes. bei den ♂♂) unterschiedliche Flügellänge zu bleiben. Aber gerade die verschiedene Ausbildung der Flügel fügt sich — geradezu ideal — in die Vorstellung ein, daß es sich um eine einzige Art handelt:

Alle drei Formen kommen lediglich in den Pyrenäen vor.

„*Is. pilosa*"	lebt in tieferen Lagen (um 1000 m Höhe) und hat stets voll ausgebildete Flügel.
„*Is. viridinervis*"	(sensu *Despax*) lebt in höheren Lagen (ca. 2000 m) und zeigt mehr oder weniger auffallende Verkürzungen in der Flügellänge.
„*Is. Barnolai*"	lebt im höchsten Zentralgebiet der Pyrenäen und hat stets stark verkürzte Flügel.

Die alle drei Formen umfassende echte Art *Is. viridinervis Pict.* zeigt also die Anlage zur Flügelreduktion, wobei die Flügellänge mit zunehmender Höhenlage des Fundorts abnimmt.

Als Beweis hierfür seien noch zwei Bemerkungen von DESPAX zitiert. Von seiner „*Is. pilosa*" (also der Vorgebirgsform mit langen Flügeln) sagt er (l. c. p. 387): „Dans les stations inférieures les individus sont bien caractérisés, dans la station la plus élevée, au Tuc de l'Etang, leur faciès se rapproche davantage de celui de *viridinervis*".

Und beim Vergleich der Form mit variabler Flügellänge und der mit stets verkürzten Flügeln, also von „*Is. viridinervis*" (sensu *Despax*) und „*Is. Barnolai*" sagt er (l. c. p. 384): „Les individus de cette dernière espèce récoltés par le Dr. RIBAUT à la Pale de Burat, tout près de la frontière espagnole, semblent faire le passage entre les deux formes."

Die Tatsache einer innerhalb einer Art zunehmenden Flügelreduktion in höheren geographischen Lagen wurde bereits mehrfach (HYNES 1941 für England, BRINCK 1949 für Schweden) festgestellt. Die Art *Is. viridinervis E. Pict.* stellt ein weiteres Beispiel dafür dar.

Beschreibung:

Körperlänge:	♂♂ 9—13,5 mm	♀♀ 11—16 mm
Flügelspannweite:	♂♂ sehr variabel	♀♀ 19—34 mm

Der bräunliche Kopf trägt einen verwaschenen hufeisenförmigen Fleck. Die Ocellen sind klein, der pigmentierte Innenrand ist sehr schmal (Ocellenindex 5—6).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Der Anhang des VIII. männl. Sternits ist klein, den Hinterrand des Sternits oft kaum überragend. Er ist mit langen Haaren besetzt, von denen auch die mitten auf dem Anhang inserierenden dessen Hinterrand überragen.

Seitliche Nebenzahnfelder fehlen. Das Hauptzahnfeld ist dreieckig mit mehr oder weniger weit gespaltener Spitze. Es ist 250—300 μ lang und 165—180 μ breit und wird von recht kleinen (15—20 μ langen, 4—5 μ breiten) Einzelzähnen gebildet. Nur wenig kleinere Zähne treten auch außerhalb des Zahnfeldes auf (Sekundärzähne) und bilden ein breites, accessorisches Feld unterhalb des Hauptzahnfeldes (s. DESPAX 1936, Tafelfig. 8, 9, 19, 20, 27, 28).

12. *Is. obscura* (*Zetterstedt*) 1840 (*Despax*) 1936

Perla (*Chlorop.*) *griseipennis* F. PICTET 1841, p. 299 (s. BRINCK 1949, p. 15)
Chlorop. venosa KEMPNY 1900 et auct. al.-nec STEPHENS 1835

Wie bereits oben (s. S. 382) bemerkt, hat die bereits von McLACHLAN (1871) als Synonym zu *Is. grammatica* eingezogene *Is. venosa* auch in der Folgezeit in der Literatur weiterexistiert. Das (unbrauchbare) Merkmal der Cerci-Länge hat dabei dazu geführt, daß nicht nur *grammatica*-Stücke sondern vor allem *obscura*-Stücke als „*venosa*" bestimmt wurden.

Falsche Bezeichnungen in den untersuchten Sammlungen:

„*venosa*" det. Samal	29 Expl. in Coll. D. E. I.
„*grammatica*" det. Samal	3 Expl. in Coll. D. E. I.
„*venosa*" det. Le Roi	1 Expl. in Coll. Le Roi

Beschreibung:

Körperlänge:	♂♂ 7,6—11 mm	♀♀ 9,4—12 mm
Flügelspannweite:	♂♂ 18,6—22 mm	♀♀ 21—23 mm

Zarte, lichtgelbe bis bräunliche Art. Der helle Kopf trägt einen hufeisenförmigen Fleck, der sich hinter der Gabellinie in etwas hellerer Tönung fortsetzt und so einen lanzettförmigen Stirnfleck einschließt.

Die Ocellen sind auffallend groß: Durchmesser einer hinteren Ocelle (einschl. pigmentiertem Rand) 2½mal im Zwischenraum der beiden hinteren Ocellen enthalten.

Der Anhang des VIII. männl. Sternits ist länglich mit stets verschmälerter (stielförmiger) Basis.

Der Ductus trägt an Stelle des Zahnfeldes eine Reihe schmaler, an der Basis verdickter Einzelzähne, die in der Form eines U oder V angeordnet sind (s. Fig. 9). Jeder Schenkel dieser Figur ist bis ca. 150 μ lang. Die Einzelzähne sind bis zu 35 μ lang und 8—10 μ breit. Diese Zahnreihe ist sehr zart, oft selbst im mikrosk. Präparat leicht zu übersehen, weshalb in manchen Fällen der Eindruck entsteht, als ob jede Bewaffnung des Ductus fehle.

Die Membrane des Ductus ist, in einiger Entfernung von der V-Figur beginnend, mit stumpf-dreieckigen Sekundärzähnen dicht besetzt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

13. *Is. difformis* (*Klapalek*) 1909

Der Sexualapparat dieser auffälligen Art war bisher unbekannt. Einige in der Sammlung des Deutschen Entomologischen Instituts vorhandene, von Klapalek selbst determinierte und in allen wesentlichen Merkmalen mit der Originalbeschreibung übereinstimmende Stücke, ebenso wie die schwedischen Exemplare aus der Coll. Brinck, besaßen sämtlich die im folgenden beschriebenen Eigentümlichkeiten in der Bewaffnung des Ductus.

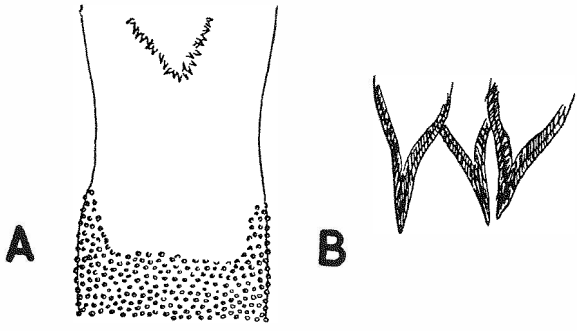

Fig. 9. *Isoperla obscura (Zetterstedt).* A: Ductus mit V-förmiger Zahnreihe (Zahnfeld) und Sekundärbezahnung, 90fach vergr. B: Einzelzähne des Zahnfeldes, 900fach vergr.

(Die Form und Anordnung der Zähne ist so gänzlich von der aller anderen Arten der Gattung abweichend, daß es notwendig wird, auf ihnen nicht nur eine eigene Art sondern eine besondere Arten-Gruppe zu begründen, s. S. 377.)

Beschreibung:

Körperlänge:
♂♂ 6—7 mm
♀♀ 9—12 mm
Flügelspannweite:
♂♂ kurzflüglig
♀♀ 20—24 mm

Auffallend dunkle Tiere. Der Körper und Kopf mattglänzend schwarzbraun. Nur die Kopfseiten und das Mittelfeld des Pronotums sind gelblich.

Das ♂ ist stets kurzflüglig, und zwar erreichen die Flügelstummel nicht das IV. Abdominalsegment.

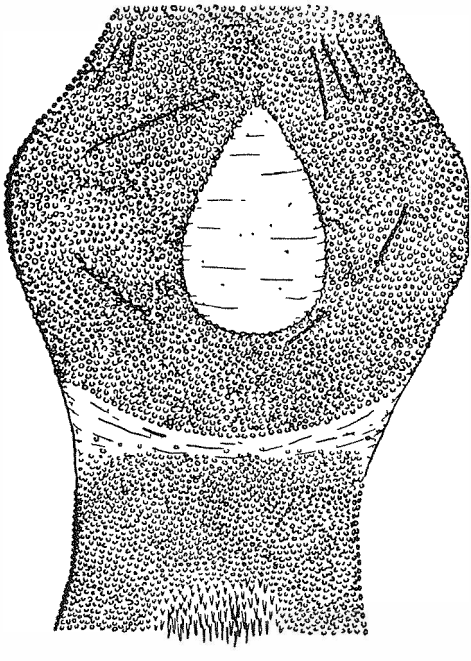

Fig. 10. *Isoperla difformis (Klapalek).* Ductus mit unbewaffnetem Fleck (an Stelle des Zahnfeldes) und dichter, warziger Sekundärbezahnung, die basal in längere Sekundärzähne übergeht. 90fach vergr.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Das ♀ hat eine auffallend große Subgenitalplatte.

Ein Zahnfeld im üblichen Sinne fehlt völlig. An seiner Stelle bleibt auf dem Ductus ein ovaler Bereich von ca. 200 μ Breite und bis 300 μ Länge völlig unbewaffnet (s. Fig. 10).

Die übrige Membrane des Ductus ist mit dichtgedrängten, stumpfdreieckigen Warzen von 5—7 μ Länge besetzt (Sekundärzähne). An der Basis des Ductus gehen diese Sekundärzähne allmählich in nadelförmige Zähne von ca. 25 μ Länge über.

III. Larven

Die vor der Auffindung der Zahnfelder des Ductus fast unüberwindlichen Schwierigkeiten bei der Identifikation der Imagines kehren bei den Larven in gleichem Umfang wieder. Hinzu kommt, daß die Zahl der Untersuchungen von *Isoperla*-Larven recht gering ist, so daß bis heute eine ganze Anzahl von europäischen Arten (darunter sämtliche nicht in Deutschland vorkommenden) im Larvenstadium unbekannt sind.

Die früheste — noch recht ungenügende — Beschreibung einer *Isoperla*-Larve lieferte F. Pictet (1833). Im Jahre 1909 (Klapalek) und 1910 (Neeracher, Esben-Petersen) folgten weitere Larvenbeschreibungen.

Aber erst Kühtreiber (1934) unternahm einen kritischen Versuch, an Larven verschiedener *Isoperla*-Arten charakteristische Unterschiede aufzufinden. Auch er betonte dabei, wie seine Vorgänger, besonders die Färbung, die den Kopf und Körper der Larven recht auffallend auszeichnet.

Es kann heute festgestellt werden, daß die Kopfzeichnung der *Isoperla*-Larven (ebenso wie die des Körpers) innerhalb einer Art in weiten Grenzen schwankt:

Die Larvenköpfe aller Arten tragen in der Zone zwischen M-Linie und Gabellinie eine braune Färbung, in der ein Stirnfleck von sehr verschiedener Größe und meist auch die Stirnschwielen hell bleiben. (Primärzeichnung!) Die Unterschiede in der Kopfzeichnung der einzelnen Arten werden hauptsächlich durch die schwachbraune Zeichnung der Bereiche vor und hinter der stets dunklen Zone verursacht, d.h. durch die Färbung von Clypeus und Scheitel (Sekundärzeichnung!).

Die in gewissem Ausmaß charakteristische Sekundärzeichnung ist innerhalb gleicher Populationen gewöhnlich gleichmäßig ausgeprägt, ändert sich aber (s. *Is. grammatica*, Fig. 11) wenn man Larven verschiedener Herkunft vergleicht. (Es entsteht hier deutlich der Eindruck, daß die Zeichnung des Kopfes nach Norden hin dunkler und kontrastreicher wird. Das gleiche gilt für *Is. obscura*, wie die entsprechenden Figuren bei Kühtreiber (1934, Fig. 84) und Brinck (1949, Fig. 23) zeigen.)

Aber auch innerhalb der gleichen Population findet man erhebliche Unterschiede in der Ausprägung der charakteristischen Clypeus- und Scheitelzeichnung, wenn man Larven verschiedenen Alters vergleicht. Dies gilt für verschiedene Larvenstadien aber auch für verschiedenes Alter inner-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

halb des gleichen Stadiums: Frisch gehäutete Larven sind ganz hell, und erst nachdem die Primärzeichnung deutlich ausgeprägt ist, lassen sich die ersten Andeutungen der Sekundärzeichnung erkennen.

Es gilt also für die Kopfzeichnung der Larven das gleiche wie für die der Imagines: Für die Prüfung der Gleichartigkeit eines Materials und für eine grobe systematische Einordnung gibt sie einen ersten Hinweis, für die genaue Bestimmung aber reicht sie fast nie aus.

Schon Kühtreiber versuchte deshalb auch andere morphologische Merkmale neben der Färbung aufzufinden und wandte der Form und Anordnung der Sinneshaare an den Antennengliedern seine Aufmerksamkeit zu. Wenn er dabei feststellte (l. c., p. 117) „es scheinen gewisse Artunterschiede zu bestehen", so erwies sich diese Hoffnung in der Folgezeit leider als trügerisch: Die Anordnung der Sinneshaare variiert innerhalb einer Art in so weiten Grenzen, daß sie als Unterscheidungsmerkmal nicht in Frage kommt.

In den Fällen, wo Insektenlarven schwierig zu unterscheiden sind, pflegt man nun mit besonderem Erfolg die reichstrukturierten Mundteile zu untersuchen. Schon den ersten Larvenbeschreibungen in der Gattung *Isoperla* sind deshalb Abbildungen der Mundteile beigegeben worden. Die ersten Abbildungen dieser Art (Neeracher 1910, Rousseau 1921) sind allerdings noch zu grob schematisch, um irgendwelche Artunterschiede feststellen zu können.

