

VII. Internationaler Kongreß für Entomologie
Berlin, 15.-20. August 1958

PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS

Dr. C. Bogeescu, Bukarest:

Biologische Beobachtungen
an Ephemeropteren

Mit 8 Abbildungen

Druck von G. Uschmann in Weimar

Herausgegeben im Juni 1959

Biologische Beobachtungen an Ephemeropteren

Von Dr. C. Bogoescu

(Aus der Entomologischen Station des Landwirtschaftlichen
Forschungsinstitutes Bukarest.)

Mit 8 Abbildungen

Obwohl von äußerst kurzer Dauer, ist das Leben der Ephemeriden, da es sich in zwei verschiedene Medien entwickelt, von großer biologischer Bedeutung.

Die mit dem Studium dieser kaum ein paar Stunden lebenden Insekten sich beschäftigenden Naturforscher haben über das Leben derselben veröffentlicht und ebenso wichtige biologische Tatsachen, wie

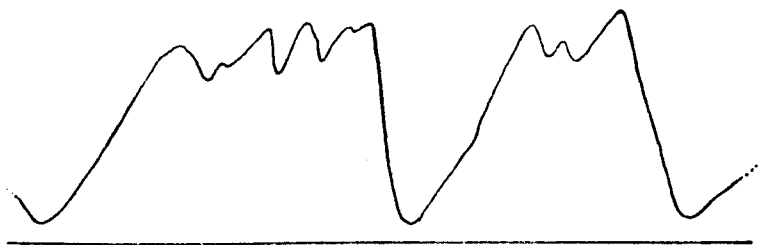


Abb. 1. Fluglinien der Gattung *Ephemera*.

für Tiere mit längerem, oft Monate oder Jahre währendem Leben, hervorgehoben. In Tabelle 1 ist die Lebensdauer einiger genauer erforschter Gattungen veranschaulicht.

Gleich nach dem Verlassen der Nymphenhülle schwärmen die Weibchen und Männchen in der Nähe der Gewässer, und nach der erfolgten Begattung, welche bei der Gattung *Cloëon*, nach Beobachtungen von Bernhard, nur einmal stattfindet, streuen die Weibchen die Eier entweder während des Fluges oder unter Wasser tauchend aus. Der Hochzeitsflug ist indessen bei den einzelnen Gattungen verschieden, so z. B. bei *Ephemera*, *Ecdyonurus*, *Rhithrogena*, *Palingenia*. Die Geschlechtstiere der Gattung *Ephemera* paaren sich nach Wesenberg-Lund, Eaton, Cornelius, Fr. Murphy etc. in der Nähe

oder in geringer Höhe der Wasserfläche (1-2 m), von wo aus dann auch die Eier ausgestreut werden. Während dieses Aktes fliegen die Weibchen und Männchen in gewundener Linie bis zu 2 m Höhe empor um dann wieder schnell bis fast zum Wasserspiegel sich herabzulassen (Abb. 1).

Nach der Begattung bereiten sich die Weibchen zur Eiablage vor während die Männchen ihr Liebesspiel fortsetzen. Bei anderen Gattungen, wie z. B. *Cloëon*, entfernen sich, nach Bernhards Beobachtungen, die Insekten 500-600 m vom Wasser und in eine Höhe bis zu

