



## **Analiza różnorodności faunistycznej ochotkowatych z plemienia Tanytarsini w Europie (Diptera: Chironomidae)**

### **Analysis of faunistic diversity in chironomids of the tribe Tanytarsini in Europe (Diptera: Chironomidae)**

WOJCIECH GILKA

Katedra Zoologii Bezkręgowców, Wydział Biologii Uniwersytetu Gdańskiego,  
Al. Marszałka Piłsudskiego 46, 81-378 Gdynia  
e-mail: scorpio@ocean.univ.gda.pl lub w.gilka@wp.pl

**ABSTRACT.** The Tanytarsini are a relatively young tribe of chironomid dipterans (Chironomidae). Their documented records date back to Palaeogene (Eocene/Oligocene, Fennoscandia: 4 species, 3 genera). The number of extant taxa is indicative of a much higher faunistic diversity (Europe: 187 species, 16 genera). The specificity of the extant European Tanytarsini fauna is low, since as few as 69 species (about 37% of the total number) have not been recorded outside Europe, 52 species (about 28%) are Holarctic in distribution, 36 species (about 19%) are Palearctic, 24 (about 13%) are West-Palearctic, and the ranges of 5 species (about 3%) extend into Europe from the tropics. The centres of occurrence and dispersal of 146 Tanytarsini species recorded in Europe are situated in the boreal zone (more than 78% of all species), including 24 species (about 13%) centred in the arctic and 122 (more than 65%) in the arboreal zone; 29 species (about 16%) are boreal, 7 (about 4%) being meridional. The shift of the occurrence and dispersal centre to the cool and lake-richest areas of Europe reflects habitat preferences of the stenothermous and oxyphilous Tanytarsini. All the European species can reproduce in fresh waters, including almost three quarters of the total species number (138 species) which are capable of inhabiting lenitic waters; two thirds (123 species) are found in lotic waters; the proportion of species developing in saline habitats is low (21 species), most of those species (17) being accidental in such environments. The clear specialisation towards occupying a narrow range of habitats (101 species, including 53 limnobioc and 48 rheobioc ones) predisposes the Tanytarsini to dispersal within defined climatic and habitat zones in similar latitudes and restricts exchange with other zones. Speciation within the Tanytarsini is mainly induced by ecological specialisation and geographic isolation, their derivatives - structural and behavioural isolation - acting as the species-preserving factors. Reproductive isolation known among the Tanytarsini may lead to allopatric speciation (primarily in high altitudes and in Arctic areas), sympatric speciation (proceeding through profound and probably dynamic phenotypic changes), and parapatric species (via vicarisation).

**KEY WORDS:** Diptera, Chironomidae, Chironominae, Tanytarsini, biodiversity, Europe

## WSTĘP

Tanytarsini stanowią dużą i zróżnicowaną grupę wodnych muchówek należącą do rodziny ochotkowatych (Chironomidae). Rola, jaką Tanytarsini odgrywają w przyrodzie i w najbliższym otoczeniu człowieka jest wieloraka. Wszystkie formy rozwojowe, od jaja do imago, są pokarmem wielu zwierząt, przede wszystkim owadów i innych bezkręgowców, a także ryb, ptaków, nietoperzy i innych ssaków, również ludzi. Tanytarsini mogą powodować u ludzi objawy uczuleniowe i choroby dróg oddechowych podczas masowych rojeń. Wiele gatunków to formy stenobiontyczne, wykorzystywane w hydroekspertyzach, bioindykacji, paleoekologii, a także w testowaniu koncepcji filogenetycznych i ewolucyjnych.

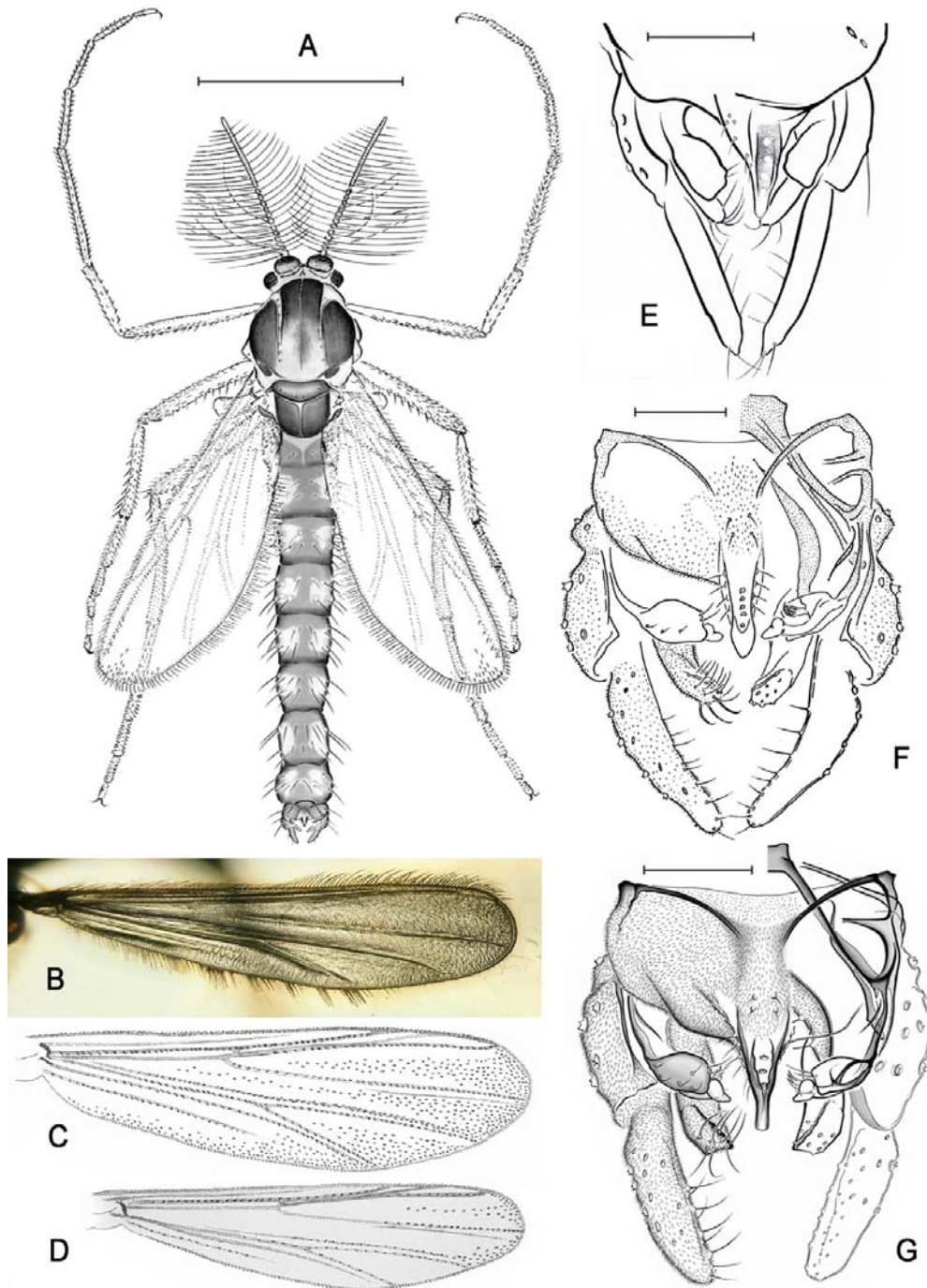
Bioróżnorodność jest pojęciem rozważanym na wielu płaszczyznach, tak jak pojęcie gatunku. W niniejszej pracy podjęto próbę określenia kierunków ewolucji różnorodności Tanytarsini w ujęciu koncepcji gatunku biologicznego. Syntezę oparto na zapisie kopalnym oraz na analizie biogeograficznej i ekologicznej najdokładniej zbadanej fauny europejskiej.

## POCHODZENIE I ZAPIS KOPALNY

Plemię Tanytarsini wchodzi w skład stosunkowo młodej podrodziny Chironominae. Jej udokumentowany zapis sięga okresu paleogenu, choć analizy biogeograficzne i zaawansowana różnorodność gatunkowa w eocenie mogą sugerować wcześniejsze pochodzenie obu taksonów (EKREM 2003, DOITTEAU & NEL 2007). Przedstawiciele Chironominae, w tym również Tanytarsini, zdaniem niektórych autorów mogły występować już w kredzie (op. cit.), na co jednak nie ma dowodów w postaci zapisu kopalnego. Chironominae stanowią 23,7% inkluzji ochotkowatych francuskiego bursztynu Oise (wczesny eocen), jednak nadal nie notuje się tam Tanytarsini (DOITTEAU & NEL 2007). Najstarsze Tanytarsini są inkluzjami bursztynu bałtyckiego (środkowy eocen/oligocen), mimo iż udział przedstawicieli podrodziny Chironominae jest tu znacznie niższy i wynosi od 4,6 do 6,5% Chironomidae (JĘDRYCZAK 2001, SEREDSZUS & WICHARD 2007).

Publikowane informacje na temat najstarszych Tanytarsini notowanych na obszarze odpowiadającym obecnej Europie są ubogie. Część z nich opiera się na nieadekwatnych opisach gatunków (MEUNIER 1904), których status systematyczny i przynależność plemienną uznano za wątpliwe (GIŁKA 2010). Precyzyjne opisy dotyczą zaledwie czterech gatunków z rodzajów *Stempellina* THIENEMANN *et* BAUSE, *Stempellinella* BRUNDIN i *Tanytarsus* VAN DER WULP (SEREDSZUS & WICHARD 2007; GIŁKA 2010, 2011a). Dokładne ustalenie ich wieku jest jednak niemożliwe z powodu wielokrotnych redepozycji złóż sukcyntu bałtyckiego, jakie następowały na obszarze Fenno-Sarmacji w paleogenie i w późniejszych okresach na obszarze kształtującego się lądu Europy. Jedną z najbardziej zasobnych w inkluzje Chironomidae formacja pruska podlegała bowiem licznym transgresjom i procesowi wzajemnego przenikania ze złożami formacji Alkas i Palve, które datuje się odpowiednio na  $41 \pm 3.5$  Ma (lutet/barton) i  $34.6 \pm 3$  Ma (priabon/rupel) (KAPLAN i in. 1977, PERKOVSKY i in. 2007). Analiza budowy struktur diagnostycznych Tanytarsini pochodzących z tego okresu potwierdza ich zaawansowaną specjację. Reprezentują one rodzaje zaliczane do obu znanych współcześnie podplemion - *Stempellinina* i *Tanytarsina*, spośród których dwa gatunki *Tanytarsus* sklasyfikowano w oddzielnych grupach: *serafini*, obecnie nienotowanej oraz *mendax*, reprezentowanej przez liczne, limnofilne gatunki współczesne (GIŁKA 2010; 2011a). Tanytarsini pochodzące z tego okresu charakteryzuje podobny do współczesnych przedstawicieli plan budowy aparatu genitalnego (hypopygium), nieco odmienne użytkowanie

skrzydła, a także niewielkie wymiary ciała (Ryc. 1) (GIŁKA op. cit.). Ostatnia cecha potwierdza regułę notowaną w innych rodzinach muchówek z podrzędu Nematocera, reprezentowanych w bursztynie bałtyckim przez wyraźnie mniejsze okazy niż obecnie (SZADZIEWSKI 1983, GIŁKA 2011a). Natura pułapki, jaką jest żywica zamykająca przede wszystkim drobne owady, nie wydaje się mieć tu większego wpływu na wspomnianą regułę, gdyż poznane Tanytarsini, zarówno kopalne jak i współczesne, nie przekraczają wielkością sześciu milimetrów.