Erst bei der ausführlichen Untersuchung der britischen Plecopterenlarven durch Hynes (1941) wurde der Ausbildung und Beborstung der Mundteile größere Beachtung geschenkt. Brinck (1949) gelang es dann schließlich in seinen grundlegenden „Studies on Swedish Stoneflies" das Merkmal aufzufinden, das eine eindeutige Unterscheidung der Arten der Gattung *Isoperla* gestattet: „A close study of a great many nymphes and nymphal skins revealed differences in the chaetotaxy of the maxillae wich are easily seen in the nymphs as well as in the cast nymphal skins" (l. c., p. 108).

Diese Ansicht kann ich nach der Durchsicht des umfangreichen mir vorliegenden Larvenmaterials voll bestätigen: die bereits bekannten, sowohl wie die hier als Larven neu zu beschreibenden Arten zeigen in der Beborstung der Maxillen (nicht der übrigen Mundteile) Besonderheiten, die eine Unterscheidung der Arten ermöglichen.

Um die entscheidenden Einzelheiten auf Galea und Lacinia der Maxille zu erkennen, muß man stärkere Vergrößerungen (mindestens ca. 100fach) verwenden. Bei dieser Vergrößerung sieht man deutlich, daß hier verschiedene Arten von Borsten, Zähnen und Haaren zu finden sind.

Zur Erleichterung der folgenden Beschreibungen für die einzelnen Arten, sollen die einzelnen chätotaxischen Elemente hier zunächst beschrieben werden (s. Fig. 12).

Lacinia: Der dreieckige Basalteil läuft in einen starken Apikalzahn aus, unmittelbar unter demselben liegt der Subapikalzahn, der etwa die halbe Größe des Apikalzahns hat. Beide Zähne sind kräftig chitinisiert und braun gefärbt. Der Subapi-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

kalzahn ist an seiner Basis von einer Reihe von 4—5 Subapikalborsten umgeben, von denen die erste und langste zwischen Apikal- und Subapikalzahn inseriert, die letzte, kurzeste unterhalb des Subapikalzahns. Die Subapikalborsten sind unpigmentiert, glasig. Unterhalb des Subapikalzahns befindet sich eine Reihe von Marginalzahnen (s. Fig. 12 „M. Z.") („stout bristles" n. BRINCK 1949). Diese Marginalzahne inserieren mit deutlichem Fuß in der Innenkante der Lacinia, sind kraftig chitinisiert und enthalten ein Lumen in ihrem Inneren. Ihre Zahl ist weitgehend artspezifisch!

Die Marginalzahne gehen in die Marginalhaare uber, die die Innenkante der Lacinia Basis bedecken. Dieser Ubergang erfolgt meist uber 1—2 deutlich starkere Haare, die man nicht immer eindeutig von den Marginalzahnen unterscheiden kann.

Galea Die Galea tragt an der Spitze 3—4 Sinneshaare. Im ubrigen ist sie mit einfachen Haaren bedeckt. Die Anordnung dieser Haare ist in gewissem Umfang artspezifisch!

Im folgenden werden die einzelnen Arten der Gattung *Isoperla* aufgefuhrt, die bisherigen Beschreibungen zitiert, und die Larven — soweit sie bekannt sind — in bezug auf die Unterschiede in Kopfzeichnung und Maxillenbeborstung beschrieben. In den Fallen, wo bisher keine zureichende Abbildung dieser Merkmale vorlag, wird sie beigegeben.

Eine Unterscheidung aller bisher als Larven bekannter Arten durfte damit moglich sein.

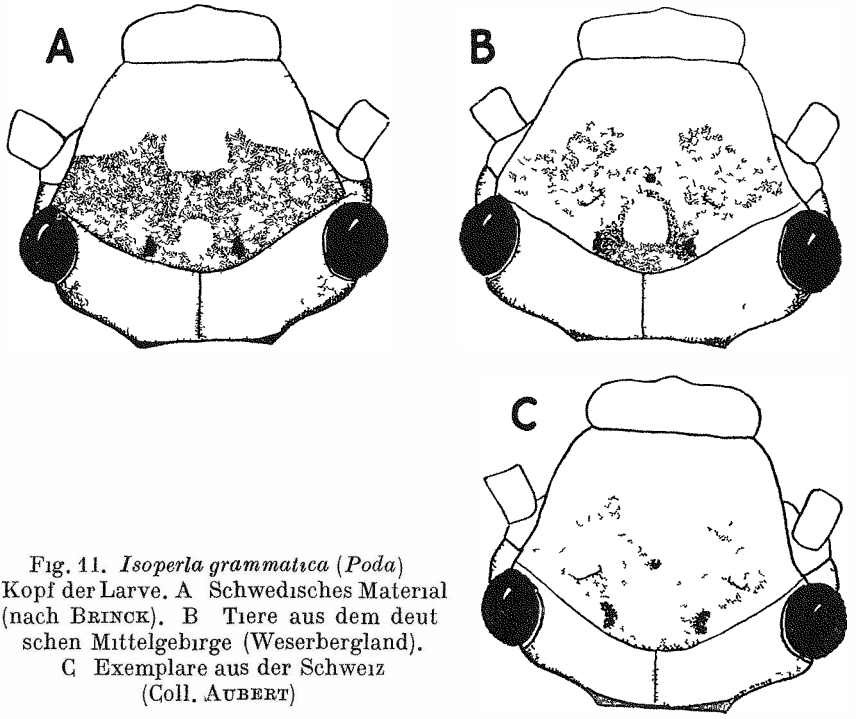

Fig. 11. *Isoperla grammatica* (*Poda*) Kopf der Larve. A Schwedisches Material (nach BRINCK). B Tiere aus dem deutschen Mittelgebirge (Weserbergland). C Exemplare aus der Schweiz (Coll. AUBERT)

1. *Is. grammatica* (*Poda*)

PICTET (1833), p. 60, KLAPALEK (1909), p. 87, ESBEN PETERSEN (1910), p. 110, fig. 91 b, NEERACHER (1910), p. 581, fig. 14, KOPONEN (1917), p. 5, fig. 7, SCHONEMUND

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

(1927), p. 16, fig. 55, KÜHTREIBER (1934), p. 119, HYNES (1941), p. 486, BRINCK (1949), p. 109, fig. 22.

Kopf (s. Fig. 11):

Die Primärzeichnung erreicht die Gabellinie meist nur zwischen den hinteren Ocellen. Stirnfleck meist groß und immer deutlich. Die Sekundärzeichnung setzt die oralen Spitzen der Primärzeichnung fort und schließt sie durch eine breite Querzeichnung ab. Dadurch entsteht auf dem Clypeus oral der vorderen Ocelle und jederseits seitlich davon in der Nähe der Fühlerbasis je ein heller Fleck. Auch der Scheitel trägt bei dunkelster Pigmentierung jederseits zwei ovale, helle Flecken.

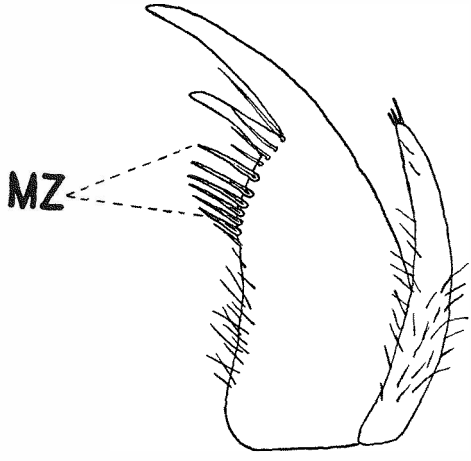

Fig. 12. *Isoperla grammatica (Poda).* Maxille der Larve, 90fach vergr. MZ = Marginalzähne

Maxille (s. Fig. 12):

Die Lacinia trägt 5—6 Marginalzähne. Die Galea ist auf der Innenkante an der Basis beginnend zu $^2/_3$ behaart, die Fläche und Außenkante sind nur in der basalen Hälfte behaart.

2. *Is. rivulorum* (*F. Pictet*)

KÜHTREIBER (1931), p. 611, fig. 3, 3a, (1934), p. 118, fig. 82, 83.

Kopf (s. Fig. 13 links):

Die Primärzeichnung tritt lateral der beiden hinteren Ocellen nicht ganz bis an die Gabellinie heran. Die Sekundärzeichnung des Scheitels läßt in Fortsetzung dieser Figur jederseits einen ovalen Fleck hell, außerdem einen halbkreisförmigen Strich um das Hinterhauptsloch.

Maxille (s. Fig. 13 rechts):

Die Lacinia trägt 7—8 Marginalzähne. Die Galea ist auf der Innenkante an der Basis beginnend zu $^2/_3$ behaart. Die Fläche trägt nur wenige Haare, ebenso — im basalen Drittel — die Außenkante.

3. *Is. acicularis* (*Despax*)

Larve unbekannt!

4. *Is. alpicola Brinck*

KÜHTREIBER (1934), p. 120, fig. 83 (s. nom. *Chl. strandi*).

Die Larve dieser Art ist von KÜHTREIBER leider nur ungenügend beschrieben worden. Ich selbst kenne nur wenige Expl. aus der Coll. Kühtreiber, die so stark ausgebleicht sind, daß Einzelheiten der Kopf- und Körperfärbung nur noch undeutlich zu erkennen sind.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

KUHTREIBER berichtet, die Larven dieser Art seien „nicht schwarz sondern außerst fein licht behaart. Bei schwacher Vergroßerung ist von einer Behaarung uberhaupt nichts wahrzunehmen, vielmehr sehen die Tiere glatt und glanzend aus. Dieses Merkmal scheidet sie ohne weiteres von allen anderen heimischen Arten" (l. c., p. 120).

Kopf:

Nach den wenigen mir vorliegenden (stark gebleichten) Stucken, scheint die Kopfzeichnung frischer Tiere (n. KUHTREIBER „lebhaft und scharf begrenzt") der von *Is. rivulorum*-Larven ahnlich zu sein.

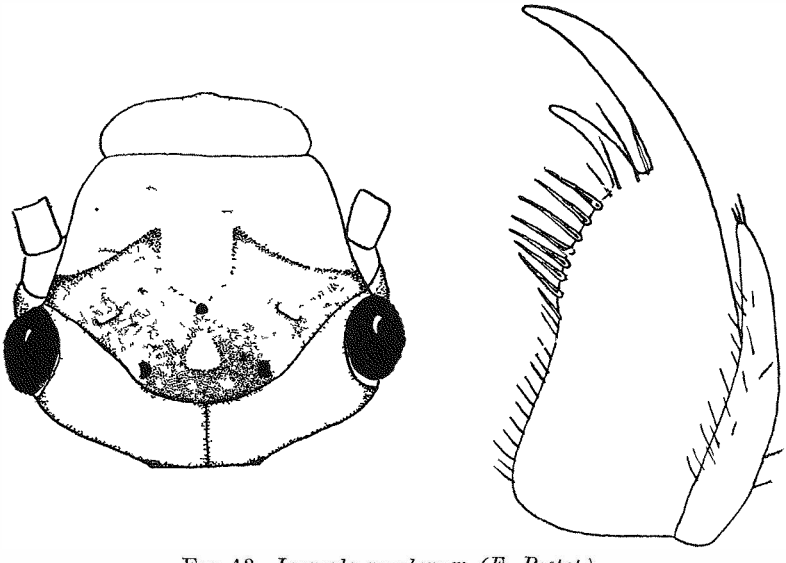

Fig. 13. *Isoperla rivulorum (F. Pictet).*
Larve. Links Kopf. Rechts Maxille, 90fach vergr.

Maxille:

Ein eindeutiger Unterschied gegenuber *Is. rivulorum* war nicht festzustellen. Es scheint allerdings, als wenn die Außenkante der Galea etwas starker behaart ware als bei *rivulorum.*

5. *Is. ambigua (Despax)*

Larve unbekannt!

6. *Is. gortzi Illies*

Kopf (s. Fig. 14 links):

Die Primarzeichnung erreicht die Gabellinie uberall. Der Stirnfleck ist nur schwach ausgebildet und hat die Große der ebenfalls hellen Stirnschwielen. Die Sekundarzeichnung auf dem Clypeus zeigt keine scharfen

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Grenzen, fullt fast die ganze Flache aus und laßt keine deutlichen Flecken hell. Auf dem Scheitel dagegen zeigt die Sekundarzeichnung jederseits

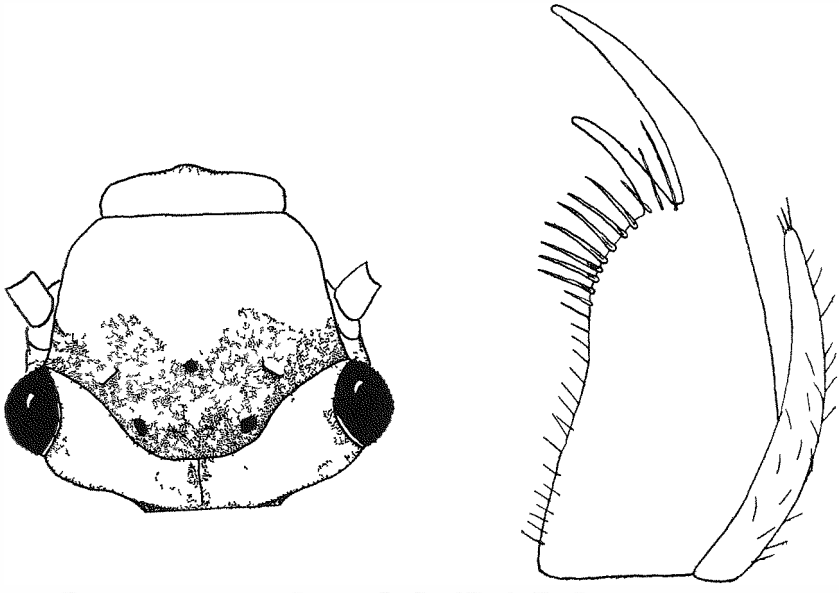

Fig. 14. *Isoperla gortzi Illies.* Larve. Links Kopf. Rechts Maxille, 90fach vergr.