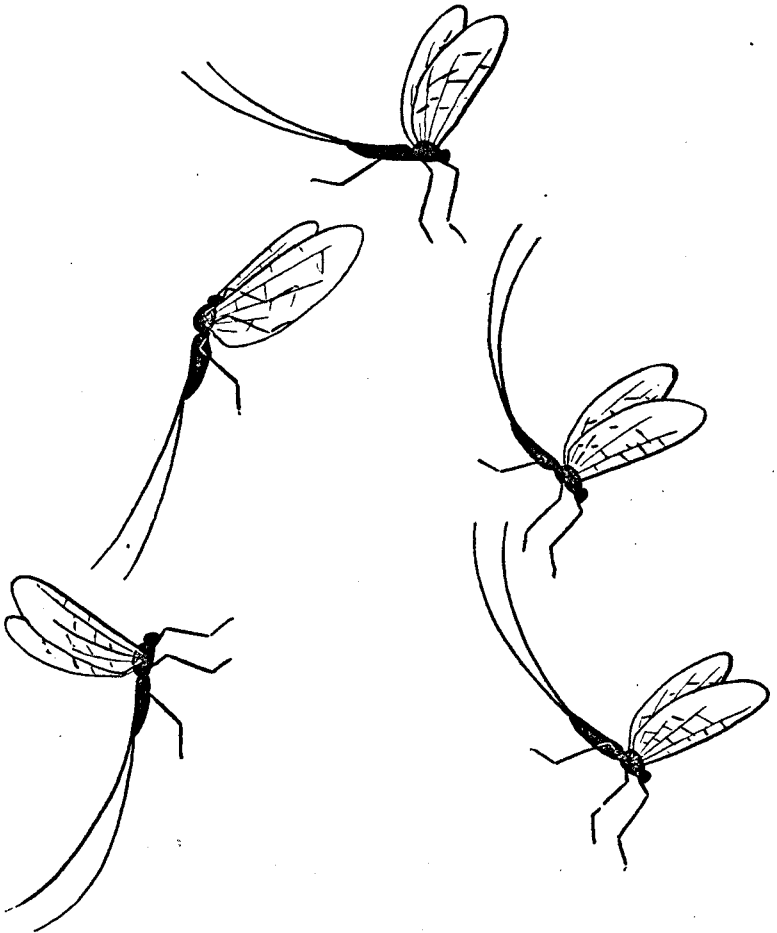


Abb. 2. Fluglinien der Gattung *Baëtis*.

5 m. Die Schwärme bestehen in der Mehrzahl aus Männchen, und wenn das Weibchen erscheint, wird es während des Fluges in der Zeit von nahezu einer Minute begattet.

Bezüglich der Gattung *Baëtis* war es mir möglich, frühmorgens während des Sonnenaufganges und abends bei Sonnenuntergang Beobachtungen anzustellen. Ebenso wie bei *Cloëon*, wird auch hier der Tanz in Entfernungen von 100 bis 200 m von fließenden Gewässern und in der Höhe von 10 bis 15 m ausgeführt. Der Tanz ist ganz eigenartig und zerfällt in zwei Perioden. Erstens, der Körper fast vertikal, schnellen die Insekten unter raschen Flügelschlägen in die Luft, und zweitens, nachdem eine bestimmte Höhe erreicht ist, lassen sie sich, diesmal im Gleitfluge, fast senkrecht bis zum Aufstiegspunkte wieder herab (Abb. 2). Den gleichen Tanz führen auch die Weibchen aus. Die Paarung erfolgt nur in der zweiten Periode, d. h. während des Gleitfluges. Ich konnte niemals eine Begattung im Emporschwingen beobachten. Sowohl bei *Cloëon* (nach Bernhard) als auch bei *Baëtis* tritt nach der Begattung bei den Weibchen der erstgenannten Gattung ein bis 14, bei der letzteren ein bis 11 Tage dauernder Ruhezustand ein, worauf die Eier in das Wasser gelegt werden. Bei *Ephemerella*, *Polymitarcys*, *Heptagenia* und *Ephemerella* findet die Eiablage während des Fluges statt. Die ganze Zeit hindurch tauchen die Weibchen ab und zu den Hinterleib ins Wasser, und die Eier werden allmählich aus den Eileitern entweder klümpchenweise, wie bei *Ephemerella* und *Polymitarcys*, oder einzeln, wie bei *Ephemerella*, *Heptagenia* und *Cloëon*, ausgestreut. Die Eier werden nach dem Ausscheiden sofort vom Wasser weggespült und zerstreut. Bei anderen Gattungen, wie *Ecdyonurus*, *Rhithrogena*, *Baëtis*, tauchen die Weibchen ins Wasser und kleben die Eier reihenweise an Steine. Zweimal hatte ich Gelegenheit, genaue Beobachtungen über diesen Vorgang zu machen. In dem Augenblicke, wo das Weibchen unter Wasser taucht, biegt es die Flügel nach außen, den Hinterleib bedeckend, dadurch entsteht zwischen diesem und den Flügeln eine den Körper silberartig erscheinende und für die Eiablage notwendige Luftschicht. Ist eine passende Stelle gefunden, so befestigt sich das Weibchen mit den Beinen an den Steinen, indem stets der Kopf gegen die Richtung des Stromes gerichtet ist, und fängt durch Seitenbewegungen des Hinterleibes die Eiablage an. Während einer Seitenbewegung wird eine Reihe von Eiern abgelegt, dann schreitet das Weibchen ein wenig vor;