**Ryc. 1.** Sylwetka postaci dorosłej i wybrane struktury diagnostyczne Tanytarsini. A: dorosły samiec; B–D skrzydło samca; E–G hypopygium; B, E: *Tanytarsus serafini* GIŁKA, 2010 (eocen/oligocen); C, F: *Tanytarsus brundini* LINDBERG, 1963 (współczesny); D, G: *Tanytarsus salmelai* GIŁKA et PAASIVIRTA, 2009 (współczesny). Skala: A–D ok. 1mm, E–G 50  $\mu$ m.

Dane pochodzące z innych kontynentów świadczą o wzrastającym udziale Chironominae i prawdopodobnie także Tanytarsini u schyłku paleogenu i we wczesnym neogenie. Przedstawiciele Chironominae występują bowiem licznie w faunie Chironomidae bursztynu dominikańskiego (oligocen/miocen), w którym stanowią nawet 56% (GRUND 2005). Specyfika tej fauny wyraża się przede wszystkim stosunkowo niskim udziałem Orthocladiinae i wysoką liczebnością detrytofagicznych form wodnych Chironominae. Znaczny udział Chironominae miał zapewne związek z ciepłym i wilgotnym klimatem oraz postępującą dominacją drzew liściastych, co wpływało na wzrost żyzności i optymalizację warunków troficznych kolonizowanych zbiorników. Proponowana reguła zależności udziału podrodzin od szerokości geograficznej i wysokości nad poziomem morza (proporcjonalny dla Orthocladiinae i odwrotnie proporcjonalny dla Chironominae), sugeruje dominację Chironominae w najcieplejszych obszarach tamtejszej strefy tropikalnej (GRUND 2005). Przełożenie niniejszego modelu na współczesną faunę Chironomidae, jak sugerował autor (op. cit.), czy też na eoceńską faunę bursztynu europejskiego, wydaje się jednak niemożliwe, o czym świadczą odmienne proporcje podrodzinowe oraz dane paleoklimatyczne tych obszarów (DOITTEAU & NEL 2007, SEREDSZUS & WICHARD 2007). Zgodnie z teorią kształtowania płyt tektonicznych na obszarze odpowiadającym obecnej Europie, miocen był okresem zamykania Morza Tetydy i globalnego obniżenia poziomu wód morskich. Mogło to sprzyjać wymianie fauny Chironomidae między ówczesnym kontynentem afro-arabskim i Laurazją. Teorii tej, w oparciu o analizę modeli biogeograficznych, dowodzą SÆTHER i EKREM (2003), datując wymianę mioceńską na burdygał (16–18Ma). Udział Tanytarsini w tym procesie pozostaje jednak niepotwierdzony.

Luka w zapisie kopalnym europejskich Tanytarsini obejmuje praktycznie wszystkie oddziały późniejsze niż eocen/oligocen, aż po schyłek ostatniej fazy glacialnej plejstocenu i wczesny holocen, w których notuje się stosunkowo liczne gatunki subfosylne Tanytarsini, badane w rekonstrukcjach historii obecnie trwających zbiorników. Największe rodzaje Tanytarsini z tego okresu są reprezentowane przez co najmniej 40% gatunków *Micropsectra* KIEFFER, 15% *Paratanytarsus* THIENEMANN *et* BAUSE i 45% *Tanytarsus*, wśród których niemal wszystkie są znane współcześnie (HEIRI *et al.* 2004). Stosunkowo wysoka liczba taksonów notowanych na przełomie plejstocenu i holocenu, a także obraz rozmieszczenia geograficznego Tanytarsini notowanych współcześnie oraz złożony podział systematyczny płemienia, wskazują na wysokie, a niewykluczone, że najwyższe tempo specjacji i różnorodność obecnie.

## RÓŻNORODNOŚĆ GATUNKOWA I PODZIAŁ SYSTEMATYCZNY

Ochotkowate obecnie stanowią jedną z najbardziej zróżnicowanych i największych grup owadów wodnych. Rodzina ta obejmuje ponad 5000 opisanych gatunków, jakkolwiek na świecie może ich występować nawet trzy razy więcej (CRANSTON 1995). W Europie dotychczas odnotowano 1229 gatunków Chironomidae zaliczanych do 190 rodzajów (SÆTHER & SPIES 2011). Chironomidae dzieli się na 12 podrodzin, z których pierwsza spośród niżej wymienionych nie występuje współcześnie, natomiast osiem ostatnich obejmuje gatunki notowane w Europie: †Aenneinae ANSORGE, 1999, Aphroteniinae BRUNDIN, 1966, Chilomyiinae BRUNDIN, 1983, Usambaromyiinae ANDERSEN *et* SÆTHER, 1994, Buchonomyiinae BRUNDIN *et* SÆTHER, 1978, Chironominae NEWMAN, 1834, Diamesinae

KIEFFER, 1922, Orthoclaadiinae KIEFFER, 1911, Podonominae THIENEMANN *et* EDWARDS, 1937, Prodiamesinae SÆTHER, 1976, Tanypodinae SKUSE, 1889, Telmatogetoninae WIRTH, 1949. Zdecydowana większość gatunków Chironomidae wchodzi w skład podrodzin Orthoclaadiinae oraz Chironominae. Podrodzinę Chironominae (465 gatunków w Europie) podzielono na plemiona Chironomini NEWMAN, 1834, (277 gatunków) Pseudochironomini SÆTHER, 1977 (1 gatunek) i Tanytarsini ZAVŘEL, 1917. Na ponad 600 opisanych na świecie gatunków Tanytarsini, 187 występuje w Europie. Należą one do dwóch podplemion i 16 rodzajów, z których wyraźnie największym jest *Tanytarsus*, reprezentowany na świecie przez ponad 300 gatunków, w tym 60 notowanych w Europie. Wykaz europejskich Tanytarsini, według przyjętych granic kontynentu (SÆTHER & SPIES 2011) z adnotacjami dotyczącymi statusu systematycznego wybranych gatunków zawarto w Tabeli 2.

Rodzina: Chironomidae NEWMAN, 1834

Podrodzina: Chironominae NEWMAN, 1834

Plemię: Tanytarsini ZAVŘEL, 1917

Podplemie: Stempellina SHILOVA, 1976

Rodzaj: *Constempellina* BRUNDIN, 1947 (1 gatunek)

Rodzaj: *Neostempellina* REISS, 1984 (2 gatunki)

Rodzaj: *Stempellina* THIENEMANN *et* BAUSE, 1913 (5 gatunków)

Rodzaj: *Stempellinella* BRUNDIN, 1947 (6 gatunków)

Rodzaj: *Thienemanniola* KIEFFER, 1921 (1 gatunek)

Rodzaj: *Zavrelia* KIEFFER, 1913 (2 gatunki)

Podplemie: Tanytarsina ZAVŘEL, 1917

Rodzaj: *Cladotanytarsus* KIEFFER, 1921 (18 gatunków)

Podrodzaj: *Cladotanytarsus s. str.* KIEFFER, 1921 (16 gatunków)

Podrodzaj: *Lenziella* KIEFFER, 1922 (2 gatunki)

Rodzaj: *Corynocera* ZETTERSTEDT, 1838 (2 gatunki)

Rodzaj: *Lithotanytarsus* THIENEMANN, 1933 (2 gatunki)

Rodzaj: *Micropsectra* KIEFFER, 1909 (46 gatunków)

Rodzaj: *Neozavrelia* GOETGHEBUER, 1941 (5 gatunków)

Rodzaj: *Paratanytarsus* THIENEMANN *et* BAUSE, 1913 (19 gatunków)

Rodzaj: *Rheotanytarsus* THIENEMANN *et* BAUSE, 1913 (13 gatunków)

Rodzaj: *Sublettea* ROBACK, 1975 (1 gatunek)

Rodzaj: *Tanytarsus* VAN DER WULP, 1874 (60 gatunków)

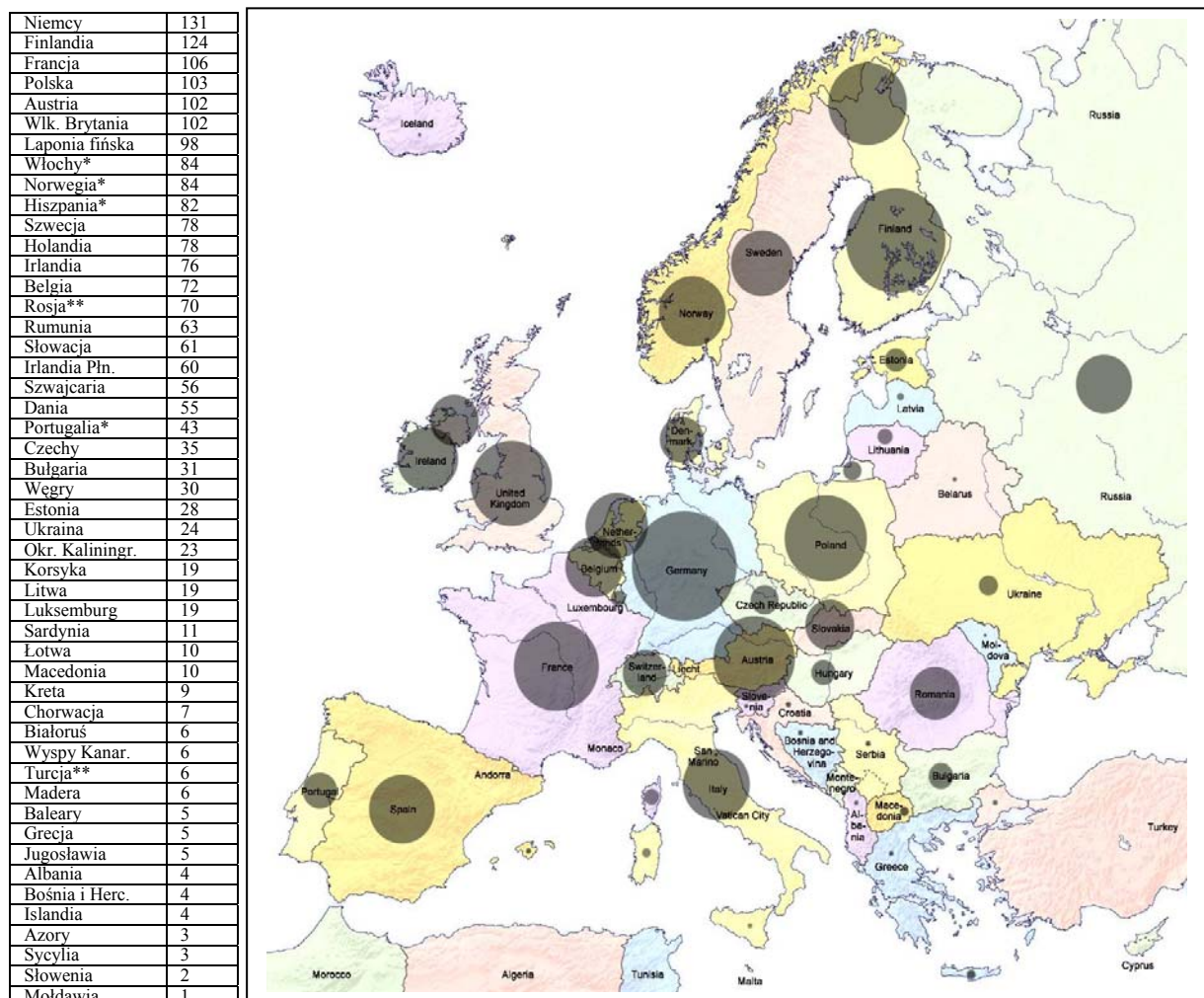
Rodzaj: *Virgatanytarsus* PINDER, 1982 (4 gatunki)