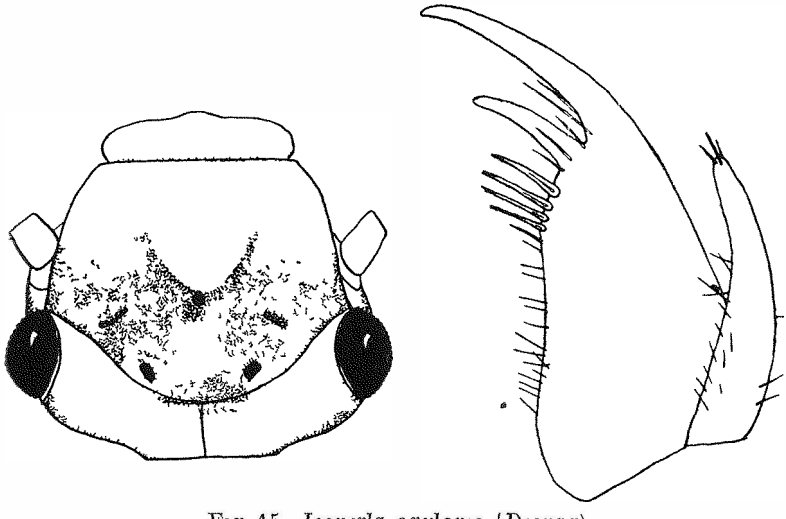

Fig. 15. *Isoperla oxylepis* (*Despax*).
Larve. Links Kopf. Rechts Maxille, 90fach vergr.

zwischen Auge und hinterer Ocelle einen großeren, ovalen, hellen Flecken. Zwei kleinere, sonst ahnliche Flecken sind jederseits neben dem Gabellinien-Stiel zu erkennen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Maxille (s. Fig. 14 rechts):

Die Lacinia trägt 7—8 Marginalzähne. Die Galea ist auf der Innenkante unbehaart (!), während die ganze Außenkante, und die Fläche in der basalen Hälfte, Haare tragen.

7. *Is. moselyi* (*Despax*)

Larve unbekannt!

8. *Is. oxylepis* (*Despax*)

Kopf (s. Fig. 15 links):

Die Primärzeichnung hat große Ähnlichkeit mit der von *Is. grammatica.* Allerdings wird die Gabellinie von ihr fast überall erreicht, so daß nur jederseits neben den hinteren Ocellen hellgefärbte Stellen liegen. Die Sekundärzeichnung auf dem Clypeus ist minimal, auf dem Scheitel setzt sie das dunkle Feld zwischen Stirnfleck und hinteren Ocellen in einem dunklen Saum fort.

Maxillen (s. Fig. 15 rechts):

Die Lacinia trägt nur 4—5 Marginalzähne. Die Galea ist auf der Innenkante in den zwei basalen Dritteln, auf der Außenkante und Fläche nur spärlich im basalen Drittel behaart.

9. *Is. silesica Illies*

Larve unbekannt!

10. *Is. sudetica* (*Kolenati*)

Larve unbekannt!

11. *Is. viridinervis* (*E. Pictet*)

Larve unbekannt!

12. *Is. obscura* (*Zetterstedt*)

Koponen (1917), p. 12, 13, fig. 5, 6 (s. nom. *Chl. griseipennis* u. *Chl. venosa*), Kuhtreiber (1934), p. 120, fig. 84 (s. nom. *Chl. griseipennis*), Hynes (1941), p. 488 (s. nom. *Chl. griseipennis*), Brinck (1949), p. 111, fig. 23.

Es lagen mir keine Larven dieser Art vor, weshalb ich mich nur auf die Angaben in der Literatur beziehe.

Kopf:

Die Primärzeichnung ist schmal und erreicht die Gabellinie nur zwischen den hinteren Ocellen. Mit der Sekundärzeichnung zusammen wird so am Scheitel jederseits ein großer, die Gabellinie überschreitender Fleck gebildet. (Ähnlich wie bei *Is. rivulorum* s. Fig. 13.) Auf der Mittellinie trägt der Scheitel (n. Brinck) einen weiteren, kleinen, hellen Fleck.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Maxille:

(Die Lacinia besitzt n. BRINCK eine submarginale Borstenreihe, die zwischen Apikal- und Subapikalzahn mit zwei Borsten beginnt. Dabei handelt es sich aber offenbar nicht um eine Verdoppelung der Marginalzähne sondern um die Subapikalborsten (s. S. 397), die ich bei allen untersuchten Arten auffinden konnte.)

Die Galea ist völlig unbehaart (n. BRINCK)!

13. *Is. difformis* (*Klapalek*)

KLAPALEK (1909), p. 87, fig. 142—144, ESBEN-PETERSEN (1910), p. 111, SCHÖNEMUND (1927), p. 16, BRINCK (1949), p. 112, fig. 24.

Kopf:

Die Primärzeichnung erreicht die Gabellinie nur unmittelbar hinter den hinteren Ocellen, ohne diese entlang der Gabellinie mit einem dunklen Saum zu verbinden. Der Stirnfleck ist deshalb nicht — wie bei allen anderen Arten — völlig von dunkleren Partien umgeben, sondern sitzt als halbkreisförmige, helle Makel mit seiner Basis direkt auf der Gabellinie. Sekundärzeichnung auf dem Clypeus diffus, auf dem Scheitel mit den gewöhnlichen seitlichen Flecken zwischen Augen und hinteren Ocellen und mit einem hellen Mittelband als direkter Fortsetzung des Stirnflecks.

Maxille:

(Zu der von BRINCK angegebenen doppelten Borstenreihe am Subapikalzahn s. die Bemerkung bei der vorigen Art!)

Die Innenseite der Lacinia trägt nicht nur an ihrer Kante sondern auch submarginal auf der Fläche bis hinauf zum Subapikalzahn zahlreiche Haare.

Die Galea ist auf der Fläche spärlich, an der ganzen Außenkante und in den basalen $^2/_3$ der Innenkante deutlich behaart.

IV. Verbreitung und Ökologie

Bei der oben betonten Schwierigkeit im Bestimmen der *Isoperla*-Arten ist es verständlich, daß die von älteren Autoren gemachten Verbreitungsangaben großenteils wertlos sind. Fast nie ist es möglich, nachträglich die Art zu identifizieren, für die diese Angaben gelten sollen.

Erst mit der Einführung moderner taxonomischer Methoden erreichte die Bestimmung der Arten die Sicherheit und Exaktheit, welche Voraussetzung ist für den Versuch, das Verbreitungsgebiet der einzelnen Arten festzulegen. Gerade für Deutschland ist ein solcher Versuch in der Gattung *Isoperla* durchaus nötig, da die letzten allgemein zugänglichen Angaben (SCHÖNEMUND 1927) aus den erwähnten Gründen völlig unbrauchbar sind.

Es werden deshalb im folgenden für alle europäischen Arten nur die Angaben aus der Literatur berücksichtigt, bei denen eine richtige Art-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

bestimmung gesichert ist, d. h. die Angaben von Kühtreiber (1934), Despax (1936) und späteren Autoren.

Da solche Angaben (nach 1934) aus Deutschland überhaupt nicht vorliegen, werden hier alle an Hand des umfangreichen vorliegenden Sammlungsmaterials von mit nachgeprüften Belegstücke mitgeteilt. Die Sammlungen, aus denen die betr. Stücke stammen, werden jeweils in Klammern hinter dem Fundort angegeben, ebenso (falls angegeben) Monat und Jahr des Fanges.

Für die benutzten Sammlungen werden folgende Abkürzungen gebraucht:

(BZM) = Coll. Bayer. Zoolog. Staatssammlung — München.
(DEI) = Coll. Deutsches Entomologisches Institut — Berlin.
(D) = Coll. Dittmar/Landesanst. f. Fischerei — Albaum/Sauerld.
(I) = Coll. Illies/Fuldastation — Schlitz/Hessen.
(R) = Coll. Le Roi/Museum Koenig — Bonn.
(Sch) = Coll. Schönemund/Museum Koenig — Bonn.
(Skb) = Coll. Senckenberg-Museum — Frankfurt/Main.
(U) = Coll. Ulmer — Hamburg.

Die belegten Fundorte der einzelnen Arten sind in Verbreitungskarten zusammengefaßt (Fig. 16—19). Es kann dabei angenommen werden, daß ein zusammenhängender Gebirgszug, aus dem ein sicher determinierter Fang vorliegt, im ganzen — d. h. in allen gleichartigen Biotopen — von der betr. Art besiedelt wird. Diese Verallgemeinerung dürfte nach allem, was bisher über die Verbreitung der Plecopteren bekannt ist, berechtigt sein.

Für die ökologischen Angaben in der vorliegenden Literatur müssen naturgemäß die gleichen Einschränkungen gemacht werden wie für die faunistischen. Auch hier sind es erst Kühtreiber (1934), Despax (1936) und dann vor allem Aubert (1946, ff.) und Brinck (1949), die wertvolle Angaben liefern, welche auf sicher determinierten Beobachtungen beruhen.

Bei der ökologischen Behandlung von Plecopteren hat man gewöhnlich auf die Flugzeiten großen Wert gelegt. Wie sich aber bei Kühtreiber und besonders deutlich bei Brinck zeigt, ist das Einsetzen der Flugzeit vor allem von Umweltfaktoren abhängig. Diese Tatsache wurde vom Verf. bereits an anderer Stelle erläutert (Illies 1952b): „Die Flugzeit in jeder einzelnen Region ist zumeist recht kurz und überschreitet fast nie einen Monat. Sie verschiebt sich nicht nur quellwärts bei Frühjahrs- und Herbstformen auf den Sommer zu, sondern in gleicher Weise auch in höheren Lagen der Gebirge. Die ausgedehnten Flugzeiten, die einige Autoren für Bachinsekten angeben, sind daher nur ein Ausdruck für die ökologische und geographische Heterogenität ihrer Untersuchungsgebiete."

Bei einer Untersuchung, die sich wie die vorliegende mit dem gesamten europäischen Raum befassen muß, ist es also wenig sinnvoll, exakte Daten über die Ausdehnung der Flugzeit zu geben, wenn man diese nicht für jedes Areal getrennt aufführen will.

Dazu reichen aber die bisher vorliegenden Einzelangaben nicht aus.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

1. *Is. grammatica* (*Poda*)
(Fig. 16)

Allgemeine Verbreitung: Ganz Europa.

Lediglich die osteuropäischen (und asiatischen) Gebiete sind bisher nicht eindeutig belegt. Brinck (1949) zählt folgende Länder aus dieser Region auf: Tschechoslowakei (Klapalek), Ungarn (Pongracz), Rumänien (Vasilu), Jugoslavien (Samal), Turkestan (Brauer) [1]).

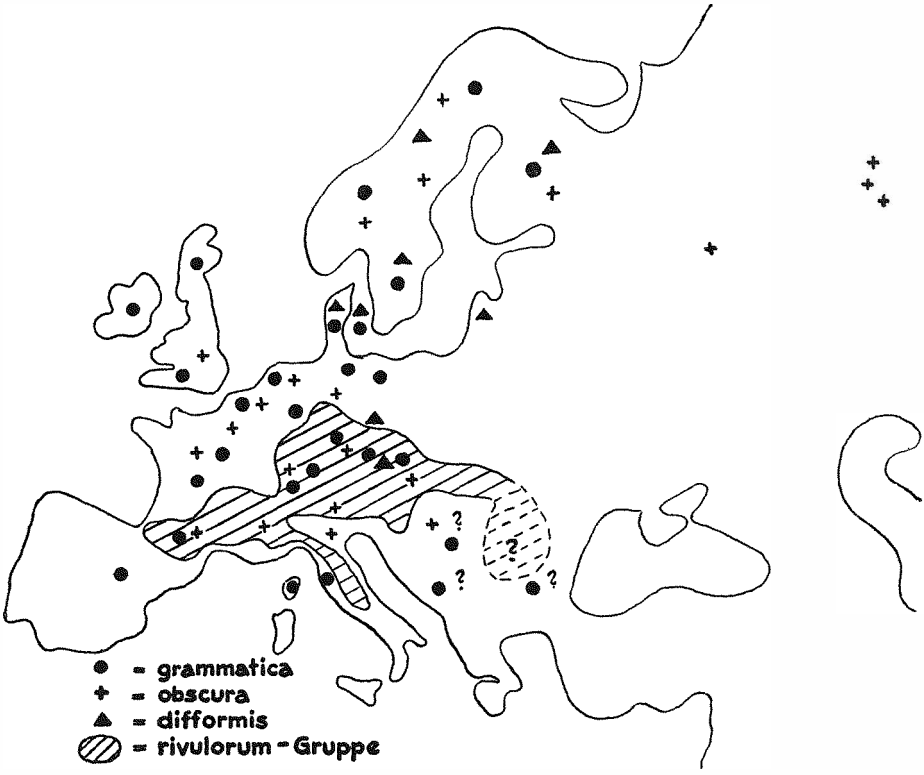

Fig. 16. Verbreitung von *Isoperla grammatica* (*Poda*), *obscura* (*Zetterstedt*), *difformis* (*Klapalek*) und der *rivulorum*-Gruppe

Belegte Funde aus Deutschland:

Norddeutschland: Bille (Ransdorf) 1♀ 6.08 (U), Umgeb. Hamburg 2♂♂ 1♀ 6.07 (U).
Niedersachsen: Möllenbeck (Rinteln) 7♂♂ 11♀♀ 5—6.50 (I).
Rheinland: Gönnersdorf/Vinx 2♂♂ 4.11 (R), Wahnerheide 2♂♂ 2♀♀ 5.11 (R).
Pfalz: Kreuznach 1♂ (Skb).
Hessen: Diemel 2♂♂ 5.17 (R), Lütter/Fulda 3♀♀ 7.51 (I), Pford/Fulda 13♂♂ 12♀♀ 5.51 (I), Falkenstein (Taunus) 1♂ 6.07 (Skb), Idstein (Taunus) 1♀ 5.12 (Skb), Homburg 1♂ (Skb).
Franken: Nürnberg 1♀ (DEI).