Tabelle 1

Alter der Imago	Alter der Larven		Eiablage
	Tage		
<i>Ephemera</i>	1 1/3	3 Jahre	Gleich nach der Begattung
<i>Polymitarcys</i>	1 1/2	3 Jahre	Gleich nach der Begattung
<i>Ephemerella</i>	3	2—2 1/3 Jahre	Gleich nach der Begattung
<i>Heptagenia</i>	3	2—2 1/3 Jahre	Gleich nach der Begattung
<i>Ecdyonurus</i>	4	1 1/2—2 Jahre	Gleich nach der Begattung
<i>Rhithrogena</i>	4	1 1/2—2 Jahre	Gleich nach der Begattung
<i>Cloëon</i>	15	2 Generationen im Jahr	nach 10—14 Tagen von der Begattung
<i>Baëtis</i>	12	2 Generationen im Jahr	nach 8—10 Tagen von der Begattung

Tabelle 2

Larven	10 Uhr		13 Uhr		15 Uhr		16 Uhr	
	Tot	Im Sterben liegend	Tot	Im Sterben liegend	Tot	Im Sterben liegend	Tot	Im Sterben liegend
<i>Baëtis</i>	—	—	1	2	3	2	5	1
<i>Rhithrogena</i>	—	—	—	2	2	3	4	1
<i>Ecdyonurus</i>	—	—	—	—	—	1	1	2

durch eine neue Seitenbewegung des Hinterleibes wird eine zweite Reihe von Eiern, knapp vor die erste, gelegt. Dieser Vorgang, Bewegung des Hinterleibes und darauffolgendes Vorwärtsschreiten, wiederholt sich, bis alle Eier abgelegt sind.

Die Eiablage erfolgt nach der Begattung in Zeiträumen, die bei den einzelnen Gattungen verschieden sind und auch im Verhältnis zur Lebenslänge der Tiere stehen. Die kurzlebigen *Ephemera* und *Polymitarcys* legen die Eier unmittelbar nach der Begattung im Fluge haufenweise ab, dagegen die einen Tag länger lebenden *Ephemerella* und *Heptagenia* ebenfalls im Fluge, jedoch nicht in Haufen, sondern entleeren allmählich die Eileiter, und die ausgeschiedenen Eier werden einzeln in das Wasser geworfen. Wie bereits erwähnt, erfolgt bei *Baëtis* und *Cloëon* die Eiablage erst nach einer einige Tage dauernden Ruheperiode nach der Begattung, bei letzteren während des Fluges, bei ersteren unter dem Wasser.

Auf die weiter oben erwähnte Tabelle 1, wo die Lebensdauer vollständig entwickelter Insekten angegeben wurde, zurückkommend, ist im Vergleich mit der Lebensdauer der betreffenden Larven die sehr wichtige biologische Tatsache ersichtlich, daß je länger die Lebensdauer der Larve, um so kürzer die des vollständig entwickelten Insektes ist.

Wesenberg-Lund beobachtete, daß Weibchen auch als Subimago befruchtet werden, und daß deren Eier sich normal entwickeln können, was nicht bei den Weibchen von *Cloëon* und *Baëtis* desselben Entwicklungsstadiums der Fall ist, da die Eier, wie anatomische Schnitte es zeigten, die Reife noch nicht erreicht haben. Das bezeugt, daß die Eier der nur sehr kurze Zeit lebenden Weibchen schon während der nymphalen Entwicklung zur Reife gelangen, dagegen erfolgt die Eireife bei *Cloëon* und *Baëtis* während der Ruheperiode der Weibchen.

Bei der Gattung *Cloëon* dagegen, mit einer langen Ruheperiode, beginnt die Entwicklung des Embryos im Ei gleich nach der Befruchtung, so daß kurz nach der Eiablage im Wasser die Eischale platzt und die jungen Larven das Ei verlassen.