Postawą obecnie funkcjonującego podziału systematycznego Tanytarsini jest koncepcja EDWARDS'a (1929), definiująca status największych rodzajów plemienia. Do najważniejszych opracowań należy zaliczyć wszystkie późniejsze prace włączające do obiegu pozostałe rodzaje a przede wszystkim opracowania o charakterze rewizji taksonomicznych rodzajów *Tanytarsus* (REISS & FITTKAU 1971), *Rheotanytarsus*, *Corynocera* i *Thienemanniola* (LEHMANN 1970, 1973), *Neozavrelia* (REISS 1968, EKREM 2006), *Micropsectra* (REISS 1969; SÄWEDAL 1976, 1982; STUR & EKREM 2006), *Paratanytarsus* (REISS & SÄWEDAL 1981), *Stempellina* (GIŁKA 2005), *Stempellinella*



(EKREM 2007) i *Zavrelia* (EKREM & STUR 2009). W ostatnich latach zrewidowano i zsynonimizowano dwie nazwy szczebla rodzajowego, *Parapsectra* i *Krenopsectra* (GIŁKA & JAŹDŹEWSKA 2010, EKREM i in. 2010). Ostatnią zaproponowaną zmianą w systemie Tanytarsini, jest koncepcja podziału rodzaju *Cladotanytarsus* na podrodzaje, przywracająca do obiegu zredefiniowaną nazwę *Lenziella* (GIŁKA 2011b). Taksonami wymagającymi ponownego zrewidowania w skali europejskiej są *Paratanytarsus*, podrodzaj *Cladotanytarsus s. str.*, oraz grupa *notescens* rodzaju *Micropsectra*. Wszystkie rodzaje, poza badanymi na przestrzeni ostatnich kilku lat (op. cit.), wymagają rewizji w skali świata, co w szczególności dotyczy rodzajów *Tanytarsus*, *Paratanytarsus*, *Virgatanytarsus* i podrodzaju *Cladotanytarsus s. str.*

Dipterofauna Europy jest najlepiej poznana, co dotyczy także Tanytarsini. Co prawda liczby gatunków odnotowanych w poszczególnych krainach mogą odzwierciedlać aktywność badaczy (Tab. 1, Ryc. 2), jakkolwiek obraz różnorodności gatunkowej pokrywa się z wynikami przeprowadzonej analizy biogeograficznej. Uwagę zwraca stosunkowo wysoka liczba gatunków odnotowanych w regionie fińskiej Laponii.



**Tab. 1, Ryc. 2.** Różnorodność gatunkowa Tanytarsini w poszczególnych krainach Europy. \*część kontynentalna, \*\*część europejska. Źródło: SÆTHER i SPIES (2011), PAASIVIRTA (2009, uzupełnione), BARANOV (2011).

## BIOGEOGRAFIA

Plemię Tanytarsini obejmuje muchówki o znacznych możliwościach dyspersji. Odtworzenie obrazu ich rozmieszczenia i kierunków przenikania poza centrum występowania jest tym trudniejsze i wymaga operowania szczegółowymi danymi. W niniejszym rozdziale podjęto próbę ustalenia składu poszczególnych elementów zoogeograficznych w faunie Tanytarsini Europy, zlokalizowania ośrodków ich występowania, a także ustalenia kierunków wymiany fauny europejskiej z sąsiednimi makroregionami.

Podział na elementy zoogeograficzne, czyli grupy gatunków o zbliżonym zasięgu, oparto na typologii przyjętej przez OLSUFJEV'a (1977), zmodyfikowanej przez SZADZIEWSKIEGO (1985) i dostosowanej do potrzeb niniejszej analizy. Grupy wyróżniono na podstawie rozmieszczenia ich arealów w obrębie stref klimatyczno-roślinnych, uwzględniając częstość występowania w danym regionie geograficznym lub w strefie klimatyczno-roślinnej, co ma szczególne znaczenie w analizie rozmieszczenia gatunków przenikających do obszarów oddalonych od centrum występowania. Wyróżniono cztery grupy elementów zoogeograficznych - borealne *sensu lato*, oreale, merydionalne i tropikalne. Grupę elementów borealnych *s. l.* tworzą dwie podgrupy, z których pierwsza obejmuje gatunki o areale skoncentrowanym w strefie tundry i lasotundry (borealne *sensu stricto*, arktyczne, tundrowe). Druga podgrupa obejmuje gatunki notowane w strefie lasów mieszanych i liściastych, od strefy tajgi na północy po obszary lasostepu na południu (arborealne). Elementy obu podgrup podzielono na holarktyczne, palearktyczne, zachodnio-palearktyczne i europejskie, uwzględniając w ten sposób rozległość ich arealów. W przyjętej typologii nie rozpatruje się borealno-górskiego typu rozmieszczenia, gdyż jego dysjunktywny charakter odpowiada typowi borealnemu po uwzględnieniu wpływu zlodowaceń na obraz rozmieszczenia. Grupa elementów orealnych czyli górskich obejmuje gatunki o rozmieszczeniu ograniczonym do regionu gór, obszarów podgórskich oraz wysoczyzn nawiązujących warunkami topoklimatycznymi do tych rejonów. W grupie tej wyróżniono element palearktyczny, z gatunkami najszerzej rozprzestrzenionymi i niekiedy przenikającymi do regionu orientalnego, element zachodniopalearktyczny, notowany w Europie i północnej Afryce oraz element europejski. Do grupy elementów merydionalnych należą gatunki skoncentrowane w regionie basenu Morza Śródziemnego, których zasięg pokrywa się ze strefą wiecznie zielonej roślinności śródziemnomorskiej, stepem i pustynią południowo-zachodniej Palearktyki aż po region orientalny na wschodzie. Europejskie Tanytarsini z tej grupy, z wyjątkiem *Micropsectra andalusiaca* (jedno stanowisko w Hiszpanii) prezentują zasięg zachodniopalearktyczny. Do Europy wnikają także elementy o rozległych zasięgach obejmujących Afrotropik, Orient i region australijski. Zaliczono je do grupy tropikalnych. W większości są to gatunki afrotropikalne, pojawiające się w południowej części Europy, na wyspach atlantyckich włączanych do Europy (Azory, Madera, Wyspy Kanaryjskie), a niekiedy także na Wyspach Brytyjskich. Gatunkiem uznanym za kosmopolityczny jest *Paratanytarsus grimmii*, którego sklasyfikowanie jest problematyczne. Jest to prawdopodobnie gatunek arborealny, rozprzestrzeniony w różnych częściach świata z powodu biologii (partenogenetyczny, zasiedlający między innymi systemy wodociągowe) (Tab. 2).

**Tab. 2.** Rozmieszczenie geograficzne i ekologiczne Tanytarsini notowanych w Europie.

<p><b>Zasięg</b></p> <p>Europa (Eu.)          Palearktyka Zachodnia (WPa.)          Palearktyka (Pa.)          Holarktyka (Ho.) Pa. + Ne. (Nearaktyka)          także poza regionem Holarktyki          (Afr. afrotropikalny, Au. australijski,          Or. orientalny, Ko. kosmopolityczny)</p>	<p><b>Typ rozmieszczenia / grupa</b></p> <p>borealny s. str. (bor.)          arborealny (arb.)          orealny (ore.)          merydionalny (mer.)          tropikalny (tro.)          ↑ przenikający do chłodniejszych stref          klimatyczno-roślinnych poza obszarem          ↓ przenikający do cieplejszych stref          klimatyczno-roślinnych poza obszarem</p>
<p><b>Siedliska rozwoju</b>          wody słodkie          A: wody bieżące</p> <p>1: strefa źródła - krenal (źródła i źródlika: limnokren, helokren)          2: strefa górnego biegu - ritral (nurt górnego biegu rzek, wodospady, potoki, niewielkie strumienie)          2a: preferowane siedliska lenityczne w strefie górnego biegu          3: strefa dolnego biegu - potamal (wolno płynące wody rzek i dużych strumieni, ujścia)          B: wody stojące</p> <p>4: jeziora i inne zbiorniki stałe (stawy, glinianki itp.)          5: wody okresowe (zbiorniki regulowane, rozlewiska, rowy, kałuże itp.), torfowiska, bagna.          wody zasolone</p> <p>C: wody słonawe morskie          D: wody słone śródlądowe          (Hx: haloksen, Hph: halofil)</p>	

**czcionka wytłuszczona** siedlisko preferowane

~ stwierdzenia rzadkie i/lub dane wymagające potwierdzenia

? brak danych lub brak możliwości ich zinterpretowania

**Adnotacje**

<sup>1</sup> prawdopodobny synonim *Cladotanytarsus (C.) vanderwulpi* (EDWARDS, 1929)

<sup>2</sup> prawdopodobny synonim *Micropsectra fusca* (MEIGEN, 1804)

<sup>3</sup> prawdopodobny synonim *Paratanytarsus brevicar* (KIEFFER, 1909)

Nr	Gatunek	Zasięg	Typ rozmieszczenia	Siedlisko rozwoju
1	<i>Cladotanytarsus (L.) amandus</i> HIRVENOJA, 1962	Eu.	bor. ↓	1~, 4, 5~
2	<i>Cladotanytarsus (C.) atridorsum</i> KIEFFER, 1924	Ho., Or.	arb. ↑↓	2a, 3, 4, C Hx
3	<i>Cladotanytarsus (L.) bicornutus</i> (KIEFFER, 1922)	Pa.	arb.	4, C Hx
4	<i>Cladotanytarsus (C.) conversus</i> (JOHANNSEN, 1932)	WPa., Or.	mer. ↑↓	2, 3
5	<i>Cladotanytarsus (C.) cyrylae</i> GILKA, 2001	Eu.	arb.	4
6	<i>Cladotanytarsus (C.) difficilis</i> BRUNDIN, 1947	Eu.	arb. ↑	A~, 4
7	<i>Cladotanytarsus (C.) dispersopilosus</i> (GOETGHEBUER, 1935) <sup>1</sup>	Eu.	arb.	2, 3
8	<i>Cladotanytarsus (C.) gedanicus</i> GILKA, 2001	Ho.	arb. ↑↓	3, 4, C, D Hph
9	<i>Cladotanytarsus (C.) iucundus</i> HIRVENOJA, 1962	Eu.	arb. ↑	4
10	<i>Cladotanytarsus (C.) lepidocalcar</i> KRÜGER, 1938	WPa.	arb. ↓	4
11	<i>Cladotanytarsus (C.) mancus</i> (WALKER, 1856)	Ho.	arb. ↑↓	2a, 3, 4, 5, C Hx
12	<i>Cladotanytarsus (C.) matthei</i> GILKA, 2001	Eu.	arb. ↑	4
13	<i>Cladotanytarsus (C.) molestus</i> HIRVENOJA, 1962	Eu.	bor. ↓	4
14	<i>Cladotanytarsus (C.) nigrovittatus</i> (GOETGHEBUER, 1922)	Ho., Or.	arb. ↑↓	4
15	<i>Cladotanytarsus (C.) pallidus</i> KIEFFER, 1922	WPa.	arb. ↓	4
16	<i>Cladotanytarsus (C.) pseudomancus</i> (GOETGHEBUER, 1934)	Pa., Or., Afr.	tro. ↑	4, C, D Hph
17	<i>Cladotanytarsus (C.) teres</i> HIRVENOJA, 1962	Eu.	bor. ↓	4
18	<i>Cladotanytarsus (C.) vanderwulpi</i> (EDWARDS, 1929)	Pa.	arb. ↑↓	2, 3, 4~
19	<i>Constempellina brevicosta</i> (EDWARDS, 1937)	Ho.	arb. ↑	3, 4