[1]) Außerdem Polen: früher Rummelsburg 1♂ (DEI).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Bayern: Hohenaschau 1 ♂ 8.15 (BZM), Murnauer Moor 2 ♂♂ 6.43, 1 ♂ 6.49 (BZM), Dachau-Kultur 1 ♂ 1 ♀ 6—7.21 (BZM), Lochhausen 1 ♀ 6.40 (BZM), Tölz 2 ♂♂ 3 ♀♀ (DEI), Kesselburg 1 ♀ (DEI), Ammersee-Durchstich 9 ♂♂ 11 ♀♀ 5.47 (BZM), Eisenburg/Memmingen 1 ♂ 6.47 (BZM), Umgeb. München 2 ♀♀ 5—6.47 (BZM).

Ökologie:

Die Art lebt in der Ebene, dem Vor- und Mittelgebirge in Flüssen bis zu einer Höhengrenze von etwa 1000 m (n. KÜHTREIBER), bis höchstens 1400 m (n. AUBERT). Sie hat somit eine große ökologische Valenz und findet überall erst dort ihre Grenze, wo andere Arten (der *rivulorum*-Gruppe!) auftreten.

In Nordeuropa, wo die *rivulorum*-Gruppe fehlt, ist die Art deshalb in besonders weiten ökologischen Grenzen vertreten. So schreibt BRINCK (1949 p. 215) „Abundant in southern streams and rivers. Also in northern running waters, and finally recorded from some high mountain lakes. In Scandinavia there is no other setipalpian species wich has such a wide ecological amplitude as *I. grammatica*."

2. *Is. rivulorum* (*F. Pictet*)
(Fig. 16)

Allgemeine Verbreitung: Deutschland, Österreich (KÜHTREIBER 1934), Frankreich (DESPAX 1936), Schweiz (AUBERT 1946), Italien (FESTA (I) 1937, (VII) 1945)[1]).

Belegte Funde aus Deutschland:

(Die Art ist — zusammen mit ihrem Synonym *Is. helvetica* — in der älteren Literatur fast aus allen Teilen Deutschlands gemeldet worden. Diese Meldungen beruhen zum größten Teil auf Verwechslungen mit *Is. görtzi*.)

Niedersachsen: (Harz): Braunlage 2 ♂♂ 5 ♀♀ 7—8.08 (U).

Bayern: Hirschbichl 2 ♀♀ 7.20 (BZM), Hohenaschau 1 ♀ 8.15 (BZM), Kreuth 1 ♂ 8.16 (BZM), Rotwand (Bayr. Alpen) 1 ♀ 6.49 (BZM), Karwendel 1 ♂ 8.19 (BZM), Partenkirchen 1 ♀ (DEI), Grünkopf 1 ♂ (BZM), Wengen/Allgäu 1 ♀ 8.21 (BZM), Oytal/Allgäu 1 ♂ (BZM).

Ökologie:

Die Art lebt im Alpengebiet und an hochgelegenen Stellen des Mittelgebirges nur selten unterhalb 1000 m. Sie kommt dort „in Bergbächen jeden Charakters" vor (KÜHTREIBER 1934 p. 36), darüber hinaus bei genügender Höhenlage auch in Flüssen, wie KÜHTREIBER (l. c. p. 37 s. nom. „*Chl. helvetica*") vom Inn meldet.

3. *Is. acicularis* (*Despax*)
(Fig. 17)

Allgemeine Verbreitung: Frankreich, Italien, Spanien.

Es sind bisher erst wenige Exemplare dieser Art bekannt geworden. Die Fundorte sämtlicher bisher aufgefundener Stücke sollen deshalb noch einmal aufgeführt werden:

[1]) Tschechoslowakei: Spindelmühle 1 ♀ (DEI).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Frankreich: Cantal/Le Liorant 2 ♂♂ 7.24 (Despax 1936).
Italien: Piemont/Santuario d'Oropa 2 ♂♂ 6.28 (Festa, I, 1937), Abruzzen/Pescasseroli 1 ♂ 1 ♀ 7.38 (Festa, V, 1939 s. nom. *Is. saccai*).
Spanien: Pyrenäen/Valle de Ordesa 2 ♂♂ 3 ♀♀ 7.23 (Skb).

Ökologie:

Die Art lebt in den südwestlichen Alpen, den Abruzzen, Cantal und den Pyrenäen, offensichtlich nicht unter 1000 m. Man darf wohl annehmen,

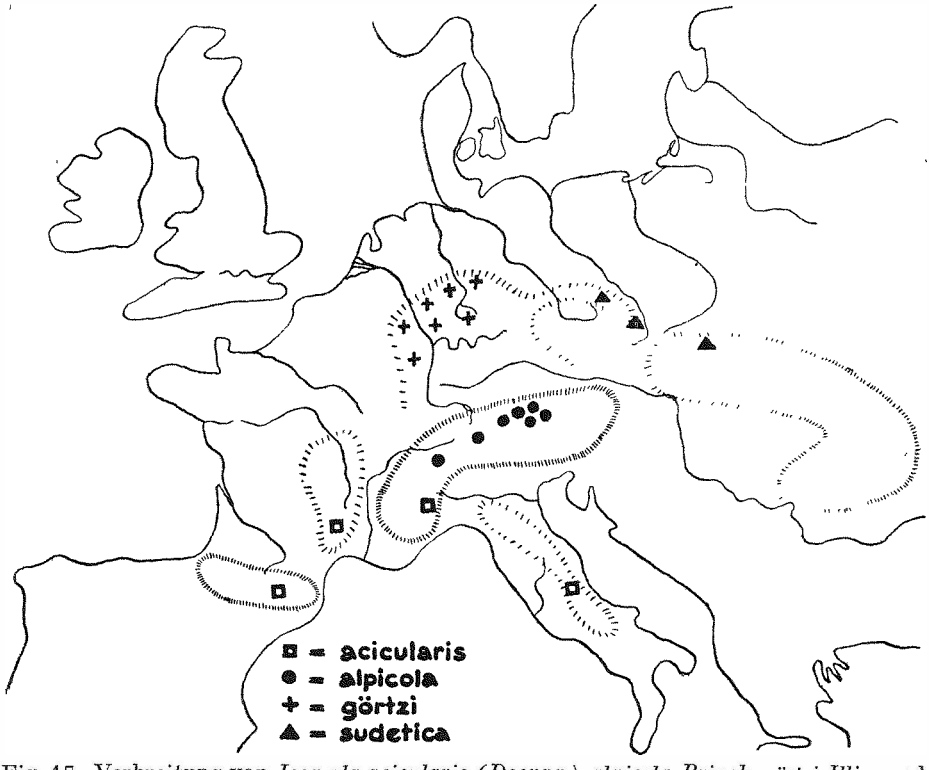

Fig. 17. Verbreitung von *Isoperla acicularis (Despax), alpicola Brinck, görtzi Illies* und *Is. sudetica (Kolenati)*. Die Umrisse der wichtigen Gebirge und Bergländer gestrichelt

daß sie in diesen Gebieten Bergbäche bewohnt (obwohl über ihr Biotop bisher noch keine Angaben vorliegen).

4. *Is. alpicola Brinck*
(Fig. 17)

Allgemeine Verbreitung: Österreich (Tirol: Kühtreiber 1934), Italien (Piemont: Festa, V, 1939), Schweiz (Aubert 1946), (Deutschland?).

Das Vorkommen dieser Art in Deutschland ist sehr zweifelhaft. Sämtliche von mir untersuchten Belegexemplare (R, BZM, DEI, U) erwiesen sich als falsch determiniert.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Wegen des Vorkommens der Art in den nordtiroler Kalkalpen ist allerdings damit zu rechnen, daß wenigstens einzelne Stucke auch in den oberbayrischen Alpen aufzufinden sind.

Die seit KLAPALEK (1909) in der Literatur weitergeführte Meldung aus dem Riesengebirge (s. nom. *Chl. strandi*) hat Veranlassung gegeben, diese Art als boreoalpin anzusehen. Nun sind aber die als „*strandi*" angesprochenen Stücke KLAPALEKS und der anderen Autoren vor DESPAX (außer KÜHTREIBER 1934, dessen Exemplare DESPAX zur Beschreibung seiner *Is. strandi Desp.* = *alpicola Brinck* vorlagen) Synonyme zu *Is. grammatica* (s. S. 382). Bei *Is. grammatica* ist das Vorkommen in den Kochelteichen der großen Schneegrube nicht überraschend, denn sie ist aus ganz Europa bekannt und außerdem auch aus Skandinavien (s. S. 405) aus Hochgebirgsseen gemeldet.

Ökologie:

Die Art lebt in den (östl.) Alpen, vor allem in Tirol, und ist in den westl. Alpen nur sehr selten gefunden worden, KÜHTREIBER (1934 p. 39) schreibt: „Unter 1000 m wird sie wohl niemals angetroffen. Bevorzugt kleinere, rasche, klare Gewässer, . . . ein typisch stenothermes Kaltwassertier."

5. *Is. ambigua* (*Despax*)
(Fig. 18)

Allgemeine Verbreitung: Frankreich, Italien.

Von dieser Art sind bisher erst wenige Exemplare bekannt geworden. Sämtliche Fundorte werden deshalb noch einmal aufgeführt:

Frankreich: Haute Garonne/Saint Ferreol 1 ♂ 6.31 (DESPAX 1936), Cantal/Le Liorant 1 ♂ 7.24 (DESPAX 1936).

Italien: Piemont/Val Chobbia 2 ♂♂ 6 ♀♀ 7.39 (FESTA, VI, 1942).

Ökologie:

Die Art lebt in den südwestl. Alpen, Cantal und der Pyrenäenregion, alle Fundorte liegen über 1000 m. Über ihr Biotop ist nichts bekannt, es ist jedoch (wie bei *Is. acicularis*) anzunehmen, daß sie in Gebirgsbächen vorkommt.

6. *Is. görtzi Illies*
(Fig. 17)

Allgemeine Verbreitung: Bisher nur aus Deutschland bekannt.

Belegte Funde aus Deutschland:

Niedersachsen: (Harz): Braunlage 1 ♂ 8.05 (U), Lipper Bergland/Möllenbeck 2 ♀♀ 4.50 (I).

Westfalen: Sauerland/Albaum 3 ♂♂ 3 ♀♀ 6.51 (D).

Rheinland: Müngsten (Wupper) 2 ♂♂ 6.24 (Sch), Boppart 1 ♂ (Skb), Brohl 1 ♂ 6.21 (Sch), Schneifel 2 ♂♂ 7.10 (R).

Hessen: (Rhön): Fuldaquellgebiet 6 ♂♂ 2 ♀♀ 5.51 (I).

Saargebiet: Breinsbach/Saar 1 ♂ 2 ♀♀ 5.12 (R).

Ökologie:

Die Art lebt im deutschen Mittelgebirge und scheint dort weit verbreitet zu sein. DITTMAR (i. l.) und ich fanden die Art lediglich in Quell-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

bächen, so daß sie, obwohl aus dem Hochgebirge nicht bekannt, extrem kaltstenotherm zu sein scheint. Nach DITTMAR findet man die Art nur im Gelände mit mehr als 50% Bewaldung.

7. *Is. moselyi* (*Despax*)
(Fig. 19)

Allgemeine Verbreitung: Frankreich, Italien.

Die Art wurde von DESPAX (1936) an drei Stellen der französischen Pyrenäen gefunden (Saint Béat, Bagnères-de-Luchon, Cirque de la Glère). Als einziger weiterer Fundort kommt der von FESTA (II, 1938) s. nom. *Chl. andreinii* gemeldete hinzu: 2 ♂♂ 8.19 Lippiano (Prov. Perugia) Alta valle Tiberina.

Ökologie:

Die Art lebt in den Pyrenäen und dem Apennin. Nach der Höhe der Fundorte zu schließen (über 1000 m) bewohnt sie dort kalte Bergbäche.

8. *Is. oxylepis* (*Despax*)
(Fig. 18)

Allgemeine Verbreitung: Deutschland, Frankreich[1]).

DESPAX (1936) meldete diese Art (s. nom. *Chl. grammatica oxylepis*) nur aus den Vogesen (Gérardemer, 6—7.30) und Cantal (Le Liorant 7.24). Für Deutschland ist die Art neu.

Belegte Funde aus Deutschland:

Niedersachsen: (Harz): Schierke 1 ♀ 6.00 (DEI).
Westfalen: (Sauerland): Albaum 13 ♂♂ 10 ♀♀ 5—6.51 (D).
Hessen: (Taunus): Kalte Herberge 1 ♂ 2♀♀ 8.06 (R), Idstein 1 ♂ 5.12 (Skb), Falkenstein 1 ♂ 2♀♀ 5—6.04—06 (Skb), (Rhön): Oberlauf d. Fulda 12 ♂♂ 11 ♀♀ 5—7.51 (I).
Sachsen: (Sächs. Schweiz): Schmilka 1 ♀ 5.04 (DEI).
Baden: (Schwarzwald): Bohrertal/Br. 1 ♀ (DEI).
Bayern: Partenkirchen 1 ♀ (DEI).

Ökologie:

Die Art lebt im deutschen und französischen Mittelgebirge und bewohnt dort den oberen Teil schnellfließender Bergbäche. DITTMAR (i. l.) berichtet aus dem Sauerland: „Fliegt ... im gesamten Untersuchungsgebiet sowohl am Hauptbach wie an den Nebenbächen, jedoch nicht an den Quellen und dem oberen Teil der Quellbäche. Die Larven kriechen hauptsächlich an den starken Blattstielen von *Petasites* empor und hier findet, meist in den frühen Morgenstunden, die Verwandlung statt.“ Aus meinem Untersuchungsgebiet (Oberlauf der Fulda) kann ich diese Beobachtungen voll bestätigen.

9. *Is. silesica Illies*
(Fig. 18)

Von *Is. silesica* ist bisher erst ein einziges Exemplar bekannt, das „Schlesien Letzner leg.“ etikettiert ist: 1 ♂ (DEI).