Die Larven erscheinen in Zeitabschnitten, die bei den einzelnen Gattungen verschieden sind und in sehr enger Beziehung zur Temperatur stehen. Eingehendere Untersuchungen wurden von dem französischen Naturforscher Gros über die jungen Larven der Gattung

Ecdyonurus und von Fr. Murphy (Amerika) über *Baëtis* angestellt. Bei den das Ei verlassenden Larven fehlen die sonst allen Ephemeridenlarven charakteristischen, an den Körperseiten befindlichen Tracheen. Erst nach zwei Häutungen, die innerhalb 10 Tagen nach dem Auskriechen erfolgen, entwickeln sich die Branchien. In dieser Zeit besitzen die jungen Larven eine Hautatmung und suchen deshalb ihre Zuflucht an Stellen, wo die Strömung der Bäche am schärfsten ist.

Nach ungefähr 10-15 Tagen entwickeln sich bei allen Arten die Atmungsorgane; es beginnen die Branchienblättchen zu funktionieren, welche den Larven erlauben, sich an die günstigsten Stellen im Wasser

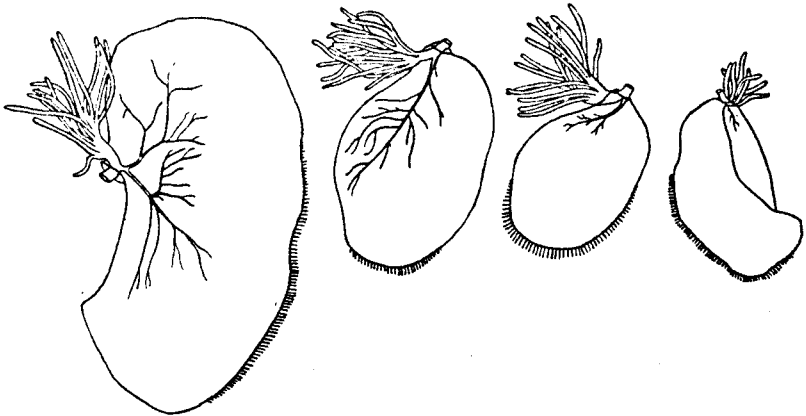


Abb. 3. Tracheenkiemen der *Rhithrogena*-Larven.

zu zerstreuen. Diese Atmungsorgane ändern sich dann bei den verschiedenen Gattungen; so z. B. sind sie bei den Larven von *Baëtis* in Form von kleinen, einfachen Blättchen vorhanden, bei *Ecdyonurus* und *Rhithrogena* kommen außer den der Gattung eigenen Blättchen noch Luftröhrenbüschel als Anhängsel der Branchien vor (Abb. 3 u. 4). Durch diese Anhängsel vergrößert sich die Atmungsfläche der Larven. Die Folge ist, daß die Larven von *Rhithrogena* und *Ecdyonurus* eine größere Widerstandsfähigkeit besitzen, selbst an denjenigen Stellen der Bäche, wo der Sauerstoff geringer ist, also an Stellen mit schwachen Strömungen. Um mich davon zu überzeugen, legte ich je 5 dem Mittelstadium ihrer Entwicklung angehörenden Larven von *Baëtis*, *Ecdyonurus* und *Rhithrogena* in drei mit gleichen, aus denselben Bachströmungen stammenden Wassermengen gefüllten Behältern. Die er-

zielten und in Tabelle 2 aufgezeichneten Ergebnisse bestätigen, daß die Larven von *Baëtis* tatsächlich weniger widerstandsfähig als diejenigen von *Rhithrogena* und *Ecdyonurus* sind. Von letzteren starben durch Erstickung die Larven von *Ecdyonurus* früher und fast gleichzeitig mit *Baëtis*, so daß die Larven von *Rhithrogena* sich am widerstandsfähigsten erwiesen.