20	<i>Corynocera ambigua</i> ZETTERSTEDT, 1838	Ho.	arb. ↑	4, 5
21	<i>Corynocera oliveri</i> LINDEBERG, 1970	Eu.	bor. ↓	4
22	<i>Lithotanytarsus dadesi</i> REISS, 1991	WPa.	ore.	1, 2
23	<i>Lithotanytarsus emarginatus</i> (GOETGHEBUER, 1933)	WPa.	arb. ↓	1, 2
24	<i>Micropsectra acuta</i> GOETGHEBUER, 1934	Eu.	ore.	1, 2
25	<i>Micropsectra andalusiaca</i> MARCUZZI, 1950	Eu.	mer.~	?
26	<i>Micropsectra appendica</i> STUR et EKREM, 2006	Eu.	arb. ↑	1, 2, 3, 4
27	<i>Micropsectra apposita</i> (WALKER, 1856)	Ho.	arb. ↑	1, 2a, 3, 4~
28	<i>Micropsectra aristata</i> PINDER, 1976	Eu.	arb.	2, 3
29	<i>Micropsectra atrofasciata</i> (KIEFFER, 1911)	Pa.	arb. ↑↓	1, 2, 3, 4, 5
30	<i>Micropsectra attenuata</i> REISS, 1969	Eu., Ne.	arb. ↑	1, 2a
31	<i>Micropsectra auvergnesis</i> REISS, 1969	Eu.	ore.	1, 2, 4~
32	<i>Micropsectra bavarica</i> STUR et EKREM, 2006	WPa.	ore.	2 (strefa oprysku)
33	<i>Micropsectra bodanica</i> REISS, 1969	Eu.	ore.	2a
34	<i>Micropsectra borealis</i> (KIEFFER, 1922)	Ho.	bor.	4
35	<i>Micropsectra bumasta</i> GILKA et JAŹDŹEWSKA, 2010	Eu.	arb.	1
36	<i>Micropsectra calcifontis</i> STUR et EKREM, 2006	Eu.	bor. ↓	1
37	<i>Micropsectra chionophila</i> (EDWARDS, 1933)	Eu.	bor. ↓	1, 2, 5
38	<i>Micropsectra clastrieri</i> REISS, 1969	WPa.	ore.	1, 2
39	<i>Micropsectra contracta</i> REISS, 1965	WPa.	arb. ↑↓	4
40	<i>Micropsectra fallax</i> (REISS, 1969)	Eu.	ore.	1, 2
41	<i>Micropsectra freyi</i> STORÅ, 1945	Eu. (Azory, Madera)	ore.	2
42	<i>Micropsectra fusca</i> (MEIGEN, 1804)	Eu.	arb. ↑	1, 2, 4, 5
43	<i>Micropsectra insignilobus</i> KIEFFER, 1924	Ho.	bor. ↓	4
44	<i>Micropsectra junci</i> (MEIGEN, 1818)	Ho.	arb. ↑	1, 2a, B~
45	<i>Micropsectra klinki</i> STUR et EKREM, 2006	Eu.	arb. ↑	2
46	<i>Micropsectra lacustris</i> SÅWEDAL, 1975	Eu.	bor. ↓	1, 2a, 4
47	<i>Micropsectra lindebergi</i> SÅWEDAL, 1976	Eu.	arb. ↑	4
48	<i>Micropsectra lindrothi</i> GOETGHEBUER, 1931	WPa., Ne.	arb. ↓	1, 2, 4, 5, C, DHx
49	<i>Micropsectra logani</i> (JOHANNSEN, 1928)	Ho.	arb. ↑	1, 2a, 3, 4
50	<i>Micropsectra longicrista</i> STUR et EKREM, 2006	WPa.	ore.	1
51	<i>Micropsectra malla</i> GILKA et PAASIVIRTA, 2008	Eu.	bor.	1, 2
52	<i>Micropsectra mendli</i> (REISS, 1983)	Eu.	arb. ↑	1
53	<i>Micropsectra nana</i> (MEIGEN, 1818)	Pa.	arb. ↑	1, 2, 4, 5
54	<i>Micropsectra nohedensis</i> (MOUBAYED et LANGTON, 1996)	Eu.	ore.	2
55	<i>Micropsectra notescens</i> (WALKER, 1856)	WPa.	arb. ↑↓	1, 2a, 3, 4~
56	<i>Micropsectra oberoarensis</i> STUR et EKREM, 2008	Eu.	ore.	2
57	<i>Micropsectra pallidula</i> (MEIGEN, 1830)	WPa., Or.	arb. ↑↓	1, 2, 3, 4~
58	<i>Micropsectra pharetrophora</i> FITTKAU et REISS, 1999	Pa.	ore.	1, 2
59	<i>Micropsectra radialis</i> GOETGHEBUER, 1939	Pa.	bor. ↓	4
60	<i>Micropsectra recurvata</i> GOETGHEBUER, 1928	Ho.	arb. ↑	1, 2a, 4, 5
61	<i>Micropsectra rilensis</i> GILKA, 2001	Eu.	arb. ↑	1, 2, 4~
62	<i>Micropsectra robusta</i> STUR et EKREM, 2006	Eu.	ore.	1
63	<i>Micropsectra roseiventris</i> (KIEFFER, 1909) <sup>2</sup>	Eu.	arb. ↑	1, 2, 4, 5
64	<i>Micropsectra schrankelae</i> STUR et EKREM, 2006	WPa.	bor. ↓	1, 2~, 4~
65	<i>Micropsectra seguyi</i> CASAS et LAVILLE, 1990	Eu.	ore.	1, 2
66	<i>Micropsectra softiae</i> STUR et EKREM, 2006	WPa.	ore.	1, 2
67	<i>Micropsectra styriaca</i> REISS, 1969	Eu.	ore.	1, 4, 5
68	<i>Micropsectra uliginosa</i> (REISS, 1969)	Eu.	arb.	2, 4, 5
69	<i>Micropsectra wagneri</i> (SIEBERT, 1979)	Eu.	arb.	2a
70	<i>Neostempellina pilosa</i> REISS, 1987	Eu., Or.	mer. ↓	3

71	<i>Neostempellina thienemanni</i> REISS, 1984	Eu.	arb. ↑↓	1, 2
72	<i>Neozavrelia bernensis</i> REISS, 1968	Eu.	ore.	2~
73	<i>Neozavrelia cuneipennis</i> (EDWARDS, 1929)	Eu.	arb.	3, 4, 5
74	<i>Neozavrelia fuldensis</i> FITTKAU, 1954	Pa.	ore.	2, 3~, 4~
75	<i>Neozavrelia improvisa</i> FITTKAU, 1954	Eu.	ore.	2, 4 (strefa oprysku)
76	<i>Neozavrelia luteola</i> GOETGHEBUER <i>et</i> THIENEMANN, 1941	Eu.	ore.	4
77	<i>Paratanytarsus abiskoensis</i> REISS <i>et</i> SÄWEDAL, 1981	Eu.	bor.	4
78	<i>Paratanytarsus austriacus</i> (KIEFFER, 1924)	Pa.	arb. ↑	1, 2a, 3, 4, 5
79	<i>Paratanytarsus bituberculatus</i> (EDWARDS, 1929)	Pa.	arb. ↓	4, 5
80	<i>Paratanytarsus dimorphis</i> REISS, 1965	Pa.	arb. ↑	A~, 4
81	<i>Paratanytarsus dissimilis</i> (JOHANNSEN, 1905)	Ho.	arb. ↑↓	2, 3, 4, 5, C Hx
82	<i>Paratanytarsus grimmii</i> (SCHNEIDER, 1885)	Ko.~	arb. ~	4, sztuczne systemy wodne
83	<i>Paratanytarsus hyperboreus</i> BRUNDIN, 1949	Eu.	bor.	4
84	<i>Paratanytarsus inopertus</i> (WALKER, 1856)	Ho.	arb. ↑↓	2, 3, 4, 5, C Hx
85	<i>Paratanytarsus intricatus</i> (GOETGHEBUER, 1921) <sup>3</sup>	Ho.	arb. ↑	A~, 4, 5
86	<i>Paratanytarsus laccophilus</i> (EDWARDS, 1929)	Ho.	arb. ↑	4, 5, C Hx
87	<i>Paratanytarsus laetipes</i> (ZETTERSTEDT, 1850)	Pa.	arb. ↑	4, 5, C Hx
88	<i>Paratanytarsus lauterborni</i> (KIEFFER, 1909)	Ho.	arb. ↑↓	A~, 4, 5
89	<i>Paratanytarsus mediterraneus</i> REISS <i>et</i> SÄWEDAL, 1981	WPa.	mer. ↑	3, 4
90	<i>Paratanytarsus natvigi</i> (GOETGHEBUER, 1933)	Eu., Ne.	arb. ↑	2a, 3, 4, 5, C Hx
91	<i>Paratanytarsus paralaccophilus</i> GILKA <i>et</i> PAASIVIRTA, 2008	Eu.	bor.	1, 5
92	<i>Paratanytarsus penicillatus</i> (GOETGHEBUER, 1928)	Ho.	bor. ↓	4, 5
93	<i>Paratanytarsus setosimanus</i> (GOETGHEBUER, 1933)	Ho.	bor. ↓	4, 5, C Hx
94	<i>Paratanytarsus tenellulus</i> (GOETGHEBUER, 1921)	Pa.	arb.	2a, 3~, 4, 5
95	<i>Paratanytarsus tenuis</i> (MEIGEN, 1830)	Ho.	arb. ↑	A~, 4, 5
96	<i>Rheotanytarsus curtistylus</i> (GOETGHEBUER, 1921)	WPa., Or.	arb. ↑↓	2, 3
97	<i>Rheotanytarsus guineensis</i> (KIEFFER, 1918)	Eu., Afr.	tro. (ore.) ↑	2, 3
98	<i>Rheotanytarsus illiesi</i> SIEBERT, 1979	Eu.	arb.	2
99	<i>Rheotanytarsus montanus</i> LEHMANN, 1979	Eu., Afr.	tro. (ore.) ↑	2, 3
100	<i>Rheotanytarsus muscicola</i> THIENEMANN, 1929	Pa.	arb. ↑↓	2, 3
101	<i>Rheotanytarsus nigricauda</i> FITTKAU, 1960	Eu.	ore.	1, 2
102	<i>Rheotanytarsus pellucidus</i> (WALKER, 1848)	Ho.	arb. ↑↓	2, 3
103	<i>Rheotanytarsus pentapoda</i> (KIEFFER, 1909)	Pa.	arb. ↑↓	2, 3, 4
104	<i>Rheotanytarsus photophilus</i> (GOETGHEBUER, 1921)	Pa.	arb. ↑↓	2, 3, 4~, 5~
105	<i>Rheotanytarsus reissi</i> LEHMANN, 1970	WPa., Or.	ore.	2
106	<i>Rheotanytarsus rhenanus</i> KLINK, 1983	WPa.	arb. ↓	3
107	<i>Rheotanytarsus ringei</i> LEHMANN, 1970	WPa.	arb. ↑↓	2, 3, 4~
108	<i>Rheotanytarsus rioensis</i> LANGTON <i>et</i> ARMITAGE, 1995	Eu., Afr.	tro. (ore.) ↑	2, 3
109	<i>Stempellina almi</i> BRUNDIN, 1947	Ho.	arb. ↑↓	4, C Hx
110	<i>Stempellina bausei</i> (KIEFFER, 1911)	WPa.	arb. ↑↓	1, 2, 3, 4, 5, C Hx
111	<i>Stempellina cornuta</i> KIEFFER, 1922	Eu.	arb.~	1, 2
112	<i>Stempellina subglabripennis</i> (BRUNDIN, 1947)	Ho.	arb. ↑	3, 4
113	<i>Stempellina tervolae</i> GILKA, 2005	Eu.	arb.	3, 4
114	<i>Stempellinella brevis</i> (EDWARDS, 1929)	WPa.	arb. ↑↓	1, 2, 3, 4, 5
115	<i>Stempellinella ciliaris</i> (GOETGHEBUER, 1944)	Eu.	ore.	1, 2
116	<i>Stempellinella edwardsi</i> SPIES <i>et</i> SÆTHER, 2004	Ho.	arb. ↑	2a, 3, 4
117	<i>Stempellinella flavidula</i> (EDWARDS, 1929)	Eu.	arb.	1, 2, 4~
118	<i>Stempellinella reissi</i> CASAS <i>et</i> VILCHEZ-QUERO, 1991	Eu.	ore.	2
119	<i>Stempellinella saltuum</i> (GOETGHEBUER, 1921)	Eu.	arb.	1, 2
120	<i>Sublettea coffmani</i> ROBACK, 1975	Eu. (Rumunia), Ne.	arb.	2a, 3
121	<i>Tanytarsus aberrans</i> LINDBERG, 1970	Pa.	arb. ↑	4