[1]) Tschechoslowakei: Spindelmühe 1 ♂ (DEI).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Ökologie:

Über die Ökologie dieser Art ist nichts bekannt. „Da die Art aber in anderen, viel besser durchforschten Untersuchungsgebieten nicht gefunden wird. darf man annehmen, daß es sich um eine auf das östliche deutsche Mittelgebirge beschränkte — bzw. nur östlich davon verbreitete — Form handelt. Eine Art größerer Flüsse, d. h. des Flachlandes, ist sie sicher nicht,

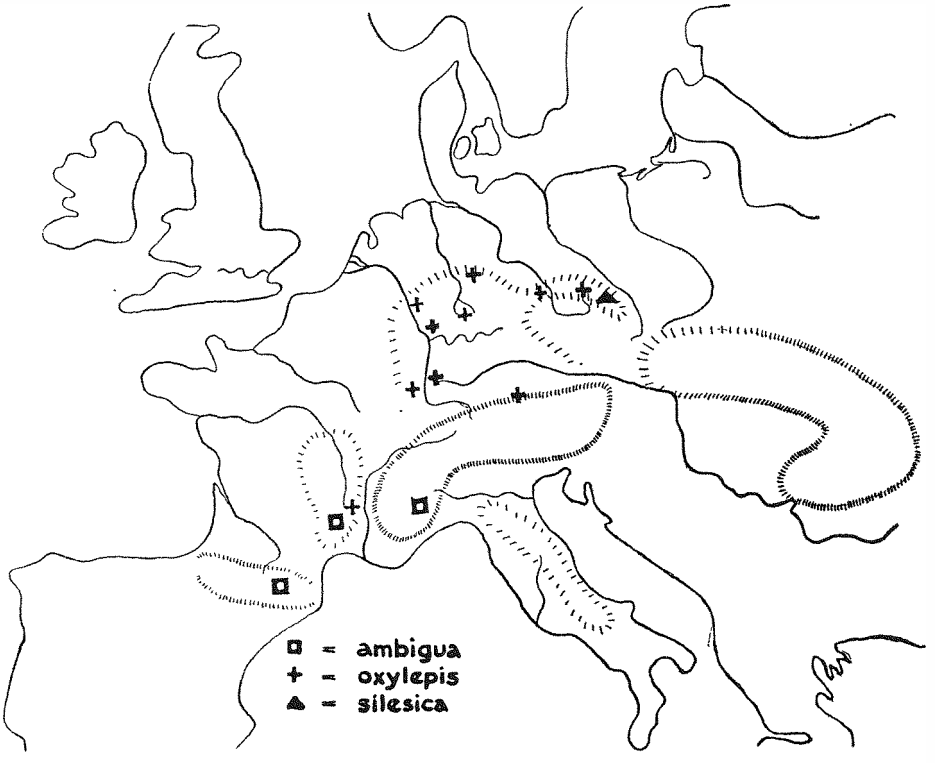

Fig. 18. Verbreitung von *Isoperla ambigua* (*Despax*), *oxylepis* (*Despax*) und *silesica Illies*. Die Umrisse der wichtigen Gebirge und Bergländer gestrichelt

denn deren Bewohner (aus der Gattung *Isoperla*) sind seit langem bekannt und stets auch in größeren Arealen verbreitet" (Illies 1952a).

10. *Is. sudetica* (*Kolenati*)
(Fig. 17)

Allgemeine Verbreitung: Tschechoslowakei.

Der Fundort der Typen ist das Altvatergebirge (Kolenati 1859). Klapalek (1909) meldete dann diese äußerlich gut erkennbare, und daher von ihm wohl stets richtig determinierte, Art aus dem Riesengebirge und den Karpathen.

Ich konnte einige, z. T. (Spindelmühle) von Klapalek determinierte, Exemplare nachprüfen, so daß heute folgende belegte Fundorte bekannt sind:

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Riesengebirge: Spindelmühle 3 ♂♂ 6 ♀♀ (DEI).
Karpathen: Czernohora/Pozyzewska Dancerz 1 ♂ 9.08 (U).

Ökologie:

Die Art lebt im Riesengebirge und den Karpathen, zweifellos in Bergbächen (alle Fundorte über 1000 m). Über ihre Ökologie ist sonst nichts bekannt.

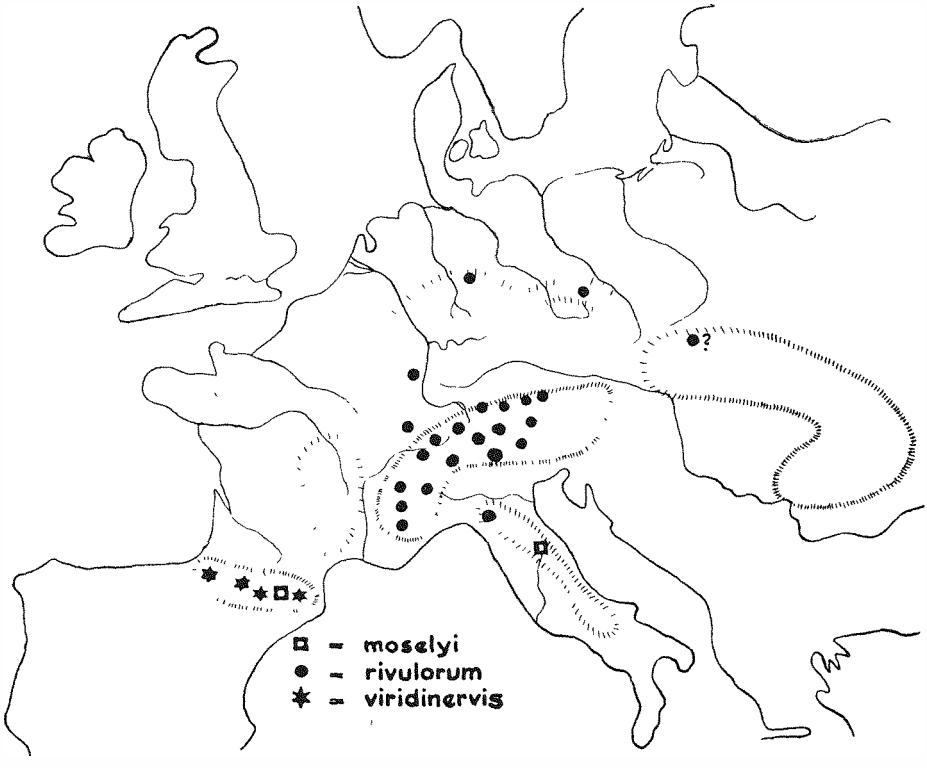

Fig. 19. Verbreitung von *Isoperla moselyi (Despax)*, *rivulorum (F. Pictet)* und *viridinervis (E. Pictet)*. Die Umrisse der wichtigen Gebirge und Bergländer gestrichelt

11. *Is. viridinervis* (*E. Pictet*)
(Fig. 19)

Allgemeine Verbreitung: Frankreich, Spanien.

Seit Despax (1936) ist die Art nicht wiedergefunden worden. Despax meldete sie und die (s. S. 391) synonymen „Arten" *Is. pilosa Desp.* und *Is. barnolai Nav.* nur aus den Pyrenäen, und zwar von der französischen sowohl wie der spanischen Seite.

Ökologie:

Eine auf die Pyrenäen beschränkte Art, welche dort von 500 m aufwärts (bis 2300 m) angetroffen wird. Aus Flüssen ist die Art nicht bekannt geworden, so daß sie offensichtlich nur in Bergbächen lebt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

12. *Is. obscura* (*Zetterstedt*)
(Fig. 16)

Allgemeine Verbreitung: Ganz Europa, nach Osten bis zum Ural.

Die Ostgrenze ist belegt durch zahlreiche Stücke vom Ufer des Kama (re. Nebenfluß der Wolga): 28 ♂♂ 19 ♀♀ 6—9.27 (DEI).

Belegte Funde aus Deutschland:

Norddeutschland: Oderbruch 1 ♂ 1 ♀ 5.90 (DEI).
Rheinland: Neuwied 1 ♂ 1 ♀ 8.15 (R), Rhönsdorfer Tal 1 ♂ 5.11 (R), Rüdesheim 1 ♀ (Skb).
Sachsen: Hernskretschen 1 ♂ 1 ♀ (DEI).
Hessen: Mainkurwald 1 ♂ 1 ♀ (Skb), Flörsheim/Main 1 ♀ (Skb).

Ökologie:

Die Art lebt in der Ebene und im Vorgebirge in größeren Flüssen. In Skandinavien wird sie außer in Flüssen auch in Gebirgseen angetroffen (Brinck 1949 p. 215). Despax (1936 p. 392) fand sie gelegentlich auch in kleineren Bächen der Ebene und Festa (I, 1937 p. 155) in den Lessinischen Alpen sogar in Bächen zwischen 1200 u. 1300 m.

Die Art hat somit eine ähnlich weite ökologische Valenz wie *Is. grammatica.*

13. *Is. difformis* (*Klapalek*)
(Fig. 16)

Allgemeine Verbreitung: Deutschland, Skandinavien, UdSSR, Tschechoslowakei.

Diese Art ist so wenig mit anderen zu verwechseln, daß alle bisher gemeldeten Funde als richtig determiniert anzusehen sind. Ganz besonders gilt dies für die von Klapalek (1909) selbst angegebenen Fundorte: Dresden (Fundort der Typen!) und Böhmen.

Die skandinavischen Fundorte sind durch Brinck (1949) geprüft, für die UdSSR mögen als Belegexemplare gelten:

früher Schrunden (Lett.SR) 2 ♂♂ 1 ♀ (DEI).

Ökologie:

Die Art lebt in Nord- und Osteuropa in größeren Flüssen der Ebene und des Berglandes. Brinck (1949 p. 215) meldet vereinzelte Exemplare auch aus Gebirgsseen.

V. Verbreitungsgeschichte

„Wissenschaft ist kein Aufzählen von Tatsachen, sondern deren widerspruchslose Verknüpfung zu zusammenhängender Kette. Nicht um ein ‚Daß', um eine nackte Tatsache handelt es sich, sondern um das ‚Warum', um das kausale Band in Sein und Geschehen."

(Thienemann 1950, p. 1)

Die vorausgegangene Untersuchung gibt eine Revision und Zusammenfassung unserer Kenntnis der systematischen, morphologischen, ökologischen und faunistischen Daten aller im europäischen Raume bekannter

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Arten der Gattung *Isoperla*. Obwohl dieses Material zweifellos noch wesentlicher Ergänzungen bedarf, stellt es doch einen gesicherten Grundstock dar, der es heute rechtfertigt, im Sinne des obigen Mottos über das „Daß" hinaus zum „Warum" der jetzigen Verbreitung der *Isoperla*-Arten vorzuschreiten.

Der Weg, den eine solche Betrachtungsweise zu gehen hat, ist von Thienemann (1950 p. 715) aufgezeigt worden: „Nur aus einer Vereinigung von ökologischer und historischer Tiergeographie erwächst das volle Verständnis der Tierverbreitung. Und so ruht das Gebäude der Tiergeographie auf vier verschiedenen Grundpfeilern, die alle gleich fest fundiert sein müssen, wenn der von ihnen getragene Oberbau nicht allzubald wieder in sich zusammenfallen soll . . .

Diese Grundpfeiler sind sorgfältige, bis ins Einzelne gehende Faunistik, . . . Untersuchung der Lebensbedürfnisse der einzelnen Tierarten, . . . im Zusammenhang damit die Erforschung der lebenswichtigen Existenzbedingungen des untersuchten Raumes . . . und endlich seine geologische Geschichte. Wenn als fünfter Pfeiler noch die Kenntnis der Verbreitung des untersuchten Tieres in verschiedenen geologischen Zeiten . . . hinzukommt, also die Paläontologie, gewinnt das Ganze bedeutend an Dauerfestigkeit."

Wir haben also zunächst zu untersuchen, welche Tatsachen es sind, die bei faunistischer, ökologischer, physiographischer, geologischer und paläontologischer Fragestellung für eine befriedigende Erklärung der heutigen Verbreitung der Gattung *Isoperla* zu berücksichtigen sind:

Faunistik:

Wie Fig. 16 deutlich zeigt, treffen wir in der Gattung *Isoperla* auf zwei grundsätzlich verschiedene Verbreitungstypen. Die zehn Arten der *rivulorum*-Gruppe treten nur in den Alpen und den ihnen benachbarten Hoch- und Mittelgebirgen auf, die drei anderen Arten-Gruppen mit ihren jeweils einzigen Arten sind über dieses Gebiet hinaus ± weit in ganz Europa verbreitet.

Beide Verbreitungstypen besiedeln ihr Gebiet nicht gleichmäßig, sondern lassen sich in Untertypen aufspalten:

In der *rivulorum*-Gruppe sind vier solcher Verbreitungsuntertypen recht deutlich zu erkennen (s. Fig. 17—19). Der erste Typ besiedelt ausschließlich oder deutlich bevorzugt die Alpen selbst (*Is. alpicola*, *Is. rivulorum*). Der zweite Typ ist ebenso deutlich im Mittelgebirge nördlich der Alpen verbreitet (*Is. görtzi*, *Is. oxylepis*). Ein dritter Typ bewohnt ausschließlich die nordöstlich und östlich der Alpen gelegenen Sudeten und Karpathen (*Is. sudetica*, *Is. silesica*), und der vierte Typ tritt in der südlichen und (oder) südwestlichen Umgebung der Alpen auf (*Is. acicularis*, *Is. moselyi*, *Is. viridinervis*, *Is. ambigua*).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Von den drei anderen Arten-Gruppen der Gattung *Isoperla* sind die *obscura*- und *grammatica*-Gruppe in ganz Europa verbreitet, während die *difformis*-Gruppe nur östlich der Elbe auftritt.