Diese Ergebnisse veranlaßten mich, weitere Untersuchungen vorzunehmen, in deren Verlaufe ich folgendes feststellen konnte: Die Larven von *Rhithrogena* besitzen keine eigenen rhythmischen Branchienbewegungen zur Auffrischung des Wassers, wie *Ecdyonurus* und *Baëtis*, jedoch haben sie sich der Funktion angepaßt, indem sie zu Fixierungsorganen umgewandelt sind. Diese Funktion ist von Need-

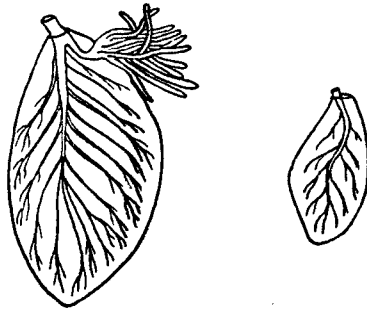


Abb. 4. Tracheenkiemen der *Ecdyonurus*-Larven.

ham, Eaton und zuletzt, im Jahre 1927, von Hubault erforscht und beschrieben worden. Aus diesen Beschreibungen ist ersichtlich, daß bei den meisten Ephemeridenlarven die ersten Branchienblättchenpaare sich außergewöhnlich vergrößern; sie sind an der ventralen Körperseite gebogen, und dadurch schließen sie den Raum zwischen den Blättchen am vorderen Teil; desgleichen ändert sich auch das letzte Paar, um den Raum an dem hinteren Teil einzuschließen. Die anderen Blättchenpaare sind übereinandergelegt, den Raum der Seitenteile einschließend.

Durch Druck und durch Ausscheidung des Wassers aus den Branchien entsteht eine Leere, die das Anheften der Larven an die Unterlage bewirkt. Ich suchte sodann festzustellen, ob diese Funktionsänderung nicht auch die Branchienblätter morphologisch ändert und kam zu folgendem Ergebnis: Die Tracheenröhren sind nicht mehr, wie bei

den Larven von *Ecdyonurus*, *Baëtis* und allen untersuchten Ephemeridenlarven, auf dem ganzen Blatte verzweigt, sondern nur auf die Grundfläche desselben beschränkt, und diese Verzweigung verliert sich allmählich an den hinteren Blättchen, so daß am letzten Paare kaum noch Teile an der Basis bemerkbar sind. Diese Verwandlung ist schon aus der Art der Verzweigung des Tracheenstammes an der Grund-

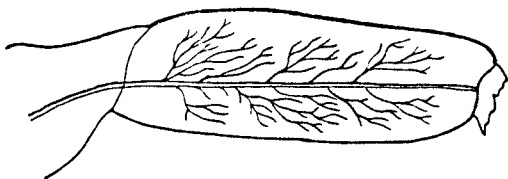


Abb. 5. Schenkel der *Baëtis*-Larve.

fläche der Blättchen ersichtlich; es ist eine ungleiche Verteilung, bei welcher der große Zweig in die Röhre dringt, dagegen verschwindet der kleine in den Blättchen (Abb. 3). Bei den Larven von *Ecdyonurus* verschwindet im Gegenteil der große Zweig in den Blättchen und der

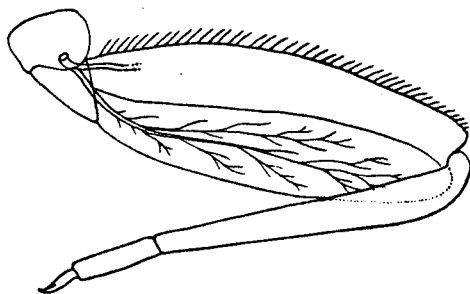


Abb. 6. Schenkel der *Rhithrogena*-Larve.

kleine in den Röhren (Abb. 4). Das beweist, daß die Atmungsorgane der *Rhithrogena*-Larven eine Einschränkung erlitten haben, die ihre funktionelle Kapazität beeinflusst.

Ich stellte mir die Frage, ob diese funktionelle Einschränkung nicht vielleicht anderswie ersetzt ist. Im Vergleich mit den Larven von *Baëtis* und *Ecdyonurus* die Unterseite des Körpers und insbesondere die Schenkel untersuchend, fand ich Körperstellen mit einem sehr dünnen, durch Chitin nicht verdickten Tegument, also Stellen, wo

ein Luftwechsel hätte stattfinden können und wo eine Reihe Luft-
röhren netzförmig auf der ganzen Fläche zerstreut waren. Diese Ver-
zweigungen sind bei den drei oben genannten Arten der Zahl nach
verschieden. Bei der Gattung *Baëtis* ist der ganze Hauptstamm der
Tracheen verzweigt und an den Teilen des Körpers mit dünnem Teg-