122	<i>Tanytarsus aculeatus</i> BRUNDIN, 1949	Pa.	bor. ↓	4
123	<i>Tanytarsus anderseni</i> REISS et FITTKAU, 1971	Eu., Ne.	bor. ↓	4
124	<i>Tanytarsus bathophilus</i> KIEFFER, 1911	Ho.	arb. ↑	A~, 4
125	<i>Tanytarsus brundini</i> LINDEBERG, 1963	Ho.	arb. ↑↓	2, 3, 4, C Hx
126	<i>Tanytarsus buchoni</i> REISS et FITTKAU, 1971	Eu.	arb.	1, 5
127	<i>Tanytarsus chinyensis</i> GOETGHEBUER, 1934	Pa.	arb. ↑↓	2a, 4
128	<i>Tanytarsus cretensis</i> REISS, 1987	WPa.	mer. ↑	2, 3
129	<i>Tanytarsus curticornis</i> KIEFFER, 1911	Ho.	arb. ↑↓	3, 4
130	<i>Tanytarsus debilis</i> (MEIGEN, 1830)	Eu., Ne.	arb. ↑	A~, 4
131	<i>Tanytarsus desertor</i> GILKA et PAASIVIRTA, 2007	Eu.	arb.	4
132	<i>Tanytarsus dibranchius</i> KIEFFER, 1926	Pa.	arb.	4
133	<i>Tanytarsus dispar</i> LINDEBERG, 1967	Eu., Ne.	arb. ↑	3, 4
134	<i>Tanytarsus ejuncidus</i> (WALKER, 1856)	Pa., Or.	arb. ↓	2a, 3, 4, 5
135	<i>Tanytarsus eminus</i> (WALKER, 1856)	Pa.	arb. ↑↓	2a, 3, 4~
136	<i>Tanytarsus excavatus</i> EDWARDS, 1929	Eu.	arb.	4, 5
137	<i>Tanytarsus fennicus</i> LINDEBERG, 1970	Eu.	arb. ↑	4
138	<i>Tanytarsus formosanus</i> KIEFFER, 1912	Pa., Or., Afr., Au.	tro. ↑	4, 5, C, D Hx
139	<i>Tanytarsus gibbosiceps</i> KIEFFER, 1922	Eu.	ore.	1, 2, 4
140	<i>Tanytarsus glabrescens</i> EDWARDS, 1929	Ho., Or.	arb. ↓	4, 5
141	<i>Tanytarsus gracilentus</i> (HOLMGREN, 1883)	Ho.	bor. ↓	4, 5, C Hph
142	<i>Tanytarsus gregarius</i> KIEFFER, 1909	Ho.	arb. ↑	A~, 4, 5
143	<i>Tanytarsus heliomesonyctios</i> LANGTON, 1999	Eu. (Svalbard), Ne.	bor.	4
144	<i>Tanytarsus heusdensis</i> GOETGHEBUER, 1923	Pa.	arb. ↑↓	1, 2, 3, 4~
145	<i>Tanytarsus inaequalis</i> GOETGHEBUER, 1921	Ho., Or.	arb. ↑↓	A~, 4, 5, C Hx
146	<i>Tanytarsus innarensis</i> BRUNDIN, 1947	Eu.	arb. ↑	4
147	<i>Tanytarsus lactescens</i> EDWARDS, 1929	Eu.	arb. ↓	4
148	<i>Tanytarsus lapponicus</i> LINDEBERG, 1970	Eu., Ne.	bor.	4
149	<i>Tanytarsus latiforceps</i> EDWARDS, 1941	Eu.	arb. ↑	4, 5
150	<i>Tanytarsus lestagei</i> GOETGHEBUER, 1922	Pa.	arb. ↑	4
151	<i>Tanytarsus longitarsis</i> KIEFFER, 1911	Eu.	arb. ↑	4
152	<i>Tanytarsus lugens</i> (KIEFFER, 1916)	Eu.	arb. ↑	A~, 4
153	<i>Tanytarsus mancospinosus</i> EKREM et REISS, 1999	Eu.	arb.	4
154	<i>Tanytarsus medius</i> REISS et FITTKAU, 1971	WPa.	arb. ↓	4, 5
155	<i>Tanytarsus mendax</i> KIEFFER, 1925	Ho.	arb. ↑	A~, 4, 5
156	<i>Tanytarsus miriforceps</i> (KIEFFER, 1921)	Eu.	arb. ↑	4, 5
157	<i>Tanytarsus multipunctatus</i> BRUNDIN, 1947	Pa.	arb.	4
158	<i>Tanytarsus nemorosus</i> EDWARDS, 1929	Ho.	arb. ↑	4, 5
159	<i>Tanytarsus niger</i> ANDERSEN, 1937	Ho.	arb. ↑	4, 5
160	<i>Tanytarsus nigricollis</i> GOETGHEBUER, 1939	Eu.	arb.	4
161	<i>Tanytarsus norvegicus</i> (KIEFFER, 1924)	Ho.	arb. ↑	4, C Hx
162	<i>Tanytarsus occultus</i> BRUNDIN, 1949	Ho.	arb. ↑	A~, 4, 5
163	<i>Tanytarsus palettaris</i> VERNEAUX, 1969	WPa.	ore.	1, 2, 4~
164	<i>Tanytarsus pallidicornis</i> (WALKER, 1856)	Ho.	arb. ↓	1, 2a, 3, 4, 5
165	<i>Tanytarsus paraniger</i> GILKA et PAASIVIRTA, 2008	Eu.	arb. ↑	3, 4
166	<i>Tanytarsus pseudolestagei</i> SHILOVA, 1976	Pa.	arb.	4, 5
167	<i>Tanytarsus quadridentatus</i> BRUNDIN, 1947	Eu., Ne.	arb. ↑	4
168	<i>Tanytarsus recurvatus</i> BRUNDIN, 1947	WPa., Ne.	arb. ↑↓	3, 4
169	<i>Tanytarsus salmelai</i> GILKA et PAASIVIRTA, 2009	Eu.	bor.	1, 5
170	<i>Tanytarsus signatus</i> (VAN DER WULP, 1858)	WPa., Ne.	arb. ↑↓	4, 5
171	<i>Tanytarsus sinuatus</i> GOETGHEBUER, 1936	Eu., Or.	ore.	1
172	<i>Tanytarsus smolandicus</i> BRUNDIN, 1947	Pa.	arb.	A~, 4

173	<i>Tanytarsus striatulus</i> LINDBERG, 1976	Pa.	arb. ↑	4
174	<i>Tanytarsus sylvaticus</i> (VAN DER WULP, 1858)	Eu.	arb. ↑	A~, 4, 5
175	<i>Tanytarsus telmaticus</i> LINDBERG, 1959	Eu., Ne.	arb. ↑	4
176	<i>Tanytarsus tika</i> (TOURENQ, 1975)	WPa.	mer. ↑	5, C, D Hph
177	<i>Tanytarsus trux</i> GILKA et PAASIVIRTA, 2007	Eu.	bor.	4
178	<i>Tanytarsus usmaënsis</i> PAGAST, 1931	Ho.	arb. ↑↓	A~, 4, 5
179	<i>Tanytarsus verralli</i> GOETGHEBUER, 1928	Pa.	arb. ↑	4, 5
180	<i>Tanytarsus volgensis</i> MISEIKO, 1967	Ho.	arb. ↑↓	1, 2a, 3, 4, 5, CHx
181	<i>Thienemanniola ploenensis</i> KIEFFER, 1921	Pa.	arb.	4, 5
182	<i>Virgatanytarsus albisutus</i> (SANTOS ABRÉU, 1918)	WPa.	mer.	2
183	<i>Virgatanytarsus ansatus</i> REISS et SCHÜRCH, 1984	WPa.	ore.	4
184	<i>Virgatanytarsus arduennensis</i> (GOETGHEBUER, 1922)	Pa., Or., Afr.	arb. ↑↓	2, 3, B~
185	<i>Virgatanytarsus triangularis</i> (GOETGHEBUER, 1928)	WPa., Or.	arb. ↓	2
186	<i>Zavrelia casasi</i> EKREM et STUR, 2009	Eu.	ore.	2
187	<i>Zavrelia pentatoma</i> KIEFFER et BAUSE, 1913	Pa.	arb. ↑	4, 5

Powyższe zestawienie oraz wynikający z niego udział poszczególnych elementów zoogeograficznych w faunie europejskich Tanytarsini oparto na wszelkich dostępnych danych publikowanych, które jednak w wielu przypadkach ograniczają się do zaledwie paru stwierdzeń. W przypadku co najmniej kilku gatunków zakwalifikowanie ich do określonej grupy zoogeograficznej może mieć jedynie charakter wstępny i winno być ponownie rozpatrywane w miarę napływu dalszych informacji.

**Tab. 3.** Udział elementów zoogeograficznych w faunie Tanytarsini Europy.

Grupa / podgrupa / element	Liczba gatunków	%
<b>Grupa: borealne s. l.</b>	146	> 78
Podgrupa: borealne s. str.	24	< 13
Element: holarktyczny	8	> 4
Element: palearktyczny	2	> 1
Element: zachodniopalearktyczny	1	> 0,5
Element: europejski	13	< 7
<b>Podgrupa: arborealne</b>	122	> 65
Element: holarktyczny	44	< 24
Element: palearktyczny	30	> 16
Element: zachodniopalearktyczny	10	> 5
Element: europejski	37	< 20
<b>Grupa: orealne</b>	29	< 16
Element: palearktyczny	4	> 2
Element: zachodniopalearktyczny	7	< 4
Element: europejski	18	< 10
Grupa: merydionalne	7	< 4
Grupa: tropikalne	5	< 3