Ökologie und Physiographie:

Bei der Frage der Besiedlung der Wohngewässer durch die einzelnen *Isoperla*-Arten treffen wir auf die beiden gleichen großen Gruppen, die uns die Faunistik schon zeigte:

Die Arten der *rivulorum*-Gruppe bewohnen fast ausschließlich Gebirgs- und Bergbäche, die anderen Gruppen mit ihren jeweils einzigen Arten sind Bewohner von Flüssen.

Wir haben nun zu untersuchen, welche Faktoren der fließenden Gewässer von Bedeutung für die Verbreitung der *Isoperla*-Arten sind.

Is. grammatica und *Is. obscura* kommen nicht nur in Flüssen vor, sondern gelegentlich auch (in Skandinavien, Riesengebirge) in Gebirgsseen, *obscura* außerdem (in Italien) auch in kleineren Bergbächen. Es zeigt sich also an Arten des zweiten ökologischen Typus, daß die Strömungsgeschwindigkeit keine ausschlaggebende Bedeutung für die Besiedlung hat.

Anders ist es bei der *rivulorum*-Gruppe: keine der hierher gehörigen Arten ist aus stehenden Gewässern bekannt und nur eine (*Is. rivulorum* im oberen Inn) gelegentlich aus mäßig schnell strömenden Flüssen.

Es muß hier auf eine bereits von anderen Fließwasserbewohnern bekannte Tatsache der Verbreitungsgeschichte vorgegriffen werden: Die Verbreitung der *rivulorum*-Gruppe, von der keine Art aus der Ebene bekannt ist, zeigt in ihrer Beschränkung auf das Bergland, daß eine recht hohe Strömungsgeschwindigkeit ein gleichmäßiges Lebensbedürfnis aller ihrer Angehörigen ist. Denn nur so ist zu erklären, warum die norddeutsche Tiefebene, deren Fließgewässer im Verlauf der Eiszeit die ganze Temperaturskala von eurythermen zu stenothermen Biotopen bei verhältnismäßig niedriger Strömungsgeschwindigkeit durchlaufen haben, für diese Arten trotzdem zu einem Hindernis werden konnte, die skandinavischen Gebirgszüge des Postglazials zu erreichen (s. dazu HOLDHAUS 1910, THIENEMANN 1950, ILLIES 1952b).

Von ebenso großer Bedeutung aber ist zweifellos die Temperatur der Wohngewässer. Denn nur bei dieser Annahme wird verständlich, wieso *Is. rivulorum*, die in Oberbayern — am nördlichen Alpenrand — und im Harz nur in kleinen Gebirgsbächen auftritt, im Zentralgebiet der Alpen auch einen größeren, weniger schnell strömenden Fluß wie den Inn besiedeln kann.

Vor allem aber wird nur bei dieser Annahme verständlich, wieso (s. weiter unten) innerhalb der *rivulorum*-Gruppe eine deutliche Schichtung einzelner Arten in Bachabschnitten zu beobachten ist, die sich in Hinblick auf Strömungsverhältnisse kaum irgendwie unterscheiden.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Der wesentliche Unterschied zwischen den beiden ökologischen Typen der Gattung *Isoperla* ist also der, daß die *rivulorum*-Gruppe stenotherm und rheobiont ist, während die drei anderen Gruppen ± eurytherm und rheophil sind.

Beide ökologischen Typen sind in sich nicht völlig gleichartig, sondern lassen eine weitere Unterteilung zu.

Bei den drei eurythermen Arten-Gruppen (=Arten) ist dieser Unterschied phänologischer Natur: Die in ihrer Verbreitung und in ihren Umweltsansprüchen in Mitteleuropa nicht zu trennenden Arten *Is. grammatica* und *Is. obscura* fliegen hier zu deutlich verschiedenen Zeiten. Es wurde oben (s. S. 403) erläutert, weshalb auf eine genaue Angabe der Flugzeiten der einzelnen Arten verzichtet wurde. Allgemein aber kann gesagt werden, daß außer *Is. obscura* alle Arten in Mitteleuropa früh im Jahre fliegen, während *Is. obscura* eine spät fliegende Form ist. Deutlich wird dies allerdings stets nur dann, wenn man die Flugzeiten der einzelnen Arten im gemeinsamen Biotop betrachtet, z. B. im Inn (Kühtreiber 1934 p. 196): *Is. rivulorum* IV—VI, *Is. obscura* VII—VIII. In Skandinavien sind die Verhältnisse anders (Brinck 1949 p. 144): *obscura* und *grammatica* fliegen gleichzeitig (z. B. nördlich des Polarkreises VII—VIII), bzw. sogar in umgekehrter Reihenfolge (Mittelschweden). Interessanterweise steht diesen beiden Arten dort aber *Is. difformis* als Frühjahrsflieger gegenüber (Südschweden IV—VI).

Schließlich muß bemerkt werden, daß *Is. obscura* ein Dämmerungstier ist (Kühtreiber 1934 p. 39), das also auch bei jahreszeitlich gleicher Flugzeit im Gegensatz zu den anderen Arten erst abends und nachts zu fliegen beginnt. Diese Eigenschaft ist zweifellos bedeutungsvoll, da sie einen deutlichen Ausdruck in der Tatsache findet, daß *Is. obscura* als einzige Art der Gattung *Isoperla* durch deutlich vergrößerte Ocellen ausgezeichnet ist.

Auch die stenotherme *rivulorum*-Gruppe zeigt auffallend die Möglichkeit zu einer weiteren ökologischen Untergliederung:

Um dies zu erkennen, müssen wir die Verbreitung einmal nicht nur von den Arten sondern auch von den einzelnen Biotopen aus untersuchen.

Im alpenfernen Mittelgebirge fand ich z. B. in der Fulda in deren oberen Verlauf zwei Arten der *rivulorum*-Gruppe: *Is. görtzi* und *Is. oxylepis*. In der Quellregion lebt *Is. görtzi*, im daran anschließenden Oberlauf der Salmonidenregion (Obernhausen bis Sandberg) lebt *Is. oxylepis*. Vom Mittellauf der Salmonidenregion an treffen wir dann auf keine dieser beiden Arten sondern ausschließlich auf *Is. grammatica*. Genau so liegen die Verhältnisse (Dittmar i. l.) im Aabach/Sauerland: Quelle und Quellbach werden von *Is. görtzi* bewohnt, im Oberlauf (dem ganzen übrigen von Dittmar untersuchten Bachteil) tritt *Is. oxylepis* an deren Stelle.

Aus dem alpennahen Mittelgebirge seien zwei Bäche der Schweiz aufgeführt, der Röserenbach (Geijskes 1935) und die Veveyse (Aubert 1946):

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

in beiden Fällen wurde im quellnahen Bachbereich nur *Is. rivulorum* aufgefunden, an diese schloß sich weiter stromabwärts *Is. grammatica.*

In den Alpen selbst sind die Verhältnisse durch Kühtreiber (1934) geschildert worden. Daraus ergibt sich für den Inn und seine Zuflüsse: Gebirgsbäche der alpinen Region oberhalb 1000 m *Is. alpicola.* Oberer Inn und „Unterlauf mancher Nebenbäche" (l. c. p. 37) *Is. rivulorum.* Noch weiter unterhalb — unterhalb der Arten der *rivulorum*-Gruppe also — schließt auch hier *Is. grammatica* an.

Leider sind aus dem südwest- und osteuropäischen Raum derartige Untersuchungen bisher nicht bekannt, darüber hinaus vier der sechs dort heimischen Arten erst in einzelnen Stücken gemeldet, so daß wir hier ganz auf die wenigen Angaben angewiesen sind, die sich der Monographie von Despax für die beiden häufiger gefundenen Arten *Is. viridinervis* und *Is. moselyi* entnehmen lassen: So meldet Despax (1936) aus den Pyrenäen in der Region de Bagnéres-de-Luchon au Cirque de la Glére *Is. vvridinervis* zwischen 1750 u. 2000 m (p. 383), *Is. moselyi* bei 1700 m (p. 379). In der Region de Saint-Béat à Artique d'Arlos fand er *Is. viridinervis* bei 1300 m (p. 383) und *Is. moselyi* bei 1200—1300 m (p. 378). Man darf daraus also schließen, daß in den Pyrenäen-Gebirgsbächen, in denen beide Arten vorkommen, *Is. viridinervis* den quellnahen Bereich bewohnt, *Is. moselyi* den daran anschließenden quellferneren Teil.

Wir können also in bezug auf die stenotherme *rivulorum*-Gruppe zusammenfassend feststellen: Überall dort, wo in einem Biotop auf Grund seiner geographischen Lage mehrere Arten der *rivulorum*-Gruppe auftreten, finden sich diese nicht neben — sondern hintereinander vikariierend in verschiedener Quellenentfernung.

Es scheint also, als ob die zum gleichen Verbreitungstyp gehörigen Arten der *rivulorum*-Gruppe jeweils in verschiedenem Ausmaß stenotherm sind, in der nördlichen Verbreitungsgruppe: *oxylepis* stenotherm, *görtzi* extrem stenotherm, in der südwestlichen: *moselyi* stenotherm, *viridinervis* extrem stenotherm und bei den Bewohnern der Zentralalpen: *rivulorum* stenotherm, *alpicola* extrem stenotherm.

Schließlich müssen bei einer Analyse der ökologischen Grundtatsachen, welche die Verbreitungsgeschichte klären helfen, die Möglichkeiten untersucht werden, die den einzelnen Arten für die Ausdehnung ihres Wohnareals zur Verfügung stehen, d. h. die Verbreitungsmittel.

Die *Isoperla*-Arten sind träge fliegende Insekten, teilweise (*difformis* und einige Populationen von *viridinervis*) sogar als Männchen flugunfähig, und finden sich als Imagines stets nur in unmittelbarer Umgebung ihres Verwandlungsortes am Gewässerrand. Ihre aktive Verbreitung durch Wanderung wird also nur sehr langsam vonstatten gehen können.

Größere Strecken werden in kürzerer Zeit nur auf passive Weise durch Windverschleppung der Imagines oder durch Strömungsverschleppung der Larven zurückgelegt werden können. Eine solche passive Verschlep-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

pung kann aber in einigem Ausmaß nur bei den eurytherm-rheophilen Bewohnern der Flüsse angenommen werden: nur die größeren Ströme der Ebene sind solchermaßen den Luftströmungen exponiert, daß fliegende Imagines über weite Räume — d. h. bis zum nächsten größeren Fluß — transportiert werden können. Und nur in größeren Flüssen der Ebene ist ein Transport der Larven mit der Strömung über große Strecken möglich, ohne daß sich das Milieu für diese Larven bemerkenswert ändern wird.

Quelle und Bach dagegen, die Lebensräume der Arten der *rivulorum*-Gruppe, sind vor einer passiven Verschleppung weitgehend geschützt (s. a. THIENEMANN 1950 p. 724). Die Bewaldung oder das Strauchwerk der Bachränder, über die sich die Tiere im Fluge kaum jemals erheben, macht es fast ausgeschlossen, daß Luftströmungen die Imagines über weite Strecken bis zu einem ihnen zusagenden Biotop in einem entfernten Gebirgszug verfrachten könnten. Vor allem aber macht das Milieu der eurythermen unteren Flußbereiche die eventuelle Abwärtsbewegung durch die Strömung für die stenothermen Bewohner des Oberlaufs erfolglos: sie gelangen in Biotope, in denen sie nicht leben können.

Geologie:

Es hat sich bereits gezeigt, daß die Temperatur der Wohngewässer für die *Isoperla*-Arten von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Es wird also der Abschnitt der geologischen Geschichte des untersuchten Raumes, der die Temperaturverhältnisse tiefgreifend geändert und beeinflußt hat, die historischen Gründe für die heutige Verbreitung zu liefern haben: die Eiszeit.

Wenn es noch eines weiteren Hinweises darauf bedarf, daß die Eiszeit der historische Schlüssel für die Verbreitungsgeschichte der *Isoperla*-Arten ist, so sei schon hier darauf hingewiesen, daß das Verbreitungsgebiet der Arten der *rivulorum*-Gruppe völlig dem Typ entspricht, den wir seit WALTER (1922 n. THIENEMANN 1950) als „südliche Gletscherrandformen" zu bezeichnen gewohnt sind.

Paläontologie:

Leider besitzt die Paläontologie in Hinblick auf die *Isoperla*-Arten und ihre Verbreitung vor oder während der Eiszeit keinerlei direkte Hinweise in Form von Fossilien.

Einen Rückschluß auf die Phylogenie erlaubt uns jedoch die Systematik, da deren Aussagen als Ausdruck für die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den einzelnen Arten gewertet werden können. Es muß dann also jeder systematischen Einheit oberhalb der rezenten Arten (also Gattung, Familie etc.) in einer zurückliegenden geologischen Epoche eine einzige Ausgangsart zugrunde gelegen haben.

Wie Verf. an anderer Stelle (ILLIES 1952b) bereits ausführte, spricht sehr viel für die Annahme, daß die seit dem Beginn der Eiszeit verstrichene Zeitspanne gerade dafür ausreichte, um isolierte Populationen einer damals

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

existierenden Art bis zu einem solchen Grade zu differenzieren, daß die heutige Systematik sie als engstverwandte, aber deutlich unterscheidbare „Arten" anspricht. Dies bedeutet also, daß die unmittelbar über den heutigen Arten erkennbare systematische Einheit (d. h. im Allgemeinen: die Gattung) den Formkreis umschließt, den wir bei Beginn der Eiszeit als eine Stammart anzusetzen haben.

Bei den europäischen *Isoperla*-Arten ist diese engste erkennbare systematische Einheit (d. h. phylogenetisch: Verwandtschaft, morphologisch: Ähnlichkeit) oberhalb der Arten selbst mit Despax (1936) und Aubert (1946) die „Artengruppe".

(Man könnte diese Arten-Gruppen zweifellos auch als Untergattungen oder als Gattungen auffassen und beschreiben. Aber abgesehen von den sehr unbequemen Namensänderungen, die damit verbunden wären, würde dieser Versuch auf erhebliche taxonomische Schwierigkeiten stoßen, da die Gattung *Isoperla* ihren Genotypus in der nordamerikanischen Art *Is. bilineata Say* besitzt. Es wäre also hierzu die Untersuchung der amerikanischen Arten nötig.