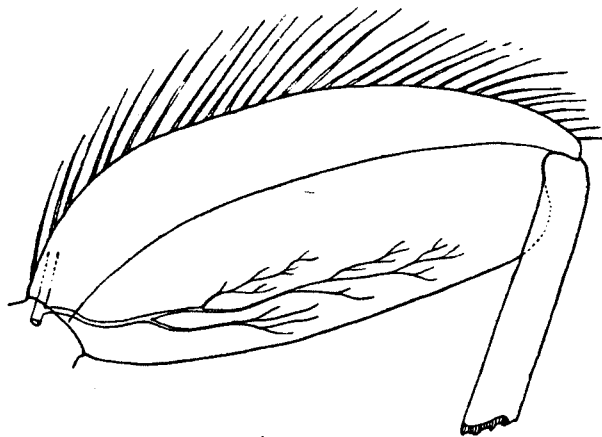


Abb. 7. Schenkel der *Ecdyonurus*-Larve.

ment, besonders an der ventralen Seite der Schenkel, zerstreut (Abb. 5).
Bei den Larven von *Rhithrogena* ist die Verzweigung nur auf die
Hälfte des Hauptstammes ausgedehnt (Abb. 6), während bei *Ecdyo-*
nurus vom Hauptstamme bloß kleine und kurze Verzweigungen aus-

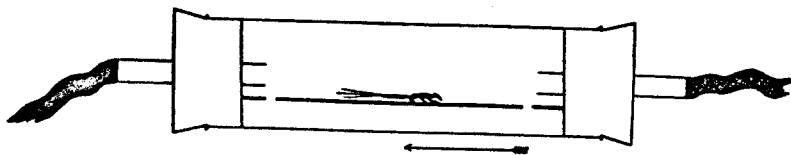


Abb. 8.

gehen, welche sich auf der Oberfläche der Schenkel verteilen (Abb. 7).
Das muß die Kompensation sein, welche den Larven ermöglicht, den
nicht durch die Branchien aufzunehmenden Rest des Sauerstoffes ein-
zuatmen. Um mich davon zu überzeugen, habe ich folgenden Versuch
angestellt: Mehrere Larven von *Ecdyonurus* legte ich in Glasröhren
von gleichen Dimensionen (Durchmesser) (Abb. 8). Eine derselben

war mit der Wasserleitung in der Weise verbunden, daß ich daselbst Wasserströmungen von verschiedener Intensität hervorrufen konnte; die andere diente zum Abflusse des in der Röhre befindlichen Wassers. Ich schnitt nun den Larven täglich, je nach Größe, ein oder zwei Branchien ab und ließ sie derart verstümmelt weiter in der Röhre. Gleichzeitig mit der Entfernung der Branchienblättchen verschärfte ich auch die Wasserströmung, um den Larven durch Auffrischung des Wassers möglichst viel Sauerstoff zuzuführen. Nach mehreren solchen Operationen erhielt ich Larven von *Ecdyonurus* und *Rhithrogena*, die überhaupt keine Tracheenblättchen mehr besaßen, da alle abgeschnitten waren. Die Larven, in einer starken Wasserströmung gehalten, lebten noch nach zwei Tagen, jedoch danach in ein Wasserglas gelegt, starben sie im Laufe einer halben Stunde. Solange die Larven in der Wasserströmung gehalten wurden, fingen die abgeschnittenen Blättchen an zu regenerieren.

Diese Versuche bestätigen einwandfrei meine Vermutung, daß die Ephemeridenlarven auch eine durch die oben beschriebene Tracheenverzweigung die Branchienatmung ergänzende oder ersetzende Hautatmung besitzen. Das ist auch aus dem am Körper und den Organen jeder Gattung im Verhältnis zu deren Atmungsorganen verteilten Tracheennetz ersichtlich, und zwar: bei den Larven von *Baëtis* ist die Verzweigung sehr ausgedehnt, da die Branchienblätter klein und einfach sind, dagegen sind bei denjenigen von *Rhithrogena* und *Ecdyonurus* noch büschelartige Tracheenröhren vorhanden. Bei den Larven von *Rhithrogena* besitzt der Körper ausgedehntere Verzweigungen als derjenige von *Ecdyonurus*-Larven, weil bei ersteren die Branchienblätter ihre Funktion teilweise verloren haben. Außerdem, zur Erleichterung ihrer Atmung, vollziehen die Larven rhythmische Bewegungen, um das umgebende Wasser aufzufrischen. Folglich atmen diejenigen Larven, welche diese Bewegungen unterlassen, schwerer. Sowohl dieser Grund als auch die Hautatmung veranlassen die Larven, sich in demselben Bache zu trennen, und zwar halten sich die kaum aus dem Ei geschlüpften und nur eine Hautatmung besitzenden jungen Larven aller Gattungen ausschließlich an Stellen auf, wo die Strömung des Baches am schnellsten und wo die Sauerstoffzufuhr dadurch erleichtert ist. An denselben Stellen halten sich auch die Larven von *Baëtis* und *Rhithrogena* fast ihr ganzes Leben auf; bloß zufällig oder beim Auskriechen, wenn eine Wasseratmung nicht mehr nötig,