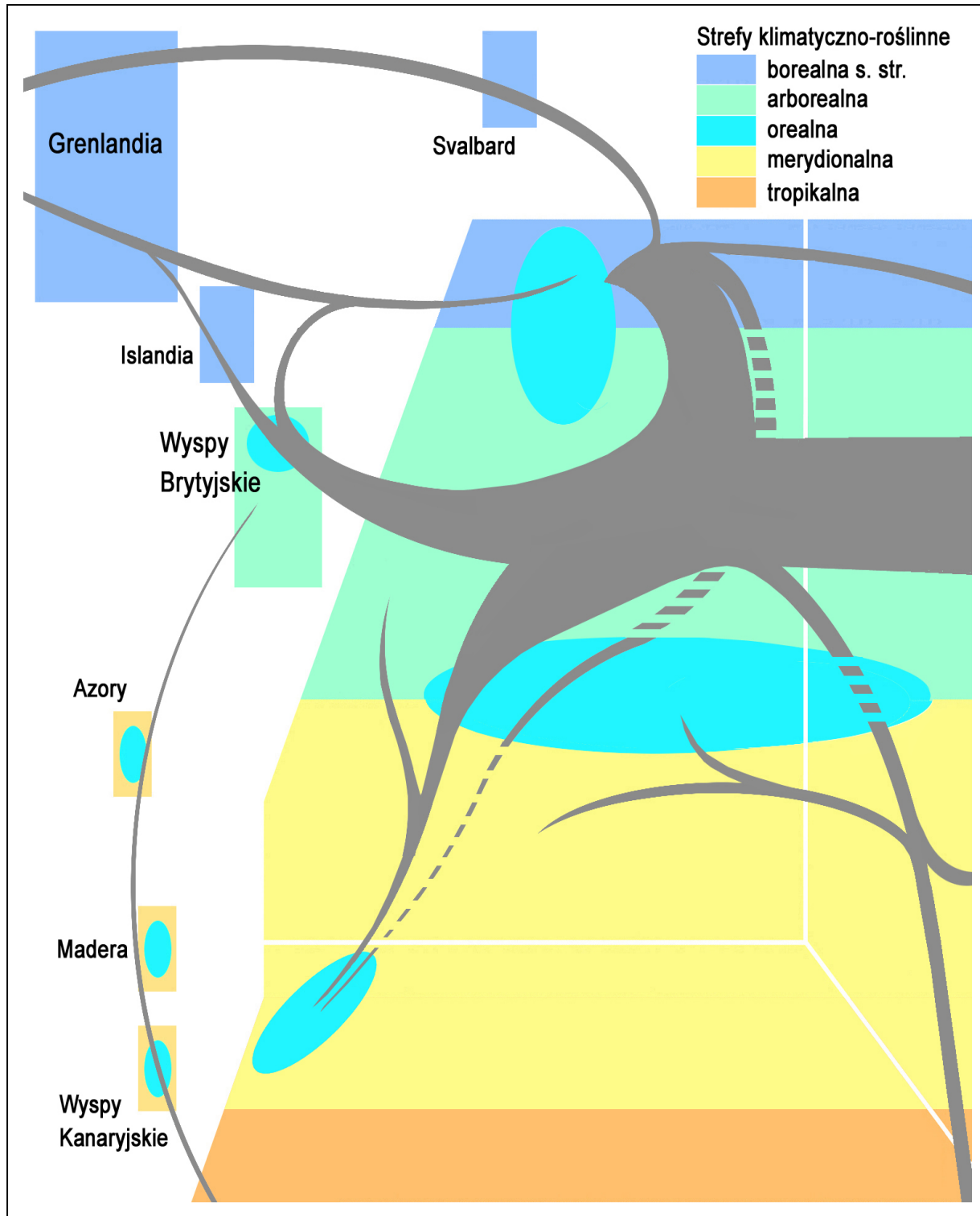
Uzyskane wyniki jednoznacznie wskazują na dominację elementów borealnych w faunie Tanytarsini Europy. Około 13% stanowią elementy borealne s. str. a ponad 65% arborealne. Spośród 24 gatunków arktycznych większość stanowi element nienotowany poza Europą (13 gatunków). Zasięgi pozostałych gatunków są szersze. Znaczna część gatunków arktycznych

wykazuje inklinacje do przenikania do strefy arborealnej lub niższych pięter klimatyczno-roślinnych obszarów górskich (15 gatunków). Pozostałe koncentrują swój areal wyłącznie w strefie tundry, lasotundry i w regionach wysokogórskich. Warto zauważyć, że areale niektórych gatunków, takich jak *Paratanytarsus paralaccophilus* lub *Tanytarsus salmelai* ograniczają się do stanowisk skupionych na niewielkich i najdalej na północ wysuniętych obszarach Europy (GIŁKA & PAASIVIRTA 2008, 2009). Podgrupa elementów arborealnych, wraz z zaliczonym do niej *Paratanytarsus grimmii*, obejmuje 122 gatunki, z których większość występuje w najchłodniejszych obszarach strefy lasów, a jednocześnie wykazuje tendencje do przenikania poza nią, w szczególności do strefy arktycznej i wysokogórskiej. W tundrze i na obszarach wysokogórskich odnotowano bowiem ponad 80 gatunków arborealnych Tanytarsini. Do strefy merydionalnej przenika ich znacznie mniej, nieco ponad 30, natomiast do regionu orientального i afrotropikalnego zaledwie 9 (Tab. 2, Ryc. 3). Na uwagę zasługują tu *Micropsectra pallidula*, *Rheotanytarsus curtistylus* i *Virgatanytarsus triangularis*, których rozmieszczenie (ośrodek w strefie arborealnej Zachodniej Palearktyki + pojedyncze stanowiska w regionie orientalnym) sugeruje zasięg szerszy od dotychczas poznanego. Zdecydowało to o ich włączeniu do elementu palearktycznego. W grupie elementów borealnych s. l. notuje się także gatunki o zasięgu obejmującym Europę lub Zachodnią Palearktykę oraz region nearktyczny, w tym także Grenlandię, brak ich natomiast na pozostałym obszarze Palearktyki. Taki typ rozmieszczenia prezentuje 13 gatunków Tanytarsini (zaliczone do holarktycznych). Odpowiada on modelowi dwóch szlaków dyspersji transatlantyckiej i wymiany elementów północnych pomiędzy głównymi lądami Holarktyki: poprzez Grenlandię, Svalbard i północną Fennoskandię lub poprzez Grenlandię, Islandię, wyspy leżące na północ od Brytanii i północno-zachodnią Europę (SÆTHER 2000).

Europejskie Tanytarsini zaliczone do elementów orrealnych należą do ośmiu rodzajów, lecz najliczniej reprezentowane są przez zimnolubne i/lub reofilne *Micropsectra*, *Rheotanytarsus*, *Neozavrelia* i niektóre *Tanytarsus*. Większość gatunków koncentruje swoje niewielkie areale w górach i na obszarach podgórskich Europy (18 gatunków), a część ma swoje stanowiska także poza Europą (11 gatunków). Należą do nich między innymi *Rheotanytarsus reissi* i *Tanytarsus sinuatus*. Gatunki te notowano także na pojedynczych stanowiskach w regionie orientalnym, co uzasadnia ich włączenie do elementu palearktycznego. Rozmieszczenie geograficzne *Rheotanytarsus guineensis*, *Rh. montanus* i *Rh. rioensis* jest szczególnie interesujące. Występują one w górach i na obszarach podgórskich regionu afrotropikalnego w Kongo i Afryce Południowej, *Rh. guineensis* znany jest także z Kenii i Tanzanii. W Zachodniej Palearktyce gatunki te pojawiają się jedynie na Wyspach Kanaryjskich, w Portugalii i w Wielkiej Brytanii (*Rh. rioensis*), na Maderze (*Rh. guineensis*) i we Włoszech (*Rh. montanus*). Potencjalne szlaki ich przenikania z regionu afrotropikalnego do Europy omawiają SÆTHER i EKREM (2003). Obecnie gatunki te zaliczono do grupy tropikalnej (element orrealny). Gatunkiem tropikalnym, o zasięgu obejmującym południową i wschodnią Palearktykę, Orient i Afrotropik jest także *Cladotanytarsus pseudomancus*, w Europie znany dotychczas tylko z południowej Francji. Najszerzej rozprzestrzenionym elementem tropikalnym przenikającym do Europy jest *Tanytarsus formosanus* (Portugalia, Francja, Włochy, w tym Sycylia). Jego areal obejmuje południową Palearktykę, Afrotropik (prawdopodobny obszar pochodzenia), Orient i wschodnią Australię, do której przenika poprzez Indonezję. Taki typ rozmieszczenia odpowiada trzeciemu modelowi dyspersji według SÆTHER'a (2000), choć niewykluczone, że rozmieszczenie tego gatunku jest jeszcze szersze i pokrywa się z modelem rozmieszczenia inabrezyjskiego, obejmującego tropiki całego świata. Grupa merydionalnych Tanytarsini jest w Europie podobnie nieliczna, gdyż włącza tylko 7 gatunków, w tym *Micropsectra andalusiaca*, znany z jednego stanowiska w południowej



Hiszpanii, 4 gatunki skoncentrowane w śródziemnomorskiej części Eurazji i Afryki oraz dwa gatunki przenikające dalej na wschód, ze stanowiskami w regionie orientalnym (*Cladotanytarsus conversus*, *Neostempellina pilosa*) (Tab. 2).



Ryc. 3. Schemat ilustrujący główne szlaki dyspersji Tanytarsini notowanych w Europie.

Wynikiem przeprowadzonej analizy biogeograficznej są dwa główne wnioski:

1. Specyfika fauny Tanytarsini Europy jest stosunkowo niewielka, gdyż na 187 gatunków tylko 69 (mniej niż 37%) stanowi element europejski nieznaną poza kontynentem. Znaczna część gatunków notowanych w Europie prezentuje szeroki zasięg holarktyczny (52 gatunki, ok. 28%), palearktyczny (36 gatunków, ponad 19%), zachodniopalearktyczny (24 gatunki, ok. 13%) lub jest elementem wnikających do Europy spoza regionu holarktycznego (5 gatunków, ok. 3%). Uzyskany obraz rozmieszczenia wskazuje na istotny przepływ elementów na zbliżonych szerokościach geograficznych w granicach regionu holarktycznego, w tym także na okołobiegową wymianę transatlantycką, a jednocześnie na niewielki udział elementu merydionalnego oraz na nieznaczną wymianę ze strefą tropikalną.

2. Ośrodki występowania większości Tanytarsini notowanych w Europie i reprezentowanych najliczniej przez grupę elementów arborealnych, znajdują się w strefie lasów mieszanych oraz w strefie tajgi na północy, skąd większość przenika na obszar całego kontynentu. Założono, iż przesunięcie ośrodka występowania do chłodnych a zarazem najbardziej jeziornych krain Europy ma związek z bionomią i preferencjami siedliskowymi Tanytarsini.

### **PREFERENCJE SIEDLISKOWE**

Prezentowany podział siedlisk zajmowanych przez Tanytarsini (Tab. 2, 4) ma charakter ogólnie przyjmowanej typologii (FITTKAU & REISS 1978). Siedliskiem rozwoju europejskich *Tanytarsini* są przede wszystkim wody słodkie. Muchówki te zasiedlają wszelkiego typu zbiorniki zaliczane do wód stojących: jeziora, stawy, zatopione kopalnie żwiru lub gliny, a także niewielkie zbiorniki okresowe (rozlewiska, rowy, kałuże), torfowiska i bagna. Przyjęte kryterium dzielące grupę siedlisk wód stojących na stałe i okresowe, jest zależne od rozpatrywanego okresu czasu. Do wód okresowych niektórzy włączają bowiem zarówno płytkie, wysychające w porze letniej kałuże jak i stawy podlegające długotrwałemu procesowi sukcesji. Przedstawiony podział zasadniczo dotyczy przedziału czasu jednego sezonu lub krótszego, gdzie do kategorii okresowych zaliczono zbiorniki regulowane, zanikające w sezonie letnim rozlewiska, rowy i kałuże. Ponadto do grupy tej włączono torfowiska i bagna, choć siedliska te niekiedy są traktowane jako oddzielna kategoria (op. cit.). Siedliskiem larw Tanytarsini są także różnego rodzaju ciek, od strefy źródła i wysięków wód gruntowych, po wodospady, wolnopłynące ujścia rzek lub miejskie fontanny. Tanytarsini notuje się także w wach zasolonych, zarówno morskich oligo- i mezohalinowych, jak i hyperhalinowych śródlądowych. Rzadkie i ciekawe gatunki rozwijają się w wodzie zalegającej w pachwinach liści, w mchach strefy oprysku a nawet w zamkniętych systemach wodociągowych.

Aktualny stan wiedzy na temat bionomii Tanytarsini pozwala wyróżnić formy wymagające, preferujące lub tolerujące daną grupę siedlisk. Należy podkreślić, iż podział ten ma charakter ogólny. Nie uwzględnia on bowiem wielu istotnych czynników, między innymi temperatury, niezbędnych w precyzyjnym definiowaniu poszczególnych typów siedlisk i niejednokrotnie stanowiących o związku gatunku z tym siedliskiem. W ten sposób strefę lenityczną górnego biegu cieków mogą zajmować zarówno oligotermiczne i polioksybiontyczne gatunki reofilne wyspecjalizowane w kierunku bytowania w wodach bieżących, jak również gatunki limnofilne, wykazujące inklinacje do chłodnych i dobrze natlenionych wód. Większość Tanytarsini należy do form zimno- i tlenolubnych, gdyż w przeciwieństwie do gatunków z plemienia Chironomini nie posiadają w hemolimfie hemoglobiny, co czyni je wrażliwymi na deficyt tlenu.