Andererseits kann man bei den monospezifischen Arten-Gruppen auf eine höhere Kategorisierung ganz verzichten, sie also nur als monotypische Arten betrachten und diesen die *rivulorum*-Gruppe (mit Rensch) als polytypischen „Artenkreis" gegenüberstellen.

Der Unterschied zwischen diesen beiden Extremen liegt wohl lediglich in ihren verschiedenen taxonomischen Auswirkungen, während er für den Gang der Erkenntnis ohne Bedeutung ist.)

Für die hier zu behandelnde Gattung *Isoperla* heißt dies also, daß wir am Beginn der Eiszeit mit vier Arten zu rechnen haben, nämlich mit den Stammarten der vier heute erkennbaren Arten-Gruppen.

Von diesen vier Stammarten hat sich nur eine im Verlauf der Zeit in zahlreiche Arten aufgespalten, die anderen befinden sich nach wie vor im systematischen Zustand einer Einzelart.

Wie diese Tatsache zu erklären ist, habe ich bereits an anderer Stelle allgemein ausgeführt (Illies 1952b): Mit dem Beginn der Eiszeit trat für die damaligen Arten eine einschneidende Veränderung ihres Temperaturmilieus ein. Die Umweltsbedingungen, denen die Arten angepaßt waren, fanden sich (im Glazial) allmählich immer weiter flußabwärts vor, so daß sich die Verbreitungsgebiete der Arten, die in ihrem ökologischen Milieu zu verbleiben gezwungen waren, langsam verschoben und erweiterten.

Dies allein kann aber nicht zur Aufspaltung einer Stammart in mehrere, nebeneinander existierende, Tochterarten geführt haben. „Denn solange zwei Artkolonien mit einander in Berührung stehen, werden etwa auftretende Mutationen entweder immer wieder rückgekreuzt und somit phänotypisch unsichtbar bleiben, oder aber sie werden sich durchsetzen und damit die Besiedelungsnachfolge der Stammart antreten. Übrig bleiben wird im Enderfolg immer nur eine Art" . . .

„Kam es aber zu einer Isolation bei einer solchen Art, so konnten sich in den getrennten Artkolonien auch morphologische Unterschiede zur

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Stammart herausbilden, und wenn diese Isolation lange genug aufrecht erhalten blieb, so konnten sich die isolierten Kolonien dabei schließlich morphologisch soweit von der Stammart unterscheiden, daß zu einem späteren Zeitpunkt eine Rückkreuzung und damit ein Aufheben der Unterschiede nicht mehr stattfand. Überleben nun gleichzeitig auch die Stammart oder weitere morphologisch unterschiedene Nachkommen, so zeigt sich zur Gegenwart das Bild einer systematischen Gruppe mit mehreren nahverwandten Arten."

Für die Gattung *Isoperla* bedeutet dies, daß jede der drei Stammarten der monospezifischen Arten-Gruppen von der Eiszeit bis heute stets in einem zusammenhängenden Wohngebiet gelebt haben muß und auch in anderer als geographischer Beziehung darin nicht in isolierte Populationen zertrennt wurde.

Die Stammart der *rivulorum*-Gruppe aber muß im Laufe der Eiszeit durch Isolationen in zahlreiche, längere Zeit voneinander getrennte Artkolonien zerspalten worden sein, denen die heutigen Arten entsprechen.

Auf die zeitliche Reihenfolge dieser Isolationen in der *rivulorum*-Gruppe kann uns die Morphologie der Arten einen Hinweis liefern.

In der Charakterisierung dieser Gruppe (s. S. 376) heißt es: Das Hauptzahnfeld des Ductus ist flächig. Seitlich davon tritt bei einigen Arten ein ±-großes Nebenzahnfeld auf.

Betrachten wir nun die vier oben geschilderten Verbreitungstypen der *rivulorum*-Gruppe in Hinblick auf diese Nebenzahnfelder, so zeigt sich die auffallende Tatsache, daß jedem der vier Verbreitungstypen (die in drei Fällen durch zwei, in einem Fall durch vier Arten gegeben sind) mindestens eine Art ohne Nebenzahnfelder (*Is. alpicola, oxylepis, silesica, moselyi, viridinervis, ambigua*) und eine Art mit Nebenzahnfeldern (*Is. rivulorum, görtzi, sudetica, acicularis*) angehört.

Es erscheint m. E. außerordentlich unwahrscheinlich, daß dies ein zufälliges Ergebnis der gleichzeitigen Isolation in zehn — den heutigen Arten entsprechende — Artkolonien einer Stammart sein sollte.

Sehr viel wahrscheinlicher ist es, in dieser Tatsache einen Ausdruck dafür zu sehen, daß die Aufspaltung der Stammart in zwei zeitlich hintereinander liegenden Isolationsprozessen erfolgt ist.

Bei dem ersten Teilungsschritt wäre die Stammart dann lediglich in zwei Tochterarten gespalten worden, von denen eine Nebenzahnfelder besaß, die andere aber nicht. Beide Tochterarten müssen sich nun nach längerer Zeit wieder faunistisch vermischt haben (d.h. wohl: in ein erweitertes Verbreitungsgebiet vorgerückt sein).

Bei einem zweiten Teilungsschritt, in dem im Gebiet der heutigen vier Verbreitungstypen jeweils eine solche gemischte Population isoliert wurde, haben sich dann sowohl die Angehörigen der nebenzahnfeldlosen wie die der nebenzahnfeldtragenden Art weiterdifferenziert bis zu dem heutigen, durch die zehn Arten der *rivulorum*-Gruppe gegebenen Stand.

Die äußere Möglichkeit für einen solchen Ablauf des Abspaltungsprozesses ist durchaus gegeben in dem wechselvollen Verlauf der Eiszeit mit ihren Glazial- und Interglazialperioden:

Das Ende einer Glazialepoche, der Rückzug aus einem vorher erweiterten Verbreitungsareal, brachte der Stammart die Möglichkeit einer ersten Isolation und damit Aufspaltung. Die Dauer des anschließenden Interglazials ließ die Unterschiede beider Tochterarten groß genug werden, um eine spätere Rückkreuzung und damit Aufhebung

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

unmöglich zu machen. (Es handelt sich ja um Differenzierungen am Kopulationsapparat, wo schon geringfügige Unterschiede eine physiologische Isolation bedingen können.)

In der folgenden Glazialepoche konnten die Tochterarten ihr Wohngebiet wieder erweitern, und im Laufe dieser Ausbreitung wurden die Isolationsgrenzen wieder aufgehoben. Beide Arten besiedelten wieder gemeinsam das ganze Gebiet.

So mußten sie im folgenden Interglazial auch gemeinsam den erneuten Rückzug antreten, der zum zweiten Isolationsschritt führte.

Wir dürfen wohl annehmen, daß dieser zweite, besonders einschneidende Spaltungsschritt beim Rückzug der Gletscher aus dem Gebiet der Maximalvereisung (d. h. der Riß-Eiszeit) stattfand (s. S. 423). Der erste Spaltungsschritt muß dann also bereits am Ende der Mindeleiszeit vor sich gegangen sein.

Wir haben nunmehr im Sinne der einleitend zitierten THIENEMANNschen Richtlinien die Tatsachen und dadurch ermöglichten Schlüsse zusammengetragen, die es uns erlauben, die Verbreitungsgeschichte der europäischen Arten der Gattung *Isoperla* zu skizzieren. Es müssen dazu die Schlußfolgerungen aus Ökologie und Hydrographie, Geologie und Paläontologie zu einem Bild vereinigt werden, das die heutige Verbreitung der einzelnen Arten erklärt.

Wie wir sehen werden, reichen die Tatsachen zum Entwerfen eines solchen Bildes aus, ohne daß wir annehmen müssen, daß irgendeine Art oder deren Vorläufer seit der Eiszeit ihre ökologische Valenz geändert hätte. (Bei einer solchen Annahme würde jede Deutung der Verbreitungsgeschichte aus der Faunistik der rezenten Arten schwierig, wenn nicht unmöglich.)

Bei Beginn der Eiszeit war jede der heutigen Artengruppen durch eine Stammart vertreten.

Wo lebten diese nun?

Die *difformis*-Gruppe zeigt in ihrer heutigen Verbreitung in Berg- und Flachland östlich der Elbe, daß es sich bei ihrer Stammart nicht um einen genuinen Europäer handelt. (Eine nördliche Gletscherrandart kann es nicht sein, da sie als Flußbewohner sonst im ganzen heutigen Verbreitungsgebiet der „glazialen Mischfauna" vorkommen müßte.) Sie muß also aus dem Osten gekommen sein (die wenigen Meldungen aus dem mittleren Osteuropa besagen wenig, da diese Gebiete kaum bearbeitet sind.)

Die Verbreitung läßt irgendeinen Einfluß der Eiszeit nicht erkennen, so daß man die Art für einen postglazialen Einwanderer aus dem Osten halten darf.

Für eine solche Herkunft aus Gebieten mit kontinentalem Klima — d. h. mit großer Winterkälte — spricht auch die Tatsache, daß die Art dort, wo sie vorkommt, niedrigen Temperaturen gut angepaßt zu sein scheint. Denn die Flugzeit von *Is. grammatica* (u. *Is. obscura*) ist in Skandinavien weit in den Sommer zurückgedrängt, *Is. difformis* aber fliegt dort vor diesen beiden Arten (s. BRINCK 1949 p. 144).

Die Stammart der *rivulorum*-Gruppe dagegen bewohnte zweifellos das Kerngebiet ihrer heutigen Verbreitung: die Alpen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Aber auch die Stammarten von *Is. grammatica* und *Is. obscura* sind nach ihrer heutigen Verbreitung zu schließen genuine Europäer und, da sie Flüsse nördlich und südlich der Alpen bewohnen, nicht nord- sondern mitteleuropäischen Ursprungs.

Man darf sich also vorstellen, daß bei Beginn der Eiszeit die kalten und schnell strömenden Bäche und Flußoberläufe in den Alpen von der *rivulorum*-Stammart besiedelt waren, die weiter unten folgenden eurythermen Bereiche der aus den Alpen kommenden Flüsse aber mit der Stammart von *Is. grammatica* und *Is. obscura*. Diese beiden Arten lebten dort — damals schon — nebeneinander, waren aber durch die Flugzeiten der Imagines (*obscura* = Dämmerungstier mit großen Ocellen!) voneinander isoliert.

Mit dem Fortschreiten der Eiszeit begann nun das bekannte Phänomen der Verdrängung der Arten aus ihren ursprünglichen Biotopen als Folge der zunehmenden Abkühlung: die wachsende alpine Eisdecke schob das Gebiet, in dem Bewohner kühler Oberläufe und Gletscherabflüsse leben konnten, wie einen sich verbreiternden Saum vor sich her. Eine natürliche Grenze fand diese Ausdehnung der Wohnbezirke der *rivulorum*-Stammart erst dort, wo die Tiefebene ihr (aus den oben angeführten Gründen, s. S. 413) ein Hindernis entgegensetzte.

Auch die flußbewohnenden Stammarten von *Is. grammatica* und *obscura* mußten ihre physiographisch zu Oberläufen werdenden Biotope flußabwärts verlassen und gelangten so in ihr gesamtes heutiges Verbreitungsgebiet in West-, Süd- und Osteuropa. Im Norden wurde ihre Verbreitung begrenzt durch das Einflußgebiet der borealen Vergletscherung.

Mit dem Rückgang der Gletscher wurde am Ende der Eiszeit dann auch dieses Gebiet allmählich für die Besiedlung frei, und so drangen sie, zusammen mit den übrigen Mitgliedern der glazialen Mischfauna, auch nach Skandinavien vor. Dort konnten sie sogar die ungesättigten Biotope der Oberläufe besiedeln, die ihnen im Alpengebiet durch die Konkurrenz der *rivulorum*-Gruppe von jeher verwehrt waren. Aber nicht nur nach Norden wurde der Weg für die *grammatica*- und *obscura*-Stammart mit dem Abschmelzen der Gletscher frei. Auch in den aus den Alpen kommenden Strömen konnten sie nun im Schritt mit der zunehmenden Erwärmung wieder überall flußaufwärts vordringen, so daß sie heute auch überall im Gebiet der *rivulorum*-Gruppe (in den Flüssen) leben und nur im eigentlichen Hochgebirge fehlen.

Der *rivulorum*-Stammart andererseits blieb beim Abschmelzen der Gletscher und der damit verbundenen Erwärmung der unteren Flußabschnitte nur ein Rückzugsweg offen — der in die quellnahen Flußbezirke, d. h. in die höheren geographischen Lagen innerhalb ihres Verbreitungsgebietes.

Dabei muß es nun zu der Isolation in einzelne Artkolonien gekommen sein, die für die Entstehung der zahlreichen heutigen Arten gefordert

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

werden muß. Andererseits muß eine solche länger dauernde Isolation bei der *grammatica*- und *obscura*-Stammart gefehlt haben.

Diese Tatsache ist leicht zu erklären: Durch das Flußabwärtsgleiten der oberen Verbreitungsgrenze wurden die Flußbewohner (*grammatica* und *obscura*) in größere geographische Räume gedrängt und damit zunehmend weitere Wanderwege erschlossen. Gleitet die obere Verbreitungsgrenze nun wieder flußaufwärts zurück (Abschmelzen der Gletscher), so können sie zwar ihr Wohngebiet ebenfalls in dieser Richtung vorschieben, brauchen aber ihre vorher eroberten Areale im Fluß nicht wieder zu verlassen. (Ein eventuell unterhalb von *grammatica* und *obscura* im Fluß lebender Konkurrent ist ja nicht vorhanden!). Eine geographische Isolation ist dabei nicht zu erwarten, wobei noch hinzu kommt, daß die beiden Arten als Bewohner der Ebene (einer während der Eiszeit größtenteils unbewaldeten Ebene) in erheblichem Ausmaß der Verschleppung durch Luftströmungen ausgesetzt sind. Auch dies würde eine geographische Isolation außerordentlich erschweren.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Oberlaufbewohnern (*rivulorum*-Gruppe bzw. -Stammart). Zwar erweitern auch sie zunächst ihre Verbreitung flußabwärts und erschließen sich somit zugleich neue Wanderwege, solange die Abkühlung fortschreitet. Setzt dann aber die Wiedererwärmung ein, so müssen sie ihre Biotope den nachrückenden Unterlaufbewohnern überlassen und können sich nur in Quellnähe und höhere geographische Lagen zurückziehen. Dabei werden sie nun in zunehmendem Maße voneinander getrennt. Diese Trennung wird bei der *rivulorum*-Gruppe (s. S. 416) durch eine Windverschleppung nicht gefährdet.