suchen sie das ruhige Wasser an den Ufern auf. Die Larven von *Ecdyonurus* leben größtenteils in Gewässern, wo die Strömung ruhig ist, und nur im Jugendstadium, wenn die Atmungsorgane noch nicht vollkommen entwickelt sind, sind sie an Stellen mit stärkerer Strömung zu finden. Dieses findet man bei allen Gattungen während der Häutungen, da der Bedarf an Sauerstoff dann größer ist.

Literatur

- Berhard, C. Über die vivipare Ephemeride *Cloëon dipterum*. Biol. Centralbl. 27. 1907.
- Baume, W. la. Über die Metamorphose der Ephemeriden. Sitzber. Ges. Naturf. Fr. Berlin 1909.
- Börner, C. Die Tracheenkiemen der Ephemeriden. Zool. Anz. 33 1909.
- Bogoescu, C. Quelques considerations sur la ponte des Éphéméroptères. Notationes Biologicae V. 1. Nr. 1. 1933.
- Gros, A. Études sur les premiers stades des Éphémères du Jura français (*Ecdyonurus forcipula*). Biol. Lac. T. 12. 1923.
- Eaton, E. A. Revisional Monograph on recent Ephemeridae or Mayflies. Trans. Linn. Soc. London 1833-1888.
- Hubault, E. Contribution à l'étude des invertébrés torrenticoles 1927.
- Klápálek. Ephemerida; in Brauers Süßwasserfauna Deutschlands 1909.
- Lestage, J. A. Contributions à l'étude des larves des Éphémères paléarctiques. Ann. Biol. Lac. T. 8. 1917. 2 série.
- Murphy, H. E. Notes on the Biology of some of our North American Species of Mayflies. Bull. Lloyd. Libr. Ent. Ser. 2. 1922.
- Needham, J. Burrowing Mayflies of our larger lakes and streams. Bull. of the Bur. of fish. Washington 36, 1917-18.
- Oppenheim, S. Autotomie und Regeneration bei Ephemeridenlarven (*Cloëon dipterum*). Zool. Anz. 33. 1908.
- Steinmann, P. Praktikum der Süßwasserbiologie I. Teil. 1915.
- Schoenemund, E. Ephemeroptera; in die Tierwelt Deutschlands. v. Fr. Dokl. 1930.
- Thienemann, A. Die Binnengewässer Mitteleuropas. Bd. 1. 1936.
- Ulmer, G. Ephemeroptera; in Schulze, Biologie der Tiere Deutschlands Lief. 9. Teil 34, 1924.
- Wesenberg-Lund. Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten. Fortschr. Naturw. Forsch. 8. 1913.
- Zschokke, F. Tierwelt der Hochgebirgsseen. 1906.

Diskussion:

P. Schulze weist darauf hin, daß Wittig (Aus der Heimat 36, 1923, S. 61) auch bei den Trichopteren (Limnophiliden und Goerinen)

neben den Kiemen, unter der sehr zarten und durchsichtigen Haut des Bauches und der Seiten außerordentlich reiches Geäst von feinsten Tracheenkapillaren fand, die mit Luft gefüllt waren. Die Larven des ersten Stadiums können sich tagelang außerhalb des Wassers aufhalten und besitzen kein anderes Atmungsorgan als die mit sehr feinen Tracheen versehene Haut. Bei den auf dem Lande lebenden Larven der Gattung *Enoicyla* stellen diese Hauttracheen das einzige Atmungsorgan dar.

•