**Tab. 4.** Preferencje siedliskowe Tanytarsini notowanych w Europie.

Siedlisko	Liczba gatunków	%
<b>Wody słodkie</b>	187 - 1(?) = 186	100
<b>Wody bieżące</b>	123	> 66
Wymagane (reobionty)	48	< 26
Preferowane (reofile)	36	> 19
Tolerowane (reoksensy)	39	< 21
Strefa źródła	52	< 28
Strefa górnego biegu	85	< 46
Strefa lenityczna w górnym biegu	21	> 11
Strefa dolnego biegu	51	> 27
<b>Wody stojące</b>	138	> 74
Wymagane (limnobionty)	53	> 28
Preferowane (limnofile)	45	> 24
Tolerowane (limnoksensy)	40	< 22
Jeziora i inne zbiorniki stałe	131	> 70
Wody okresowe	56	> 30
<b>Wody zasolone</b>	21	> 11
Preferowane (halofile)	4	> 2
Tolerowane (haloksensy)	17	> 9
Wody słonawe morskie	21	> 11
Wody słone śródlądowe	5	< 3

Na 186 europejskich gatunków Tanytarsini o poznanym siedlisku życia, wszystkie mogą rozwijać się w wodach słodkich, które zdecydowana większość (182 gatunki) wymaga lub preferuje (Tab. 4). Aż 138 gatunków Tanytarsini (ponad 74%) zasiedla słodkie wody stojące. Obligatoryjnie związanych jest z nimi prawdopodobnie ponad 50 gatunków, co najmniej 45 gatunków je preferuje, zaś związek 40 gatunków ma charakter alternatywny. Ponad 70% gatunków rozwija się w zbiornikach stałych, przede wszystkim w jeziorach. Co najmniej 30% może zasiedlać wody okresowe, a 5 gatunków preferuje ten typ siedliska.

Ponad 66% europejskich Tanytarsini notowano w wodach bieżących, jakkolwiek dane dotyczące co najmniej kilku gatunków wymagają potwierdzenia. Wstępnie 48 gatunków zaliczono do reobiontów, 36 do reofilnych a 39 do reoksenicznych. Strefę źródła, kategorię do której zwykle włącza się źródła właściwe oraz źródlika (helokren, limnokren), mogą zasiedlać 52 gatunki. Co najmniej 6 gatunków wykazuje ścisły, prawdopodobnie obligatoryjny związek z tym typem siedliska. Strefę górnego biegu zasiedla co najmniej 85 gatunków, z których 21 preferuje odcinki lenityczne o umiarkowanej prędkości przepływu. Strefę lenityczną preferują przede wszystkim gatunki stenotermiczne i polioksybiontyczne, zwykle reofilne lub reobiontyczne, choć wnikają tu także gatunki limnofilne (8 gatunków). Udział limnofilnych Tanytarsini w strefie potamalu jest jeszcze wyższy (15 gatunków).

Nieliczne poznane na świecie Tanytarsini to halobionty lub halofile związane z zasolonymi wodami morskimi, rzadziej śródlądowymi. Zdecydowana większość Tanytarsini wykazanych w Europie nie była dotychczas notowana w siedliskach zasolonych (165 gatunków, prawie 89%). Związek 17 gatunków ma charakter akcydentalny, cztery gatunki preferują tę grupę siedlisk, natomiast brak w Europie halobiontów. Związek z siedliskami zasolonymi dostarcza

cennych informacji na temat pochodzenia Tanytarsini. Halofilnym gatunkiem morskim o arktycznym rozmieszczeniu okołobiegunowym jest *Tanytarsus gracilentus*. Jego najdalej na południe wysunięta populacja znajduje się nad Zatoką Gdańską i jest reliktem postglacjalnym (SZADZIEWSKI 1983). Znacznie szerszy zasięg, obejmujący strefę arborealną Holarktyki ma *Cladotanytarsus gedanicus*. Gatunek ten zasiedla wody morskie a także hyperhalinowe zbiorniki położone w głębi lądu. Jest on notowany także w cieplejszych strefach klimatyczno-roślinnych, co może wskazywać na jego południowe pochodzenie. *Cladotanytarsus pseudomancus* jest gatunkiem tropikalnym, w Europie znanym wyłącznie z południowej Francji, natomiast areal merydionalnego *Tanytarsus tika* ogranicza się do pojedynczych stanowisk we Francji, w Grecji i Turcji. Niewykluczone, że izolowane populacje tego gatunku są refugiami dawnej wymiany z kontynentem afro-arabskim (SÆTHER & EKREM 2003).

Rezultatem przeprowadzonej analizy ekologicznej są trzy główne wnioski:

1. Wszystkie gatunki Tanytarsini notowane w Europie mogą odbywać rozwój w wodach słodkich. Niemal trzy czwarte może zasiedlać słodkie wody stojące, dwie trzecie może rozwijać się w wodach bieżących, natomiast udział gatunków typowych dla siedlisk zasolonych jest niewielki i w ponad 80 procentach ma charakter akcydentalny. Preferencje siedliskowe europejskich Tanytarsini, w większości zaliczanych do zimno- i tlenolubnych, tłumaczą najwyższą ich różnorodność w najbardziej jeziornych regionach Europy, pokrywających się ze strefą środkowoeuropejskich lasów mieszanych i lasów szpilkowych na północy kontynentu.

2. Zgodność wyników uzyskanych w analizie ekologicznej i biogeograficznej wyraża się wspólnym wnioskiem - specjalizacja w kierunku zajmowania wąskiego przedziału siedlisk (101 gatunków, w tym 53 limnobionty i 48 reobiontów) predysponuje Tanytarsini do dyspersji w obrębie ściśle określonych stref klimatyczno-siedliskowych, na obszarach zapewniających optimum bytowania, stanowiąc jednocześnie skuteczną barierę ograniczającą wymianę z innymi strefami.

3. Specjalizacja ekologiczna stanowi czynnik izolujący i indukujący specjację.

## BIOLOGICZNE KONCEPCJE GATUNKU I SPECJACJA

Wśród licznych koncepcji mających na celu zdefiniowanie gatunku, najczęściej rozważanymi pojęciami są rozrodczość i wynikający z niej przepływ genów, a także aspekt izolacji czyli barier ograniczających tę wymianę. Przełomem w definiowaniu pojęcia biologicznego gatunku w jego klasycznym rozumieniu były opracowania, w których zwrócono uwagę na znaczenie krzyżowania się, określanego terminem *crossability* (MAYR 1942). Według powszechnie uznawanej koncepcji, gatunkami biologicznymi są 'populacje lub grupy osobników krzyżujących się między sobą, w naturalny sposób izolowane względem innych populacji' (op. cit.). Zjawiska izolacji rozrodczej lub mechanizmów izolacyjnych mogą być rozważane zarówno na poziomie gamet jak również w aspekcie czynników behawioralnych, ekologicznych i geograficznych (ostatnie zaliczane do zewnętrznych). Interesującą koncepcję przedstawił PATERSON (1985), definiując mechanizmy izolacyjne jako pochodną selekcji naturalnej i adaptacji zmierzającej do osiągnięcia i utrzymania izolacji rozrodczej. Wprowadzone pojęcie systemu identyfikacji rozrodczej (SMRS, *specific mate-recognition system*) jest dyskutowane na różnych płaszczyznach, przede wszystkim fizjologicznej i behawioralnej, jako charakterystyczny dla gatunku zestaw sygnałów odwzajemnianych pomiędzy partnerami rozrodczymi i ich komórkami. Według tej koncepcji gatunkami są

grupy osobników posiadające specyficzny SMRS, natomiast specjacja jest wynikiem różnicowania się tych systemów. W praktyce oznacza to, że SMRS umożliwia izolację rozrodczą między współwystępującymi (sympatrycznymi) populacjami/gatunkami. SMRS wśród Chironomidae jest niedostatecznie zbadany z powodu oczywistych utrudnień towarzyszącym eksperymentom, zarówno w terenie jak i w laboratorium (wymiar ciała, specyfika cyklu życiowego, długość życia). Na poziomie behawioralnym jest on prawdopodobnie oparty przede wszystkim na emisji/rejestracji drgań ośrodka (powietrza lub wody) powstających podczas ruchu skrzydeł rojących się osobników. Częstotliwość zależy jednak od wielu czynników, między innymi od temperatury ośrodka (SÄWEDAL & HALL 1979). Zdolność rozpoznawania partnera, zwłaszcza w rojach złożonych z wielu gatunków, w tym także zaliczanych do innych rodzin muchówek, wydaje się także ograniczona (GIŁKA 2003). W przypadku Chironomidae, SMRS jest podobnie plastyczny na poziomie gamet, gdyż jak wielokrotnie dowodzą, krzyżowanie osobników zaliczanych do różnych gatunków, nawet pochodzących z odległych regionów świata oraz uzyskiwanie płodnych hybrydów jest możliwe (np. BEERMAN 1953, ACTON 1956). Natura systemu identyfikacji rozrodczej Chironomidae w oczywisty sposób otwiera drogę wymiany genów. Kryterium SMRS jest jednym z wielu narzędzi służących testowaniu zjawiska izolacji rozrodczej i definiowaniu gatunku biologicznego. Należą do nich także metody tradycyjne, oparte na budowie morfologicznej oraz cytologicznej i molekularnej.

Wśród Chironomidae i Tanytarsini znane są liczne przykłady odpowiadające modelowi specjacji allopatrycznej, sympatrycznej, jak również parapatrycznej. Pierwszy z nich dotyczy przede wszystkim gatunków zajmujących nisze o wysokim reżimie termicznym i/lub troficznym na izolowanych obszarach strefy wysokogórskiej i arktycznej (Tab. 2). W przypadku specjacji sympatrycznej/parapatrycznej czynnikami izolującymi mogą być zarówno ekologiczne, wyrażające się między innymi zastępczością (wikaryzmem), a także behawioralne i strukturalne. Szerokie spektrum czynników strukturalnych obejmuje wymiary, jak również kształty, co dotyczy przede wszystkim elementów współtworzących aparat genitalny. Teoretycznie jest on kompatybilny w układzie przeciwstawnych płci tego samego gatunku. Skuteczność funkcjonowania tego czynnika (tradycyjne narzędzie testowania izolacji rozrodczej) wydaje się jednak przeceniana, gdyż jest ograniczona w grupach zbliżonych morfotypów, zwykle zaliczanych do tych samych rodzajów. Potwierdzeniem tego są udowodnione przypadki płodnych hybrydów Chironomidae uzyskiwanych w warunkach półnaturalnych lub w hodowlach (BEERMAN, ACTON, l.c.). Interesujące przykłady specjacji sympatrycznej dotyczą Tanytarsini, u których następują wyraźne i prawdopodobnie dynamiczne zmiany fenotypu (punktualizm?). Wyrażają się one między innymi redukcją skrzydeł i ograniczeniem/utratą zdolności latania, czemu zwykle towarzyszy redukcja czułka, głaszczka szczękowego i nóg - części ciała, na których zlokalizowane są najważniejsze receptory (GIŁKA & PAASIVIRTA 2009, GIŁKA & JAŹDŹEWSKA 2010, GIŁKA 2011b). Tak głębokie zmiany z pewnością doprowadzają do izolacji behawioralnej a tym samym do izolacji rozrodczej. Do stosunkowo licznych gatunków Tanytarsini, u których obserwuje się charakterystyczne zmiany fenotypu w zestawie cech podanych wyżej, należy między innymi niedawno opisany *Tanytarsus salmelai* o skróconych skrzydłach (Ryc. 1D, G). Współwystępuje on na niewielkim obszarze europejskiej tundry z uskrzydłonymi i szeroko rozprzestrzonymi gatunkami zaliczanymi do tej samej grupy: *T. brundini* (Ryc. 1C, F) i *T. curticornis* (GIŁKA & PAASIVIRTA 2009). Ciekawym przykładem specjacji parapatrycznej może być inny tundrowy gatunek, *Paratanytarsus paralaccophilus*, opisany jako jeden z



dwóch reprezentantów grupy *laccophilus* (GILKA & PAASIVIRTA 2008). Jest on prawdopodobnie pochodną izolacji szeroko rozprzestrzenionego *P. laccophilus*. Oba gatunki są wikariantami zajmującymi podobne nisze ekologiczne z ośrodkami w różnych strefach klimatycznych (Tab. 2).