Hatte also die Stammart der *rivulorum*-Gruppe, die ursprünglich nur den Alpengletscherrand besiedelte, im Laufe ihrer mit der Abkühlung fortschreitenden Arealserweiterung schließlich auch Anschluß an Gewässer gefunden, die nicht in den Alpen entsprangen, so mußte bei der Wiedererwärmung das gemeinsame Zwischenland stellenweise wieder aufgegeben werden, als die Populationen sich in Quellnähe zurückzogen. Sie wurden dabei folglich wie in einer Falle gefangen und voneinander isoliert.

In jedem der vier Verbreitungstypen finden wir heute mindestens zwei Arten der *rivulorum*-Gruppe. Es wurde oben (s. S. 414/15) bereits darauf hingewiesen, daß diese Arten (jedenfalls die der Alpen, des nördlichen Mittelgebirges und zwei der Pyrenäen) heute auch ökologisch von einander isoliert sind.

An anderer Stelle (Illies 1952b) ist bereits gezeigt worden, daß die heutige „Salmonidenregion" der Berg- und Gebirgsbäche als Folge der Eiszeit regelmäßig in mehrere, durch verschiedene Temperaturamplituden ausgezeichnete, Biotope aufgeteilt ist, die von mehreren engverwandten Arten zahlreicher Tiergattungen vikariierend besiedelt werden. Es erstaunt also nicht, dieser Tatsache auch bei der *rivulorum*-Gruppe der Gattung *Isoperla* zu begegnen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Nehmen wir die oben ausgeführte Hypothese an, daß bei Beginn der Riß-Eiszeit bereits zwei Ausgangsformen vorhanden waren, so müssen wir folgern, daß sich jeweils eine davon im quellnäheren Biotop des Isolationsbezirkes zur Art differenziert hat und die zweite im quellferneren. (Die Endarten der beiden Ausgangsformen sind dabei aber heute nicht alle gleichsinnig geschichtet: in den Alpen lebt die Art mit Nebenzahnfeld über der ohne Nebenzahnfeld, im deutschen Mittelgebirge ist es umgekehrt!)

Halten wir aber das wiederholte Auftreten von Nebenzahnfeldern für Konvergenzerscheinungen, so müssen wir annehmen, daß die ökologische Schichtung einer Ausgangsart in zwei durch die Eiszeit entstandenen Biotopen der Salmonidenregion als ökologische Isolation (z. B. durch Wachstumsgeschwindigkeits-Änderung und damit Verschiebung der Flugzeit) selbst die Ursache dafür war, daß die einheitliche Urbevölkerung sich in mehrere Arten aufspalten konnte.

Schließlich haben wir nach einer Erklärung für die vier Verbreitungstypen innerhalb der *rivulorum*-Gruppe zu suchen:

Außer den Alpen waren auf dem Höhepunkt der Eiszeit u. a. die Pyrenäen, einige Punkte der Auvergne und des Apennin vergletschert, der Nordrand des deutschen Mittelgebirges, das Riesengebirge und die Karpathen aber stießen an den Südrand der skandinavischen Gletscher. An alle aus diesen Gebieten entwässernden Flüsse und Bäche muß die *rivulorum*-Stammart während ihrer maximalen Ausbreitung Anschluß gewonnen haben. Damit bestand also beim Rückzug der Gletscher für die vier Verbreitungstypen innerhalb der *rivolorum*-Gruppe durchaus die Möglichkeit einer Isolation jeweils in den Zentralgebieten ihrer heutigen Verbreitung.

Hierbei ist allerdings noch eine Schwierigkeit zu klären: einige Arten der *rivulorum*-Gruppe zeigen zwar ein ausgesprochenes Kerngebiet ihrer Verbreitung, kommen aber außerdem heute auch in entfernteren Gebirgszügen vor. So ist *Is. rivulorum* maximal in den Alpen verbreitet, man findet sie aber auch an den höchsten Stellen der Vogesen, des Harz und des Riesengebirges (s. Fig. 19). Von den Südwest-Arten der *rivulorum*-Gruppe ist nur *Is. viridinervis* auf die Pyrenäen beschränkt, die drei anderen Arten kommen außerdem in der Auvergne, dem Südwestteil des südlichen Alpenrandes oder dem Apennin vor (s. Fig. 17—19).

Man kann natürlich nicht annehmen, daß diese Arten von vornherein in diesen verschiedenen Wohngebieten isoliert wurden und sich dort polyphyletisch jeweils zur gleichen Art entwickelten.

Man muß also, um dieser Tatsache Rechnung zu tragen, annehmen, daß die ursprüngliche — zur Artbildung führende — Isolation nur in einem, und zwar dem Kerngebiet der heutigen Verbreitung erfolgte. Erst ein späteres Ereignis kann dann diesen Arten die Möglichkeit gegeben haben, ihr Areal zu erweitern und dabei auch auf benachbarte Bergzüge auszudehnen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Als Ursache für die Erweiterung des Verbreitungsareals haben wir die Abkühlung während der Eiszeit bereits kennengelernt. Berücksichtigen wir nun, daß die Eiszeit in einem dreimaligen Wechsel von Abkühlungs-(Glazial) und Erwärmungs-(Interglazial)Perioden verlief, und berücksichtigen wir weiter, daß der Höhepunkt der Eiszeit des zu betrachtenden Raumes (die Maximalvereisung mit der oben erwähnten Vergletscherung zahlreicher Berggipfel außerhalb des Alpenmassivs) in der Riß-Eiszeit lag, so kommen wir zu folgendem Schluß:

Die Isolation in den Zentren der heutigen vier Verbreitungsgebiete der *rivulorum*-Gruppe erfolgte am Ende der Riß-Eiszeit, — die heutige Verbreitung der einzelnen Arten innerhalb dieser Gebiete aber ist die Folge der Würm-Eiszeit.

Auch die Würm-Zeit hat dabei naturgemäß an ihrem Ende isolierend gewirkt, d. h. auch die heutigen Arten sind innerhalb ihrer Verbreitungsgebiete z. T. in zahlreiche Artkolonien isoliert. (Z. B. die Artkolonien von *Is. rivulorum* des Harz, der Vogesen und des Riesengebirges von denen der Alpen und untereinander.)

Die seit dieser Isolierung verstrichene Zeit ist aber zu kurz um sich bereits in Differenzierungen auszuwirken, die für uns erkennbar sind. Aber sicher müssen wir annehmen, daß es zu solchen Differenzierungen auch in Zukunft kommen kann und daß aus ihnen dann wiederum unterscheidbare „Arten" hervorgehen können.

Die Verbreitungsgeschichte der Gattung *Isoperla* in Europa ist damit nach dem heutigen Stand der Erkenntnisse geschildert. Sie ist in der vorliegenden Untersuchung in einem ausführlichen Rahmen behandelt worden. Der Grund dafür war die Erwägung, daß die dabei angewendete Methode und ihre Ergebnisse über die spezielle Entomologie hinaus von allgemein limnologischem Interesse sind und mit Erfolg auch auf artenreiche Gattungen anderer fließwasserbewohnender Organismen angewendet werden können.

VI. Literaturverzeichnis

Aubert, J., Les Plécoptères de la Suisse Romande. Mitt. Schweiz. ent. Ges., **20**, 7—128, 1946.

—, Notes sur la collection de Plécoptères du Museum d'Histoire naturelle de Genève (Coll. Pictet). Rev. suisse Zool., **54**, 545—552, 1947.

—, Plécoptères helvétiques. Notes morphologiques et systématiques. Mitt. Schweiz. ent. Ges., **22**, 217—236, 1949.

Bengtsson, S., Plecopterologische Studien. Lunds Univ. Årsskr., N. F., Avd. 2, **29**, Nr. 5, 1933 (Kgl. fysiogr. Sällsk. Handl., N. F., **44**, 5, 1933.)

Brinck, P., Studies on Swedish Stoneflies. Opusc. ent., Suppl., **11**, 1949.

Claassen, P. W., A Catalogue of the Plecoptera of the World. Mem. Cornell Univ. agric. exp. Stat. 232, 1940.

Despax, R., Contribution à l'étude du Genre *Chloroperla* (Pict.) (*Isoperla* Banks). Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, **69**, 337—398, 1936.

Esben-Petersen, P., Plecoptera (Slörvinger). In: Danmarks Fauna, **8**, 105—133, 1910.

Festa, A., (I.) Studi sui Plecotteri Italiani. Boll. Soc. ent. ital., **69**, 150—155, 1937.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

FESTA, A., (II.) Studi sui Plecotteri Italiani Ibid., **70**, 29—32, 1938.
—, (V.) Studi sui Plecotteri Italiani. Ibid., **71**, 143—146, 1939.
—, (VI.) Studi sui Plecotteri Italiani. Ibid., **74**, 61—63, 1942.
—, (VII.) Studi sui Plecotteri Italiani. Mem. Soc. ent. ital., **24**, 97—98, 1945.
GEIJSKES, D. C., Faunistisch ökologische Untersuchungen am Röserenbach bei Liestal im Basler Tafeljura. Tijdschr. Ent., **78**, 249—382, 1935.
—, Verzeichnis der in den Niederlanden vorkommenden Plecoptera, mit einigen geschichtlichen, oekologischen und systematischen Bemerkungen. Ibid., **83**, 3—16, 1940.
HOLDHAUS, K., Über die Abhängigkeit der Fauna vom Gestein. Verh. VIII. internat. Zool. Kongr. Graz, p. 726—745, 1912.
HYNES, H. B. N., The taxonomy and ecology of the nymphs of British Plecoptera with notes on the adults and eggs. Trans. R. ent. Soc. London, **91**, 459—557, 1941.
ILLIES, J., Zwei neue Arten der Plecopterengattung *Isoperla* aus dem deutschen Mittelgebirge. Zool. Anz., **149**, 42—48, 1952a.
—, Die Mölle. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an einem Forellenbach im Lipper Bergland. Arch. Hydrobiol., **46**, 424—612, 1952b.
KEMPNY, P., Über die Perlidenfauna Norwegens. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, **50**, 85—99, 1900.
KIMMINS, D. E., The Plecoptera in the Dale Collection of British Insects. Ent. mon. Mag., **80**, 273—278, 1944.
KLAPALEK, F., Über die Geschlechtstheile der Plecopteren, mit besonderer Rücksicht auf die Morphologie der Genitalanhänge. Anz. Acad. Wiss. Wien, **33**, 229—230; Sitz.-Ber. Acad. Wiss. Wien, math.-nat. Cl., **105**, Abt. 1, p. 683—738, 1896.
—, Plecoptera. In: Brauer, A.: Die Süßwasserfauna Deutschlands, **8**, 33—95, 1909.
KOLENATI, F., Naturhistorische Durchforschung des Altvatergebirges. Jahresh. nat. Sect. Mähr.-Schles. Ges. Beförd. Ackerb., Natur- u. Landeskd. Brünn, (1858) 1859.
KOPONEN, J. S. W., Plecopterologische Studien. II. Bisher unbekannte Larven und Nymphen einiger Plecopteren-Arten. Acta Soc. Fauna Flora fenn., **44**, No. 4, 1917.
KÜHTREIBER, J., Neue Plecopterenlarven. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien., math.-nat. Kl., **140**, Abt. 1, p. 605—618, 1931.
—, Die Plecopterenfauna Nordtirols. Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck, **43—44** (1931 bis 1934), 1934.
MCLACHLAN, R., A catalogue of British Neuroptera. London, 1870.
NAVAS, L., Neuropteros nuevos o poco conocidos. 10. Ser. Mem. Acad. Cienc. Barcelona **14**, 339—366, 1918.
NEERACHER, F., Die Insektenfauna des Rheins und seiner Zuflüsse bei Basel. Rev. suisse Zool., **18**, 497—589, 1910.
PICTET, A.-E., Synopsis des Névroptères d'Espagne. Genève, 1865.
PICTET, F., Memoire sur les métamorphoses des Perles. Ann. sci. nat., **28**, 44—65, 1833.
—, Histoire naturelle générale et particulière des Insectes Névroptères. Monographie: Famille des Perlides. Genève, 1841.
PODA, N., Insecta Musei Graecensis. Graecii, 1761.
ROUSSEAU, E., Les Larves et Nymphes aquatiques des Insectes d'Europe, **1**. Bruxelles, 1921.
SCHOCH, G., Neuroptera Helvetiae analytisch bearbeitet als Grundlage einer Neuropterenfauna der Schweiz. Mitth. Schweiz. ent. Ges., **7** (Beiheft), 1885.
SCHÖNEMUND, E., Steinfliegen, Uferfliegen, Plecoptera. In: Brehmer, P., Ehrmann, P. u. Ulmer, G.: Die Tierwelt Mitteleuropas, **4** (Ins., 1. Teil), p. V, 1—V, 18, 1927.
STEPHENS, J. F., Illustrations of British Entomology, Mandibulata, **6**. London, 1835.
THIENEMANN, A., Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. Die Binnengewässer, **18**. Stuttgart, 1950.
ZETTERSTEDT, J. W., Insecta Lapponica (Famil. 5. Perlariae. Latr.: p. 1055—1060). Lipsiae, 1840.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.2.4-5.369-424

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology

Jahr/Year: 1952

Band/Volume: 2

Autor(en)/Author(s): Illies Joachim

Artikel/Article: Die europäischen Arten der Plecopterengattung Isoperla Banks (= Chloroperla Pictet) 369-424