Wnioski: Plastyczny system identyfikacji rozrodzkiej SRMS, wyrażający się ograniczonymi zdolnościami rozpoznawania partnera oraz łatwością krzyżowania się w grupach zbliżonych morfotypów, stanowi o znacznym potencjale przepływu genów. Czynnikiem indukującym różnorodność gatunkową są przede wszystkim izolacje geograficzne i ekologiczne, natomiast czynnikami utrwalającymi są ich pochodne, izolacje strukturalne i behawioralne. Izolacje rozrodzkie mogą prowadzić do specjacji allopatrycznej, zachodzącej przede wszystkim na izolowanych obszarach strefy wysokogórskiej i arktycznej, sympatrycznej, na drodze głębokich i prawdopodobnie nagłych zmian fenotypu oraz parapatrycznej, na drodze wikaryzacji.

## LITERATURA

- ACTON A.B. 1956. The identification and distribution of the larvae of some species of *Chironomus* (Diptera). Proceedings of the Royal Entomological Society of London **31**: 161–164.
- BARANOV V.A. 2011. A preliminary annotated checklist of non-biting midges (Diptera, Chironomidae) of Ukraine. Ukrainska entomofaunistika **2**: 7–24.
- BEERMAN W. 1953. Chromosomenpolymorphismus und Bastardierung zweier *Chironomus*-Arten. Zoologischer Anzeiger, supplement **17**: 290–295.
- CRANSTON P.S. 1995. Introduction. W: ARMITAGE P.D., CRANSTON P.S., PINDER L.C.V. (red.). The Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges. Chapman Hall, London, Glasgow, Weinheim, N.Y., Melbourne, Madras, str. 1–7.
- DOITTEAU G., NEL A. 2007. Chironomid midges from early Eocene amber of France (Diptera: Chironomidae). Zootaxa **1404**: 1–66.
- EDWARDS F.W. 1929. British non-biting midges (Diptera, Chironomidae). Transactions of the Entomological Society of London **77**: 279–430.
- EKREM T. 2003. Towards a phylogeny of *Tanytarsus* VAN DER WULP (Diptera: Chironomidae). Is morphology sufficient to reconstruct the genealogical relationships? Insect Systematics and Evolution **34**: 199–219.
- EKREM T. 2006. A redescription of *Neozavrelia cuneipennis* (EDWARDS) comb. nov., with a checklist of *Neozavrelia* species of the world (Diptera: Chironomidae). Zootaxa **1153**: 1–16.
- EKREM T. 2007. A taxonomic revision of the genus *Stempellinella* (Diptera: Chironomidae). Journal of Natural History **41**: 1367–1465.
- EKREM T., STUR E. 2009. A review of the genus *Zavrelia* (Diptera: Chironomidae). European Journal of Entomology **106**: 119–144.
- EKREM T., WILASSEN E., STUR E. 2010. Phylogenetic utility of five genes for dipteran phylogeny: a test case in the Chironomidae leads to generic synonymies. Molecular Phylogenetics and Evolution **57**: 561–571.
- FITTKAU E.J., REISS F. 1978. Chironomidae. [W:] ILLIES J. (ed.). Limnofauna Europaea. Gustav Fisher Verlag **2**: 404–440.

- GILKA W. 2003. Obserwacje behawioru niektórych kuczmanów i ochotkowatych (Diptera: Ceratopogonidae, Chironomidae). Observations of behaviour in some biting and non-biting midges (Diptera: Ceratopogonidae, Chironomidae). *Acta entomologica silesiana* **9-10**: 31–33.
- GILKA W. 2005. A systematic review of European *Stempellina* THIENEMANN *et* BAUSE (Diptera: Chironomidae) with description of a new species from Fennoscandia. *Annales Zoologici* **55**: 413–419.
- GILKA W. 2010. A new species group in the genus *Tanytarsus* VAN DER WULP (Diptera: Chironomidae) based on a fossil record from Baltic amber. *Acta Geologica Sinica (English Edition)* **84**: 714–719.
- GILKA W. 2011a. A new fossil *Tanytarsus* from Eocene Baltic amber, with notes on systematics of the genus (Diptera: Chironomidae). *Zootaxa* **3069**: 63–68.
- GILKA W. 2011b. Six unusual *Cladotanytarsus* KIEFFER: towards a systematics of the genus and resurrection of *Lenziella* KIEFFER (Diptera: Chironomidae: Tanytarsini). *Zootaxa* **3100**: 1–34.
- GILKA W., JAŹDŹEWSKA N. 2010. A systematic review of the genus *Parapsectra* REISS (Diptera: Chironomidae: Tanytarsini) with description of a new species from Poland. *Zootaxa* **2350**: 1–21.
- GILKA W., PAASIVIRTA L. 2008. On the systematics of the tribe Tanytarsini (Diptera: Chironomidae) - three new species from Finland. *Entomologica Fennica* **19**: 41–48.
- GILKA W., PAASIVIRTA L. 2009. Evaluation of diagnostic characters of the *Tanytarsus chinyensis* group (Diptera: Chironomidae), with description of a new species from Lapland. *Zootaxa* **2197**: 31–42.
- GRUND M. 2005. Chironomids (Diptera: Chironomidae) of Dominican amber. *Ablabesmyia electrohispaniolana*, sp. n. and paleoecological indications due to subfamily proportions. *Insect Systematics and Evolution* **36**: 29–34.
- HEIRI O., EKREM T., WILLASSEN E. 2004. Larval head capsules of European *Micropsectra*, *Paratanytarsus* and *Tanytarsus* (Diptera: Chironomidae: Tanytarsini). Available online: <http://stage.bio.uu.nl/palaeo/Chironomids/Tanytarsini/intro.htm>, version 1.0 (August 24th, 2004, actualization January 14th, 2009; accessed: November 10th, 2011).
- JĘDRYCZAK P. 2001. Chironomidae w bursztynie bałtyckim. Dipteron, Bulletin of the Dipterological Section of the Polish Entomological Society **17**: 14.
- KAPLAN, A.A., GRIGELIS, A.A., STRELNIKOVA, N.I., GLIKMAN, L.S. 1977. Stratigraphy and correlation of Palaeogene deposits of South-Western cis-Baltic region. *Sovetskaya Geologiya* **4**: 30–43 [*in Russian*].
- LEHMANN J. 1970. Revision der europäischen Arten (Imagines ♂♂ und Puppen ♂♂) der Gattung *Rheotanytarsus* BAUSE (Diptera, Chironomidae). *Zoologischer Anzeiger* **185**: 344–378.
- LEHMANN J. 1973. Systematik und phylogenetische Studie über die Gattung *Thienemanniola* KIEFFER und *Corynocera* ZETTERSTEDT (Diptera: Chironomidae). *Hydrobiologia* **43**: 381–414.
- MAYR E. 1942. Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist. New York: Columbia University Press, 334 ss.
- MEUNIER F. 1904. Monographie des Cecidomyiidae, des Sciaridae, des Mycetophilidae et des Chironomidae de l'Ambre de la Baltique. *Annales de la Société scientifique de Bruxelles* **28**: 12–275.

- OLSUFJEV N.G. 1977. Slepni, semejstvo Tabanidae. Fauna SSSR. Nasekomye dvukryle. Nauka, Leningrad, 7 (2), 436 ss.
- PAASIVIRTA L. 2009. Chironomidae (Diptera: Nematocera) in the biogeographical provinces of Finland. [www.ymparisto.fi/download.asp?contentid=82649](http://www.ymparisto.fi/download.asp?contentid=82649) (aktualizacja: 20 marca 2009).
- PATERSON H.E.H. 1985. The recognition concept of species. Species and speciation. Transvaal Museum, Pretoria, South Africa, ss. 21–29.
- PERKOVSKY E.E., RASNITSYN A.P., VLASKIN A.P., TARASCHUK M. V. 2007. A comparative analysis of the Baltic and Rovno amber arthropod faunas: representative samples. African Invertebrates 48: 229–245.
- REISS F. 1968. Beitrag zur Taxonomie und Phylogenie palaearktischer *Neozavrelia*-Arten (Diptera, Chironomidae) mit der Beschreibung zweier neuer Arten aus den Afghanistan und den Alpen. Gewässer und Abwässer 47: 7–19.
- REISS F. 1969. Revision der Gattung *Micropsectra* KIEFF., 1909 (Diptera, Chironomidae). 1 - Die *attenuata*-Gruppe der Gattung *Micropsectra*. Beschreibung 5 neuer Arten aus Mitteleuropa und Nordafrika. Deutsche Entomologische Zeitschrift 16: 431–449.
- REISS F., FITTKAU E.J. 1971. Taxonomie und Ökologie europäisch verbreiteter *Tanytarsus*-Arten (Chironomidae, Diptera). Archiv für Hydrobiologie, supplement 40: 75–200.
- REISS F., SÄWEDAL L. 1981. Key to males and pupae of Palearctic (excl. Japan) *Paratanytarsus* THIENEMANN, BAUSE 1913, n. comb., with description of three new species (Diptera, Chironomidae). Entomologica scandinavica, supplement 15: 73–104.
- SÄWEDAL L. 1976. Revision of the *notescens*-group of the genus *Micropsectra* KIEFFER, 1909 (Diptera: Chironomidae). Entomologica scandinavica 7: 109–144.
- SÄWEDAL L. 1982b. Taxonomy, morphology, phylogenetic relationships and distribution of *Micropsectra* KIEFFER, 1909 (Diptera: Chironomidae). Entomologica scandinavica 13: 371–400.
- SÄWEDAL L., HALL R. 1979. Flight tone as a taxonomic character in Chironomidae (Diptera). Entomologica scandinavica, supplement 10: 139–143.
- SÆTHER O. A., SPIES M. 2011. Chironomidae. W: Fauna Europaea Sernice. Fauna Europaea, version 1.3. [www.faunaeur.org](http://www.faunaeur.org) (ostatnia data dostępu: 30 listopada 2011).
- SÆTHER O.A. 2000. Zoogeographical patterns in Chironomidae (Diptera). Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 27: 209–302.
- SÆTHER O.A., EKREM T. 2003. Biogeography of Afrotropical Chironomidae (Diptera), with special reference to Gondwanaland. Cimbebasia 19: 123–139.
- SEREDSZUS F., WICHARD W. 2007. Fossil chironomids (Insecta, Diptera) in Baltic amber. Palaeontographica, Beiträge zur Naturgeschichte der Vorzeit, Abteilung A: Paläozoologie - Stratigraphie 279: 49–91.
- STUR E., EKREM T. 2006. A revision of West Palearctic species of the *Micropsectra atrofasciata* species group (Diptera: Chironomidae). Zoological Journal of the Linnean Society 146: 165–225.
- SZADZIEWSKI R. 1983. Flies (Diptera) of the saline habitats of Poland. Polish Journal of Entomology 53: 31–76.
- SZADZIEWSKI R. 1985. Przegląd faunistyczny kuczmanów z rodzaju *Culicoides* (Diptera, Ceratopogonidae). Polish Journal of Entomology 55: 283–341.
- SZADZIEWSKI R. 1988. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from Baltic amber. Polish Journal of Entomology 58: 3–283.